

INSS 1996–1499

**2012 №3**



Российский  
Журнал  
Биологических  
Инвазий

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



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

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Акатов В.В., Акатова Т.В.</i> Видовой пул, видовое богатство, эффект компенсации плотностью и инвазибельность растительных сообществ	2
<i>Базарова Б.Б., Горлачева Е.П., Матафонов П.В.</i> Виды-вселенцы озера Кенон (Забайкальский край)	20
<i>Иешко Е.П., Шульман Б.С., Лебедева Д.И., Барская Ю.Ю., Ниемеля Э.</i> Паразитологические аспекты инвазии бычка-подкаменщика <i>Cottus gobio</i> L. в реке Утсйоки (Северная Финляндия)	28
<i>Мазур О.Е., Фомина А.С.</i> Обнаружение <i>Echinococcus multilocularis</i> (Leuckart, 1856) у ондатры ( <i>Ondatra zibethicus</i> ) дельты реки Селенги (Россия)	38
<i>Петросян В.Г., Голубков В.В., Горяйнова З.И., Завьялов Н.А. Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю.</i> Опыт моделирования динамики численности речного бобра ( <i>Castor Fiber</i> L.) в бассейне малой реки Таденки притока Оки (Приокско-террасный заповедник)	44
<i>Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А., Ступникова А.Н., Засько Д.Н., Анохина Л.Л., Сивкович А.Е., Гагарин В.И. и Булгакова Ю.В.</i> Увеличение числа находок средиземноморских видов в Черном море	61

# ВИДОВОЙ ПУЛ, ВИДОВОЕ БОГАТСТВО, ЭФФЕКТ КОМПЕНСАЦИИ ПЛОТНОСТЬЮ И ИНВАЗИБЕЛЬНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

© 2012 Акатов В.В.<sup>1</sup>, Акатова Т.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Майкопский государственный технологический университет, 385000, г. Майкоп, Первомайская, 191, [akatovmgti@mail.ru](mailto:akatovmgti@mail.ru)

<sup>2</sup> Кавказский государственный природный биосферный заповедник, 385000, г. Майкоп, Советская, 187, [hookeria@mail.ru](mailto:hookeria@mail.ru)

Поступила в редакцию 17.05.2012

Обсуждены опубликованные данные по проблеме устойчивости растительных сообществ к внедрению чужеродных видов. Показано, что варьирование числа таких видов на небольших участках ценозов зависит от соотношения между их локальным богатством и размером видового фонда. Это соотношение было использовано для прогноза инвазibility природных растительных сообществ Западного Кавказа (альпийских низкотравных лугов и пустошей, субальпийских среднетравных лугов изолированных и неизолированных лесом высокогорных массивов и хребтов, древесного яруса горных лесов). Результаты показали, что более высоким потенциалом инвазibility характеризуются многовидовые, изолированные, эволюционно молодые и нарушенные в историческом прошлом ценозы.

**Ключевые слова:** растительные сообщества, видовое богатство, видовой фонд, эффект компенсации плотностью, инвазibility, Западный Кавказ.

## Введение

Несмотря на то, что проникновение в растительные сообщества адвентивных (= чужеродных, иноземных) видов уже достигло глобального масштаба, имеются факты, свидетельствующие об ускорении этого процесса в последние десятилетия [Richardson, Pyšek, 2006; Lambdon et al., 2008; Sudnik-Wójcikowska et al., 2009; Борисова, 2010]. Это связано с непрерывным разрушением природных ландшафтов, заносом в регионы все новых чужеродных растений, а также с выходом из латентного периода (lag phase) видов, ранее занесенных в новые регионы, быстрым расширением их вторичных ареалов и адаптацией к новым типам местообитаний [Миркин, Наумова, 2002; Qian, Ricklefs, 2006; Richardson, Pyšek, 2006; Виноградова и др., 2009; Ткачева и др., 2011].

В последние годы распространение чужеродных организмов нередко связывают с потеплением климата [Миркин, Наумова, 2002; Kullman, 2002; Davis et al., 2005; Виноградова и др., 2009]. Данное обстоятельство активизировало изучение механизмов устойчивости или неустойчивости (инвазibility) ценозов к проникновению чужеродных видов. Важнейшей задачей таких исследований служит выявление характеристик, которые можно было бы использовать в качестве индикаторов инвазibility. Предполагается, что они позволят определять сообщества пока свободные от чужеродных видов, но потенциально уязвимые к их инвазиям, а значит правильно прогнозировать возможный масштаб и последствия данного процесса в будущем, концентрировать усилия на сохранении наиболее уязвимых в этом отношении ценозов.

### Гипотезы инвазibility сообществ

Инвазibility сообществ чаще всего связывают со степенью соответствия их видового богатства количеству доступных ресурсов [Elton, 1958; Работнов, 1983; Sax, Brown, 2000; Moore et al., 2001; Бердников и др., 2002; Миркин, Наумова, 2002; Dupre et al., 2002; Brown, Peet, 2003; Davis et al., 2005]. Так, по мнению Дэвиса и других, наиболее успешно чужеродные виды внедряются в ценозы с периодическим появлением неиспользованных ресурсов (гипотеза флуктуирующих ресурсов) [Davis et al., 2000; 2005]. В пользу этой точки зрения свидетельствует значительная насыщенность такими видами, независимо от региона, часто нарушаемых сообществ (сегетальных и рудеральных сообществ, сообществ залежей, газонов, троп, обочин дорог и т. д.) [Миркин, Наумова, 2002; Rejmánek, 1989; Rejmánek et al., 2005; Pyšek et al., 2010]. Отмечается, однако, что эта гипотеза не является универсальной, поскольку ценозы с нечастыми нарушениями также могут включать чужеродные виды [Rejmánek, 1989; Meekins, McCarthy, 2001; Sax, 2002; Rejmánek et al., 2005; Gilbert, Lechowicz, 2005; Стародубцева, 2011]. Кроме того, имеются данные, что не все нарушения благоприятствуют инвазиям, а только нехарактерные для сообществ [Pyšek et al., 2010]. Наконец, высказывается мнение, что более высокая степень адвентивизации открытых сообществ может быть связана не с их особой инвазibility, а с большим числом адвентивных видов в их видовых фондах, также как и с особенностями биологии этих видов. Из-за больших возможностей трансконтинентального переноса семян в новые районы чаще попадают виды, которые на своей родине являются пионерными. Поэтому и в регионах-реципиентах они произрастают преимущественно в часто нарушаемых ценозах [Rejmánek, 1989; Lonsdale, 1999; Hierro et al., 2005;

Rejmánek et al., 2005; Richardson, Pyšek, 2006; Pyšek et al., 2010]. Однако в будущем ситуация может измениться в результате заноса в регионы новых видов, произрастающих на родине в климаксовых сообществах, а также из-за эволюционной адаптации к новым типам местообитаний уже присутствующих там адвентивных видов [Richardson, Pyšek, 2006; Виноградова и др., 2009; Ткачева и др., 2011; Тохтарь и др., 2011].

Другая гипотеза инвазibility была предложена Элтоном. Она акцентирует внимание на видовом богатстве ценозов. В соответствии с ней, чем выше значения этого показателя, тем выше степень использования ресурсов и ниже вероятность внедрения в них адвентивных видов [Elton, 1958]. Тестированию этой гипотезы посвящено большое число публикаций, однако изложенные в них результаты противоречивы [Stohlgren, 2002; Richardson, Pyšek, 2006]. В частности, они показывают, что сила и характер (знак) связи между числом адвентивных видов и видовым богатством в значительной мере зависят от типа сообщества [Stohlgren et al., 1999; Stohlgren, 2002; Davies et al., 2007; Vila et al., 2007], пространственного масштаба [Stohlgren et al., 1999; Rejmánek, 1996; Stohlgren, 2002; Brown, Peet, 2003; Fridley et al., 2004; Herben et al., 2004; Rejmánek et al., 2005; Richardson, Pyšek, 2006; Pyšek et al., 2010; Davis, 2011] и масштаба варьирования самого видового богатства [Stohlgren, 2002]. В целом же условия среды, благоприятные для аборигенных видов, чаще оказывались благоприятными и для инородных [Sax, Brown, 2000; Brown, Peet, 2003; Stohlgren et al., 2003, 2008; Davis et al., 2005; Gilbert, Lechowicz, 2005; Richardson, Pyšek, 2006; Davies et al., 2007; Pyšek et al., 2010; Акатов и др., 2010; Davis, 2011].

По мнению Моора с коллегами, неполное использование ресурсов

может наблюдаться в сообществах как с низким, так и с высоким видовым богатством [Moore et al., 2001]. Поэтому неоднозначность результатов проверки гипотезы Элтона может быть связана со сложностью этого феномена. С одной стороны видовое богатство определяется локальными условиями среды и количеством ресурсов (видовой емкостью, по: Работнов, 1983 или инвазibility среды, по: Davis et al., 2005), а с другой – степенью соответствия фактического числа видов в сообществах этим условиям, то есть уровнем их видовой полнотности [Работнов, 1983]. В результате, если сравнивать сообщества, сформированные в сходных условиях, но с разным числом видов из-за разного уровня полнотности, связанного, например, с разной степенью их изолированности, то следует ожидать отрицательной зависимости между видовым богатством сообществ и участием в них адвентивных видов. Напротив, если сравнивать полнотные ценозы с разным числом видов из-за разных условий среды, то зависимость между данными параметрами должна быть положительной [Moore et al., 2001; Акатов и др., 2011].

Убедительным доказательством видовой неполнотности многих растительных сообществ могут служить частые случаи инвазий, не сопровождающиеся выпадением аборигенных видов [Ricklefs, Schluter, 1993; Sax, Gaines, 2003; Sax et al., 2005; Stohlgren et al., 2008]. К сожалению, несмотря на очевидную полезность этой характеристики для решения рассматриваемой нами задачи, она почти не используется в этом отношении [Gilbert, Lechowicz, 2005], в основном из-за проблем с ее количественной оценкой [Акатов и др., 2009а]. Вывод о неполнотности сообществ делают преимущественно на основе уже свершившихся инвазий [Sax et al., 2005; Stohlgren et al., 2008].

В ряде публикаций рассматривалось соотношение между насыщенностью

растительных сообществ адвентивными видами и характером распределения степени участия видов в формировании этих сообществ (оценивалось через показатель выравненности), в том числе, как вариант, относительным участием доминанта [Lyons, Schwartz, 2001; Foster et al., 2002; Wilsey, Polley, 2002; Smith et al., 2004; Mattingly et al., 2007]. Однако результаты исследований оказались неопределенными, поскольку в одних случаях связь между этими параметрами была положительной, а в других отрицательной или отсутствовала.

В последние годы в качестве фактора инвазibility все чаще упоминается видовой пул (фонд) сообществ [Moore et al., 2001; Smith, Knapp, 2001; Gilbert, Lechowicz, 2005; Herben, 2005; Daehler, 2006; Акатов и др., 2009а, 2010], размер которого может зависеть как от локальных условий среды, так и региональных процессов (скорости видообразования, истории сообществ, степени их изоляции и др.) [Ricklefs, 1987; Cornell, 1993; Zobel et al., 1998; Herben, 2000; Акатов и др., 2002; Акатов et al., 2005; Davis et al., 2005]. Показано, что чем больше размер видового пула сообществ, тем ниже их насыщенность адвентивными видами [Smith, Knapp, 2001; Herben, 2005; Daehler, 2006]. В частности, по мнению Хербена, разный уровень адвентивизации островных и материковых сообществ связан скорее с этим фактором, чем с числом видов на небольших участках [Herben, 2005]. Бедностью видового пула объясняют легкость внедрения инородных кальцефилов в травяной покров лесов Северной Америки, сформированных на щелочных почвах [Gilbert, Lechowicz, 2005]. Высказывается мнение, что значительный уровень адвентивизации сегетальных и рудеральных сообществ (особенно в Северной Америке) может быть результатом незавершенности формирования флористических комплексов антропогенных местообитаний [Sax, Brown, 2000; Жерихин, 2003].

Наконец, инвазительность растительных сообществ может определяться соотношением конкурентоспособности адвентивных и аборигенных видов, которое может быть различным в разных типах растительных сообществ [Richardson, Pyšek, 2006]. Так, с одной стороны во многих работах обращается внимание на конкурентные преимущества первых перед вторыми [Виноградова, 2003, 2008; Овчаренко, Золотухин, 2003; Васильева, Папченков, 2011; и др.]. Как правило, чужеродные растения характеризуются большой семенной продуктивностью, высокими темпами прорастания семян и роста; значительной экологической пластичностью и эффективностью использования ресурсов; отсутствием в новой среде опасных для них фитофагов и паразитов [Миркин, Наумова, 2002; Виноградова, 2003, 2008]. С другой – подчеркивается, что преимущество адвентивных видов редко имеет универсальный характер, и результат конкуренции между ними и аборигенными растениями в значительной мере зависит от конкретных обстоятельств [Daehler, 2003; Richardson, Pyšek, 2006]. О различном конкурентном потенциале адвентивных видов в разных сообществах свидетельствуют и наши исследования на Западном Кавказе [Акатов и др., 2009б; Акатов и др., 2012]. Их результаты показывают, что в сообществах залежей, полей однолетних культур, прирусловых отмелей среднегорного пояса этого региона адвентивные растения из группы ксенофитов характеризуются существенно более высокой конкурентной способностью по сравнению с аборигенными видами. Однако в сообществах остепненных лугов и полян их преимущества выражены слабо, а в группировках низкогорных отмелей аборигенные виды являются более конкурентоспособными по сравнению с ксенофитами. Виды другой группы – эргазиофитов – наиболее сильные позиции имеют в сообществах залежей, где они часто становятся

доминантами, однако, на полях однолетних культур они явно проигрывают местным эксплорентам, а в сообщества полян, остепненных лугов и на прирусловые отмели рек практически не проникают.

Таким образом, степень адвентивизации растительных сообществ может определяться значительным числом факторов, однако лишь немногие из них оказывают предсказуемое воздействие, могут быть количественно оценены и использованы для ее прогноза. Причем, если фитоценозы характеризуются сходным режимом нарушений, то их можно свести всего к двум: размеру видовой пулы сообществ и, с некоторыми оговорками, их видовому богатству.

#### **Видовой пул, видовое богатство и инвазительность сообществ**

Если предположить, что видовое богатство на небольших участках сообществ является результатом стохастических процессов иммиграции и вымирания видов, а также, что аборигенные и чужеродные виды экологически равноценны (то есть, если не принимать во внимание различие в их конкурентоспособности, которое, в любом случае, трудно поддается прогнозу), то соотношение между числом видов этих групп на небольших участках сообществ и в их видовых пулах должно быть одинаковым [Fridley et al., 2004]. Тогда число адвентивных видов на участках может быть определено по формуле:

$$S_a = N_a(S/N),$$

где  $S_a$  – число адвентивных видов на участке сообщества,  $S$  – общее число видов на участке,  $N$  – число видов в видовом пуле сообщества,  $N_a$  – число адвентивных видов в видовом пуле.

Как следует из этой модели, число адвентивных видов на участках сообществ должно быть положительно связано с видовым богатством этих участков ( $S$ ) и отрицательно – с размером их видовой пулы ( $N$ ). Это

согласуется с предположениями, что вероятность внедрения на конкретные участки адвентивных видов должна быть выше в сообществах с более высокой емкостью (инвазибельностью) среды [Davis et al., 2005] и меньшим размером видового фонда [Herben, 2005]. Фактически, соотношение  $S/N$  определяет среднюю вероятность любого вида, в том числе адвентивного, из видового фонда размером  $N$  присутствовать на участке сообщества с видовой емкостью, соответствующей  $S$ .

Ранее мы оценили влияние параметров  $N_a$  и  $S/N$  на современную насыщенность адвентивными видами ряда травяных сообществ Западного Кавказа (открытых растительных сообществ низкогорных и среднегорных прирусловых отмелей, сообществ среднегорных полей и низкогорных остепненных лугов, полей однолетних культур и залежей) [Акатов и др., 2009а, 2010]. Результаты показали, что  $N_a$  и  $S/N$  оказывают существенное совокупное влияние на  $S_a$  и могут объяснить около 60% варьирования значений этого параметра, при этом вклад  $S/N$  составил около 30%, что выше, чем вклад  $S$  и  $N$  по отдельности [Акатов и др., 2009а, 2010].

#### **Гипотеза видового фонда, видовая полночленность и эффект компенсации плотностью**

Поскольку соотношение  $S/N$  теоретически может быть использовано для оценки потенциала инвазибельности ценозов, представляет интерес рассмотреть причины его возможного варьирования в растительных сообществах. Наиболее часто это соотношение анализируется при тестировании гипотезы видового пула, которая утверждает, что видовое богатство ценозов в значительной степени определяется размером их видового пула, слабо зависит от условий среды и биотических взаимодействий и редко достигает верхнего предела (полночленности) [Cornell, 1985, 1993; Ricklefs, 1987].

Правомерность гипотезы видового пула предполагает прямо пропорциональное соотношение между значениями  $S$  и  $N$  [Cornell, 1985, 1993; Ricklefs, 1987], а значит и примерно равный вклад рассматриваемого фактора ( $S/N$ ) в устойчивость сообществ к инвазиям адвентивных видов. Если же сообщества способны достигать верхнего предела видового богатства, то, по мнению авторов этой гипотезы, следует ожидать криволинейную зависимость между  $S$  и  $N$ , когда с увеличением размера видового пула локальное богатство сначала растет, а затем достигает предела и стабилизируется [Terborgh, Faaborg, 1980; Ricklefs, 1987; Cornell, 1985; 1993]. В соответствии с последним сценарием, соотношение  $S/N$  на градиенте роста  $N$  сначала остается стабильным, а затем снижается после достижения предельных значений  $S$ , то есть локальной полночленности сообществ. Таким образом, инвазибельность всех неполночленных сообществ должна быть, в соответствии с гипотезой видового пула, примерно одинаковой. У полночленных сообществ она может варьировать в зависимости от величины  $N$ , однако во всех случаях должна быть ниже, чем у неполночленных.

Следует отметить, однако, что линейное соотношение между  $S$  и  $N$  может быть интерпретировано разным способом. Первая возможная интерпретация соответствует гипотезе видового пула, то есть  $S$  определяется  $N$  [Ricklefs, 1987; Cornell 1985, 1993]. В соответствии с другим подходом, это может быть связано с зависимостью как  $S$ , так и  $N$  от третьей переменной – условий среды [Duncan et al., 1998; Herben, 2000; Lepš, 2001; Акатов и др., 2002; Akatov et al., 2005; Davis et al., 2005]. Если это так, то разный размер видового пула ( $N$ ) локально полночленных сообществ не обязательно может означать их разную инвазибельность ( $S/N$ ), поскольку сообщества с высокими или низкими значениями  $N$

могут характеризоваться пропорционально высокими или низкими значениями  $S$ .

Каковы возможные причины варьирования  $S/N$  у локально полночленных ценозов? Во-первых, равновесие между  $S$  и  $N$  может быть нарушено в результате несоответствия темпов изменения этих параметров в ответ на изменения условий среды (например, климата) из-за более высокой чувствительности к таким изменениям  $S$  по сравнению с  $N$ . Во-вторых, если относительно малый размер пула сообществ связан не с низкой продуктивностью среды, а, например, с изоляцией или эволюционной молодостью сообществ. В ряде работ обращается внимание на более высокую чувствительность к этим факторам  $N$  по сравнению с  $S$  [Terborgh, Faaborg, 1980; Shurin et al., 2000; Grace, 2001; He et al., 2005; Akatov et al., 2005]. В частности, Herben [2005] отмечает, что островные сообщества благодаря изоляции обычно имеют меньший размер видового пула, чем материковые, что, однако, не обязательно ведет к аналогичным различиям в локальном видовом богатстве. В качестве вероятной причины относительной устойчивости богатства сообществ на небольших участках ( $S$ ) к снижению размера их видовых пулов ( $N$ ) можно рассматривать эффект компенсации плотностью (ЭКП), то есть, когда выпадение из видового пула одних видов сопровождается ростом обилия и встречаемости других [MacArthur, Wilson, 1963; MacArthur et al., 1972; Soule, 1986; Чернов, 2005; Gonzalez, Logeau, 2009]. Поскольку  $S/N$  отражает среднюю встречаемость (вероятность нахождения) видов сообществ (их пулов) на маленьких участках, следствием проявления ЭКП будет рост значений данного показателя. Ранее на примере открытых и сомкнутых травяных сообществ и древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа

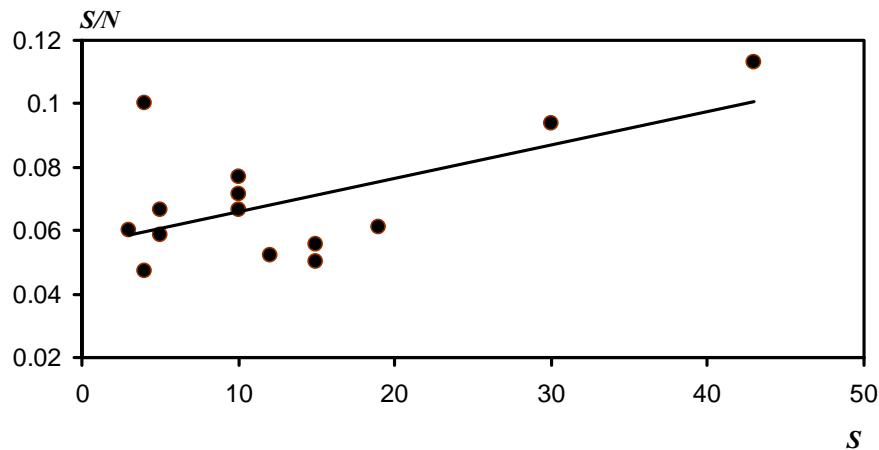
мы показали, что эффект компенсации плотностью, если он проявляется, затрагивает как аборигенные, так и адвентивные виды растений, а, соответственно, способствует росту численности последних [Акатов и др., 2009а; Акатов, Акатова, 2010].

Следует отметить, что хотя ЭКП известен уже около 50 лет [MacArthur, Wilson, 1963; MacArthur et al., 1972], вопрос о причинах его возникновения все еще остается открытым. В частности, высказывается мнение, что процессы компенсации характерны не только для изолированных или молодых, но и для маловидовых сообществ экстремальных условий [Чернов, 2005]. Предполагается, что на таких местообитаниях произрастает небольшое число весьма многочисленных видов. Если это так, то сформированные ими сообщества должны характеризоваться относительно высокими значениями  $S/N$ , а, соответственно, и относительно высоким потенциалом инвазibility. То есть, если данное предположение верно, то в случае появления в видовых пулах сообществ экстремальных местообитаний адвентивных видов, можно ожидать, что они будут иметь высокие встречаемость и обилие на локальных участках.

Таким образом, независимо от факторов, определяющих  $S/N$ , можно ожидать как относительной стабильности, так и существенного варьирования значений этого параметра у разных сообществ в разных регионах, а значит разного уровня их инвазibility. Следует отметить, однако, что, несмотря на широкое обсуждение гипотезы видового пула и эффекта компенсации плотностью, фактические данные по локальному и региональному богатству растительных сообществ или структуре встречаемости их видов приводятся очень редко.

В одной из таких работ анализируется соотношение между локальным видовым богатством,





**Рис. 1.** Соотношение между  $S$  и  $S/N$  у фитоценозов лугов, пустошей, болот и лесов Эстонии (по данным Partel et al., 1996).

$S$  – локальное видовое богатство (число видов на площадках  $1 \text{ м}^2$ ),  $N$  – размер регионального видовой фонда сообществ (оценивался на основе шкал Элленберга).

актуальным и региональным видовым пулом для 14 типов сообществ Эстонии: 6 типов объединяют травяные сообщества (лугов, пустошей и олиготрофных болот) и 8 – лесные (сухие и заболоченные сосновые, бореальные еловые, неморальные смешанные и другие типы леса) [Partel et al., 1996]. Локальное видовое богатство оценивалось авторами на площадках  $1 \text{ м}^2$ , региональный видовой пул – на основе шкал Элленберга. Мы значения этих параметров определили по графикам, представленным в данной работе. Как показали расчеты, максимальными значениями  $S/N$  характеризуются многовидовые луговые сообщества на известняках (0.11) и маловидовые сообщества олиготрофных болот (0.10), минимальными – сухие сосновые леса с брусникой (0.05). В большинстве же сообществ значения  $S/N$  очень сходны и составляют 0.6–0.7. При этом между  $S$  и  $S/N$  наблюдается статистически значимая положительная зависимость ( $r = 0.603$ ,  $P < 0.05$ , без участка олиготрофного болота –  $r = 0.804$ ,  $P < 0.01$ ) (рис. 1). То есть, многовидовые сообщества в среднем должны характеризоваться несколько более высоким потенциалом инвазibility по сравнению с маловидовыми.

#### Потенциал инвазibility растительных сообществ Западного Кавказа

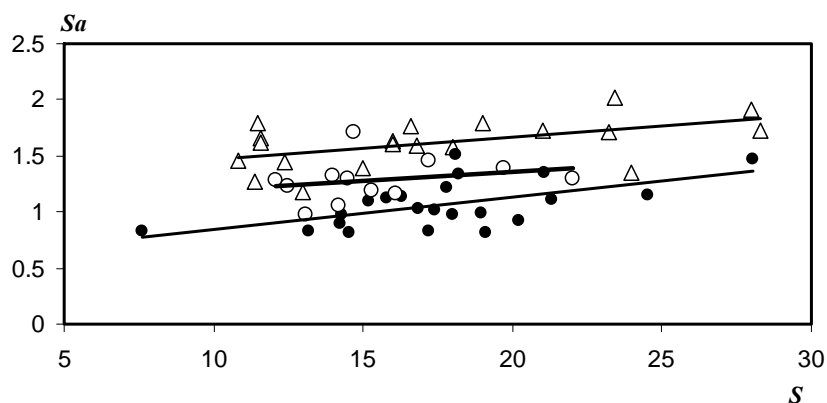
В настоящее время на Западном Кавказе, также как и в других регионах, подавляющее большинство адвентивных видов растений произрастает в часто нарушаемых растительных сообществах (полей и залежей, низкогорных пастбищ, отмелей рек, прирусловых лесов, вдоль дорог и т. д.) [Акатов и др., 2010, 2011]. В данном разделе статьи мы предприняли попытку сопоставить на основе описанного выше подхода потенциал инвазibility природных или слабо нарушенных сообществ пока еще преимущественно свободных от таких видов, в том числе: 1) альпийских лугов и пустошей; 2) субальпийских среднетравных лугов изолированных и неизолированных высокогорных массивов; 3) древесного яруса лесных фитоценозов различных типов. Фактический материал по высокогорным сообществам был собран на высокогорных массивах, расположенных в бассейнах рек Белая, Большая и Малая Лаба, семь из которых площадью 0.01–36.5  $\text{км}^2$  были изолированы от других массивов лесной растительностью. Описания производили на однородных участках растительности, в пределах

которых закладывали 25 площадок по 16 м<sup>2</sup> и 25 площадок по 0.5 м<sup>2</sup>. В качестве параметра  $S$  рассматривали среднее число видов на площадках 0.5 м<sup>2</sup>,  $N$  – общее число видов на площадках 16 м<sup>2</sup>. Таким образом,  $N$  в данном случае оценен для площади 400 м<sup>2</sup> и примерно отражает размер актуального видового фонда сообществ. Фактический материал по древесному ярусу лесных фитоценозов собирался на всей территории Западного Кавказа. Параметры  $S$  и  $N$  для каждого типа лесных сообществ оценивали на основе 130–170 описанных участков площадью 300 м<sup>2</sup>:  $S$  – среднее число видов деревьев с диаметром ствола более 6 см на уровне груди на 300 м<sup>2</sup>,  $N$  – общее число таких видов, зарегистрированных в пределах участков.  $N$  в этом случае примерно отражает размер регионального видового пула. Общая характеристика высокогорных сообществ имеется в работах В.В. Акатова и др. [2003а] и V.G. Onipchenko [2002]; изолированных высокогорных массивов – В.В. Акатова и Т.В. Акатовой [1999]; лесных сообществ – И.А. Грудзинской [1953], К.Ю. Голгофской [1967], М.В. Придни [1980], О.С. Гребенщикова и др. [1990], М.С. Бебия [2002] и др.

На основе данных о видовом пуле и локальном видовом богатстве описанных сообществ и, используя представленное выше уравнение, мы определили ожидаемое число адвентивных видов на участках в случае, если в их видовой фонды поступит по 5 видов таких растений. При этом мы предположили, что это приведет к увеличению размера пулов сообществ на соответствующее число видов, однако не окажет влияния на видовое богатство небольших участков. Краткое обоснование данного предположения представлено выше. Добавим лишь, что об этом свидетельствуют результаты исследований и в области инвазийной экологии. Из них следует, что на значительных по площади участках сообществ между числом адвентивных и аборигенных

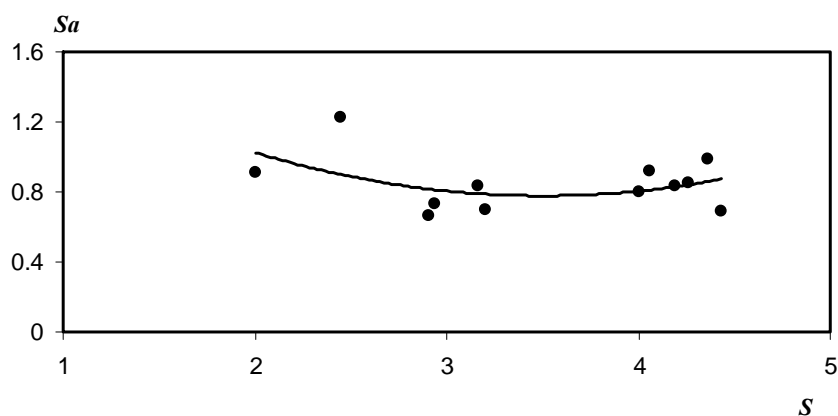
видов обычно наблюдается положительная зависимость, но с уменьшением размера участков она меняется на отрицательную; то есть внедрение адвентивных видов во втором случае сопровождается выпадением аборигенных [Moore et al., 2001; Gilbert, Lechowicz, 2005].

Результаты расчетов представлены на рисунках 2 и 3 и в таблицах 1–3. Из рисунка 2 и таблиц 1 и 3 следует, что: 1) многовидовые высокогорные растительные сообщества, также как и сообщества Эстонии, характеризуются в среднем более высокими значениями соотношения  $S/N$ , и поэтому между локальным богатством высокогорных сообществ и потенциалом их инвазibility наблюдается положительная зависимость; 2) изолированные сообщества являются в среднем более инвазibility, чем неизолированные; 3) альпийские луга и пустоши являются в среднем более инвазibility, чем субальпийские. Первый и второй выводы хорошо согласуются с результатами эмпирических обобщений, свидетельствующими, что многовидовые сообщества обычно включают большее число адвентивных видов, чем маловидовые [Sax, Brown, 2000; Brown, Peet, 2003; Pyšek et al., 2010; и др.], а также, что степень адвентивизации островных флор обычно выше, чем континентальных [Sax, Brown, 2000; Миркин, Наумова, 2002; Sax et al., 2005]. Что касается более высоких значений  $S/N$  у сообществ альпийских лугов и пустошей, чем у среднетравных субальпийских лугов, и, как следствие, предположительно более высокой инвазibility первых относительно вторых, то это может быть связано с двумя причинами. Во-первых, с относительно небольшим размером альпийских растений и, соответственно, более высокой плотностью их особей на участках; во-вторых, возможно с меньшим эволюционным возрастом альпийских фитоценозов относительно субальпийских [Толмачев, 1958; Гагнидзе, 1974; Стародубцев, 1991; Акатов и др., 2003б].



**Рис 2.** Соотношение между общим числом видов растений ( $S$ ) и ожидаемым числом адвентивных видов ( $S_a$ ) на участках высокогорных сообществ  $0.5 \text{ м}^2$ .

Черные кружки – субальпийские луга неизолированных высокогорных массивов, белые – изолированных, белые треугольники – сообщества альпийских лугов и пустошей.



**Рис 3.** Соотношение между общим числом видов деревьев ( $S$ ) и ожидаемым числом адвентивных видов ( $S_a$ ) на участках лесных фитоценозов  $300 \text{ м}^2$ .

Из рисунка 3 и таблиц 2 и 3 следует, что ожидаемое число адвентивных видов деревьев на участках  $300 \text{ м}^2$  в рассматриваемых лесных фитоценозах варьирует не сильно – преимущественно от 0.8 до 1.2. Наиболее низкими значениями  $S/N$  и, соответственно, потенциалом инвазibility ( $S_a$ ),

характеризуются сообщества со средним видовым богатством на участках  $300 \text{ м}^2$  (2.9–3.2 вида), более высокими значениями этих параметров – сообщества с относительно высоким (4–4.4 вида) и относительно низким видовым богатством (2–2.5 вида). К первым относятся нижнегорные

**Таблица 1.** Видовой фонд, видовое богатство и потенциал инвазibility высокогорных растительных сообществ

Сообщества	$n$	$N$	$S$	$S/N$	$S_a$
Субальпийские луга					
– неизолированных массивов	22	78.7	17.6	0.23	1.1
– изолированных массивов	12	56	15.5	0.28	1.3
Альпийские луга и пустоши	21	49.8	17.9	0.36	1.6

**Обозначения:**  $n$  – число участков;  $N$  – общее число видов растений, произрастающих на площади  $400 \text{ м}^2$ ;  $S$  – среднее число видов на площадках  $0.5 \text{ м}^2$ ;  $S_a$  – ожидаемое среднее число адвентивных видов растений на участках  $0.5 \text{ м}^2$  (отражает потенциал инвазibility сообществ).

**Таблица 2.** Видовой фонд, видовое богатство и потенциал инвазивности древесного яруса лесных фитоценозов

Сообщества, доминирующие виды (высота над ур. м., м)	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>S/N</i>	<i>S<sub>a</sub></i>
Субсредиземноморские леса: – <i>Pinus pallasiana</i> , <i>Pinus pityusa</i> , <i>Quercus pubescens</i> , <i>Carpinus orientalis</i> (20–200)	140	20	4.2	0.21	0.84
– <i>Quercus petraea</i> , <i>Carpinus orientalis</i> (50–200)	150	20	4.0	0.20	0.80
Колхидские леса: – <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus orientalis</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Buxus colchica</i> (100–500)	170	27	4.4	0.16	0.69
– <i>Castanea sativa</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus orientalis</i> , <i>Quercus petraea</i> (100–1000)	160	17	4.1	0.24	0.92
Низкогорные леса северного макросклона: – <i>Quercus robur</i> , <i>Carpinus betulus</i> (100–300)	170	17	4.4	0.26	0.99
– <i>Quercus petraea</i> (300–1000)	140	20	4.3	0.21	0.85
– <i>Fagus orientalis</i> (400–700)	170	17	2.9	0.17	0.66
Среднегорные леса южного макросклона: – <i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (1000–1800)	150	15	2.9	0.20	0.74
Среднегорные леса северного макросклона: – <i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (700–1200)	140	18	3.2	0.18	0.70
– <i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (1200–1500)	140	14	3.2	0.23	0.83
Верхнегорные и субальпийские леса: – <i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (1500–1900)	170	5	2.5	0.49	1.23
– <i>Betula litwinowii</i> , <i>Fagus orientalis</i> (1700–2200)	130	6	2	0.33	0.91

**Обозначения:** *n* – число участков; *N* – общее число видов деревьев, зарегистрированных на 130–170 площадках 300 м<sup>2</sup>; *S* – среднее число видов на площадках; *S<sub>a</sub>* – ожидаемое среднее число адвентивных видов деревьев на участках 300 м<sup>2</sup> (отражает потенциал инвазивности сообществ).

**Таблица 3.** Соотношение между видовым богатством и потенциалом инвазивности растительных сообществ

Сообщества (фитогруппировки)	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Среднетравные луга			
– неизолированных массивов	22	0.569	< 0.01
– изолированных массивов	12	0.250	
Низкотравные луга и пустоши	21	0.549	< 0.05
Древесный ярус лесов			
– в целом	12	–0.191	
– нижнегорных и среднегорных	10	0.558	< 0.1

**Обозначения:** *n* – объем выборки (число участков травяной растительности, типов лесных фитоценозов); *r* – коэффициент корреляции Пирсона; *P* – уровень достоверности.

буковые и среднегорные буково-пихтовые леса; ко вторым – нижнегорные сообщества: субсредиземноморские леса Черноморского побережья, полидоминантные леса южного макросклона с *Castanea sativa* и нижнегорные дубовые леса северного макросклона; к третьим – верхнегорные и субальпийские леса обоих макросклонов. Исключение составляют влажные широколиственные леса южного макросклона с самшитовым подлеском. Они характеризуются высоким видовым богатством, но относительно низким значением  $S/N$  и, предположительно, относительно высокой устойчивостью к внедрению адвентивных видов.

Можно предположить, что разное соотношение между видовым богатством и размером видовой пулы древесного яруса лесных фитоценозов связано с историей их формирования. Так, наиболее древними из них считаются буковые и буково-пихтовые леса [Колаковский, 1974; Мишич, 1974; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980; Бебия, 2002]. Имеются палеонтологические данные, свидетельствующие о том, что в горах умеренных широт подобные леса в виде особого пояса существовали уже с олигоцена или даже эоцена [Юрцев, 1972; Сябряй, 1992]. Во время похолодания в плиоцене и оледенений плейстоцена произошло вымирание некоторых видов, однако почти общепризнано, что смены растительности в течение плиоцена и плейстоцена протекали спокойнее именно на больших высотах [Юрцев, 1972; Мишич, 1974; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980]. Обедненный видовой пул (относительно  $S$ ) низкогорных субсредиземноморских, дубовых, а также полидоминантных лесов Западного Кавказа может быть результатом климатических колебаний в плейстоцене [Галушко, 1976; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980; Гребенщиков и др., 1990], а верхнегорных и субальпийских – эволюционной молодости и, как следствие, незавершенности процесса их

формирования. Считается, что эти лесные сообщества сформировались только в начале плейстоцена, возможно – в конце плиоцена [Малеев, 1941; Ратиани, 1979; Клеопов, 1990].

### Заключение

Итак, в значительном числе публикаций показано, что число чужеродных видов на участках растительных сообществ в основном положительно связано с их видовым богатством и отрицательно – с размером видовой пулы. Соответственно, изменение значений одного из этих параметров при относительной стабильности другого должно неизбежно влиять на потенциал инвазивности растительных сообществ. Поэтому представлялось логичным рассмотреть соотношение между локальным богатством и размером видовой пулы в качестве возможного индикатора устойчивости (неустойчивости) фитоценозов к проникновению в них таких видов. В данной работе мы предприняли попытку оценить на этой основе уязвимость некоторых природных и малонарушенных растительных сообществ Западного Кавказа к внедрению чужеродных видов. Расчеты показали, что в случае расширения в регионе эколого-ценотического спектра таких видов, чаще их можно будет встретить в многовидовых, изолированных, эволюционно молодых или в нарушенных в историческом прошлом ценозах. Таким образом, полученные результаты в целом хорошо согласуются с представлениями о современной структуре адвентивизации растительного покрова. Однако все же они основываются на ограниченном по объему и географии фактическом материале. Представляет интерес продолжение исследований в данном направлении.

При подготовке публикации использованы результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 97-04-48360, 07-04-00449, 12-04-00204).

### Литература

- Акатов В.В., Акатова Т.В. Видовая неполночленность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. 1999. Т. 104, вып. 3. С. 32–37.
- Акатов В.В., Акатова Т.В. Полночленность и устойчивость к инвазивным видам растительных сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий // Экология. 2010. № 3. С. 191–198.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескин Н.Б. Состав и видовое богатство растительных сообществ высокогорных лугов и пустошей Кавказского заповедника и сопредельных территорий // Тр. Кавк. гос. прир. биосф. зап-ка. Сочи, 2003а. Вып. 17. С. 216–239.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы адвентивизации травяных сообществ Западного Кавказа: анализ на основе нулевой модели // Новые технологии. 2009б. № 2. С. 89–93.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы варьирования числа адвентивных видов в травяных сообществах Западного Кавказа // Экология. 2010. № 5. С. 344–351.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. Относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных сообществах Западного Кавказа // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2012. №2. С. 2–15.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., Шадже А.Е. Уровень полночленности и потенциал инвазibility растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // Журн. общ. биол. 2009а. Т. 70. № 4. С. 328–340.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 2. С. 112–121.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Об эволюционной полночленности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биол. 2003б. Т. 64. № 4. С. 308–317.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Видовое богатство лесных фитоценозов Западного Кавказа и участие в них адвентивных видов древесных растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. 2011. Т. 116, вып. 1. С. 28–33.
- Бебия С.М. Пихтовые леса Кавказа. М.: Изд-во Московского гос. ун-та леса, 2002. 270 с.
- Бердников С.В., Кузнецова И.С., Селютин В.В. Математическое моделирование процесса интродукции чужеродных популяций в сложившиеся биологические сообщества // Известия ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2002. Т. 118. № 2. С. 72–80.
- Борисова Е.А. Особенности распространения инвазионных видов растений по территории Верхневолжского региона // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 4. С. 2–10.
- Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.
- Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.: Ботанический сад МГУ. 2003. С. 31–33.
- Виноградова Ю.К. Инвазibility естественных фитоценозов и конкурентные отношения между аборигенными и инвазионными видами // Сб.: Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы конференции. Пенза. 2008. С. 17–19.

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС. 2009. 494 с.
- Гагнидзе Р.И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокоотравья Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1974. 276 с.
- Галушко А.И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 1. Ставрополь: Изд.-во СГУ, 1976. С. 5–130.
- Голгофская К.Ю. Растительность полосы верхнего предела леса в Кавказском заповеднике // Бот. журн. 1967. № 2. С. 202–214.
- Гребенщиков О.С., Шанина А.А., Белоновская Е.А. Леса крайней западной части Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М., 1990. С. 63–84.
- Грудзинская И.А. Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа // Широколиственные леса северо-западного Кавказа. М., 1953. С. 5–187.
- Долуханов А.Г. Колхидский подлесок. Тбилиси: Мецниереба, 1980. 262 с.
- Жерихин В.В. Механизмы филоценогенеза // Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2003. С. 448–459.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наук. Думка, 1990. 352 с.
- Колаковский А.А. Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время // Тр. Тбил. ин-та леса. Тбилиси, 1974. Т. 21. С. 98–115.
- Малеев В.П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып.1. 1941. С. 61–144.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
- Мишич В. Реликтовые полидоминантные сообщества с буком и их значение для объяснения происхождения, развития и ценотической дифференциации современных буковых лесов Балканского полуострова // Тр. Тбил. ин-та леса. Тбилиси: Мецниереба, 1974. Т. 21. С. 116–127.
- Овчаренко А.А., Золотухин А.И. О распространении *Acer negundo* L. и *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. в пойменных лесах степной зоны Балашовского района (Саратовская область) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.: Ботанический сад МГУ, 2003. С. 75–76.
- Придня М.В. Леса субальпийского пояса // Растительные ресурсы. Ч.1. Леса. Ростов н/Д.: Изд-во РГУ, 1980. С. 225–238.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Ратиани Н.К. Плиоценовые и плейстоценовые флоры Западной Грузии и их связи с современной флорой. Тбилиси: Мецниереба, 1979. 236 с.
- Стародубцев В.Н. Ветреницы: систематика и эволюция. Л.: Наука, 1991. 200 с.
- Стародубцева Е.А. Чужеродные виды растений на особо охраняемых территориях (на примере Воронежского биосферного заповедника) // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 2. С. 181–185
- Сябряй С.В. Происхождение горно-таежных лесов Карпат // Бюл. Моск. общества испыт. природы, отд. биол. 1992. Т. 97. № 3. С. 92–100.

- Ткачева Е.В., Виноградова Ю.К., Павлова И.В. Изменчивость морфометрических признаков *Galega orientalis* Lam. в некоторых популяциях естественного и вторичного ареала // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 2. 186–193.
- Толмачев А.И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 316–360.
- Тохтарь В.К., Виноградова Ю.К., Грошенко А.С. Микроэволюция и инвазивность видов рода *Oenothera* L. в Европе // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 2. 194–206.
- Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Юрцев Б.А. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований // Ботан. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1455–1470.
- Akatov V., Chefranov S., Akatova T. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountains of the Greater Caucasus // Plant Ecology. 2005. V. 181. № 1. P. 9–22.
- Brown R.L., Peet R.K. Diversity and invasibility of Southern Appalachian plant communities // Ecology. 2003. V. 84. № 1. P. 32–39.
- Cornell H.V. Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated // Amer. Natur. 1985. V. 126. P. 565–569.
- Cornell H.V. Unsaturated patterns in species assemblage: the role of regional processes in setting local species richness. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Eds. Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Chicago University Press, 1993. P. 243–253.
- Daehler C.C. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration // Annual Review of Ecology and Systematics. 2003. V. 34. 183–211.
- Daehler C.C. Invisibility of tropical islands by introduced plants: partitioning the influence of isolation and propagule pressure // Preslia. 2006. V. 78. P. 389–404.
- Davies K.F., Harrison S., Safford H.D., Viers J.H. Productivity alters the scale dependence of the diversity-invasibility relationship // Ecology. 2007. V. 88. № 8. P. 1940–1947.
- Davis M.A. Researching invasive species 50 years after Elton: a cautionary tale. Chapter 20 // Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton / Eds. D.M. Richardson. Blackwell Publishing Ltd. 2011. P. 269–276.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // Journal of Ecology. 2000. V. 88. P. 528–536.
- Davis M.A., Thompson K., Grime J.P. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity // Ecography. 2005. V. 28. № 5. P. 696–704.
- Duncan R.P., Buckley H.L., Ulrich S.C., Stewart G.H. Small-scale species richness in forest canopy gaps: the role of niche limitation versus the size of the species pool // Journal of Vegetation Science. 1998. V. 9. P. 455–460.
- Dupre C., Wessberg C., Diekmann M. Species richness in deciduous forests: effects of species pools and environmental variables // Journal of Vegetation Science. 2002. V. 13. P. 505–516.
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London. 1958. 181 p.
- Foster B.L., Smith V.H., Dickson T.L. et al. Invasibility and compositional stability in a grassland community: relationships to diversity and extrinsic factors. // Oikos. 2002. V. 99. P. 300–307.



- Fridley J.D., Brown R.L., Bruno J.E. Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness // *Ecology*. 2004. V. 85. № 12. P. 3215–3222.
- Gilbert B., Lechowicz M.J. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity // *Ecology*. 2005. V. 86. № 7. P. 1848–1855.
- Gonzalez A., Loreau M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2009. V. 40. P. 393–414.
- Grace J.B. Difficulties with estimating and interpreting species pools and the implications for understanding patterns of diversity // *Folia Geobotanica*. 2001. V. 36. P. 71–83.
- He F., Gaston K.J., Connor E.F., Srivastava D.S. The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale // *Ecology*. 2005. V. 86. P. 360–365.
- Herben T. Correlation between richness per unit area and the species pool cannot be used to demonstrate the species pool effect // *Journal of Vegetation Science*. 2000. V. 11. P. 123–126.
- Herben T. Species pool size and invasibility of island communities: a null model of sampling effects // *Ecology Letters*. 2005. V. 8. P. 909–917.
- Herben T., Mandak B., Bimova K., Munzbergova Z. Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data // *Ecology*. 2004. V. 85. P. 3223–3233.
- Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // *Journal of Ecology*. 2005. V. 93. P. 5–15.
- Kullman L. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes // *Journal of Ecology*. 2002. V. 90. P. 68–77.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C. et al. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. V. 80. P. 101–149.
- Lepš J. Species-pool hypothesis: limits to its testing // *Folia Geobotanica*. 2001. V. 36. P. 45–52.
- Lonsdale W.M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility // *Ecology*. 1999. V. 80. P. 1522–1536.
- Lyons K.G., Schwartz M.W. Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance // *Ecology Letters*. 2001. V. 4. P. 358–365.
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R. Density compensation in island faunas // *Ecology*. 1972. V. 53. P. 330–342.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*. 1963. V. 17. № 4. P. 373–387.
- Mattingly W.B., Hewlate R., Reynolds H.L. Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities // *Oikos*. 2007. V. 116. P. 1164–1170.
- Meekins J.F., McCarthy B.C. Effect of environmental variation on the invasive success of a nonindigenous forest herb // *Ecological Applications*. 2001. V. 11. № 5. P. 1336–1348.
- Moore J.L., Mouquet N., Lawton J.H., Loreau M. Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages // *Oikos*. 2001. V. 94. P. 303–314.
- Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus // *Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Zürich: Stiftung Rubel*, 2002. 168 p.
- Partel M., Zobel M., Zobel K., van der Maarel E. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities // *Oikos*. 1996. V. 75. P. 111–117.
- Pyšek P., Chytrý M., Jarošík V. Habitats and land use as determinants of plant invasions in the temperate zone of Europe. Chapter 6. // *Bioinvasions and Globalization*.

- Ecology, economics, management, and policy / Eds. C. Perrings, H. Mooney, M. Williamson. Oxford University Press. 2010. P. 66–79.
- Qian H., Ricklefs R.E. The role of exotic species in homogenizing the North American flora // *Ecology Letters*. 2006. V. 9. P. 1293–1298.
- Rejmánek M. Invasibility of plant communities // *Biological invasions: a global perspective*. Published by J. Wiley and Sons. Ltd. 1989. P. 369–388.
- Rejmánek M. Species richness and resistance to invasions // *Diversity and processes in tropical forest ecosystems* / Eds. G.H. Orians, R. Dirzo, J.H. Cushman. Berlin: Springer-Verlag, 1996. P. 153–172.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // *Vegetation ecology* / Eds. van der Maarel. Oxford: Blackwell, 2005. P. 332–355.
- Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // *Progress in Physical Geography*. 2006. V. 30. № 3. P. 409–431.
- Ricklefs R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes // *Science*. 1987. V. 235. P. 167–171.
- Ricklefs R.E., Schluter D. Species diversity: regional and historical influences // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds. Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1993. P. 350–362.
- Sax D.F. Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile // *Diversity and Distributions*. 2002. V. 8. P. 193–210.
- Sax D.F., Brown J.H. The paradox of invasion // *Global Ecology and Biogeography*. 2000. V. 9. P. 363–371.
- Sax D.F., Brown J.H., White E., Gaines S.D. The dynamics of species invasions: insights into the mechanisms that limit species diversity. Chapter 17 // *Species invasions: insights into Ecology, Evolution and Biogeography* / Eds. D.F. Sax, S.D. Gaines. Snauer Associates, Sunderland, MA, 2005. P. 447–465.
- Sax D.F., Gaines S.D. Species diversity: from global decreases to local increases // *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. V. 18. № 11. P. 561–566.
- Shurin J.B., Havel J.E., Leibold M.A., Pinel-Alloul B. Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation // *Ecology*. 2000. V. 81. № 11. P. 3062–3073.
- Smith M.D., Knapp A.K. Size of the local species pool determines invasibility of a C<sub>4</sub>-dominated grassland // *Oikos*. 2001. V. 92. P. 55–61.
- Smith M.D., Wilcox J.C., Kelly T., Knapp A.K. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie // *Oikos*. 2004. V. 106. P. 253–262.
- Soule M.E. Community processes // Soule M.E. *Conservation biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 1986. P. 304–308.
- Stohlgren T.J. Beyond theories of plant invasions: lessons from natural landscapes // *Comments of Theoretical Biology*. 2002. V. 7. P. 355–379.
- Stohlgren T.J., Binkley D., Chong G.W. et al. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity // *Ecological Monographs*. 1999. V. 69. P. 25–46.
- Stohlgren T.J., Barnett D.T., Kartesz J.T. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2003. V. 1. P. 11–14.
- Stohlgren T.J., Barnett D.T., Jarnevich C.S. et al. The myth of plant species saturation // *Ecology Letters*. 2008. V. 11. P. 313–326.
- Sudnik-Wójcikowska B., Moysiyanenko I., Slim P.A., Moraczewski I.R. Impact of the invasive species *Elaeagnus angustifolia* L.

on vegetation in Pontic desert steppe zone (Southern Ukraine) // *Pol. J. Ecol.* 2009. V. 58. № 2. P. 377–377.

Terborgh J.W., Faaborg J. Saturation of bird communities in the West Indies // *Amer. Natur.* 1980. V. 116. P. 178–195.

Vila M., Pino J., Font X. Regional assessment of plant invasions across different habitat types // *Journal of Vegetation Science.* 2007. V. 18. P. 35–42.

Wilsey B.J., Polley H.W. Reductions in grassland species evenness increases dicot seedling invasion and spittle bug infestation. // *Ecology Letters.* 2002. V. 5. P. 676–684.

Zobel M., van der Maarel E., Dupre C. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Applied Vegetation Science.* 1998. V. 1. P. 55–66.

---

# SPECIES POOL, SPECIES RICHNESS, DENSITY COMPENSATION AND INVISIBILITY OF NATURAL PLANT COMMUNITIES

© 2012 Akatov V.V.<sup>1</sup>, Akatova T.V.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Maikop State Technological University  
385000, Maikop, Pervomaiskaya 191, e-mail: [akatovmgti@mail.ru](mailto:akatovmgti@mail.ru)

<sup>2</sup> Caucasus State Reserve  
385000, Maikop, Sovetskaya 187, e-mail: [hookeria@mail.ru](mailto:hookeria@mail.ru)

The published data on resistance of plant communities to invasions are discussed. It is shown that variation in saturation with alien species on small areas of communities depends on the ratio: species richness – species pool. This ratio was used for estimation of the invisibility potential of the Western Caucasian natural plant communities (alpine heaths and low-grass meadows, subalpine middle-grass meadows on isolated by forest communities and not isolated high mountain ranges, tree layer of plain and mountain forests). The results show that the higher invasiveness potential is characteristic for communities with high species richness, and isolated, evolutionary young and broken in the historical past communities.

**Key words:** plant communities, species richness, species pool, density compensation effect, invasiveness, the Western Caucasus.

## ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ ОЗЕРА КЕНОН (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ)

© 2012 Базарова Б.Б., Горлачева Е.П., Матафонов П.В.

Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН,  
г. Чита; [balgit@mail.ru](mailto:balgit@mail.ru)

Поступила в редакцию 20.02.2012

В работе проведен обзор чужеродных видов в оз. Кенон, используемом в качестве водоема-охладителя Читинской ТЭЦ-1. За период с 1919 по 2011 г. в озере выявлено 11 чужеродных видов гидробионтов. В 2009 г. впервые зарегистрированы *Gnathopogon mantschuricus* и гидрофит *Elodea canadensis* Mich.

**Ключевые слова:** виды-вселенцы, оз. Кенон, *Elodea canadensis* Mich., *Gmelinoides fasciatus* Stebb., *Perca fluviatilis* L., *Gnathopogon mantschuricus* (Regan).

### Введение

Фундаментальные и прикладные исследования в области биологических инвазий показали, что более уязвимыми к инвазиям являются хозяйственно нарушенные экосистемы, в которых происходит разрушение или преобразование местообитаний, переэксплуатация отдельных видов биологических ресурсов, увеличение притока биогенных элементов [Дгебуадзе, 2011]. Одним из хозяйственно используемых водоемов Забайкальского края является оз. Кенон, которое с 1965 г. (почти 50 лет) является водоемом-охладителем Читинской ТЭЦ-1. Озеро находится в черте г. Чита, его окружают жилые постройки, автотрассы, нефтебаза, по берегу водоема проходит Транссибирская железнодорожная магистраль [Экология..., 1998]. Озеро Кенон – самый крупный пресноводный водоем в бассейне Верхнего Амура. Озеро и преобладающая часть его водосбора находится в черте г. Чита. Площадь зеркала озера 16.0 км<sup>2</sup>, площадь бассейна 227 км<sup>2</sup>, максимальная глубина 6.8 м, средняя глубина 4.4 м. До 1960-х гг. оз. Кенон имело рыбопромысловое значение и давало хорошие уловы (по 600–800 кг крупного окуня *P. fluviatilis* Linnaeus, карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch),

амурской щуки *Esox reicherti* Dybowski, чебака *Leuciscus waleckii* (Dybowski) и др.) [Карасев, 1968]. В 1965 г. на озере была построена Читинская ГРЭС (ныне Читинская ТЭЦ-1). Первые же годы работы станции сопровождались сбросами сточных вод, аварийными сбросами загрязняющих веществ в озеро, приводившими к отравлению и гибели рыб [Шапошникова, 1967]. До пуска ТЭЦ-1 в 1956–1965 г. гидрохимический состав воды озера был гидрокарбонатно-натриево-магниевый или магниевый-натриевый с минерализацией 0.54–0.60 г/л. С пуском станции природный тип воды сменился – сульфат стал доминирующим анионом при одновременном снижении гидрокарбонатного иона. Характерной особенностью озера стала пересыщенность воды по отношению к карбонату кальция (в 18–52 раза) [Замана и др., 1998].

Наряду с хозяйственным использованием озера проводились преднамеренные и непреднамеренные вселения в него гидробионтов. В 2009 г. в озере зарегистрирована *Elodea canadensis* Mich. [Базарова и др., 2010] – один из наиболее известных чужеродных видов гидрофитов [Жакова, 2004]. Этапы расселения *E. canadensis* и особенности экологии

на территории Западного Забайкалья ранее рассмотрены [Базарова, Пронин, 2006, 2010].

Цель настоящей работы – провести ретроспективный анализ биоинвазий и дать характеристику современного состояния видов-вселенцев в оз. Кенон.

### Методы и материалы

Полевые экспедиционные работы на озере нами проводились в 2010 и 2011 гг. В работе использованы стандартные гидробиологические методы. Изучение сообществ водных растений проводилось по общепринятой методике [Катанская, 1981], в озере была проведена маршрутная съемка растительности с фиксированием зарослей *E. canadensis* с помощью GPS-навигатора. В зарослях *E. canadensis* отобраны укусы прибором «Количественного учета гаммарид» [Шаповалова, Вологдин, 1973] с площадью захвата 0.25 м<sup>2</sup>. Отобрано 10 проб зообентоса. В 2010 г. две пробы отобраны дночерпателем Петерсена в центральной части озера в биотопе харовых водорослей, две пробы – прибором КУГ в биотопе *E. canadensis* на глубинах 1.4–1.5 м и одна проба дночерпателем Петерсена отобрана в биотопе *E. canadensis* и хары на глубине 1.5 м. В августе 2011 г. было отобрано пять дночерпательных проб на глубинах от 0.7 до 5 м в биотопе харовых водорослей.

При проведении полевых ихтиологических работ применены стандартные методики исследований [Правдин, 1966]. Обработка материалов по питанию рыб проведена общепринятыми методами [Методическое пособие..., 1974].

### Результаты и их обсуждение

Анализ литературных и собственных данных показал, что за период с 1919 по 2011 г. в оз. Кенон отмечалось 11 видов-вселенцев. Первым чужеродным видом в оз. Кенон является речной окунь, который был завезен в 1919 г. крестьянином Афанасьевым из оз. Иван,

относящегося к бассейну р. Витим [Таранец, 1937; Карасев, 1987]. В 1922 г. в озеро были завезены *Carassius auratus gibelio* и *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 [Никольский, 1956]. В результате вселения этих видов в составе ихтиофауны произошли серьезные изменения, а именно, резко сократилась численность амурской щуки и амурского сома *Parasilurus asotus* (Linnaeus, 1758), исчез мелкий (черный) аборигенный карась, а *Cyprinus carpio* стал встречаться редко [Никольский, 1956].

Исследования ихтиофауны в 1966–1967 гг. показали, что в уловах отсутствуют 3 вида гольянов: Лаговского *Phoxinus lagowskii* Dybowski 1869; Чекановского *Phoxinus czekanowskii* Dybowski, 1869; озерный гольян *Phoxinus perenurus* (Pallas, 1814), *Rhodeus sericeus sericeus* (Pallas), *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925 [Карасев, 1970]. В 1970 г. были впервые завезены белый амур *Ctenopharingodon idella* (Valenciennes, 1848) и пестрый толстолобик *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1846), которые подращивались в прудах Читинской ГРЭС, а в 1971 г. были выпущены непосредственно в оз. Кенон [Гурова, Гуров и др., 1972].

В 1982–1983 гг. были проведены опыты по подращиванию личинок сиговых рыб (байкальский омуль – *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776), байкальский сиг – *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), пелядь – *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) в садках, установленных в заборном канале Читинской ГРЭС. Результаты опыта были довольно хорошими (через 3.5 месяца байкальский омуль достигал массы 4–5 г, через 6 месяцев – 8 г), но вселение молоди в озеро не дало положительных результатов, очевидно из-за плохого качества воды и высоких температур [Отчет..., 1983].

В период 1986, 1987, 1989 гг. озеро по составу ихтиофауны характеризовалось как типично окунево-чебачий водоем, с довольно многочисленной

популяцией *Carassius aurtus gibelio* [Горлачева и др., 1998].

Исследования 2010 г. показали, что в ихтиофауне озера абсолютным доминантом является *P. fluviatilis*. В теплых водах субдоминантом является *Carassius aurtus gibelio*. Обычным, но не многочисленным видом является *Cyprinus carpio*. Очень редким считается *Leuciscus waleckii* (Dybowski). Вероятно, исчезнувшим видом стала *E. reicherti*, но вновь отмечается горчак *Rhodeus sericeus sericeus* (Pallas, 1776). Численность голянов в настоящее время составляет 5–10 экземпляров на ловушку или мелкочейную сеть, хотя имеются сведения об обитании голянов в верховьях р. Кадалинка [Горлачева, Афонин, не опубликовано].

За период эксплуатации озера как водоема-охладителя изменилась возрастная структура *P. fluviatilis*, в первую очередь произошло сокращение возрастного ряда с 18 до 9 групп. В меньшей степени изменились показатели роста *P. fluviatilis*, особенно в первые годы жизни. Однако, рост *P. fluviatilis* старших возрастов снизился в 1.5–2.0 раза, так как он перешел на питание зообентосом [Горлачева и др., 2011].

Возрастная структура популяции *P. fluviatilis* в 2010 г. была представлена 4–5 возрастными группами, самыми многочисленными из которых являются рыбы в возрасте 1+ – 3+. Половая структура *P. fluviatilis* характеризуется соотношением полов 2:1. В уловах преобладали самки. Неполовозрелая часть стада имела небольшое значение, так как постройка сетей осуществлялась по возможности в зарослях *E. canadensis*, а молодь держится в основном в прибрежной части озера.

Произошли изменения в питании *P. fluviatilis*. Если раньше рыбная пища имела доминирующее значение, то в настоящее время она встречается только в сентябре и у рыб старших возрастов. Основу пищи *P. fluviatilis* с мая по июль составляют бентосные организмы,

причем в мае преобладают личинки и куколки хирономид, а в июне и июле – амфиподы. В августе большая часть популяции *P. fluviatilis* имела пустые желудки [Горлачева и др., 2011].

*Carassius aurtus gibelio*. В уловах присутствовали особи 5 возрастных групп: от 2+ до 5+. В 1960-х гг. [Карасев, 1987] возрастной ряд был представлен 12–13 группами, преобладали особи в возрасте 3+ – 4+.

При исследовании ихтиофауны р. Кадалинка в июне – сентябре 2009 г. в приустьевой части реки в сетных уловах (ячей 12 мм, длина 10 м) встречался манчжурский пескарь *Gnathopogon mantschuricus* (Regan) – 1–2 экз./сеть. В 2010 г. он постоянно присутствовал в уловах – до 10 экз./сеть. У всех 15 просмотренных экземпляров тело удлиненное сжатое с боков. Спина зеленовато-серая. Брюшко желтоватое, спинной и хвостовой плавники серые, грудные, брюшные и анальный – светлые. По бокам тела имеется широкая продольная полоса. Выловленные экземпляры *Gnathopogon mantschuricus* имели возраст 1+ 2+, абсолютную длину 4.0–5.5 см, массу 1.3–1.7 г. Темп роста *Gnathopogon mantschuricus* в оз. Кенон ниже, чем в оз. Ханка и р. Шилка, что указывает на менее благоприятные условия для его обитания в озере. В пищевом комке обнаружены остатки насекомых и растительность, принадлежность которых трудно определить из-за сильной переваренности. Упитанность рыб по Фультону составила 1.75.

О путях проникновения этого вида в бассейн оз. Кенон можно высказать два предположения. Первое, в 2005 г. «Амурский рыбокомбинат» осуществлял выпуск *Cyprinus carpio* в озеро, возможно, вместе с ним был завезен и *Gnathopogon mantschuricus*. Второй путь связан с перекачкой вод р. Ингода в оз. Кенон [Горлачева, Афонин, 2012].

Таким образом, в ихтиофуне оз. Кенон преднамеренно и случайно были занесены 9 видов рыб. Из них *Perca fluviatilis*, *Carassius aurtus gibelio* и

*Cyprinus carpio* можно отнести к натурализовавшимся видам. Натурализация *Ctenopharingodon idella* и *Aristichthys nobilis* невозможна, так как для данных видов отсутствуют условия размножения, но они могут регулярно завозиться. Вселение сиговых рыб не дало положительных результатов. *Aristichthys nobilis* встречался в уловах до 2001 г. При массовой гибели рыб в 2001 г. по берегу озера были отмечены крупные мертвые *Aristichthys nobilis*, достигавшие веса более 20 кг. [Санжаина, 2001]. *Carassius auratus gibelio* и *Cyprinus carpio* постоянно присутствуют в уловах. В популяциях этих видов, также как и у *P. fluviatilis*, наблюдаются структурные изменения под воздействием усилившейся антропогенной нагрузки и увеличения тепловой нагрузки. С 1982 г. в озере наблюдается периодическая массовая гибель рыб [Горлачева и др., 1998]. Выбросы погибшей рыбы неоднократно наблюдались в 1983–1985 гг. и в конце мая – начале июня 2000–2001 гг. [Аналитическая записка, 2006]. Одним из последних была гибель *Cyprinus carpio* 24.05.2010 г.

В тоже время, в последние годы многие рыбоводные мероприятия на озере проводятся без соблюдения необходимых биологических обоснований (пример: подращивание осетров в садках на оз. Кенон, а затем их выпуск в оз. Арахлей).

**Зообентос.** Точная дата появления в оз. Кенон амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и пути его проникновения в экосистему не известны. Вероятно, инвазия произошла не позднее 2002 г. [Матафонов и др., 2005], либо 1999 г., когда он был обнаружен в партии выпускаемых в оз. Арахлей осетров, привезенных из садкового хозяйства на оз. Кенон.

По результатам сборов зообентоса в преобладающем в озере биотопе харовых водорослей высокая плотность *Gm. fasciatus* отмечена в северо-западной (6520 экз./м<sup>2</sup>) и западной (3080 экз./м<sup>2</sup>) частях озера, средние

показатели обилия составили 2000±1266 экз./м<sup>2</sup> и 13.13±8.0 г/м<sup>2</sup>. Известна способность *Gm. fasciatus* за короткое время формировать устойчивые показатели сообщества в случае успешной экспансии [Матафонов и др., 2005], поэтому существенные колебания численности и биомассы *Gm. fasciatus* в харовых водорослях в оз. Кенон вероятно свидетельствуют о его продолжающихся попытках освоить этот биотоп. В связи с оценкой воздействия *Gm. fasciatus* на население центральной зоны озера как и прежде [Клишко, 1998] следует отметить высокую биомассу зообентоса, до 86% которой создают личинки хирономид р. *Chironomus* (табл. 1).

Помимо аборигенных сообществ *Gm. fasciatus* вошел в состав зообентоса нового для озера биотопа зарослей *E. canadensis* (табл. 1). Однако, как и в биотопе харовых водорослей, его обилие здесь колеблется в широком диапазоне.

Несмотря на широкое распространение *Gm. fasciatus* в озере, имеющиеся материалы не позволяют в настоящее время говорить о негативном воздействии *Gm. fasciatus* на аборигенные сообщества зообентоса оз. Кенон.

В литературе имеются [Карасев, 1987] упоминания о вселении *Cammarus lacustris* (Sars, 1963) в оз. Кенон в 1919 г. вместе с окунем. По нашему мнению, нет достаточных оснований относить этот широко распространенный вид к вселенцам оз. Кенон.

**Высшая водная растительность.** *Elodea canadensis* зарегистрирована в озере в 2009 г. В оз. Кенон *E. canadensis*, вероятно, завезена рыбаками на сетях из Еравно-Харгинской системы.

Исследования растительности озера в 2010 г. показали, что *E. canadensis* растет по западному и северному побережью озера на глубинах 0.8–4.5 и 1.5 м соответственно. Для оценки плотности зарослей *E. canadensis* нами была отобрана фитомасса растений на разных участках озера (табл. 2).



**Таблица 1.** Численность (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (B, г/м<sup>2</sup>) зообентоса в различных биотопах озера Кенон 2010 г.

Таксон	Биотопы (фитоценоз, глубина)									
	<i>E. canadensis</i> 1.5 м		<i>E. canadensis</i> + <i>Chara</i> sp., 1.5 м		<i>E. canadensis</i> , 1.4 м		<i>Chara</i> sp., 4 м		<i>Chara</i> sp., 4 м	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Chironomidae	56	0,07	680	0.72	4	0.01	3240	43.2	4920	46.88
<i>Gm. fasciatus</i>	264	0.92	200	0.8	3104	13.68	2080	7.52	2720	9.84
<i>G. lacustris</i>	–	–	–	–	8	0.18	–	–	–	–
<i>Lymnaea</i> sp.	60	0.26	80	1.28	12	0.06	–	–	–	–
Odonata	44	0.9	80	0.16	40	0.44	–	–	80	0.4
Прочие	88	0.28	520	0.72	88	0.04	160	0.2	120	0.36
Всего	512	2.42	1560	3.68	3256	14.41	5480	50.92	7840	57.48

**Таблица 2.** Фитомасса *E. canadensis* (абсолютно-сухой вес, г/м<sup>2</sup>) в оз. Кенон в 2010 г.

Глубина, м	Юго-западное побережье (устье Кадалинки)			Западное прибрежье (под Яром)	Северо- западное прибрежье р-н ТЭЦ	Северное прибрежье
	17.05	8.06	15.09			
≈ 1.5	532.34 (414.04– 650.63)		273.14 (87.8– 435.9)	–	0.1	187.1 (0–401.8)
≈ 2.0	–			398.04	0.1	+
≈ 3.0	–	124.81 (56.54– 193.07)	666.9 (4.84– 1996.2)	–	–	+
Координаты	N 52°01.740 E 113°21.082			N 52°02.375 E 113°21.112	N 52°02.567' E 113°21.085'	N 52°03.410' E 113°23.828'

Примечание: «–» нет данных; «+» единично; (414.04–650.63) – колебания фитомассы.

Анализ полученных материалов показал, что в юго-западном побережье озера наблюдаются максимальные концентрации зарослей *E. canadensis*. Наиболее плотные сообщества *E. canadensis* с максимальной фитомассой образуются на глубинах 3.0 м и достигают практически 2 кг/м<sup>2</sup>. Длина растений достигает 1.8 м. Наблюдается цветение растений. В сентябре здесь было отобрано 10 укосов, из них встречаемость *E. canadensis* – 100%, *Chara* sp. – 29%, *Myriophyllum sibiricum* – 29%.

На западном побережье озера, под защитой высокого берегового вала, на глубинах 0.5–2.5 м протянулась полоса *E. canadensis*. Непосредственно в районе сброса горячей воды *E. canadensis* не формирует зарослей, встречаются одиночные веточки.

На северном побережье озера развиты сообщества *E. canadensis* + *M. sibiricum* + *Chara* sp. Они не образуют смешанных группировок, а произрастают в виде мозаичных пятен. При этом на глубине 1.4 м по фитомассе доминирует *E. canadensis* (табл. 2), при увеличении глубины увеличивается доля *M. sibiricum*, ближе 3.0 м больше харовых. Анализ встречаемости видов в укосах показывает, что на глубине 1.4 м *E. canadensis* встречается во всех укосах (8 из 8), *M. sibiricum* встречается в 75% (6 из 8). В целом на данном участке озера в настоящее время по фитомассе доминируют харовые.

Таким образом, в настоящее время наиболее освоено *E. canadensis* юго-западное побережье озера, район устья р. Кадалинка. Гидробиотические работы 2011 г. показали сокращение

зарослей *E. canadensis*, исчезла полоса с северного побережья. По данным 2011 г. на северном побережье озера местами практически с уреза воды распространены заросли харовых водорослей. В первые годы инвазии *E. canadensis* не стала доминантом растительного покрова оз. Кенон. Доминантом растительности озера остаются харовые водоросли. Согласно литературным источникам [Мишин, Грибовская, 1969; Синкявичене, 2010] в харовых водоемах Среднего Урала и Литвы коренные сообщества харовых водорослей довольно устойчивы к проникновению *E. canadensis*.

### Заключение

Рассмотренные материалы показывают, что в начале и в середине XX века вселение видов в оз. Кенон осуществлялось преднамеренно. В XXI в. появляются случайные вселенцы (*Gm. fasciatus*, *Gnathopogon mantschuricus*, *E. canadensis*). Всего в оз. Кенон регистрировалось 11 чужеродных видов гидробионтов, в том числе: один вид ракообразных (*Gmelinoides fasciatus*) и 9 видов рыб (*Perca fluviatilis*, *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus gibelio*, *Stenopharingodon idella*, *Aristichthys nobilis*, *Coregonus autumnalis*, *Coregonus lavaretus*, *Coregonus peled*, *Gnathopogon mantschuricus*). 3 первых вида рыб можно отнести к натурализовавшимся. Натурализация *Stenopharingodon idella* и *Aristichthys nobilis* невозможна. Вселение сиговых рыб так же не дало предпосылок для их натурализации. В последние годы (2009 г.) в озере зарегистрировано два непреднамеренных вселенца: *Gnathopogon mantschuricus* в составе ихтиофауны и гидрофит *E. canadensis*. Это свидетельствует о том, что в настоящее время оз. Кенон подвержено не только сильному тепловому воздействию и рекреационной нагрузке, но и является высоко уязвимым к биологическим инвазиям. Возможно, это связано с нарушением биоценологических связей, характерных для естественных

водоемов, в связи с высокой техногенной нагрузкой.

### Благодарности

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ № 11-04-98064-р\_сибирь\_а. Авторы благодарят д.б.н. Н.М. Пронина за постоянные консультации и помощь в работе.

### Литература

Аналитическая записка «Анализ результатов исследований по оценке состояния озера Кенон и его водосбора, мероприятия по его охране и рациональному использованию» / Руководитель А.П. Чечель. Чита, 2006. 70 с.

Базарова Б.Б., Пронин Н.М. Экспансия и реализуемая экологическая ниша элодеи канадской или «водяной чумы» (*Elodea canadensis*) в водных экосистемах северной Евразии // Использование и охрана природных ресурсов России. 2006. № 4 (88). С. 88–92.

Базарова Б.Б., Пронин Н.М. *Elodea canadensis* Michaux на границе мирового водораздела Ледовитого и Тихого океанов // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 3–12.

Базарова Б.Б., Пронин Н.М., Итигилова М.Ц. Начало экспансии чужеродного растения *Elodea canadensis* в бассейн р. Амур и прогноз возможных последствий от вселения ее в оз. Кенон – водоем охладитель Читинской ГРЭС // Социально-эколого-экономические проблемы развития приграничных регионов России – Китай – Монголия / Мат. научно-практической конф. Чита: Экспресс-издательство, 2010. С. 8–11.

Горлачева Е.П., Афонин А.Ф. О нахождении манчжурского пескаря *Gnathopogon mantschuricus* (Cypriniformes: cyprinidae) в бассейне озера Кенон // Вопросы ихтиологии, 2012. (В печати).

Горлачева Е.П., Афонин А.Ф., Пронин Н.М. Окунь *Perca fluviatilis* в озере Кенон (бассейн р. Амур): 92 года после вселения // Разнообразие почв и биоты

- Северной и Центральной Азии: Мат-лы II междунар. науч. конф., Улан-Удэ. 2011. С. 156–158.
- Горлачева Е.П., Михеев И.Е., Афонин А.Ф. Ихтиофауна и рыбохозяйственное значение оз. Кенон // Экология городского водоема. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. С. 170–189.
- Гурова Л.А., Гуров В.П., Зубарева Э.Л., Пронин Н.М. Первый опыт выращивания молоди растительноядных рыб в прудах Читинской ГРЭС // Зап. Забайкал. фил. ГО СССР. 1972. Вып. 62. С. 58–73.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 2. С. 1–6.
- Жакова Л.В. Канадская элодея – характерный пример инвазии высшего водного растения на территории России // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М: КМК, 2004. С. 98–100.
- Замана Л.В., Стрижова Т.А., Чечель Л.П. Гидрохимическая характеристика озера и его водосбора // Экология городского водоема. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. С. 29–35.
- Карасев Г.Л. Ихтиофауна озера Кенон // Матер. XXI и XXII науч. конф. ЧПГИ. Чита. 1970. С. 63–65.
- Карасев Г.Л. Линейно-весовой рост и упитанность рыб озера Кенон // Уч. зап. Читинского пед. ин-та, Чита. 1968. Вып. 19. С. 19–105.
- Карасев Г.Л. Рыбы водоемов Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1987. 295 с.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Клишко О.К. Зообентос // Экология городского водоема. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. С. 145–170.
- Матафонов Д.В., Итигилова М.Ц., Камалтынов Р.М., Фалейчик Л.М. Байкальский эндемик *Gmelinoides fasciatus* (Micropodinae, Gammaroidea, Amphipoda) в озере Арахлей // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 3. С. 321–329.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М. 252 с.
- Мишин. Г.М., Грибовская И.Ф. Экология канадской элодеи (*Elodea canadensis* Mich.) в водоемах Среднего Урала // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1969. № 8. С. 72–78.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Отчет по теме: «Биотехника подращивания сиговых рыб на теплых водах оз. Кенон» // Фонды ИПРЭК – 222. № гос. регистрации 01820071656. Чита, 1983. 17 с.
- Правдин Н.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 378 с.
- Санжаина Е. Рыба гибнет в мутной воде // Газета «Эффект». 2001. № 23 (373). С. 5.
- Синкявичене З. *Elodea canadensis* L. в естественных водоемах Литвы // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010» (пос. Борок, 9–13 октября 2010 г.). Ярославль: «Принт Хаус», 2010. С. 275–276.
- Таранец А.Я. К вопросу об ихтиофауне верхнего Амура и районов соприкосновения бассейнов Ингоды, Селенги и Витима // Вест. ДВФ АН СССР. 1937. № 27. С. 101–123.
- Шаповалова И.М., Вологдин М.П. О количественном учете озерного бокоплава // Гидробиологический журнал. 1973. Т. 9. № 5. С. 85–90.
- Шапошникова Т.И. Загрязненность поверхностных вод Читинской области // Охрана природы и воспроизводство естественных ресурсов. Чита, 1967. Вып. 1. С. 70–72.
- Экология городского водоема / М.Ц. Итигилова, А.П. Чечель, Л.В. Замана и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. 260 с.

---

## INVASIVE SPECIES IN LAKE KENON (ZABAIKALSKY REGION)

© 2012 Bazarova B.B., Gorlacheva E.P., Matafonov P.V.

Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology of Siberian Department  
of the Russian Academy of Sciences

This paper reviews the invasive species of Lake Kenon, which is used as a water reservoir-cooler of the Chita TPP-1. During the period from 1919 to 2011 it was revealed 11 alien species of aquatic organisms in the lake. In 2009, the *Gnathopogon mantschuricus*, and hydrophyte *Elodea canadensis* Mich. were recorded for the first time.

**Kew words:** invasive species, lake Kenon, *Elodea canadensis* Mich., *Gmelinoides fasciatus* Stebb., *Perca fluviatilis* L., *Gnathopogon mantschuricus* (Regan).

## ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИНВАЗИИ БЫЧКА-ПОДКАМЕНЩИКА *COTTUS GOBIO* L. В РЕКЕ УТСЙОКИ (СЕВЕРНАЯ ФИНЛЯНДИЯ)

© 2012 Иешко Е.П.<sup>1</sup>, Шульман Б.С.<sup>2</sup>, Лебедева Д.И.<sup>1</sup>,  
Барская Ю.Ю.<sup>1</sup>, Ниемеля Э.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, г. Петрозаводск 185910, [ieshko@krc.karelia.ru](mailto:ieshko@krc.karelia.ru)

<sup>2</sup> Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург, 199034, [shulman\\_vermes@zin.ru](mailto:shulman_vermes@zin.ru)

<sup>3</sup> Институт рыбы и дичи, г. Хельсинки (Финляндия), [eero.niemela@rktl.fi](mailto:eero.niemela@rktl.fi)

Поступила в редакцию 20.02.2012

В р. Утсйоки (70°N, 27°E), крупном притоке р. Тено (Северная Финляндия) бычок-подкаменщик (*Cottus gobio* L.) впервые был зарегистрирован в 1979 г., и за последующие годы широко расселился в пределах этой озерно-речной системы. Проведенные исследования 1993 и 2007 гг. позволили оценить общие тенденции изменения фауны и встречаемости массовых видов паразитов бычка-подкаменщика за исследуемый промежуток времени. Было установлено, что видовое разнообразие паразитов нового для рыбного сообщества вида, не претерпело существенных изменений, кроме заметного увеличения зараженности личинками трематод родов *Diplostomum* и *Apatemon*. В целом не изменились характеристики встречаемости и распределения численности массового вида гельминтов плероцеркоидов *Schistocephalus solidus* в популяции бычка-подкаменщика. К последствиям вселения подкаменщика можно отнести наблюдаемое увеличение зараженности молоди атлантического лосося метацеркариями трематод *Apatemon gracilis*.

**Ключевые слова:** обыкновенный подкаменщик, интродукция, инвазия, паразитофауна, река Утсйоки, Северная Финляндия.

### Введение

Антропогенное расселение видов, или биологические инвазии в связи с их заметным влиянием на современное состояние наземных и водных экосистем, стало одной из актуальных проблем современной экологии. Негативные последствия вселения чужеродных видов часто определяют как «биологическое загрязнение». При этом проникновение вида и расселение его паразитов в новых условиях может привести к непредсказуемым последствиям.

Расселение рыб за пределами естественного ареала может сопровождаться заносом неспецифичных паразитов, которые становятся причиной

эпизоотий аборигенных видов. Широко известна гибель аральского шипа *Acipenser nudiiventris* от моногеней *Nitzschia sturionis*, перешедшей на шипа при пересадке севрюги *A. stellatus* из Каспийского в Аральское море [Лутта, 1941]. В 70-е годы прошлого столетия в реки Скандинавии была занесена моногеней *Gyrodactylus salaris*. Паразит перешел на местные популяции атлантического лосося и быстро расселился, что привело к катастрофической потере лосося [Malmberg, 1989]. Нематода *Anguillicola crassus* была интродуцирована в водоемы Европы вместе с перевозимым японским угрем *Anguilla japonica*. Она вызвала массовую гибель европейского угря

*A. anguilla* и практически уничтожила его популяцию [Molnar et al., 1994; Sures, Knopf, 2004]. Микроспоридия *Myxobolus cerebralis* была интродуцирована из Европы в США и стала причиной смерти лососевых [Granath et al., 2007]. Азиатский паразит *Bothriocephalus acheilognathi* стал одним из широко распространенных паразитов в мире [Marcogliese, 2008].

Целью данной работы является изучение фауны паразитов обыкновенного подкаменщика (*Cottus gobio* L.), занесенного в р. Утсйоки (Северная Финляндия), а также оценка влияния паразитов вселенца на паразитофауну аборигенных рыб данного водоема.

По материалам середины XX столетия [Берг, 1949] данный вид населял водоемы Европы, за исключением Испании, Италии, Греции и Кавказа. Отсутствовал на Кольском полуострове, в Норвегии и северной Великобритании. В последующие годы подкаменщик широко расселился по водоемам Европы, от Пиренейского и Апеннинского полуостровов до Уральских гор, но по-прежнему не был отмечен в Ирландии, на севере Англии и в Норвегии [Атлас..., 2002].

До 1970-х годов подкаменщик также не был отмечен и в водоемах Северной Финляндии. Однако в 1979 г. регулярные мониторинговые исследования рыбного населения р. Утсйоки (Северная Финляндия) впервые зарегистрировали единичную встречаемость бычка-подкаменщика. Уже к 1985 г. было установлено мозаичное расселение популяций вселенца, а спустя 7 лет он отмечался на всем протяжении реки. Появление нового вида в водоеме эти авторы связывают с использованием рыбаками бычка в качестве приманки при ловле лосося, либо со сбросом воды в реку из цистерн при перевозке рыбы на рыболовные фермы Северной Норвегии [Pihlaja et al., 1998]. Поэтому интересно проследить, как сложился видовой состав паразитов подкаменщика к середине 1990-х годов, и тенденции его изменений (2007 г.).

Также делается попытка оценить влияние паразитов подкаменщика на паразитофауну молоди атлантического лосося.

### Материал и методы

Река Утсйоки (70°N, 27°E) является одним из самых больших притоков пограничной между Финляндией и Норвегией реки Тено и расположена в финской части ее водосбора [Erkinaro, Erkinaro, 1998]. Она представляет собой сложную речную систему с небольшими, но многочисленными озеровидными расширениями. Рыбу для исследования отлавливали элетроловом на мелководных порожистых участках реки и ее притоках (рис. 1).

Методом полного паразитологического вскрытия в р. Утсйоки исследовано по 15 экз. бычков-подкаменщиков в 1993 г. в районе Патонива, и в 2007 г. в районе Савела (рис. 1). Для оценки зараженности подкаменщика плероцеркоидами *Schistocephalus solidus* нами было дополнительно отловлено на тех же местах 92 экз. в 1995 г. (Патонива) и 44 экз. рыб в 2007 г. (Савела). Для выявления последствий вселения подкаменщика в 1993, 2006 и 2007 гг. были исследованы по 15 экз. молоди атлантического лосося, обитающих на порогах и малых притоках на протяжении всей реки (рис. 1).

Все работы выполнены в сентябре. У исследуемых рыб измеряли общую длину тела (АВ, мм) и массу (г). Сбор, фиксацию и камеральную обработку паразитов проводили по общепринятой методике [Быховская-Павловская, 1985]. Для видовой идентификации обнаруженных паразитов, использовали ключи «Определитель фауны пресноводных паразитов рыб водоемов СССР» [1984, 1985, 1987] и Судариков и др. [2002].

Для количественной характеристики зараженности рыб использовались следующие показатели:

1. Экстенсивность инвазии (Е) или процент заражения (%).

$$E = (N_i \cdot 100)/N,$$

где  $N_i$  – количество зараженных рыб,  
 $N$  – количество исследованных рыб.

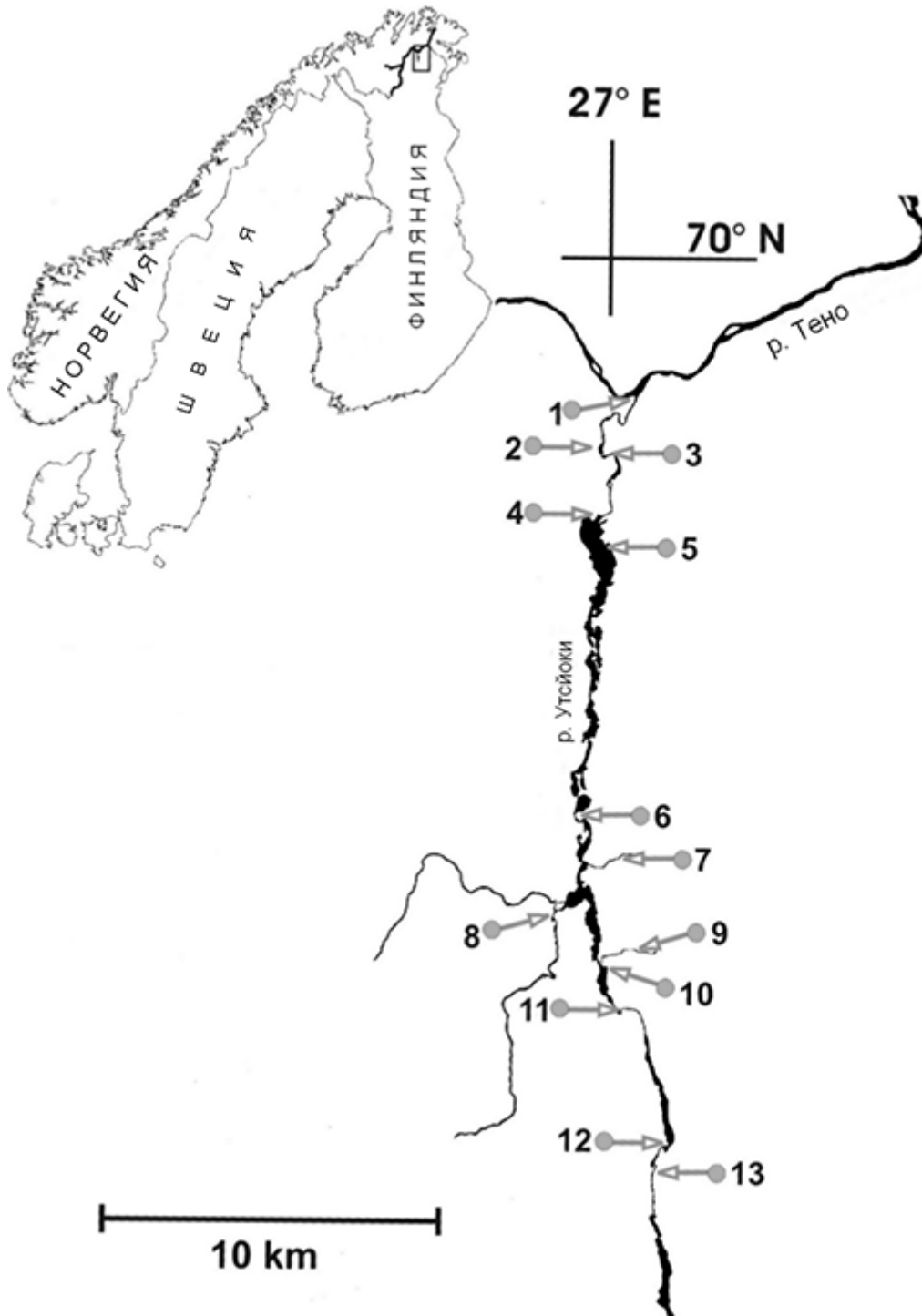
2. Средняя интенсивность заражения  
 (экз. на рыбу), или индекс обилия ( $M$ ).

$$M = \sum n/N,$$

где  $N$  – количество исследованных рыб,

$\sum n$  – сумма всех паразитов, обнаружен-  
 ных на исследованных рыбах.

Статистический анализ показателей  
 зараженности и распределения  
 численности паразитов проводился с  
 использованием программы Quantitative  
 Parasitology (QP) [Rozsa et al., 2000].



**Рис. 1.** Места сбора материала.

1. Устье р. Утсйоки, 2. Скулпул, 3. Савела, 4. Мантокоски, 5. Мантоярви,  
 6. Патонива, 7. Рассийоки, 8. Кевойоки, 9. Тсискулйоки, 10. Тсискулнива,  
 11. Кенескоски, 12. Вяйлакоски, 13. Леппала.

**Таблица 1.** Паразитофауна обыкновенного подкаменщика в различные годы и из различных мест обитания в р. Утсйоки.

Название паразита	Орган	Патонива, сентябрь, 1993		Савела, сентябрь, 2007	
		Е, % зара- жения	М, индекс обилия	Е, % зара- жения	М, индекс обилия
<i>Myxobilatus fragilicaudus</i>	почки	6.6	+	13.2	+
<i>Apiosoma cotti</i>	пов. тела, рот. полость	40.0	+	60	+
<i>Schistocephalus solidus</i>	полость тела	26.7	0.6	19.8	0.2
<i>Diplostomum volvens</i>	ст. тело глаза	60.0	4.2	100	46
<i>Apatemon gracilis</i>	мезентерий, серд. сумка, ст. тело глаза	67	1.0	93	43.3
<i>Raphidascaaris acus l.</i>	печень	33.3	0.5	20	0.3
Исследовано рыб		15		15	

## Результаты

### Паразитофауна обыкновенного подкаменщика

Всего у исследованных рыб обнаружено 7 видов паразитов 5 систематических групп: Cnidosporidia – 1, Ciliophora – 1, Cestoda – 1, Trematoda – 3, Nematoda – 1 (табл. 1). В соотношении паразитов с прямым и сложным циклом развития преобладают последние (2 и 5, соответственно). Среди первых наиболее часто встречалась *Apiosoma cotti*, реже миксоспоридия *Myxobilatus fragilicaudus* – виды, специфичные для подкаменщика. Из паразитов со сложным циклом развития к массовым, следует отнести нематод *Raphidascaaris acus* и метацеркарий родов *Diplostomum* и *Apatemon* (табл. 1). Указанные виды составляют основу фауны на всех обследованных участках. Заражение личинками трематод происходит на стадии церкарии при активном внедрении их в хозяина. Встречаемость у подкаменщика нематод *R. acus* указывает на то, что основу рациона исследованных рыб составляют личинки насекомых и олигохеты. Роль планктона в питании рыб, так же значима, о чем свидетельствует зара-

женность плероцеркоидами цестоды *Schistocephalus solidus*.

Сравнительный анализ фауны паразитов обыкновенного подкаменщика [Румянцев и др., 2003] указывает, что в местах достижения края ареала паразитофауна обыкновенного подкаменщика значительно обедняется, при этом основу составляют личинки трематод родов *Apatemon* и *Diplostomum*, а также специфичные виды, включающие миксоспоридий *Myxobilatus fragilicaudus* и цестод *Schistocephalus solidus*, что мы и наблюдаем у подкаменщика р. Утсйоки.

За анализируемый период времени паразитофауна бычка-подкаменщика не претерпела серьезных изменений. Вселившись в р. Утсйоки, где существуют благополучные популяции лосося и кумжи, подкаменщик не приобрел ни одного нового вида паразитов. Например, трематода *Crepidostomum farionis* в значительной степени инвазирует молодь лососевидных на данной территории [Иешко и др., 2011], и может входить в число паразитов подкаменщика, как это указано для Онежского озера [Румянцев и др., 2003], но у подкаменщика р. Утсйоки нами отмечена не была. Аналогичная ситуация с метацерка-



рями *Ichthyocotylurus erraticus* и *Tyloodelphys clavata*, которые зарегистрированы как паразиты бычка-подкаменщика в разных частях ареала, но отсутствуют у него в данной системе.

Зараженность основными видами существенно не изменилась, за исключением показателей встречаемости метацеркарий трематод. При этом процент заражения бычков *Diplostomum volvens*, вырос примерно в два, а интенсивность заражения увеличилась практически в 10 раз (табл. 1.). С другой стороны метацеркарии трематод *Apatemon gracilis*, появившиеся в реке вместе с расселившимся бычком-подкаменщиком дали еще более высокие значения роста интенсивности инвазии. Если в 1993 г. индекс обилия у исследованных рыб не превышал 1 (при экстенсивности заражения 67%), то в 2007 г. он составил 43.3 экз./на рыбу (при встречаемости 93%).

Увеличение зараженности этим новым для р. Утсйоки видом, отмечено не только для бычка, но и для аборигенного вида – молоди атлантического лосося. Существенным отличием данных, полученных в 2006–2007 гг., стало массовое заражение молоди лосося метацеркариями *Apatemon gracilis* [Иешко и др., 2011]. Личинки данного вида могут быть патогенны для рыб, вызывая множественные кровоизлияния [Судариков, 1984].

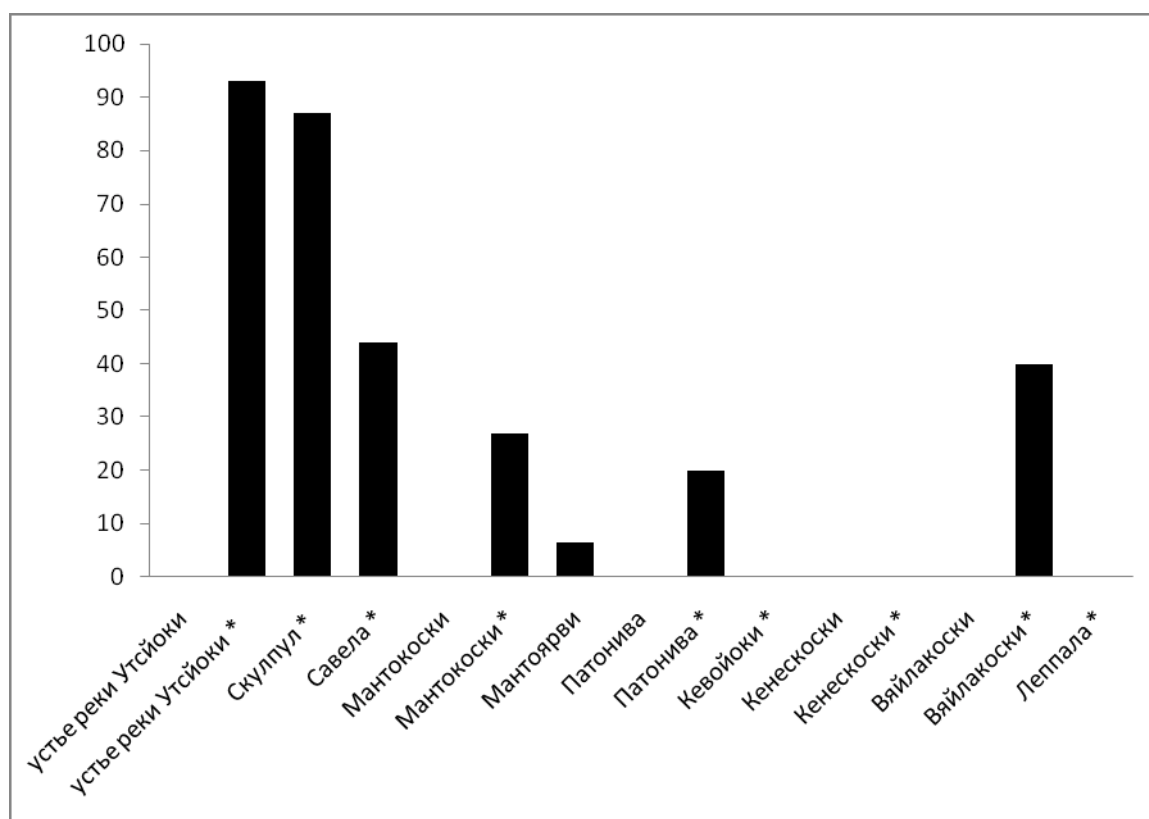
Личинки этих трематод встречались практически по всей системе р. Утсйоки, тогда как ранее (1993–1995 гг.) данный вид был отмечен только однажды в оз. Мантоярви (рис. 2). Данный факт мы связываем именно с массовым расселением и ростом численности бычка-подкаменщика *Cottus gobio* L. Являясь основным хозяином *A. gracilis*, подкаменщик, по мере расселения, способствовал переходу этого паразита на аборигенные виды рыб, населяющих р. Утсйоки, в частности молодь атлантического лосося.

По всей видимости, паразит нашел благоприятные условия для существования в данной системе, так как в исследуемом регионе обитают животные, составляющие все звенья его жизненного цикла. По данным Сударикова [1984], не менее 42 видов птиц могут выступать в роли дефинитивных хозяев *Apatemon gracilis*, из них 27 обитают в изучаемом регионе. Первый промежуточный хозяин – брюхоногий моллюск *Lymnaea peregra* также является обычным обитателем данного региона [Laine, 1964; Silvola, 1964; Naukioja, 1971; Kevo notes, 1984, 1988].

### **Зараженность плероцеркоидами *Schistocephalus solidus* (Muller, 1776)**

Личинки цестод *Schistocephalus solidus* являются обычными паразитами бычка-подкаменщика и трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*). Согласно Дубининой [1966] у *Sch. solidus* число члеников может варьировать от 80 до 150, а у плероцеркоидов из бычков их число может достигать 175, но не превышать 200. Цестоды, паразитирующие в бычках из р. Утсйоки, имели несколько большее число члеников, которое изменялось от 122 до 189 при средних значениях 144 [Chubb et al., 2006]. Эти же авторы кроме установленных морфологических различий, проведя микросателлитный анализ, показали существование двух генетически разнородных популяций гельминтов, обитающих в бычках и колюшке. На этом основании цестоды из бычка-подкаменщика были описаны как новый вид *Schistocephalus cotti* n. sp.

На наш взгляд, описание нового вида плохо обосновано и результаты микросателлитного анализа даны без должного контроля, требуется более детальный анализ генетической структуры плероцеркоидов рода *Schistocephalus*, обитающих в 3-х и 9-ти иглой колюшках, а так же бычке-подкаменщике. На основании вышесказанного, в настоящей статье мы оставляем за плероцеркоидами старое название *Schistocephalus solidus*.



**Рис 2.** Особенности зараженности молоди лосося метацеркариями *Apatemon gracilis* (%) в различных участках и притоках р. Утсйоки в 1993–1995 гг. и 2006–2007 гг.\*

Исследования 1993–2007 гг. показали, что зараженность бычков плероцеркоидами в р. Утсйоки была относительно не высокой (табл. 1). Дополнительные исследования встречаемости *Sch. solidus* и распределения численности паразита в популяции бычка-подкаменщика показали, что зараженность исследованных бычков в указанные годы и участках реки практически не различались (табл. 2). В обоих случаях установлено, что распределение численности *Sch. solidus* в популяции хозяев моделировалось негативно-биномиальным распределением (НБР), параметры которого представлены в табл. 2. Установленные значения параметров НБР –  $p$  и  $k$  имели невысокие значения, свидетельствуя тем самым о высокой агрегированности распределения паразитов в популяции хозяев. Данный тип распределения демонстрирует выраженную устойчивость в сложившихся отношениях паразит–хозяин, при которых в популяции хозяев доминируют слабо

зараженные и рыбы без паразитов. Данный факт также свидетельствует в пользу того, что цестоды подкаменщика в р. Утсйоки, являются его обычным видом.

### Обсуждение

Проведенные исследования дали возможность охарактеризовать не только процесс расселения бычка-подкаменщика, за пределы своего естественного ареала, но и определить те последствия, которые были связаны с распространением и новых видов паразитов. Полученные данные о видовом составе паразитов подкаменщика дают основания считать, что вселение рыб проходило взрослыми особями, со своими специфичными паразитами. Об этом свидетельствует в первую очередь сохранение зараженности специфичными видами – миксоспоридиями *Myxobilatus fragilicaudus*, апиозом *Apiosoma cotti*, плероцеркоидами цестоды *Schistocephalus solidus* и метацеркариями *Apatemon gracilis*.

**Таблица 2.** Показатели зараженности и распределения численности плероцеркоидов *S. solidus* в популяции подкаменщика р. Утсйоки в разные годы и различных участках.

	Число исследованных хозяев	Infected	E, %	M, индекс обилия (экз.)	Дисперсия	Параметры НБР	
						<i>k</i>	<i>p</i>
Патонива, 1995 г.	92	23	25.0	0.47	1.02	0.330	0.46
Савела, 2007 г.	44	13	29.5	0.57	1.65	0.365	0.35

Сравнительный анализ встречаемости и распределения численности плероцеркоидов *Schistocephalus solidus*, в популяции бычка-подкаменщика, в разные годы указывает на устойчивый характер сложившихся отношений в системе паразит–хозяин. На имеющемся большом материале Сеппала с соавторами [Seppala et al., 2007] не удалось показать влияние зараженности плероцеркоидами на рост рыб, в связи с чем ими делается вывод, что заражение паразитом не носит характер эпизоотии и не влияет на смертность бычка в р. Утсйоки. Выполненный нами анализ характера распределения численности *Sch. solidus* и отмеченная стабильность параметров распределения за более чем 10-летний период, также подтверждает это наблюдение.

За прошедшее время акклиматизации подкаменщика заметно возросла его численность, он широко расселился по р. Утсйоки и в настоящее время стал супердоминантным видом в структуре рыбного населения реки. На его долю при тотальном облове приходится 80% общего улова. Инвазия бычка-подкаменщика в р. Утсйоки привела к изменению структуры рыбного населения и сложившихся трофических связей обитающих в водоеме рыб. Новый вид стал конкурентом в питании молоди атлантического лосося, форели, хариуса, сига, а так же выступил как фактор, ухудшающий условия размножения взрослых лососей и других аборигенных рыб, выедая их икру и молодь [Jorgensen et al., 1999; Pihlaja et al., 2003].

Наряду с экологическими изменениями в структуре рыбного населения реки вселение чужеродного вида рыб обусловило проникновение и расселение нового для этого водоема вида паразита *Apatemon gracilis*. Практически за 30-летний период бычок-подкаменщик стал доминирующим видом р. Утсйоки. При этом, только за последние 10 лет существенно изменился характер зараженности личинками трематод. В 2007 г. уже практически все исследованные рыбы были заражены *A. gracilis*, а интенсивность заражения возросла в 40 раз (табл. 1). Оценивая современную ситуацию можно предположить, что зараженность этим видом будет расти и в дальнейшем. В настоящее время *A. gracilis* широко встречается у молоди лосося (рис. 2), а также, видимо, у других аборигенных лососевых рыб в реке. Заражение паразитом происходит при активном внедрении церкарий (личинки *A. gracilis* развивающиеся в моллюсках – первых промежуточных хозяевах паразита) через покровы рыб, что может приводить к гибели младших возрастных групп рыб при высокой интенсивности инвазии.

Следует отметить, что распространение и рост зараженности рыб трематодами рода *Diplostomum* и *Apatemon*, как это было показано рядом исследователей [Новохацкая, Иешко, Лебедева, 2005; Иешко, Новохацкая 2007, 2008] является индикатором, свидетельствующим о развитии в северных водоемах процессов эвтрофирования.

Таким образом, за более чем 10-летний период паразитофауна бычка, вселившегося в р. Утсйоки, не претерпела качественных изменений. В то же время наблюдается значительный рост зараженности бычка метацеркариями *Diplostomum volvens* и *Apatemon gracilis*. Особо следует обратить внимание на последнего. Этот паразит в настоящее время широко встречается у молоди лосося и может стать причиной ее гибели.

### Благодарности

Авторы признательны к.б.н. Новохацкой О.В. за помощь в сборе и обработке материала. Работа выполнена при поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (госконтракт от 05 апреля 2010 г. № 2.740.11.0700).

### Литература

- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 2 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 253 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч.3. М.; Л., 1949. С. 929–1382.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 1985. 121с.
- Дубинина М.Н. Ремнецы Cestoda, Ligulidae фауны СССР. М.; Л., 1966. 260 с.
- Иешко Е.П., Барская Ю.Ю., Лебедева Д.И., Новохацкая О.В., Каукоранта М., Ниемеля Э. Особенности паразитофауны молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.), форели (*Salmo trutta* L.) и гольца (*Salvelinus alpinus* L.) системы реки Утсйоки (Северная Финляндия) // Паразитология. Т. 45 (1). 2011. С. 26–36.
- Иешко Е.П., Новохацкая О.В. Закономерности сукцессии паразитофауны рыб эвтрофируемых водоёмов // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 5. С. 696–701.
- Иешко Е.П., Новохацкая О.В. Экологические аспекты динамики фауны паразитов рыб озерных сообществ // Сб. науч. тр. ГОСНИИОРХ. 2007. Вып. 337. С. 295–306.
- Лутта А.С. Воспаление жабр у *Acipenser nudiiventris*, вызванное моногенетическим сосальщиком *Nitzschia sturionis* Abildg. // Зоол. журн., 1941. 20. 4–5. С. 520–527.
- Новохацкая О.В., Иешко Е.П., Лебедева Д.И. Многолетние изменения паразитофауны сиговых (Coregonidae) рыб Сямозера (Южная Карелия) // Лососевидные рыбы Восточной Финноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 97–102.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. 431с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Паразитические многоклеточные (Первая часть). Л.: Наука, 1985. 425 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Румянцев Е.А., Иешко Е.П., Шульман Б.С. Формирование паразитофауны обыкновенного подкаменщика (*Cottus gobio* L.) (Pisces: Cottidae). // Паразитология, 2003. Т. 37, вып. 2. С. 140–144.
- Судариков В.Е. Трематоды фауны СССР. Стригеиды. М.: Наука, 1984. 168 с.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов России / Отв. ред. В.И. Фрезе. Т. 1. М.: Наука, 2002. 298 с.
- Chubb J.C., Seppala T., Luscher A., Milinski M., Valtonen E.T. *Schistocephalus cotti* n. sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) plerocercoids from bullheads *Cottus gobio* L. in an Arctic

- river in Finland, with a key to the plerocercoids of the Palaearctic species of the genus // Syst Parasitol. 2006. V. 65. P. 161–170.
- Erkinaro J., Erkinaro H. Feeding of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in the subarctic River Teno and three tributaries in northernmost Finland // Ecology of Freshwater Fish. 1998. V. 7. P. 13–24.
- Granath W.O., Gilbert M.A., Wyatt-Pescador E.J., Vincent E.R. Epizootiology of *Myxobolus cerebralis*, the causative agent of salmonid whirling disease in the Rock Creek drainage of West-Central Montana // J. Parasitol., 2007. V. 93. P. 104–119.
- Haukioja, E. Summer schedule of some subarctic passerine birds with reference to postnuptial moult // Reports from the Kevo Subarctic Research Station. 1971. V. 7. P. 60–69.
- Jorgensen L.; Avundsen P.-A.; Gabler H.-M.; Halvorsen M.; Erkinaro J.; Niemela E. Spatial distribution of Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) and bullhead (*Cottus gobio* L.) in lotic and lentic habitats of a diversified watercourse in Northern Fennoscandia // Fisheries research. 1999. V. 41 (20). P. 201–211.
- Kevo notes: Invertebrates of Inari Lapland, Finland. 1984. 120 p.
- Kevo notes: Vertebrates of Inari Lapland. 1988. 12 p.
- Laine H.: Notes on some southern bird species found in the vicinity of Kevo in Utsjoki, Finnish Lapland // Reports from the Kevo Subarctic Research Station. 1964. V. 1. P. 295–300.
- Malmberg G. Salmonid transports, culturing and *Gyrodactylus* infections in Scandinavia // Parasites of Freshwater Fishes of North-West Europe. Petrozavodsk. 1989. P. 88–104.
- Marcogliese D.J. First Report of the Asian Fish Tapeworm in the Great lakes // J. Great Lakes Res. 2008. V. 34. P. 566–569.
- Molnar K., Szekely Cs., Perenyi M. Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoida) infection in eels of Lake Balaton, Hungary // Folia Parasitol. 1994. V. 41. P. 193–202.
- Pihlaja O., Julkunen M., Niemela E., Erkinaro J. Changes in the density of introduced bullhead, *Cottus gobio* L., and its impact on juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., densities in a sub-Arctic salmon river in northern Finland // Fisheries Management and Ecology. 2003. V. 5 (3). P. 189–199.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // Journal of Parasitology. 2000. V. 86. P. 228–232.
- Seppala T., Chubb J.C., Niemela E., Valtonen E.T. Introduced bullheads *Cottus gobio* and infection with plerocercoids of *Schistocephalus cotti* in the Utsjoki, an Arctic river in Finland. // Journal of Fish Biology. 2007. V. 70. P. 1865–1876.
- Silvola T. On the land molluscs of the Kevojoki River valley in Finnish Lapland // Reports from the Kevo Subarctic Research Station. 1964. V. 1. P. 250–268.
- Sures B., Knopf K. Parasites as a threa to freshwater eels? // Science. 2004. V. 304. P. 209–211.

# BULLHEAD *COTTUS GOBIO* L. INVASION IN UTSJOKI RIVER (NORTHERN FINLAND): PARASITOLOGICAL ASPECTS

© 2012 Ieshko E.P.<sup>1</sup>, Shulman B.S.<sup>2</sup>, Lebedeva D.I.<sup>1</sup>,  
Barskaja Yu.Yu.<sup>1</sup>, Niemela E.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, 185910,  
e-mail: [ieshko@krc.karelia.ru](mailto:ieshko@krc.karelia.ru)

<sup>2</sup> Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences St.-Petersburg, 199034,  
e-mail: [shulman\\_vermes@zin.ru](mailto:shulman_vermes@zin.ru)

<sup>3</sup> Finnish Game and Fisheries Research Institute, Helsinki, Finland,  
e-mail: [eero.niemela@rktl.fi](mailto:eero.niemela@rktl.fi)

The first specimens of bullhead (*Cottus gobio* L.) were found in the Utsjoki River (the Teno River tributary) in 1979. The fish had distributed widely in the lake-river system during next years. The bullhead parasite fauna was studied in 1993 and 2007. Parasite species composition had not changed much during this period, only *Diplostomum* and *Apatemon* metacercaria invasion was increased.

On the whole, characteristics of occurrence and number distribution of plerocercoids *Schistocephalus solidus* in the population of bullhead did not changed. The observed increase in juvenile Atlantic salmon infection by trematoda *Apatemon gracilis* can be considered as the negative effects of bullhead invasion in the region.

**Key words:** goby, introduction, invasion, parasite fauna, the Utsjoki River, Northern Finland.

# ОБНАРУЖЕНИЕ *ECHINOCOCCUS* *MULTILOCULARIS* (LEUCKART, 1856) У ОНДАТРЫ (*ONDATRA ZIBETHICUS*) ДЕЛЬТЫ РЕКИ СЕЛЕНГИ (РОССИЯ)

© 2012 Мазур О.Е., Фомина А.С.

Институт общей и экспериментальной биологии  
Сибирского отделения РАН, Улан-Удэ, 670047,  
e-mail: [olmaz33@yandex.ru](mailto:olmaz33@yandex.ru)

Поступила в редакцию 10.04.2012.

В печени ондатры (*Ondatra zibethicus*) из дельты реки Селенги (республика Бурятия, Россия), впервые обнаружена метацестода *Echinococcus multilocularis* (Leuckart, 1858). Установлено, что ондатра, являясь чужеродным видом в новой экосистеме, включилась в паразитарную систему *E. multilocularis* в качестве промежуточного хозяина. Альвеолярный эхинококкоз отмечен у 4.4% зверьков.

**Ключевые слова:** ондатра, *Echinococcus multilocularis*, альвеолярный эхинококкоз, река Селенга, Россия.

## Введение

Цестоды *Echinococcus multilocularis* (Leuckart, 1858) (род *Echinococcus* Rudolphi, 1801; семейство Taeniidae Ludwig, 1886) широко распространены в Голарктике. Ларвальная форма *E. multilocularis* (метацестода) в природных популяциях регистрируется в странах Европы, Азии и Северной Америки [Wilson, Rausch, Wilson, 1995; Eckert, Deplazes, 1999; Miterpakova et al., 2006; Torgerson et al., 2010]. Исследования показали расширение ареала *E. multilocularis* до юга центральной части Европы (северная Италия, центральная Франция, Словакия, Австрия) [Boucher et al., 2005; Romig, Dinkel, Mackenstedt, 2006]. В России *E. multilocularis* отмечен в Якутии, Башкирии, Татарстане, в Красноярском крае, в Магаданской, Новосибирской, Томской, Омской, Тюменской, Челябинской областях, в Алтайском крае, на Дальнем Востоке [Петров, 1958; Кикоть, Трускова, Козырева, 1983].

*E. multilocularis* на ларвальной фазе развития является возбудителем альвеолярного эхинококкоза мелких млекопитающих, преимущественно грызунов различных семейств. Человек, тоже включается в жизненный цикл паразита как промежуточный хозяин, однако не играет роли в циркуляции инвазии. Альвеолярный эхинококкоз является опасным зоонозом, так как вызывает тяжелые органические и системные поражения и высокую смертность промежуточных хозяев [Бессонов, 1998; Dai, Gottstein, 1999; Culafić et al., 2007]. Дефинитивными хозяевами цестоды *E. multilocularis* являются хищные млекопитающие (семейства Canidae, Mustelidae).

Ондатра (*Ondatra zibethicus*) (Linnaeus, 1766) (род *Rodentia*, семейство Cricetidae) играет важную роль в формировании биоразнообразия в Байкальском биоценозе, определяя структуру сообществ околородных млекопитающих. Зверек представляет интерес в паразитологическом аспекте,



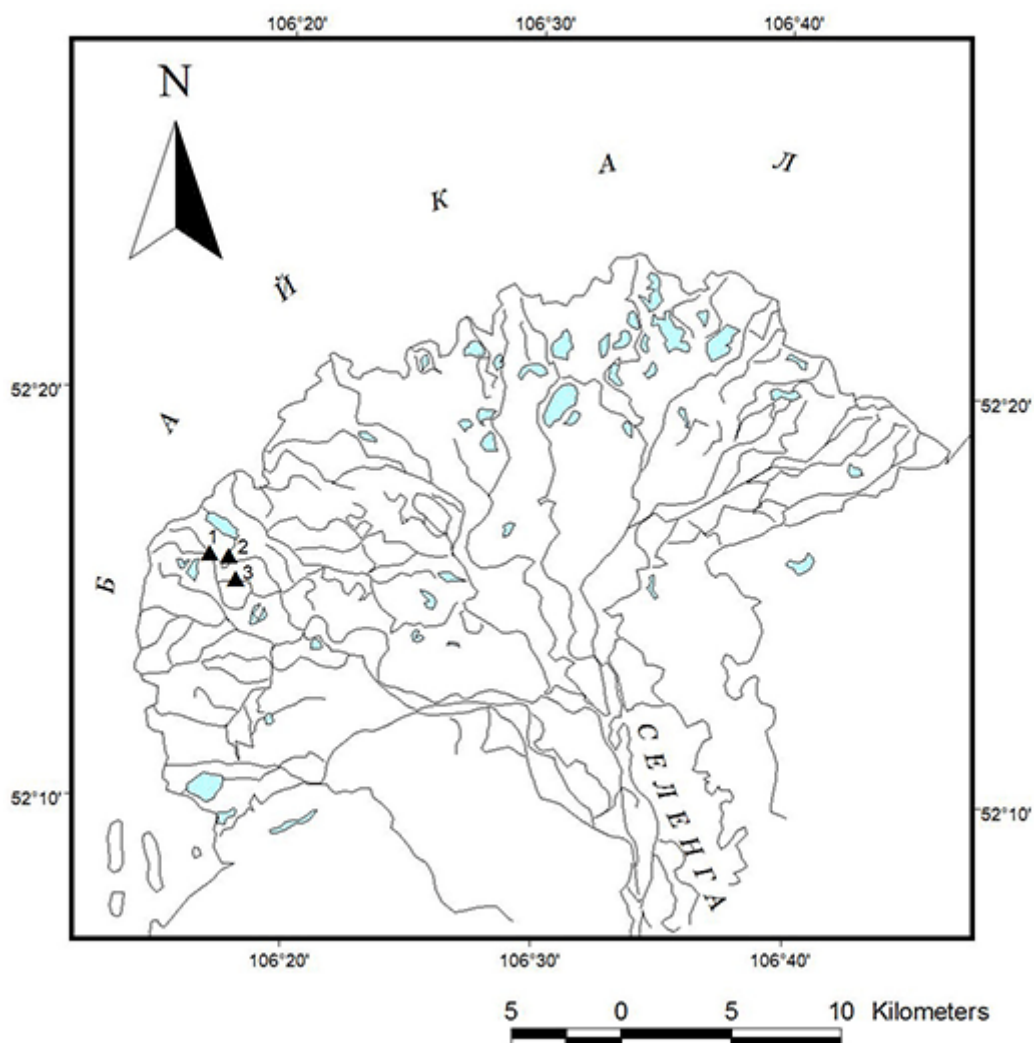
так как является окончательным, промежуточным и резервуарным хозяином многих опасных инвазий, в том числе имеющих природно-очаговое значение [Максимов, 1975]. В Бурятии гельминтологические исследования ондатры проводили в 1950–1980 гг. Ларвальная форма *E. multilocularis* зарегистрирована в популяции ондатры Баргузинской котловины [Елтышев, 1975]. В гельминтофауне ондатры дельты р. Селенги в тот период цестода *E. multilocularis* не отмечена [Мачульский, 1958; Жалцанова, 1992].

Ондатра не эндемичный вид в Байкальском регионе и обнаружение аборигенных инвазий позволяет решить вопросы образования и структуры паразитофауны этого чужеродного для данной экосистемы вида.

### Материал и методы исследования

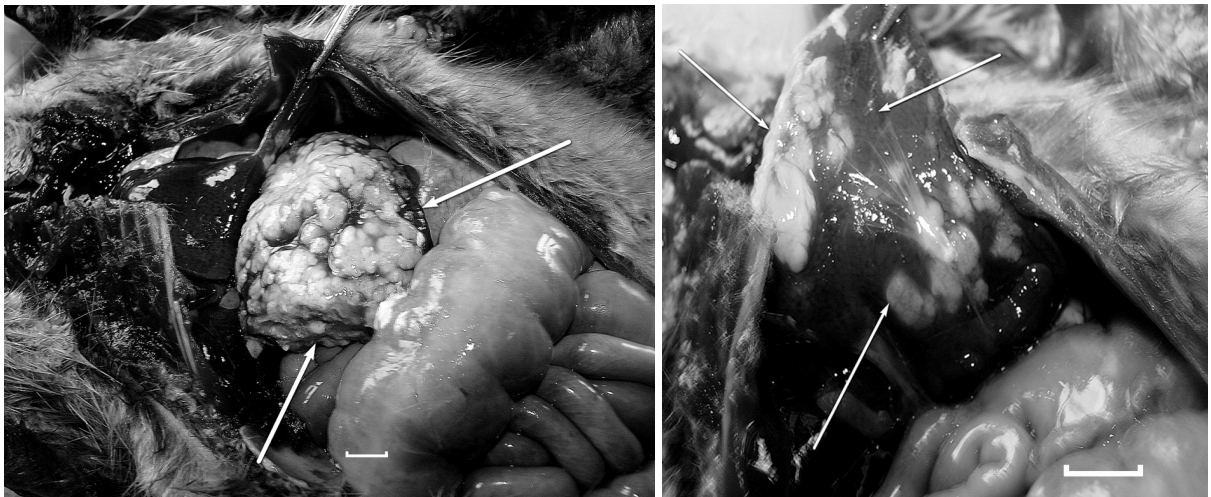
Дельта р. Селенги – главной речной системы бассейна оз. Байкал, является местом расселения самой многочисленной популяции ондатры в республике Бурятия (Россия). Район исследования относится к болотным и водно-болотным экосистемам с развитой гидросетью и низкорослой растительностью. Для этой местности характерна низкая амплитуда сезонных и суточных колебаний температуры и влажности воздуха [Дельта реки..., 2008].

Материал для исследований получен от ондатр, добытых отстрелом с июня по октябрь 2011 г. из различных участков южной части дельты реки (протоки Харауз, Мосалиха, Толстая ножка) (рис. 1).



**Рис. 1.** Находки метацестод *Echinococcus multilocularis* у ондатр в дельте реки Селенги (протоки Харауз (1), Толстая ножка (2), Мосалиха (3)).





**Рис. 2.** Печень ондатры с метацестодами *Echinococcus multilocularis*.

Определение возраста животных проводили по методу Цыганкова [1955], основанному на различиях в весе, длине тела и стертости зубов. Методом неполных гельминтологических вскрытий исследовано 69 экз. ондатр. Органы брюшной и грудной полости животных были рассмотрены макроскопически на наличие метацестод. Пораженные метацестодами органы зафиксированы в 70% спирте, для дальнейшего микроскопического исследования.

#### Результаты и их обсуждение

При исследовании паразитофауны ондатры в печени животных были обнаружены метацестоды *E. multilocularis*. Из 69 экз. ондатр паразит отмечен у двух особей (самец и самка) в летней выборке и у одной особи (самка) в осенней выборке. Зараженность ондатр *E. multilocularis* составила 4.4%. Все зараженные ондатры представлены старшими возрастными группами (3+).

Метацестоды печени ондатры были представлены конгломератами, в виде пузырей, молочно-белого, иногда желтоватого цвета, в диаметре до 1 см, плотно прилегающих, или сросшихся друг с другом (рис. 2).

Оболочки некоторых пузырьков были полупрозрачными и содержали жидкость. При микроскопическом исследовании в цистах выявлялись многочисленные протосколексы.

Ондатра включается в эпизоотическую цепь альвеолярного эхинококкоза, как промежуточный хозяин. Заражение животных происходит в результате поедания растительности, инвазированной яйцами паразита от дефинитивных хозяев. Яйца цестоды содержат онкосферы, которые освобождаются от оболочки во время своего прохождения через желудочно-кишечный тракт. Онкосферы проникают в стенку кишечника, достигают лимфатических и кровеносных сосудов и по системе воротной вены переносятся в печень. В печени онкосферы формируют ларвоцисту. Печень – исключительно первичный орган для развития ларвальной стадии паразита, однако, *E. multilocularis* может давать «метастазы» в смежные и отдаленные органы, подобно злокачественной опухоли. Созревшие инвазионные протосколексы метацестоды при попадании в желудочно-кишечный тракт дефинитивного хозяина дают развитие имаго паразита.

Ондатра имеет северо-американское происхождение; в 1930-х гг. была завезена и интродуцирована в бассейне оз. Байкал из Финляндии и с Больших Соловецких островов. Заселяя водоемы, ондатра акклиматизировалась в биоценозе и ее численность уже через несколько лет достигла промысловых значений. Первые находки *E. multilocularis* у ондатры в Бурятии

получены в Баргузинской популяции (р. Баргузин, республика Бурятия) в 1971–1975 гг. [Елтышев, 1975]. Экстенсивность инвазии (ЭИ) животных составила 0.5%. Других данных по зараженности ондатры *E. multilocularis* в Восточной Сибири не обнаружено. На Дальнем Востоке и в Западной Сибири России уровень инвазии ондатры *E. multilocularis* в 1950–1970-е гг. составил 0.14–10% [Максимов, 1975; Кикоть, Трускова, Козырева, 1983]. В Европейских странах в 1995–2005 гг. у ондатры ЭИ *E. multilocularis* также варьировалась и достигала 39% [Miterpakova et al., 2006]. По-видимому, различная зараженность ондатры в разных зоогеографических зонах зависит от плотности популяции зверька и хищников в биоценозе, а также от абиотических факторов, создающих благоприятные природно-климатические условия для биологического цикла развития паразита.

Источником заражения ондатры альвеолярным эхинококкозом в дельте р. Селенги, очевидно, служат американская норка (*Neovison vison* Schreber, 1777), обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) и собака (*Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758), являющиеся в регионе врагами зверька. В Бурятии зараженность *E. multilocularis* у хищных млекопитающих не учитывается ветеринарной статистикой. Вместе с тем, известно, что в 1970–80-х гг. ЭИ *E. multilocularis* у лисиц в бассейнах рек Селенги и Баргузин составляла 15–40% [Жалцанова, 1992]. Согласно литературным данным, ЭИ лис в Якутии достигала 18% [Губанов, 1964], в Словакии – 56.9% [Miterpakova et al., 2006], в Бельгии – 22.1% [Mathy et al., 2009]. Высокая зараженность хищных млекопитающих, обуславливает, активный обмен паразитами среди промежуточных и дефинитивных хозяев. По данным Жалцановой [1992], метацестоды *E. multilocularis* на территории Бурятии отмечены также у грызунов семейств беличьи

(длиннохвостый суслик, ЭИ 0.9), мышевидные (серая крыса, ЭИ 12.0) и песчанковые (когтистая песчанка, ЭИ 0.5), имеющих тесные экологические связи с хищниками.

Дополнительным фактором для расширения ареала паразита в регионе является то, что в период массовых промысловых заготовок оставленные охотниками тушки зверей становятся легкой добычей для диких плотоядных, а также собак. Такая ситуация создает угрозу для формирования и синантропных очагов альвеолярного эхинококкоза.

### Заключение

Согласно полученным результатам, ондатра в новом для нее биоценозе успешно включилась как промежуточный хозяин в паразитарную систему *E. multilocularis*. Приуроченность альвеолярного эхинококкоза к мезофильным биотопам [Шайкенов, 2003], наличие экологической предпосылки для контакта промежуточных и дефинитивных хозяев и установленная их зараженность *E. multilocularis* в республике Бурятия, позволяют утверждать, что дельта р. Селенги является потенциальным природным очагом альвеолярного эхинококкоза. Ясность в вопросе его формирования в дельте р. Селенги внесут дальнейшие целенаправленные исследования.

### Благодарности

Авторы признательны заведующему лабораторией паразитологии и экологии гидробионтов Института общей и экспериментальной биологии СО РАН д.б.н. Н.М. Пронину за организацию полевых работ, охотнику Д.Н. Никонову за бесценную помощь в добыче животных, к.б.н. Д.В. Матафонову (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН) за помощь в подготовке карты-схемы.

Работа была выполнена в рамках проекта СО РАН VI.43.1.3 и программы Президиума РАН «Живая природа...» (проект 30.11).

## Литература

- Бессонов А.С. Эхинококкоз *Echinococcus multilocularis* – альвеолярный гидатидоз в странах СНГ // Ветеринария. 1998. № 4. С. 31–34.
- Губанов Н.М. Гельминтофауна промысловых животных Якутии. М: Наука, 1964. 163 с.
- Дельта реки Селенги – естественный биофильтр и индикатор состояния озера Байкал / Отв. ред. А.К. Тулохонов, А.М. Плюсин; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Байкальский институт природопользования [и др.]. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 314 с.
- Елтышев Ю.А. Гельминтофауна млекопитающих Баргузинской котловины и опыт ее географического анализа // В сб.: Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток, 1975. Ч. 1. С. 135–167.
- Жалцанова Д.-С.Д. Гельминты млекопитающих бассейна озера Байкал. М.: Наука, 1992. 204 с.
- Кикоть В.И., Трускова Г.М., Козырева Т.Г. К вопросу об альвеококкозе на Дальнем Востоке // В сб.: Вопросы природной очаговости болезней. Алма-Ата: Наука, 1983. Вып. 13. С. 153–156.
- Максимов А.А. Болезни и их распространение в популяции ондатры // В кн.: Эпизоотии в популяциях ондатры в СССР. Новосибирск: Наука, Сибирское отд-ние, 1975. С. 10–68.
- Мачульский С.Н. Гельминтофауна грызунов Бурятской АССР // Работы по гельминтологии (к 80-летию акад. К.И. Скрябина). М.: Наука, 1958. С. 219–224.
- Петров А.М. К обнаружению возбудителя альвеолярного эхинококкоза *Echinococcus multilocularis* у домашних и диких животных в СССР // Бюл. науч. тех. информации ВИГИС. 1958. Вып. 3. С. 36.
- Цыганков Д.С. Методика определения возраста и продолжительности жизни ондатры // Зоологический журнал. 1955. Т. 34, вып.3. С. 640–641.
- Шайкенов Б.Ш. Биология возбудителей трихинеллеза и альвеолярного эхинококкоза. Алматы: НИЦ «Фылым», 2003. С. 308.
- Boucher J. M., Hanosset R., Augot D., Bart J. M., Morand M., Pairroux R., Pozet-Bouhier F., Losson B., Cliquet F: Detection of *Echinococcus multilocularis* in wild boars in France using PCR techniques against larval form // Vet. Parasitol. 2005. V. 129. P. 259–266.
- Ćulafić D.J., Katić-Radivojević S., Kerkez M., Vukčević M., Ranković V., Stefanović D. Liver cystic echinococcosis in humans – a study of 30 cases // Helminthologia. 2007. V. 44. № 4. P. 157–161.
- Dai W.J, Gottstein B. Nitric oxide-mediated immunosuppression following murine *Echinococcus multilocularis* infection // Immunology. 1999. V. 97. P. 107–116.
- Eckert J., Deplazes P. Alveolar echinococcosis in humans: the current situation in Central Europe and the need for countermeasures // Parasitol. Today. 1999. V. 15. P. 315–319.
- Mathy A., Hanosset R., Adant S., Losson B. The carriage of larval *Echinococcus multilocularis* and other cestodes by the musk rat (*Ondatra zibethicus*) along the our the river and its Tributaries (Belgium) // J. of Wildlife Diseases. 2009. V. 45. № 2. P. 279–287.
- Miterpakova M., Antolova D., Ševčíkova Z., Stanko M., Dinkel A., Gašpar V., Dubinsky P. *Echinococcus multilocularis* in musk rat (*Ondatra zibethicus*): the first finding of the parasite in naturally infected rodent in the Slovak Republic // Helminthologia. 2006. V. 43. № 2. P. 76–80.
- Romig T., Dinkel A., Mackenstedt T. The present situation of echinococcosis in Europe // Parasitol. Int. 2006. V. 55. P. 197–191.
- Torgerson R., Keller K., Magnotta M., Ragland N. The global burden of alveolar echinococcosis // Plos. Negl. Trop. Dis. 2010. V. 4. № 6. P. 722.
- Wilson J.F, Rausch R.L, Wilson F.R. Alveolar hydatid disease. Review of the surgical experience in 42 cases of active disease among Alaskan Eskimos // Ann Surg. 1995. V. 221. P. 315–323.

---

**REVELATION OF *ECHINOCOCCUS*  
*MULTILOCULARIS* (LEUCKART 1856)  
IN THE MUSKRAT (*ONDATRA ZIBETHICUS*)  
OF THE DELTA OF THE SELENGA RIVER (RUSSIA)**

© 2012 Masur O.E., Fomina A.S.

Institute of General and Experimental Biology of the Siberian Branch  
of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, 670047,  
e-mail: [olmaz33@yandex.ru](mailto:olmaz33@yandex.ru)

In the livers of muskrats from the delta of the River Selenga (Buryatiya Republic, Russia), metacestoda *Echinococcus multilocularis* (Leuckart, 1858) has been found for the first time. It is established that muskrat, as alien species in new ecosystems, takes part as an intermediate host in parasitic system of *E. multilocularis*. Alveolar hydatid disease was found in 4.4% of the animals.

**Key words:** muskrat, *Echinococcus multilocularis*, alveolar echinococcosis, Selenga River, Russia.

# ОПЫТ МОДЕЛИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЕЧНОГО БОБРА (*CASTOR FIBER L.*) В БАССЕЙНЕ МАЛОЙ РЕКИ ТАДЕНКИ ПРИТОКА ОКИ (ПРИОКСКО- ТЕРРАСНЫЙ ЗАПОВЕДНИК)

© 2012 Петросян В.Г.<sup>1</sup>, Голубков В.В.<sup>2</sup>, Горяйнова З.И.<sup>1</sup>,  
Завьялов Н.А.<sup>3</sup>, Альбов С.А.<sup>4</sup>, Хляп Л.А.<sup>1</sup>, Дгебуадзе Ю.Ю.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, [petrosyan@sevin.ru](mailto:petrosyan@sevin.ru)

<sup>2</sup> Научно-исследовательский институт системных исследований РАН,  
117218, Москва, Нахимовский пр-т, д. 36, корп. 1

<sup>3</sup> Государственный природный заповедник «Рдейский»,  
175270, Новгородская обл., г. Холм, Челпанова, 27

<sup>4</sup> Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник,  
Московская обл., Серпуховский р-н, пос. Данки

Поступила в редакцию 15.06.2012

Представлена параметрическая дискретная модель (по времени) динамики численности бобров от вселения (1948 г.) до наших дней (2011 г.) в бассейне р. Таденки. Показано, что динамика численности популяции характеризуется стремлением к стационарному состоянию при наличии квазипериодической составляющей с периодами от 14 до 26 лет. Модельные оценки динамики показали, что периодическая составляющая имеет пилообразную форму, причем на каждом периоде в течение 6 лет численность бобров возрастает от минимального до максимального значения, а на остальной части периода уменьшается от максимального до минимального значения. Амплитуда колебаний квазипериодической составляющей составляет порядка 6 бобров и имеет слабую тенденцию к увеличению. Предполагается, что дальнейшее развитие бобровой популяции преимущественно будет зависеть от многих случайных событий, способствующих изменению таких регулирующих численность бобров факторов, как геоморфологические особенности местности, скорость восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, масштабы и скорости развития бобровых поселений. Анализ устойчивости стационарного решения и оценка адекватности предложенной модели позволяют утверждать, что предлагаемая дискретная модель может быть использована для описания локальных популяций бобров других территорий с целью количественной оценки динамики их численности в зависимости от наличия доступных кормовых ресурсов.

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

## Введение

Широкомасштабное расселение бобров на территории Советского Союза началось с 1927 г. [Жарков, 1969; Дежкин, Дьяков, Сафонов, 1986] и было особенно активным в 1950–1970-е гг. Тогда на территории бывш. СССР было

расселено более 15 тыс. европейских бобров и более 800 канадских. В последующие годы расселение сократилось до минимума: за 1986–1997 гг. было расселено только 112 животных [Сафонов, Савельев, 2001]. Интенсивность воспроизводства

популяция бобра в восстановленном ареале обитания составляла от 4.5% среднегодового прироста в северных районах европейской тайги до 32% в западных районах зоны смешанных лесов Европейской части России [Лавров, 1975]. В настоящее время поголовье бобра в России стабильно увеличивается за счет самостоятельного расселения бобров на незанятые водоемы и уплотнения сформировавшихся популяций [Гревцев, 2011]. В 2010 г. в России насчитывалось 600–650 тыс. бобров [Борисов, 2011].

Интродукция бобров на территории заповедников интересна тем, что известны места выпуска, количество, пол и возраст выпущенных животных; организованы их охрана и учеты; проводится мониторинг состояния окружающей среды. Изучение временной динамики локальных популяций бобра в заповедниках России, расположенных в различных природных зонах, с разными уровнями кормовых ресурсов, различными параметрами гидрологических сетей, наличием или отсутствием крупных хищников и др. экологических факторов, позволит получить количественную характеристику общей картины процесса восстановления этого вида в России. Анализ долговременной динамики численности бобра не только позволит сделать прогноз о будущем самих бобровых популяций, но также позволит понять направление и масштабы тех изменений в растительности, гидрологии, почвах, которые можно ожидать, учитывая возможности бобра по преобразованию среды обитания.

Бобры были выпущены на территорию многих заповедников СССР и РФ (Лапландский, Волжско-Камский, Брянский лес, Керженский, Окский, Мордовский, Приокско-Тerrasный; Центрально-Лесной); но в некоторых они появились сами, вселяясь из окружающих мест (Астраханский, Висимский, Дарвинский, Кенозерский,

Саяно-Шушенский и Убсунурская котловина) [Бобров и др., 2008].

К числу заповедников, где популяция бобров имеет относительно долгую историю существования и мониторинга, принадлежит Приокско-Тerrasный заповедник (ПТЗ). Заповедник расположен на левом берегу р. Оки в Серпуховском районе Московской области в подзоне хвойно-широколиственных лесов [Атлас..., 2005]. Площадь заповедника – 4945 га. Основание популяции дали бобры, выпущенные на малых реках Таденке и Пониковке (по 1 паре) в 1948 и 1955 гг. соответственно. В последующем поселения бобров стали отмечать практически во всех водотоках заповедника и за его пределами [Заблоцкая, 1955, 1979]. В заповеднике большинство бобров сосредоточено в бассейне р. Таденки. По нашим наблюдениям в 2007–2009 гг. там обитало 70–80% общего поголовья бобров заповедника. Анализу развития бобровой популяции на этой речке была посвящена наша предыдущая работа [Zav'yalov et al., 2010].

Использование количественных методов анализа временной динамики популяции позволяет не только охарактеризовать такие важные параметры, как репродуктивный потенциал популяции или максимальную емкость среды обитания животных, но и на основе модельных показателей дать прогноз изменения локальной численности изучаемого вида. Ранее мы проверили возможность использования моделей разных классов для анализа динамики численности бобровых популяций [Горяйнова и др., 2011].

Первый класс моделей включает оценку репродуктивного потенциала популяций, экологической емкости среды обитания, величины годового воспроизводства и интенсивности миграционных потоков на основе

модифицированных дискретных моделей Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера: модель Мальтуса –  $X_{t+1} = r_0 X_t$ ; модифицированная модель Мальтуса –  $X_{t+1} = r_1 X_t + m$ ; модель Бивертон-Холта –  $X_{t+1} = r_2 X_t / (1 + c X_t)$ ; модель Рикера –  $X_{t+1} = r_3 X_t \exp(-b X_t)$ ; где  $X_{t+1}$ ,  $X_t$  – численность особей в моменты времени  $t$  и  $t+1$ ;  $r_0$  – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства, включающий миграционный поток;  $r_1$  – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства;  $m$  – интенсивность условного годового иммиграционного потока;  $r_2$ ,  $r_3$  – репродуктивный потенциал популяции (средняя плодовитость в расчете на одну особь);  $c$  – интенсивность конкурентных взаимоотношений в популяции;  $b$  – пороговое значение развития популяции (порог, начиная с которого популяция начинает снижать численность) [Горайнова и др., 2011]. Ограниченность такого подхода, в частности, заключается в невозможности его применения для построения прогнозных значений численности популяции, поскольку классические модели не предназначены для решения подобных задач.

Второй класс моделей построен на основе аппарата анализа временных рядов. Анализ полученных временных рядов заключается в кратком описании характерных особенностей рядов численности бобров, подборе математических моделей, адекватно описывающих временные ряды, и построении краткосрочного прогноза [Горайнова, Петросян, Завьялов и др., 2011].

Третий класс моделей представляет собой систему дифференциальных уравнений, описывающих динамику численности локальной популяции и использующих в качестве параметров количество потенциальных, восстанавливаемых и деградированных местообитаний [Gurney, Lawton, 1996; Wright et al., 2004]. Эти модели были реализованы с учетом следующих предположений: в момент времени  $t$

$E$  единиц особей могут использовать суммарное количество местообитаний  $T = H + V + D$ , где  $H$  – количество потенциальных местообитаний, пригодных для использования,  $V$  – количество восстановившихся местообитаний,  $D$  – деградированные местообитания, которые временно непригодны для бобров. Используемая система дифференциальных уравнений отражает изменение значений  $E$ ,  $V$  и  $H$  во времени с учетом следующих параметров интенсивности изменений местообитаний:  $r$  – скорость освоения новых местообитаний,  $p$  – скорость перехода из состояния  $V$  в  $H$ ;  $\delta$  и  $\rho$  – скорость деградации и восстановления местообитаний соответственно.

Представленные модели в этих работах в принципе предназначены для построения долгосрочных прогнозов, однако использование непрерывной шкалы времени создает определенные трудности при интерпретации полученных результатов. По этой причине нами представлена дискретная модель для получения биологически интерпретируемых результатов.

Основная цель работы – получить модельные оценки долговременного развития локальной популяции бобра от вселения до наших дней в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник), количественно охарактеризовать современное состояние популяции и дать прогноз возможных дальнейших путей ее развития с использованием дискретных моделей.

### Материалы и методы

Подробное описание методики сбора данных, физико-географической характеристики района исследования и учетные данные численности и поселений бобра в ПТЗ, в том числе в бассейне р. Таденки представлены в работе Завьялова с соавторами [Zav'yalov et al., 2010].



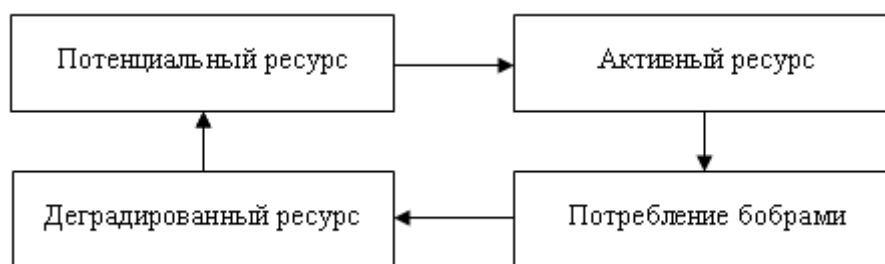


Рис. 1. Схема потоковых связей между ресурсами.

Для количественного анализа динамики численности, демографических параметров и использования доступных ресурсов местообитаний разработана дискретная (конечно-разностная) по времени модель. При построении модели были использованы следующие допущения:

1. На изучаемом интервале времени общий ресурс  $R(t)$  со временем  $t$  не изменяется,  $R(t) = R = const$ , то есть общее количество местообитаний, благоприятных для использования бобрами, ограничено и характеризуется величиной  $R$ .

2. По аналогии с работой Райта с соавторами [Wright et al., 2004] полагали, что общий ресурс состоит из трех компонентов,  $R^{(a)}, R^{(p)}, R^{(d)}$ , причем для  $R$  выполняется условие:

$$R = R^{(a)}(t) + R^{(p)}(t) + R^{(d)}(t),$$

где  $R^{(a)}(t), R^{(p)}(t)$  и  $R^{(d)}(t)$  – соответственно активный, потенциальный и деградированный ресурс. Активный ресурс доступен бобрам для потребления. Потенциальный – восстанавливается из деградированного и переходит в активный. Деградированный ресурс образуется и пополняется из активного ресурса, нарушенного бобрами в результате потребления, и переходит в потенциальный. На рис. 1 представлена схема потоковых связей между перечисленными ресурсами. В природе состояние этих ресурсов нередко отражается в смене состояний местообитаний бобра: насыщенности

и доступности кормов, степени их изъятия бобрами, скоростью возобновления и пр.

3. Воспроизводство оценивалось путем введения коэффициента прироста  $R^{(a)}(t)/P(t)$ , который зависит от уровня активного ресурса, приходящегося на одного бобра. На эту зависимость накладывались естественные ограничения, согласно которым коэффициент прироста при  $t \rightarrow \infty$  должен стремиться к конечному положительному значению, то есть прирост ограничен и определяется максимальным значением воспроизводства для данного вида, а при  $t \rightarrow 0$  должен стремиться к такому конечному значению, которое обеспечивает неотрицательность предельного значения коэффициента воспроизводства. Кроме того, для удобства анализа предполагалось, что эта зависимость, как функция от отношения двух величин  $R^{(a)}(t)/P(t)$ , является ограниченной, непрерывной и монотонно растущей для всех значений  $R^{(a)}(t)/P(t) \in [0, \infty)$ .

Поскольку абсолютные значения ресурсов обычно получить трудно, то в предлагаемой модели использовались относительные ресурсы, исчисляемые в долях от общего ресурса. Последнее означает, что в этой модели  $R = 1$ .

С учетом этого и предположения 1–3 и схемы потоков ресурсов была построена следующая параметрическая дискретная по времени модель, описывающая численность бобров и объемы ресурсов.



$$\begin{cases} P_{k+1} = P_k + F\left(\frac{R_k^{(a)}}{P_k}, q_1, q_2, q_3, q_4\right) P_k \\ R_{k+1}^{(a)} = R_k^{(a)} - q_6 P_k + q_5 R_k^{(p)} \\ R_{k+1}^{(p)} = R_k^{(p)} - q_5 R_k^{(p)} + q_7 R_k^{(d)} \\ R_k^{(d)} = 1 - R_k^{(a)} - R_k^{(p)} \end{cases} \quad k = 1, 2, 3, \dots \quad (1)$$

$$F(x, q_1, q_2, q_3, q_4) = q_2 + (q_1 - q_2) \frac{x - q_3}{\sqrt{q_4^2 + (x - q_3)^2}}$$

$$P_k = P(t_k), R_k^{(a)} = R^{(a)}(t_k), R_k^{(p)} = R^{(p)}(t_k), R_k^{(d)} = R^{(d)}(t_k)$$

$$t_{k+1} = t_k + \Delta t, \quad k = 1, 2, 3, \dots; \quad \Delta t = 1$$

где  $P_k$ ,  $R_k^{(a)}$ ,  $R_k^{(p)}$  и  $R_k^{(d)}$  – соответственно численность бобров, активные, потенциальные и деградированные ресурсы в относительных единицах в момент времени  $t_k$ ,

$F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$  – параметрическая модель коэффициента  $F(x)$  прироста численности бобров в зависимости от уровня  $x$  активного ресурса, приходящегося на одного бобра, а

$F\left(\frac{R_k^{(a)}}{P_k}, q_1, q_2, q_3, q_4\right)$  – значение коэффициента прироста численности бобров в момент  $t_k$ , вычисленное по его модели.

Параметрами модели (1) являются следующие значения:

$P_1, R_1^{(a)}$  и  $R_1^{(p)}$  – соответственно значения численности бобров, активного и потенциального ресурсов в начальный момент времени  $t_1$ , то есть значения  $P_1 = P(t_1)$ ,  $R_1^{(a)} = R^{(a)}(t_1)$ ,  $R_1^{(p)} = R^{(p)}(t_1)$

$q_1$  – предельное значение коэффициента прироста численности бобров при неограниченном увеличении уровня активного ресурса, приходящегося на одного бобра.

$q_2$  – значение коэффициента прироста численности бобров, когда уровень активного ресурса, приходящегося на одного бобра, совпадает с нормальным уровнем  $q_3$ .

$q_3$  – уровень активного ресурса, приходящегося на одного бобра, необходимый для нормального существования популяции.

$q_4$  – параметр, определяющий крутизну функции  $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$  в точке перегиба (значение производной по  $x$ ), которая достигается при  $x = q_3$  (значение производной в этой точке равно  $(q_1 - q_2)/q_4$ ).

$q_5$  – доля потенциального ресурса, который переходит за год в активное состояние.

$q_6$  – доля активного ресурса, потребляемого за год одним бобром, в результате чего осуществляется переход активного ресурса в деградированное состояние.

$q_7$  – доля деградированного ресурса, который переходит за год в потенциальное состояние.

Первое рекуррентное уравнение определяет численность животных  $P_{k+1}$  в момент времени  $t_{k+1}$  по состоянию численности в предыдущий момент времени  $t_k$  с учетом прироста, который зависит от численности  $P_k$  и коэффициента  $F(x)$ . Остальные рекуррентные уравнения относительно  $R_{k+1}^{(a)}$ ,  $R_{k+1}^{(p)}$  и  $R_{k+1}^{(d)}$  определяют доли

активного, потенциального и деградированного ресурса в момент времени  $t_{k+1}$  через значения  $R_k^{(a)}$ ,  $R_k^{(p)}$  в момент времени  $t_k$  и с учетом скоростей переходов ресурса из одного состояния в другое, определяемых величинами  $q_5, q_6, q_7$ .

Все перечисленные параметры кроме параметра  $q_4$  по физическому смыслу могут принимать только положительные значения. Не нарушая общности, можно считать, что параметр  $q_4$  в силу зависимости от него функции  $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$  имеет неотрицательное значение, где  $x = \frac{R_k^{(a)}}{P_c}$ . Но параметр  $q_4$  не может быть равным 0. Действительно, согласно предположению

$$q_2 \leq q_1 \frac{q_3}{q_3 + \sqrt{q_3^2 + q_4^2}} \leq q_2 + \frac{\sqrt{q_3^2 + q_4^2}}{q_3 + \sqrt{q_3^2 + q_4^2}} \quad (2)$$

Система уравнений (1) может иметь стационарные (независимые от времени) решения  $P_c$ ,  $R_c^{(a)}$ ,  $R_c^{(p)}$  и

$R_c^{(d)}$ . Эти решения должны удовлетворять следующей системе уравнений:

$$\begin{aligned} & \left[ q_2 + (q_1 - q_2) \frac{R_c^{(a)} - q_3 P_c}{\sqrt{q_4^2 P_c^2 + (R_c^{(a)} - q_3 P_c)^2}} \right] P_c = 0 \\ & -q_6 P_c + q_5 R_c^{(p)} = 0 \\ & -q_5 R_c^{(p)} + q_7 R_c^{(d)} = 0 \\ & R_c^{(a)} + R_c^{(p)} + R_c^{(d)} - 1 = 0 \end{aligned} \quad (3)$$

Учитывая, что параметры  $q_i \neq 0 (i = \overline{1, 7})$  в силу их положитель-

ности, то из (3) следует, что система уравнений (1) заведомо имеет следующее стационарное решение:

$$P_c = 0, R_c^{(a)} = 1, R_c^{(p)} = 0, R_c^{(d)} = 0 \quad (4)$$

Можно показать, что кроме этого стационарного решения есть еще одно и

только одно стационарное решение, если выполняется следующее условие:

(3) функция  $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$  должна быть непрерывной для всех  $x \in [0, \infty)$ , а при  $q_4 = 0$  эта функция терпит разрыв первого рода в точке  $x = q_3$ . Таким образом, можно считать, что все параметры, входящие в систему уравнений (1) имеют положительные значения. Кроме того, поскольку, согласно естественным ограничениям в предположении (3), коэффициент прироста численности бобров  $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$  при  $x = 0$  (в отсутствии активного ресурса) должен иметь неположительное значение, а коэффициент воспроизводства, равный  $1 + F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$  – неотрицательное значение, то должны выполняться следующие условия, накладывающие ограничения на параметры системы уравнений (1):

$$\left( q_3 + \frac{q_6}{q_5} + \frac{q_6}{q_7} \right) \sqrt{q_1(q_1 - 2q_2)} - q_2q_4 > 0 \quad (5)$$

и это решение дается формулами

$$P_c = \frac{\sqrt{q_1(q_1 - 2q_2)}}{\left( q_3 + \frac{q_6}{q_5} + \frac{q_6}{q_7} \right) \sqrt{q_1(q_1 - 2q_2)} - q_2q_4} \quad (6)$$

$$R_c^{(a)} = 1 - \left( \frac{q_6}{q_5} + \frac{q_6}{q_7} \right) P_c, \quad R_c^{(p)} = \frac{q_6}{q_5} P_c, \quad R_c^{(d)} = \frac{q_6}{q_7} P_c$$

Если же условие (5) не выполняется, то система уравнений (1) имеет только одно стационарное решение, даваемое формулами (4). Следует отметить, что в формулах (5) и (6) стоящее под знаком корня выражение  $q_1(q_1 - 2q_2)$  имеет положительное значение, поскольку  $q_1 > 0$ , а из первого неравенства в (2), следует, что  $(q_1 - 2q_2) > 0$ .

Для проведения вычислительных экспериментов необходимо определить параметры модели, которые определялись на основе данных, представленных в работе [Zav'yalov et al., 2010]. По этим данным методом наименьших квадратов (МНК) были получены оценки параметров модели (1). В данном случае МНК заключался в решении следующей задачи нелинейного программирования.

$$\tilde{\mathbf{Q}} = \mathit{Arg} \min_{\mathbf{Q} \in S} \sum_{i=1}^N (\tilde{P}_i - P_i(\mathbf{Q}))^2 \quad (7)$$

$$\mathbf{Q} = (P_1 R_1^{(a)} R_1^{(p)} q_1 q_2 q_3 q_4 q_5 q_6 q_7)^T \quad \tilde{\mathbf{Q}} = (\tilde{P}_1 \tilde{R}_1^{(a)} \tilde{R}_1^{(p)} \tilde{q}_1 \tilde{q}_2 \tilde{q}_3 \tilde{q}_4 \tilde{q}_5 \tilde{q}_6 \tilde{q}_7)^T$$

где  $\mathbf{Q}$  – вектор параметров модели,  $\tilde{\mathbf{Q}}$  – вектор их оценок,  $i$  – номер измерения,  $\tilde{P}_i$  и  $P_i(\mathbf{Q})$  – соответственно измеренные и модельные (полученные в результате решения системы уравнений (1)) значения

численности бобров в  $i$ -й момент времени,  $S$  – множество ограничений, накладываемых на параметры, а символ  $T$  означает операцию транспонирования. Множество  $S$  включает следующие ограничения на параметры модели:

- $P_1 \geq 0, R_1^{(a)} \geq 0, R_1^{(p)} \geq 0, q_i \geq 0 (i = \overline{1, 7})$
- $P_k \geq 0, 0 \leq R_k^{(a)} \leq 1, 0 \leq R_k^{(p)} \leq 1, R_k^{(a)} + R_k^{(p)} \leq 1$  для всех значений  $k \geq 1$ ;
- должны выполняться условия (2).

В результате решения этой задачи были получены следующие оценки параметров модели (Таб. 1).

**Таблица 1.** Параметры модели системы уравнений 1, определенные с помощью МНК оценок на основе данных динамики численности бобров в бассейне р. Гаденки

$\tilde{P}_1$	$\tilde{R}_1^{(a)}$	$\tilde{R}_1^{(p)}$	$\tilde{q}_1$	$\tilde{q}_2$	$\tilde{q}_3$	$\tilde{q}_4$	$\tilde{q}_5$	$\tilde{q}_6$	$\tilde{q}_7$
4.654981	0.014851	0	0.29157	0.134842	0.000438	8.49E-05	0.023921	0.000338	0.036723

**Обсуждение результатов**  
**Анализ динамики численности и**  
**коэффициента прироста численности**  
**животных в зависимости**  
**от доли активного ресурса.**

Непосредственная проверка показывает, что для полученных значений оценок параметров выполняется условие (5) существования второго стационарного решения системы уравнений (1).

$$\left( \tilde{q}_3 + \frac{\tilde{q}_6}{\tilde{q}_5} + \frac{\tilde{q}_6}{\tilde{q}_7} \right) \sqrt{\tilde{q}_1(\tilde{q}_1 - 2\tilde{q}_2)} - \tilde{q}_2\tilde{q}_4 = 0,00189 > 0$$

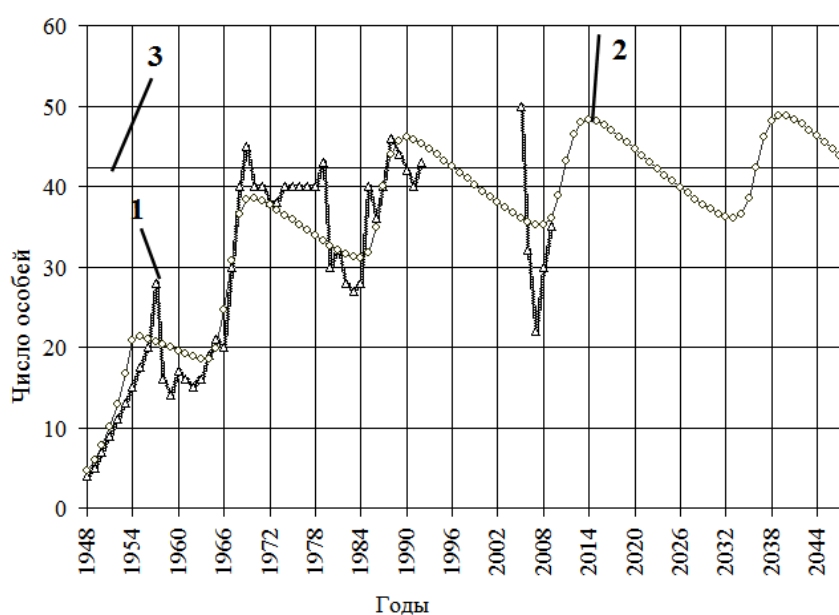
и это решение, вычисленное по формулам (6), равно

$$P_c = 42,275932 \quad R_c^{(a)} = 0,012467 \quad R_c^{(p)} = 0,598000 \quad R_c^{(d)} = 0,389535 \quad (8)$$

На рис. 2 представлен график изменения численности бобров на основе данных мониторинга и модельной оценки. Из приведенных на этом рисунке графиков можно утверждать, что зависимость изменения численности бобров имеет монотонно растущий тренд, стремящийся к стационарному решению (8) и квазипериодическую составляющую, период которой растет со временем от 14 до 26 лет. При этом периодическая составляющая имеет пилообразную форму: на каждом периоде в течение 6 лет (не зависимо от величины периода) численность бобров растет от минимального до максимального значения, а на остальной

части периода уменьшается от максимального до минимального значения. Более наглядно это видно из представленной ниже таблицы 2 и графика на рис. 3, где введены следующие обозначения:  $t_{max}$  и  $t_{min}$  – моменты времени, в которых численность бобров имеет соответственно максимальное и минимальное значения,  $T$  – период колебаний,  $T_{dec}$  и  $T_{inc}$  – длительность фаз периода, на которых соответственно численность бобров убывает и растет.

На рисунке 4 представлен график изменения коэффициента прироста численности бобров, определенного на основе учетных данных и полученного



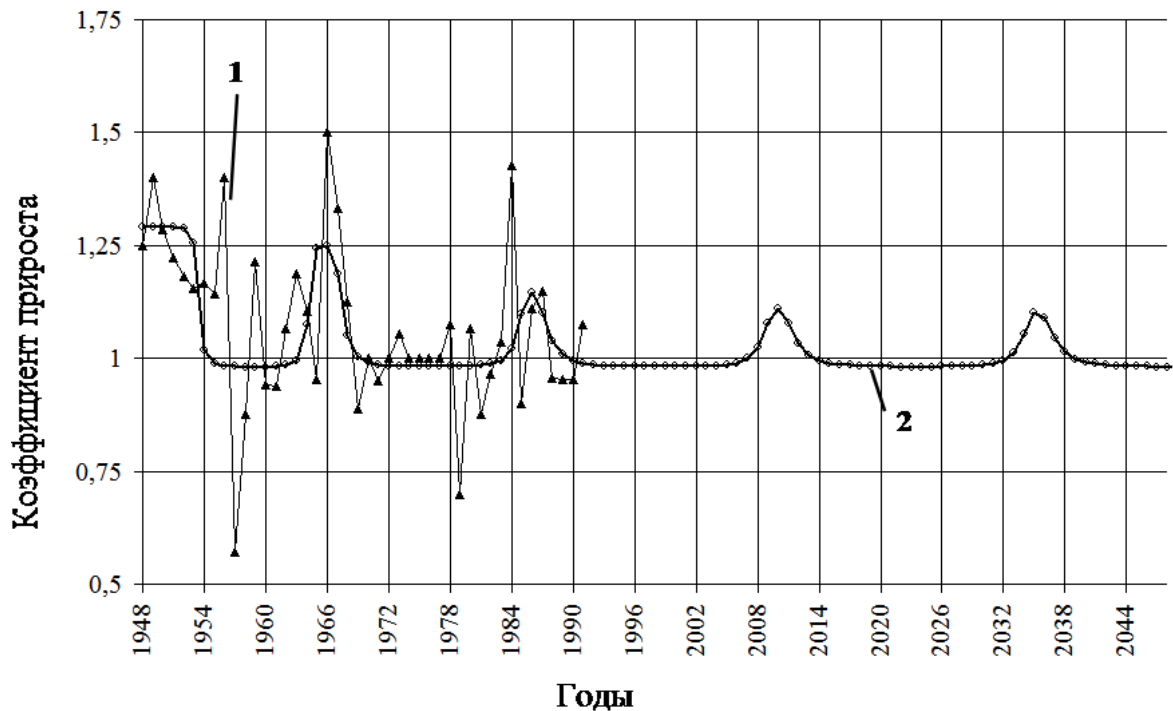
**Рис. 2.** Динамика численности бобров  $P(t_k)$  в момент  $t_k$  (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

**Таблица 2.** Изменения длительности периода колебаний численности бобров  $T$ , фаз его уменьшения  $T_{dec}$  и роста  $T_{inc}$  в зависимости от времени (по результатам моделирования)

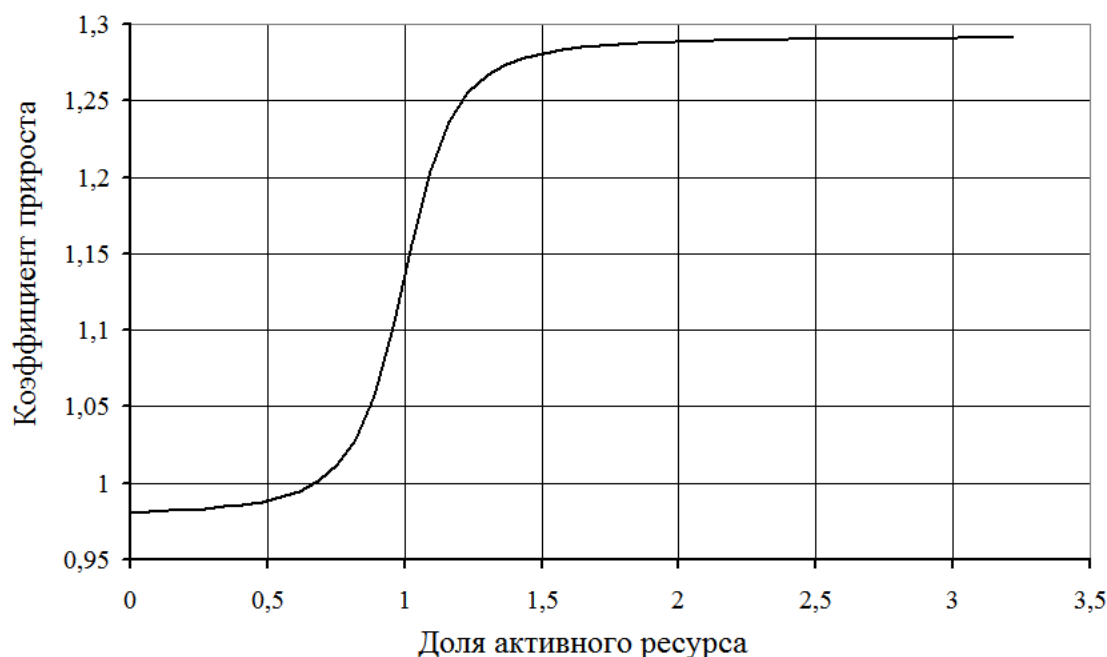
$t_{max}$ (год)	$t_{min}$ (год)	$t_{max}$ (год)	$T = T_{dec} + T_{inc}$ (число лет)	$T_{dec}$ (число лет)	$T_{inc}$ (число лет)	$T_{dec}/T$ (процент)	$T_{inc}/T$ (процент)
1956	1964	1970	14	8	6	57%	43%
1970	1984	1990	20	14	6	70%	30%
1990	2008	2014	24	18	6	75%	25%
2014	2033	2039	25	19	6	76%	24%
2039	2059	2065	26	20	6	77%	23%



**Рис. 3.** Зависимость длительности периода колебаний численности бобров  $T$  (1), фаз его уменьшения  $T_{dec}$  (2) и роста  $T_{inc}$  (3) от времени (где  $T = T_{dec} + T_{inc}$ ).



**Рис. 4.** Динамика коэффициента прироста численности бобров в зависимости от времени (1 – коэффициент прироста, определенный на основе учетных данных, и 2 – модельная оценка).



**Рис. 5.** Коэффициент прироста численности бобров в зависимости от доли активного ресурса, приходящегося на одного бобра и выраженного в значениях нормального потребления  $q_3$  (доля активного ресурса определяется как  $(R_a/P)/q_3$ ).

с помощью модели. Как видно из графика на рисунке 4, начиная с 1968 г., коэффициент также представляет собой квазипериодическую функцию. Причем средняя длительность периода составляет 26 лет. Этот коэффициент имеет максимальное значение  $\sim 1.1$ , а минимальное  $\sim 0.98$ , а длительности фаз на периоде, где он имеет значение больше или равно 1 и меньше 1, составляют соответственно 6 и 20 лет. Последнее означает, что скорость роста численности бобров после длительного периода сокращения увеличивается в среднем в 3.3 раза.

Хотя на первый взгляд, кажется, что максимальные значения коэффициента прироста (пики) уменьшаются с течением времени, тем не менее, модельные оценки показывают, что после периодического колебания эти значения стремятся к стационарному значению, то есть происходит последовательная стабилизация этого показателя. Равновесное значение этого показателя равно 1.08. Такой же вывод можно сделать относительно динамики численности животных, то есть хотя на рисунке 2 видно, что зависимость изменения численности бобров имеет

монотонно растущий тренд, тем не менее, она стремится к стационарному решению, как было отмечено ранее.

В результате моделирования с использованием параметрической модели, описываемой системой уравнений (1), была получена зависимость коэффициента прироста численности бобров  $C_{rep} = 1 + F(R_a/P, q_1, q_2, q_3, q_4)$  от доли активного ресурса  $R_a/P$ , приходящегося на одного бобра. Эта зависимость представлена в графическом виде на рисунке 5, причем для наглядности она представлена как функция от доли активного ресурса, приходящегося на одного бобра, выраженной в значениях нормального потребления  $q_3$ , то есть  $C_{rep} = (R_a/P)/q_3$ .

Из графика, приведенного на рисунке 5, следует, что коэффициент прироста  $C_{rep}$  при нормальном потреблении активного ресурса, то есть при  $C_{rep} = 1$  имеет значение 1.13, а его крайние значения при  $C_{rep} = 0$  и при  $C_{rep} = 3$  соответственно равны 0.98 и 1.29.

Причем при потреблении активного ресурса, превышающего в 2 раза норму, коэффициент прироста практически совпадает с его предельным значением, равным 1.29. Это означает, что при наличии ограниченного (минимального) количества активного ресурса коэффициент прироста принимает минимальное значение 0.98, а при наличии достаточного количества активного ресурса коэффициент прироста достигает максимального значения 1.29, и дальнейшее увеличение этого коэффициента не наблюдается. В целом можно утверждать, что при двукратном увеличении доли активного ресурса с 1.5 до 3.0 коэффициент прироста практически не меняется. По-видимому, это связано с ухудшением качества местообитаний и усилением внутривидовой конкуренции.

**Анализ устойчивости стационарного решения.** В работе в первом приближении была исследована устойчивость по Ляпунову стационарного решения (8) системы уравнений (1). Из теории устойчивости конечно-разностных уравнений известно, что для устойчивости стационарного решения по первому приближению необходимо, чтобы собственные числа матрицы первых частных производных от правых частей системы разностных уравнений по ее переменным, вычисленным в стационарном решении, не превышали бы по модулю единицу. Применительно к системе уравнений (1) матрица частных производных, вычисленная в стационарном решении (8), может быть записана в следующем виде:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \left( \frac{\partial \varphi_1}{\partial P} \right)_c & \left( \frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(a)}} \right)_c & \left( \frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(p)}} \right)_c \\ \left( \frac{\partial \varphi_2}{\partial P} \right)_c & \left( \frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(a)}} \right)_c & \left( \frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(p)}} \right)_c \\ \left( \frac{\partial \varphi_3}{\partial P} \right)_c & \left( \frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(a)}} \right)_c & \left( \frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(p)}} \right)_c \end{pmatrix}$$

$$\left( \frac{\partial \varphi_1}{\partial P} \right)_c = 1 - \frac{2q_1 q_{-\infty} R_c^{(a)}}{(q_1 + q_{-\infty}) \sqrt{q_4^2 P_c^2 + (R_c^{(a)} - q_3 P_c)^2}}, \quad \left( \frac{\partial \varphi_2}{\partial P} \right)_c = -q_6, \quad \left( \frac{\partial \varphi_3}{\partial P} \right)_c = 0$$

$$\left( \frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(a)}} \right)_c = \frac{(q_1 + q_{-\infty}) q_4^3}{[q_4^2 P_c^2 + (R_c^{(a)} - q_3 P_c)^2]^{3/2}}, \quad \left( \frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(a)}} \right)_c = 1, \quad \left( \frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(a)}} \right)_c = -q_7$$

$$\left( \frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(p)}} \right)_c = 0, \quad \left( \frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(p)}} \right)_c = q_5, \quad \left( \frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(p)}} \right)_c = 1 - q_5 - q_7$$

$$q_{-\infty} = q_1 - 2q_2$$

где через  $\varphi_1, \varphi_2, \varphi_3$  обозначены правые части системы уравнений (1).

В результате вычисления матрицы  $\mathbf{A}$  по этим формулам, получаем:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0,927942 & 244,352905 & 0 \\ -0,000338 & 1 & 0,023921 \\ 0 & -0,036723 & 0,939356 \end{pmatrix}$$

Были вычислены собственные числа  $\rho_1, \rho_2, \rho_3$  матрицы  $\mathbf{A}$ . Они оказались равными

$$\rho_1 = 0,964031 + 0,286818i, \rho_2 = \bar{\rho}_1 = 0,964031 - 0,286818i, \rho_3 = 0,939235$$

Собственное число  $\rho_3$  имеет действительное положительное значение, меньшее единицы, а пара комплексно сопряженных собственных чисел  $\rho_1, \rho_2$  в силу  $|\rho_1| = |\rho_2| = 1,00579 > 1$  имеют

по модулю значение больше единицы. Следовательно, в первом приближении стационарное решение (8) неустойчиво, при этом неустойчивость достаточно слабая и носит колебательный характер. Период этих колебаний  $T$  в годах равен

$$T = \frac{2\pi}{\arcsin(\operatorname{Im} \rho_1 / |\rho_1|)} = 21,73$$

Однако, проведенный анализ поведения решения системы уравнений (1) на достаточно большом периоде времени (был взят отрезок времени 1948–2050 гг.) показал, что с ростом времени переменные системы стремятся к предельным периодическим функциям с периодом 26 лет.

На рисунке 6 представлен фазовый портрет динамики численности бобров. На основе его анализа с большой уверенностью можно утверждать, что решение системы (1), в частности

численность бобра, стремится к устойчивому предельному циклу. Устойчивость этого цикла наиболее вероятно связана с нелинейностью систем (1) и ограниченностью пригодных для бобров ресурсов на изучаемой территории. В целом, фазовые портреты для остальных переменных системы уравнения (1) по внешнему виду не отличаются от рисунка 6, то есть решение системы стремится к устойчивому предельному циклу.

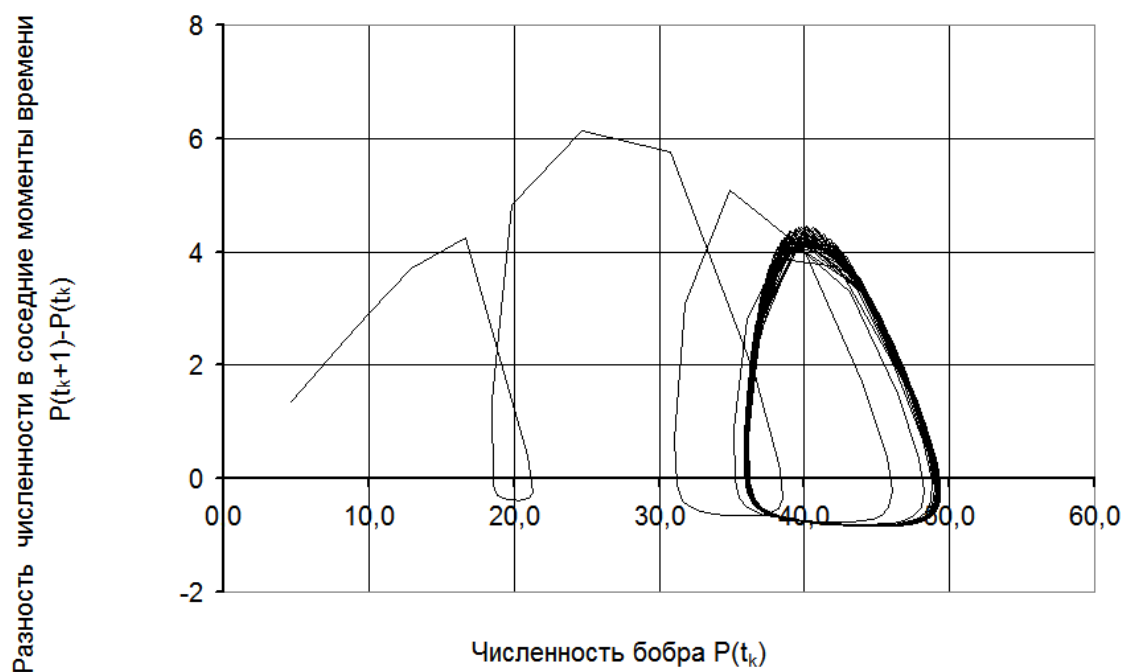


Рис. 6. Фазовый портрет численности бобра.



**Оценка адекватности предложенной модели.** Для оценки адекватности модели могут быть использованы различные количественные показатели ( $R^2$ , уточненный  $R^2$ , SE – стандартная ошибка, MAE – средняя абсолютная ошибка и др.). В нашей работе для наглядности адекватность модели оценивалась на основе двух форм записи  $R^2$ -критерия (простая и уточненная) [Афифи, Эйзен, 1982], значения, которых лежат в пределах от 0 до 1. Этот показатель в процентах указывает, какая доля изменчивости численности бобра объясняется (описывается) с помощью системы (1). Вычисленные значения этих критериев для модели (1) оказались равными соответственно 86% для простого  $R^2$ -критерия и 83% для уточненного  $R^2$ -критерия. Полученные значения  $R^2$ -критериев позволяют сделать вывод, что предложенная модель (1) достаточно адекватна, особенно, если учесть достаточно большие разбросы в статистических данных и имеющиеся пропуски оценки численности бобров в некоторые годы мониторинга.

### Заключение

В результате мониторинга состояния бобровых популяций на территории ПТЗ было установлено, что после вселения пары бобров в бассейн р. Таденки в 1948 г. численность популяции в 2005 г. достигла максимального значения. Представленная параметрическая дискретная (по времени) модель динамики численности хорошо описывает реальный процесс. Она показывает, что рост численности стремится к стационарному решению при наличии квазипериодической составляющей, период которой растет со временем от 14 до 26 лет. При этом периодическая составляющая имеет пилообразную форму: на каждом периоде в течение 6 лет численность бобров растет от минимального до максимального значения (см. табл. 2), а на остальной части периода уменьшается от максимального до

минимального значения. Амплитуда колебаний квазипериодической составляющей после 2008 г. составляет порядка 6 бобров и имеет слабую тенденцию к увеличению (см. рис. 2).

Установленный невысокий уровень численности бобров в бассейне р. Таденки объясняется изначально неблагоприятными условиями (наличием ограниченного количества кормовых ресурсов) района выпуска, при которых быстрый рост численности был невозможен. Последующий рост численности бобров в бассейне р. Таденки стал возможен в результате их активной строительной деятельности, приведшей к увеличению емкости местообитаний. Увеличению емкости способствовала также и возможность использования бобрами удаленных кормовых ресурсов при отсутствии хищников [Zav'yalov et al., 2010]. Затем, по мере кумулятивного накопления последствий средообразующей деятельности бобров, их численность пришла в состояние динамического равновесия с условиями среды. В таких сформировавшихся популяциях бобрам приходится повторно заселять восстановившиеся местообитания и именно ход сукцессий лесной растительности вблизи и на месте бобровых прудов может определять дальнейшее существование бобровых популяций [Huvönen, Nummi, 2008]. При первоначальном освоении бассейна р. Таденки бобры использовали незанятые местообитания, и только с 1984 г. они начали повторно заселять ранее брошенные участки [Zav'yalov et al., 2010]. Наша модель предсказывает квазипериодическое колебание численности бобров вокруг равновесной численности, определяемой скоростью восстановления местообитаний. По-видимому, это один из самых оптимальных вариантов развития популяции при отсутствии масштабных внешних нарушений растительности. Модель базируется на ряде важных упрощений и предположений. Закономерности динамики численности

получены в первую очередь на основании анализа растущей популяции, впервые осваивающей и преобразующей местообитания. Одно из важных упрощений модели состоит в равнозначности (количественной и качественной) восстановленных и впервые освоенных местообитаний, чего практически не наблюдается в природе. Для бобровых местообитаний скорее характерны нелинейные и разнонаправленные сукцессионные смены, возможны как длительные задержки на разных стадиях, так и возврат к предыдущим стадиям или пропуск некоторых стадий сукцессионной последовательности [Remillard et al., 1987]. Независимо от интенсивности строительной деятельности во всех повторно заселенных местообитаниях наблюдается настолько плохое возобновление наиболее предпочитаемых кормов (осины), что это позволило отнести бобра к «животным, зависящим от нарушений» [Barnes, Mallik, 2001]. Прямое измерение количества и распределения древесно-кустарниковых кормов в брошенных бобровых поселениях также показывает снижение качества местообитаний [Завьялов, 2012], тогда как сукцессии, вызванные пожарами, способствуют быстрому росту численности бобров [Cunningham et al., 2006]. Еще одно упрощение модели состоит в том, что бобровые местообитания непременно восстанавливаются до потенциальных, тогда как многолетние наблюдения показывают, что это не так. Часть местообитаний может стать «бобровыми лугами» и в течение десятилетий не восстановиться до потенциально-пригодных для бобров местообитаний [Terwillinger, Pastor, 1999]. Например, в хвойно-широколиственных лесах Канады даже 50 лет оказалось недостаточным для полного завершения «бобрового цикла», то есть повторного заселения восстановленных местообитаний [Martell et al., 2006]. Наконец, еще одно упрощение –

это равнозначность местообитаний в речном континууме, в то время как фактически они неравнозначны уже только по одному показателю – площади водосборного бассейна. Динамика растительности в бобровых местообитаниях определяется, прежде всего, комплексом гидрологических факторов: частотой, степенью и продолжительностью повторного затопления. В свою очередь гидрологические факторы зависят от площади водосбора. Отсюда – бобровые местообитания – это динамичные, сложные, постоянно изменяющиеся во времени и пространстве системы [McMaster, McMaster, 2001].

Несмотря на неизбежное упрощение природной ситуации, наша модель представляет интерес по следующим соображениям. Во-первых, моделей долговременной динамики численности бобров по-прежнему крайне мало [Gurney, Lawton, 1996; Wright et al., 2004]. Во-вторых, наша модель ясно показывает, что даже при наличии упрощений, которые при моделировании способствуют росту численности бобров, возможности увеличения емкости местообитаний вследствие одной только средообразующей деятельности быстро исчерпываются.

Предлагаемая нами дискретная модель может быть использована для описания локальных бобровых популяций других территорий с целью количественной оценки и прогноза динамики их численности и нахождения характера ее изменения в зависимости от наличия доступных кормовых ресурсов.

#### Литература

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

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 486 с.

- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Борисов Б.П. Бобр // Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). М.: Физическая культура, 2011. Вып. 9. С. 86–90.
- Горайнова З.И., Петросян В.Г., Завьялов Н.А., Панкова Н.Л. Модели динамики численности локальных популяций речного бобра (*Castor fiber* L.). // Математическое моделирование в экологии. Материалы Второй Национальной конференции с международным участием, 23–27 мая 2011 г. Пущино, ИФХиБПП РАН, 2011. С. 78–80.
- Гревцев В.И. Ресурсы бобров в России: современные тенденции и региональные проблемы использования // Исследования бобров в Евразии: сборник научных трудов / ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова РАСХН. Киров, 2011. Вып. 1. С. 35–39.
- Жарков И.В. Восстановление запасов бобра // В сб.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-черноземное изд-во, 1969. Вып. XVI. С. 10–51.
- Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат. 1986. 256 с.
- Заблоцкая Л.В. Бобры в мелких левобережных притоках реки Оки // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. № 3. С. 679–682.
- Заблоцкая Л.В. Интродукция охотничьих зверей и птиц на юге Подмосковья // Экосистемы южного Подмосковья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 198–233.
- Завьялов Н.А. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения // Поволжский экологический журнал. 2012. №2. В печати.
- Лавров Л.С. Современное состояние запасов речного бобра и перспективы ведения бобрового хозяйства в СССР // Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж, Центр.-Черноземн. кн. изд-во, 1975. Вып. XXI. Т. 1. С. 4–17.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П. Бобры стран Содружества: ресурсы, транслокации, промысел / Ред. Ю.П. Горшков, П.Е. Бушер // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру (Труды Волжско-Камского гос. прир. заповедника). Казань: Матбугат йорты. 2001. С. 27–38.
- Barnes D.M., Mallik A.U. Effect of beaver, *Castor canadensis*, herbivory on streamside vegetation in a Northern Ontario watershed // Canadian Field-Naturalist. 2001. Vol. 115 №1. P. 9–21.
- Cunningham J.M., Calhoun A.J.K., Glanz W.E. Pattern of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park // Northeastern Naturalist. 2006. Vol. 13 № 4. P. 583–596.
- Gurney W.S., Lawton J.H. The population dynamics of ecosystem engineers // OIKOS. 1996. № 76. P. 273–283.
- Huvönen T., Nummi P. Habitat dynamics of beaver *Castor canadensis* at two spatial scales // Wildlife Biology. 2008. Vol. 14. P. 302–308.
- Martell K.A., Lee Foote A., Cumming S.G. Riparian disturbance due to beavers: *Castor canadensis* in Alberta's boreal mixedwood forests: implications for forest management // Ecoscience. 2006. Vol. 13. № 2. P. 164–171.
- McMaster R.T., McMaster N.D. Composition, structure, and dynamics of vegetation in fifteen beaver-impacted wetlands in Western Massachusetts // RHODORA. 2001. Vol. 103. № 915. P. 293–320.

- Remillard M.M., Gruendling G.K., Bogucki D.J. Disturbance by beaver (*Castor canadensis* Kuhl) and increased landscape heterogeneity // Ecology studies. Landscape heterogeneity and disturbance. Springer-Verland. 1987. Vol. 64. P. 104–121.
- Terwillinger J., Pastor J. Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows // Oikos. 1999. Vol. 85, № 1. P. 83–94.
- Wright J.P., Gurney W.C.S., Jones C.G. Patch dynamics in landscape modified by ecosystems engineers // OIKOS. 2004. № 105. P. 336–348.
- Zav'yalov N.A., Al'bov S.A., Petrosyan V.G., Khlyap L.A., Goryainova Z.I. Invasion of Ecosystem Engineer – the European Beaver (*Castor fiber*) – in the Tadenka River Basin (Prioksko-Terrasnyi Nature Reserve). Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 4, P. 267–281.

**MODELING OF EURASIAN BEAVER  
(*CASTOR FIBER L.*) POPULATION DYNAMICS  
IN THE BASIN OF THE SMALL TRIBUTARY  
OF THE OKA RIVER, THE TADENKA  
(PRIOKSKO-TERRASNY NATURE BIOSPHERE  
RESERVE)**

© 2012 Petrosyan V.G.<sup>1</sup>, Golubkov V.V.<sup>2</sup>, Goryainova Z.I.<sup>1</sup>,  
Zavyalov N.A.<sup>3</sup>, Albov S.A.<sup>4</sup>, Khlyap L.A.<sup>1</sup>, Dgebudze Yu.Yu.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russia, [petrosyan@sevin.ru](mailto:petrosyan@sevin.ru)

<sup>2</sup> Scientific-Research Institute for System Studies of the Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russia

<sup>3</sup> State nature Reserve Rdeysky, Novgorod region, 175270 Russia

<sup>4</sup> Prioksko-Terrasny Nature Biosphere Reserve, Moscow region, Russia

The parametric discrete (in time) model of the beaver population dynamics from the invasion (1948) to the present day (2011) in the Tadenka River basin is presented. It is shown that the dynamics of the population size tends to a steady state with quasi-periodic component of 14 to 26 years. The population model shows that the periodic component has a sawtooth form, with the number of beavers increasing from minimum to maximum for every 6 years, and reducing from maximum to minimum value for the rest of the period. The oscillation amplitude of the quasi-periodic component is about 6 beavers and has a slight tendency to increase. We assume that the further development of the beaver population will depend on many random events that contribute to the change in the beaver regulatory factors, such as geomorphologic features of the area, recovery rate of feed resources in abandoned habitats, the extent and rate of development of beaver settlements. Stability analysis of stationary solutions and the assessment of model adequacy suggest that the proposed discrete model can be used for quantitatively assessment of the dynamics of beaver populations on other territories depending on the food resources availability.

**Key words:** invasion, Eurasian beaver, population size, population modeling, prediction of population dynamics.

## УВЕЛИЧЕНИЕ ЧИСЛА НАХОДОК СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ ВИДОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ

© 2012 Шиганова Т.А.<sup>1</sup>, Мусаева Э.И.<sup>1</sup>, Лукашова Т.А.<sup>2</sup>,  
Ступникова А.Н.<sup>1</sup>, Засько Д.Н.<sup>1</sup>, Анохина Л.Л.<sup>1</sup>, Сивкович А.Е.<sup>1</sup>,  
Гагарин В.И.<sup>1</sup> и Булгакова Ю.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

[shiganov@ocean.ru](mailto:shiganov@ocean.ru)

<sup>2</sup> Южное отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Поступила в редакцию 10.05.2011

В статье обобщены собственные и опубликованные данные о находках видов, проникших с течениями или занесенных с судами из Средиземного в Черное море. Число подобных находок увеличилось в последние десятилетия как в южной части Черного моря, где подобные виды отмечались всегда, так и в других районах Черного моря в связи с повышением температуры поверхностного слоя и интенсификацией судоходства. Обсуждаются пути и векторы (способы) проникновения подобных видов, возможность натурализации, прогнозируется роль в экосистеме.

**Ключевые слова:** средиземноморские виды, Черное море, экспансия в северном направлении, балластные воды.

### Введение

В XX в., особенно во второй его половине, в видовом разнообразии флоры и фауны Черного моря произошли значительные изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов. Глобальным явлением, не миновавшим и Черное море, стало случайное, а порой и намеренное вселение чужеродных видов. Из морей Понто-Каспийского бассейна Черное море имеет наиболее тесную связь через проливы и развитое судоходство со многими районами Мирового океана. Кроме того, современное Черное море, как и другие моря, находится под воздействием практической деятельности человека. В результате происходят изменения в составе его флоры и фауны за счет случайного заноса новых организмов с судами, намеренного вселения промысловых видов, попутного заноса видов с промысловыми животными, несанкционированного выпуска аквариумистами, проникновения и распространения по

системе вновь построенных каналов, соединяющих ранее разобщенные водоемы. Среди перечисленных векторов проникновения случайных вселенцев в настоящее время основным является перенос с балластными водами после конструкции на судах специальных танков для них (в России с начала 1980-х гг.) или в составе сообществ обрастаний корпусов судов. Вследствие этого во второй половине XX в. большое число морских и солоноватоводных видов случайно, а порой и намеренно были занесены в Черное море. В результате Черное море стало водоемом – реципиентом для большого числа чужеродных видов разного происхождения. Нарушение функционирования экосистемы Черного моря с 1970-х гг. благоприятствовало натурализации многих из них.

Проведенная инвентаризация чужеродных видов с 1900 г. по настоящее время показала, что в настоящее время в бассейне Черного моря натурализовались 156 видов

(включая пресноводные виды) или 161 вид, включая сомнительные. Кроме того, еще 222 средиземноморских вида были отмечены только в прибосфорском районе и не были включены в состав чужеродных видов. О 37 видах, обнаруженных в последние годы, пока нет данных об их натурализации. Эти виды также не включены в состав натурализовавшихся [Шиганова, 2009].

Если до 1980-х гг. натурализовались в основном умеренноводные виды, то в последние два десятилетия в результате повышения температуры верхнего перемешенного слоя Черного моря интенсифицировался процесс проникновения в Черное море тепловодных средиземноморских видов с нижнебосфорским течением (пример распространения термофильных организмов в северном направлении). Средиземноморские виды отмечались и ранее в основном в прибосфорском районе, наиболее многочисленны они были среди представителей донных сообществ – зообентоса и макрофитов. Дальнейшему их расселению чаще всего препятствовали более низкая соленость основной части Черного моря, наличие сероводородной зоны под верхним кислородсодержащим слоем и низкие зимние температуры. Поэтому большинство средиземноморских видов, проникших в Черное море, но ограничивающихся распространением прибосфорским районом, не включают в состав натурализовавшихся черноморских видов. Прибосфорский район представляет собой как бы промежуточный «акклиматизационный бассейн» для натурализации средиземноморских видов в Черном море. Однако в последние десятилетия число обнаруженных подобных видов увеличивается как в прибосфорском районе, так и в прибрежных районах южной, северо-западной и северо-восточной частей моря, возможно и в других районах, где подобные исследования не проводятся. Наиболее

вероятно, появление подобных организмов вдали от Босфора связано со сбросом с балластными водами судами, прибывающими из Средиземного моря в черноморские порты, хотя не исключено и проникновение с течениями. Так грузооборот в одном из крупнейших портов на Черном море – Новороссийском с 1999 по 2009 г. увеличился в 2 раза. От 57 до 66% всех судозаходов в порт Новороссийска выполняется из Средиземного моря, больше всего из Греции и Италии. Эти данные сходны с результатами подобного анализа в портах Одессы и Севастополя. Поэтому наиболее опасным районом – донором чужеродных видов является в настоящее время Средиземное море, а вектором их проникновения – сброс с балластными водами судов [Болтачев, 2003а; Александров, 2004; Матишов и др. 2004; Selifonova, 2011].

Статья посвящена обобщению и анализу находок средиземноморских представителей различных таксономических групп, включая виды, проникшие первоначально в Средиземное, а затем в Черное море. Информация, полученная из опубликованных источников, использована согласно описанию авторов, только видовое название исправлено согласно современной таксономии. Поэтому, несмотря на тщательную верификацию, в статью могли быть включены виды, имеющие не средиземноморское происхождение или виды, не являющиеся чужеродными. Особенно это касается локальных наблюдений и единичных находок. И, наоборот, в списки могли быть не включены какие-либо чужеродные виды, информация о которых опубликована в местных изданиях, а иногда и на местном языке.

Цель работы: определить вероятные пути и векторы появления чужеродных видов средиземноморского происхождения, спрогнозировать возможность их натурализации и риск для экосистемы в случае натурализации.

### Материал и методика

Авторы располагают многолетними данными (с 1992 г. по настоящее время) по фитопланктону, зоопланктону и желетелому планктону, собранными главным образом в северо-восточной части Черного моря. В представленной работе использован материал, полученный при регулярном выполнении разреза от Голубой бухты до глубоководной части моря (до 500–1000 м). Эти исследования проводятся по возможности ежемесячно с 2001 г. на НИС «Акванавт» или «Ашамба» (ИОРАН).

Пробы желетелых животных брали сетью Богорова-Расса (БР) с площадью входного отверстия 1 м<sup>2</sup> или модифицированной сетью (КБ) с укороченным сетным мешком (ячейка сита обеих сетей 500 мкм). Пробы зоопланктона брали большой сетью Джели (площадь входного отверстия 0.1 м<sup>2</sup>, ячейка сита 180 мкм). Для сбора фитопланктона использовали батометры STD. В районе свала глубин и глубоководной зоне пробы брали от верхней границы сероводородного слоя до поверхности моря. Сетью Джели проводили дополнительно к тотальному послонные ловы от термоклина до поверхности, от пикноклина до термоклина и от границы сероводородного слоя до пикноклина. Положение границ вертикальной стратификации водной толщи определяли по данным зонда STD. Сборы фитопланктона осуществляли также послонно, в эти сборы дополнительно включали поверхностный горизонт. В прибрежной зоне производили тотальные ловы зоопланктона и желетелого планктона от придонного слоя до поверхности.

### Результаты

Представителей различных таксономических групп средиземноморского происхождения в настоящее время регистрируют значительно чаще, число представленных таксономических групп обнаруженных видов значительно

увеличилось в различных районах Черного моря. Однако условия Черного моря подходят далеко не всем из них, поэтому вероятность их натурализации различна. Ниже мы приводим обзор и анализ находок представителей основных таксономических групп флоры и фауны средиземноморского происхождения, обнаруженных в Черном море.

### Фитопланктон

Средиземноморские пелагические виды фитопланктона всегда проникали с нижнебосфорским течением из Средиземного и Мраморного морей в Черное. В большинстве случаев они погибали при попадании в черноморскую воду из-за резкого градиента солености [Георгиева, 1979; 1993]. Однако еще в 1960-е гг. клетки средиземноморских планктонных водорослей в хорошем состоянии обнаруживали в прибосфорском районе: диатомовые водоросли *Fragilaria striatula* Lyngbye, 1819., *Thalassionema frauenfeldii* (Grunow) Hallegraeff, 1986, кокколитофориновая *Calypptosphaera sp.* и динофитовая водоросль *Neoceratium macroceros* (Ehrenberg) F.Gomez, D.Moreira & P.Lopez-Garcia [Сколка, Бодяну, 1963]. Но эти виды были найдены при солености 34‰ и температуре 14°C, то есть при параметрах, значительно отличающихся от параметров основной черноморской воды и, вероятнее всего, они не натурализовались.

Позднее еще 33 вида и разновидности фитопланктона были найдены в прибосфорском районе в основном при солености близкой к черноморской. Они способны были выжить, но лишь в этом районе (Табл. 1) [Георгиева, 1993].

Кроме того, ряд видов фитопланктона уже в 1960–1970-х гг. были зарегистрированы не только в прибосфорской части Черного моря, но и у берегов Крыма [Кузьменко, 1966; Сенчикова, 1973]. Так, в 1966 г., были обнаружены средиземноморские виды,



**Таблица 1.** Новые для Черного моря виды фитопланктона, обнаруженные в прибосфорском районе [Георгиева, 1993], (названия даны по [algaebase.org](http://algaebase.org); WoRMS)

Класс	Вид и разновидность	T °C	S ‰
Bacillariophyceae	<i>Biddulphia alternans</i> (Bail.) V. H.	7.70	19.34
-«-	<i>Eucampia cornuta</i> (Cl.) Grun	8.40	19.78
-«-	<i>Rhizosolenia styliformis</i> Brightwell	17.13	17.59
-«-	<i>Thalassiothrix mediterranea</i> Pavill.	7.89	19.13
Dinophyceae	<i>Amphidinium conradii</i> (Conrad) Schill.	7.44	18.38
-«-	<i>Amphidinium vigrense</i> Wolosz	10.79	18.18
-«-	<i>Amphidinium manannini</i> Herd.	10.79	18.18
-«-	<i>Ceratium hexacanthum</i> f. <i>contortum</i> (Lemm.) Jorg.	7.80	18.39
-«-	<i>Ceratium hexacanthum</i> f. <i>aestuarium</i> (Schrod.) Schill.	7.81	18.39
-«-	<i>Neoceratium massiliense</i> (Gourret) Jorg.	7.81	18.39
-«-	<i>Ceratium furca</i> var. <i>eugrammum</i> (Eht.) Jorg.	18.67-24.97	16.44-18.39
-«-	<i>Ceratium fusus</i> var. <i>seta</i> (Eht.) Jorg.	7.80	18.39
-«-	<i>Neoceratium teres</i> Kof.	-	-
-«-	<i>Neoceratium trichoceros</i> (Eht.) Kof.	10.79	18.18
-«-	<i>Ceratium tripos</i> var. <i>atlanticum</i> Ostf.	7.81	18.39
-«-	<i>Cochlodinium citron</i> Kof. et Sw.	7.39	18.50
-«-	<i>Gymnodinium paradoxum</i> Schill.	-	-
-«-	<i>Gymnodinium pygmaeum</i> Leb.	10.79	18.18
-«-	<i>Oxytoxum parvum</i> Schill.	7.41	18.33
-«-	<i>Oxytoxum variabile</i> Schill.	23.98	15.73
-«-	<i>Oxytoxum viride</i> Schill.	8.88	20.32
-«-	<i>Rotoperidinium sinaicum</i> ) Matz.	18.82	18.36
-«-	<i>Pronoctiluca acuta</i> (Lohm.) Schill.	9.14-9.85	18.57-18.96
-«-	<i>Pronoctiluca pelagica</i> Pavill.	7.64	-
-«-	<i>Pyrocystis hamulus</i> Cl.	13.20	17.20
-«-	<i>Pyrocystis fusiformis</i> (W. Th.) Mur.	9.51	21.42
-«-	<i>Pyrocystis noctiluca</i> J. Murray, 1885 ex Haeckel, 1890	6.52	18.40
Pymnesiophyceae	<i>Coccolithus pelagicus</i> (Walich.) Schill.	7.55	18.20
-«-	<i>Rhabdosphaera clavigera</i> Murray & Blackman, 1898	8.74	20.14
-«-	<i>Syracosphaera coronata</i> Schiller.	7.44	17.98
-«-	<i>Helladosphaera cornifera</i> Schill.	16.10	17.98
-«-	<i>Algirosphaera quadricornu</i> Schill.	8.74	29.14
-«-	<i>Syracosphaera spinosa</i> Lohm.	7.31	18.52
	Всего 33 вида		

ранее не известные для Черного моря, среди них динофитовые водоросли *Dinophysis schuettii* Murray & Whitting, 1899, *Podolampas spinifer* Okamura, 1912, встреченные в районе южного берега Крыма уже при солёности 18–18.5‰ [Кузьменко, 1966]. В начале 1970-х гг. новые для Черного моря виды были обнаружены в мелководных районах у Ялты: *Katodinium rotundatum* (Lohm.) Loeb 1965 (= *Heterocapsa rotundata* G. Hansen), *Achradina sulcata* Lohmann, 1902, *Pronoctiluca* sp., *Octactis octonaria* var. *polyactis* (Jorg.) Gleser, *Distephanus speculum* var. *septenarius* (Ehrenberg)

Jørgensen [Сеничкина, 1973]. Присутствие этих видов в северной части Черного моря может быть обусловлено их проникновением с мрамороморскими водами в глубинные слои и последующим переносом с подъемом этих вод в поверхностные слои.

Безусловно, не все, впервые обнаруженные в Черном море водоросли, следует считать недавними мигрантами или даже вселенцами из Средиземного моря или других районов. Выявление новых видов может быть связано также с уточнением таксономической принадлежности

отдельных представителей фитопланктона. Однако, в последние десятилетия с повышением температуры поверхностного слоя и размещением на судах изолированных танков для балластных вод число подобных находок заметно увеличилось в разных районах Черного моря.

Так, значительное число видов средиземноморского фитопланктона было отмечено в припортовых районах западной и северо-западной части моря [Moncheva et al., 1995, 2000; Теренько, Теренько, 2000; Теренько, 2003; Александров, 2004]. Только в порту Одессы было обнаружено 15 чужеродных видов фитопланктона, большинство из них (8) относится к динофитовым водорослям [Александров, 2004]. Кроме того, несколько видов были найдены в виде цист в донных отложениях. Токсичные виды водорослей, способные к образованию цист, – одни из наиболее опасных вселенцев, проникающих с балластными водами. Наличие цист дает им возможность пережить неблагоприятные условия, как во время транспортировки, так и в новых условиях. Известно, что наиболее подходящий субстрат для аккумуляции и созревания осевших цист – илистые грунты. При изучении илистых грунтов Одесского порта впервые для Черного моря в них были определены количественные показатели цист динофитовых, которые варьировали от 1.6 до 105.6 млн кл. м<sup>-2</sup> для верхних 5 мм слоя грунта. Наиболее часто встречались цисты динофитовых водорослей родов *Gonyaulax*, *Scripsiella*, *Diplopsalis*, *Oblea*, *Protoperidinium*, *Alexandrium*, которые в лабораторных условиях успешно прорастали. Несмотря на то, что *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech, 1985, *A. affine* (H.Inoue & Y.Fukuyo) E.Balech и *A. catenella* (Whedon et Kofoid) Balech, 1985 в планктоне в то время еще не были обнаружены, они были отнесены к потенциальным вселенцам, так как в грунтах порта

отмечались цисты этих динофлагеллят [Теренько, 2003].

В 2002 г. зарегистрировано «цветение», вызванное впервые обнаруженной синезеленой водорослью *Prochlorococcus marinus* Chisholm et. al., 2001, наблюдавшееся в лиманах северо-западного Причерноморья [Зайцев, Нестерова, 2003]. Дальнейшая ее судьба не известна.

В северо-восточной части моря в прибрежном районе мыса Большой Утриш в 2001 г. были обнаружены новые для Черного моря средиземноморские виды: *Chaetoceros tortissimus* Gran 1900, *Alexandrium sp.* и потенциально токсичные виды *Alexandrium tamarense* (Lebour, 1925) Balech, 1985, *Cochlodinium polykrikoides* Margalef 1961. Последний в августе 2001 г. составлял основу биомассы фитопланктона (517 мкг л<sup>-1</sup>), тогда как биомасса остальных водорослей не превышала 170 мкг л<sup>-1</sup> [Вершинин и др., 2004; Вершинин и др., 2005]. Этот вид был также обнаружен в Одесском заливе в 2002 г. [Теренько, 2003]. В течение 2001–2004 гг. в северо-восточной части Черного моря были обнаружены потенциально токсичные виды динофитовых водорослей *C. polykrikoides*, *Alexandrium minutum* Halim 1960, *A. tamarense*; *Protoperidinium ponticum* Vershinin et Morton 2005 и диатомовых водорослей: *Pseudo-nitzschia pungens* (Grunow ex P.T. Cleve, 1897) Hasle, 1993, *Chaetoceros tortissimus* Gran 1900, *Asterionellopsis glacialis* (Castracane) Round, 1990 [Vershinin et Morton, 2005] (табл. 2). Вселение и массовое развитие прежде всего динофитовых токсичных водорослей могут иметь непредсказуемые последствия.

Исследования в северо-восточной части Черного моря в районах портов Новороссийск, Геленджик, Анапа в 1998, 2006–2009 гг. также показали наличие новых средиземноморских и атлантических видов. Особенно обильны были (до 160 млн кл. м<sup>-3</sup>) новые виды диатомовых *Asterionellopsis*

*glacialis*, *Lioloma pacificum*, *Thalassiothrix frauenfeldii* [Ясакова, 2010]. Большинство из этих видов были ранее отмечены в прибосфорском, северо-западном и северо-восточном районах Черного моря.

В раннелетний и весенний период 2005 г. на разрезе от Голубой бухты до глубоководной части моря (1000 м) (северо-восточная часть) была обнаружена средиземноморская диатомовая водоросль *Chaetoceros throndsenii* Marino, Montresor & Zingone 1991, причем в это время диатомовый комплекс практически на всех станциях был представлен этим видом. *Chaetoceros throndsenii* теперь достаточно регулярно встречается в этом районе [Силкин и др., 2011].

В прибрежной зоне северо-западного Крыма в результате просмотра проб, полученных в период многолетних (с 1968 по 2002 г.) круглогодичных наблюдений за сукцессией фитопланктонного сообщества, были выявлены новые для флоры Черного моря виды. Среди них отмечены представители фитопланктона, вероятно, имеющие средиземноморское происхождение: диатомовые водоросли *Asterionellopsis glacialis*, *Chaetoceros tortissimus*, *Thalassiosira nordenskioldii* P.T. Cleve, 1873, *Lioloma pacificum*, *Pseudo-nitzschia inflatula* (G.R.Hasle) G.R.Hasle 1993; две разновидности рода *Chaetoceros*; динофитовые водоросли *Akashiwo sanguinea* (K.Hirasaka) G.Hansen & Ø.Moestrup 2000 (= *Gymnodinium splendens* Lebour), *Dinophysis odiosa* (Pavillard) Tai & Skogsberg [Сеничева, 1971; 2002].

Предварительно 10 видов фитопланктона, вероятно, средиземноморского происхождения, которые были обнаружены в нескольких районах и в течение ряда лет, можно отнести к натурализовавшимся видам (табл. 2). Еще 11 видов были отмечены в разных районах Черного моря. Большинство из обнаруженных видов принадлежат к теплолюбивым субтропическим,

которые ранее в Черном море не отмечались (табл. 2). Пока трудно говорить об их натурализации наверняка. Некоторые из них представлены отдельными экземплярами, другие – давали вспышки развития, доминируя в фитопланктонном сообществе в течение сезона или даже нескольких, а затем исчезали из районов, где они были встречены.

Среди обнаруженных видов особо следует отметить представителей Dinophyceae *Alexandrium pseudogonyaulax* (Biecheler) Horiguchi ex Yuki et Fukuyo; *Alexandrium tamarense*; *Cochlodinium polykrikoides*; *Akashiwo sanguinea*; *Dinophysis odiosa*, три первых из которых относятся к токсичным видам, дающим вспышки численности. Наиболее опасный из них ихтиотоксичный вид *C. polykrikoides*, вспышки развития которого образуют красные приливы, способные вызвать массовую гибель рыб. В прибрежных водах Кореи экономические потери в результате смерти рыб во время цветения *C. polykrikoides* с августа по октябрь составляли приблизительно 21.4 млн долларов США [NFRDI, 2004]. Другой вид *A. pseudogonyaulax* вырабатывает фикотоксин и гониодомин А (phycotoxin, goniiodomin A (GA) [[http://www.botanicus.org/primeocr/mbgse rv14/botanicus3/b12950567/39088009331326/39088009331326\\_0016.txt](http://www.botanicus.org/primeocr/mbgse rv14/botanicus3/b12950567/39088009331326/39088009331326_0016.txt)]).

*Alexandrium tamarense* продуцирует токсин, вызывающий паралитический эффект у моллюсков [Вершинин, Орлова, 2008]. Эти три вида способны образовывать цисты, что дает им возможность пережить неблагоприятные условия [Cho and Costas, 2004]. Вселение подобных видов наиболее опасно для экосистемы Черного моря.

Среди диатомовых водорослей уже в нескольких районах были отмечены *Lioloma pacificum* [Теренько, Теренько, 2000; Сеничева, 2002; Теренько, 2003; 2007; Александров, 2004; Ясакова, 2010], *Asterionellopsis glacialis* [Сеничева, 1971; 2002; Вершинин и др.,

2004]. *Pseudo-nitzschia inflatula* [Сеничева, 2002; Вершинин и др., 2004; 2005], *Chaetoceros thronsdensei* [Силкин и др., 2011] (табл. 2).

**Таблица 2.** Чужеродные виды фитопланктона средиземноморского происхождения в Черном море

Вид	Толерантность к t° С	Год заноса, район обнаружения	Ссылки на обнаружение
Класс Dinophyceae <i>Alexandrium pseudogonyaulax</i> (Biecheler) Horiguchi ex Kita & Fukuyo, 1992	Эвритермный	2001–2002 гг., Одесский залив	Теренько, 2003
<i>Alexandrium tamarense</i> (Lebour, 1925) Balech, 1985	Эвритермный	Август 2001 г.	Вершинин и др., 2005; Вершинин, Орлова, 2008
<i>Cochlodinium polykrykoides</i> Margalef 1961	Субтропический	2001–2004 г. побережье северо-восточной части Черного моря; 2002 г. Одесский залив	Теренько, 2003; Вершинин, и др., 2004; Вершинин и др., 2005
<i>Akashiwo sanguinea</i> (К. Hirasaka) G. Hansen & Ø. Moestrup 2000 (= <i>Gymnodinium splendens</i> Lebour)	Субтропический	Ноябрь 2000 г. Прибрежные воды Крыма	Сеничева, 2002
<i>Dinophysis odiosa</i> (Pavillard) Tai & Skogsberg 1934 (= <i>Protodinophysis odiosa</i> Pavillard Loeblich III = <i>Phalacroma odiosa</i> Pavillard)	Субтропический	Июль-август 2001 г., прибрежные воды Севастополя	Сеничева, 2002
Класс Bacillariophyceae Сем. Chaetocerotaceae <i>Chaetoceros thronsdensei</i> Marino, Montresor & Zingone 1991	Умеренно-водный	Ранняя весна 2005 г. Северо-восточная часть Черного моря, район Голубой бухты	Силкин и др., 2011
Сем. Chaetocerotaceae <i>Chaetoceros tortissimus</i> Gran 1990	Холодководный, отмечено цветение в сентябре-октябре	Август-октябрь 2001 г. прибрежные воды Севастополя; прибрежные воды у Большого Утриша	Сеничева, 2002; Вершинин и др., 2004, 2005
Сем. Thalassionemataceae <i>Lioloma pacificum</i> (Cupp) Hasle, 1996 = <i>Thalassiothrix mediterranea</i> var. <i>pacifica</i> Cupp 1943	Субтропический	Ноябрь 2001 г., 2002, 2003 гг. Районы Севастополя, Одессы, северо-восточная часть Черного моря	Теренько, Теренько, 2000; Сеничева, 2002; Теренько, 2003, 2007; Александров, 2004; Ясакова, 2010
Сем. Bacillariaceae <i>Pseudo-nitzschia inflatula</i> (G.R. Hasle) G.R. Hasle 1993 (= <i>Nitzschia infantula</i> Hasle)	Субтропический	Март-апрель 2002 г. – побережье Севастополя. Осень 1999 г. – район Одессы; 2001 г. – побережье Большого Утриша	Сеничева, 2002; Вершинин и др., 2004; 2005
Сем. Protoraphidiaceae <i>Asterionellopsis glacialis</i> Cleve et Molle (= <i>Asterionella japonica</i> (Castracane) F.E. Rount 1990)	Эвритермный 10–27°	1968 г. прибрежные воды Севастополя; Северо-восточная часть Черного моря	Сеничева, 1971; Vershinin, Morton, 2005; Ясакова, 2010

### Микропланктон

Из представителей микропланктона были обнаружены только средиземноморские раковинные инфузории семейства Tintinnidae. Раковинных инфузорий начали регистрировать в Черном море с 2001 г., хотя изучение инфузорий в Черном море проводится с 1960-х гг. [Павловская, 1971, 1976]. Регулярные исследования представителей Tintinnidae начаты в 1997 г. в Севастопольской бухте [Поликарпов и др., 2003; Гаврилова, 2005].

Впервые в 2001 г. была обнаружена тинтиннида *Eutintinnus lususundae* (Entz, 1884). В настоящее время *E. lususundae* широко распространилась по всему Черному морю [Поликарпов и др., 2003] и проникла в Азовское море [Кренева, 2003].

В результате дальнейших исследований в список натурализовавшихся видов внесено шесть видов раковинных инфузорий, обитающих в Средиземном море и регулярно отмечаемых в нескольких районах Черного моря. Среди них представители 3 родов: *Eutintinnus lususundae* Entz., 1885; *E. tubulosus* (Ostenfeld) Kof. & Campb., 1939; *E. apertus* Kof. & Campb., 1929; *Salpingella decurlata* Jorgensen, 1924; *Tintinnopsis directa* Hada, 1934; *T. nudicauda* Paulmer, 1995 [Гаврилова, 2005, 2010]. В октябре 2010 г. в портовой акватории Новороссийской бухты обнаружено еще два вида тинтиннид: *Amphorellopsis acuta* (Schmidt, 1901) и *Tintinnopsis tocantinensis* Kofoid & Campbell 1929 [Селифонова, 2011a]. Численность

**Таблица 3.** Чужеродные виды микропланктона средиземноморского происхождения в Черном море (видовые названия уточнены по WoRMS)

Вид	Толерантность к t° C	Год заноса, район обнаружения	Ссылки на обнаружение
<i>Eutintinnus lususundae</i> (Entz, 1884)	Эвритермный	Август 2001г. – Севастопольская Новороссийская бухты, открытое море. В настоящее время широко распространена в Черном море, обнаружена в Азовском море; обнаружен в Мраморном море	Кренева, 2003; Поликарпов и др., 2003; Balkis, 2004; Гаврилова, 2005; Селифонова, 2011a
<i>Eutintinnus tubulosus</i> (Ostenfeld) Kof. & Campb., 1939	Субтропический	Август 2001 г. в Новороссийской бухте. В настоящее время встречается бухтах и припортовых районах Новороссийска, Севастополя и Туапсе	Гаврилова, 2005; 2010; Селифонова, 2011a
<i>Eutintinnus apertus</i> Kof. & Campb., 1929	Субтропический тихоокеанский	Май, август 2002 г. – Севастопольская бухта. Обнаружен в Средиземном, а затем в Мраморном море	Balkis, 2004; Гаврилова, 2005; 2010
<i>Salpingella decurlata</i> Jorgensen, 1924	Эвритермный	Впервые – июль-август 2001 г. прибрежные воды Севастополя, Позже – в районе Новороссийска, Туапсе	Гаврилова, 2010; Селифонова, 2011a
<i>Tintinnopsis directa</i> Hada, 1934	Субтропический	Май 2002 г. – в открытой части моря. Позже в районе Новороссийска, Туапсе достигает высокой численности.	Гаврилова, 2005; 2010; Селифонова, 2011a
<i>Tintinnopsis nudicauda</i> Paulmer, 1995	Субтропический	Август – октябрь 2001 г., прибрежные воды Севастополя; прибрежные воды у Большого Утриша	Гаврилова, 2005; 2010

первой в поверхностных водах (при температуре 19.5°C) составляла 5500 экз. м<sup>-3</sup>. Этот вид широко распространен в неритической зоне Индийского океана, Южной Атлантике, Мексиканском заливе, Средиземном и Японском морях, но в Черном море отмечен впервые [Селифонова, 2012]. Второй вид распространен в неритической зоне Тихого океана, Южной Атлантике, Мексиканском заливе и Средиземном море [Селифонова, 2011a].

Чужеродные виды тинтиннид в последние годы регулярно встречаются в акваториях крупных портовых городов Новороссийска, Севастополя и Туапсе. Некоторые из них появляются эпизодически, а другие, как, например, *E. lususundae*, *E. tubulosus* и *T. directa*, достигают высокой численности в отдельные годы, вытесняя местные виды. Большое количество чужеродных видов раковинных инфузорий отмечено в Новороссийской бухте, где доля тинтиннид в летне-осеннее время может достигать 40% суммарной численности инфузорий [Селифонова, 2011a].

В сообществе черноморских тинтиннид в настоящее время новые виды составляют до 36% от всего видового состава. Чаще всего они встречаются в прибрежных районах, прежде всего в загрязненных кутовых участках бухт, где наблюдается их «цветение» [Гаврилова, 2005, 2010; Селифонова, 2011a, 2012].

#### Голомезозоопланктон

Представители голомезозоопланктона довольно регулярно проникают

с мрамороморскими водами из Средиземного моря и те из них, которые способны были выжить какое-то время в условиях Черного моря, регистрировались главным образом, в прибосфорском районе. Так в 1960-1997 гг. обнаружено 59 видов *Copepoda* в прибосфорском районе, а многие из этих видов отмечены были также во всей южной части Черного моря, но ни об одном из них в настоящее время нельзя говорить как о натурализовавшемся в Черном море [Kovalev et al., 1998] (Табл. 4).

В последнее десятилетие 46 видов средиземноморских и мрамороморских *Copepoda* были также обнаружены при исследованиях в южной части Черного моря [Загородняя и др., 2003, Tarkan et al., 2005]. Но в настоящее время все эти виды могут быть отнесены лишь к мигрантам, хотя и довольно регулярным, заносимым с мрамороморскими водами.

Однако в последние десятилетия средиземноморские виды зоопланктона все чаще стали отмечаться и в других районах Черного моря. Так в 1999 г. в северо-восточной части в районе Геленджика были обнаружены три вида средиземноморских *Copepoda*: *Euchaeta marina* (Prestandrea, 1833), *Rhincalanus nasutus* (Giesbrecht 1888), *Pleuromamma gracilis* (Claus, 1863) [Шиганова, 2000]. *Euchaeta marina* и *Pleuromamma gracilis* уже были ранее найдены в прибосфорских водах [Kovalev et al., 1998], а третий вид был отмечен в Черном море впервые. Наиболее вероятно, все они были занесены с балластными водами и не натурали-

**Таблица 4.** Список средиземноморских *Copepoda*, найденных в Черном море (с поправками из [Kovalev et al., 1998]). Ссылки по Kovalev et al., 1998: 1 – Павлова, 1964, 1965; Павлова и Бардина, 1969; 2 – Ковалев и др., 1976; 3 – Ковалев, 1971; 4 – Ковалев и др., 1987; 5 – Porumb, 1980; 6 – Kovalev et al., 1998; N – новые находки [Kovalev et al., 1998]. (Виды даны, следуя современной номенклатуре по WoRMS.)

Таксон	Ссылка					
	1	2	3	4	5	6
<i>Mesocalanus tenuicornis</i> (Dana, 1849)					+	
<i>Neocalanus gracilis</i> Dana		+				
<i>Nannocalanus minor</i> Claus				+		
<i>Eucalanus</i> sp.					+	
<i>Mecynocera clausi</i> Thompson				+	+	

<i>Paracalanus nanus</i> Sars				+	+	
<i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbr. 1898					+	
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana)	+	+	+			
<i>Clausocalanus paululus</i> Farr.		+	+	+		
<i>Clausocalanus sp.</i> (Brady)		+		+		+
<i>Clausocalanus pergens</i> Farr.		+		+		+
<i>Clausocalanus parapergens</i> Frost, Flem		+				
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Claus)				+		
<i>Calocalanus pavo</i> Dana	+	+	+	+	+	
<i>Calocalanus plumulosus</i> Claus					+	
<i>Calocalanus pavoninus</i> Farr.	+		+			
<i>Calocalanus plumatus</i> Shmel.		+		+		
<i>Calocalanus (tenuis?)</i> Farr.			+			
<i>Microcalanus pusillus</i> O.Sars						N
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbr					+	+
<i>Aetideus armatus</i> Boeck						N
<i>Euchaeta marina</i> Prestandrea						N
<i>Phaenna spinifera</i> Claus					+	
<i>Scolecithrix danae</i> Lubb		+				
<i>Temora stylifera</i> Dana				+		
<i>Metridia lucens</i> Boeck						N
<i>Pleuromamma abdominalis</i> Lubb				+		
<i>Pleuromamma gracilis</i> Claus				+		+
<i>Pleuromamma sp.</i>		+				
<i>Centropages typicus</i> Kroyri				+		+
<i>Lucicutia flavicornis</i> Claus			+			
<i>Lucicutia gemina</i> Farr				+		
<i>Euterpina acutifrons</i> Claus	+	+	+	+		
<i>Candacia ethiopica</i> Dana		+				
<i>Microsetella gracilis</i> Dana	+	+	+	+		+
<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana, 1847)		+				
<i>Paroithona parvula</i> Farr.					+	
<i>Oithona sp.</i>		+	+			+
<i>Oncaea obscura</i> Farr.						N
<i>Triconia minuta</i> Gieshr.	+	+	+	+		+
<i>Triconia dentipes</i> Giesbr.	+	+	+	+		+
<i>Triconia similis</i> Sars		+	+	+		
<i>Oncaea media</i> Giesbr.		+				
<i>Monothula subtilis</i> Giesbr.		+				
<i>Oncaea curva</i> Sars		+				
<i>Triconia conifera</i> Giesbr.	+		+	+	+	
<i>Oncaea mediterranea</i> Claus	+		+	+	+	
<i>Monothula subtilis</i> Giesbr.					+	
<i>Oncaea venusta</i> Philippi					+	
<i>Corycaeus furcifer</i> Claus	+	+	+		+	
<i>Corycaeus latus</i> Dana		+		+		
<i>Corycaeus typicus</i> Kroger	+		+	+		
<i>Corycaeus flaccus</i> Giesbr.	+		+			
<i>Corycaeus clausi</i> F. Dahl	+		+			
<i>Corycaeus limbatus</i> Brady				+		
<i>Corycaeus sp.</i>	+		+	+		
<i>Farranula gracilis</i> Dana		+				
<i>Farranula rostrata</i> Claus				+		
<i>Corycella sp.</i>	+		+			
<b>59 ВИДОВ</b>						



Рис. 1. *Microsetella norvegica*.



Рис. 2. *Branchiostoma lanceolatum*.

зовались, так как не были найдены в последующие годы [Shiganova, 2008].

В мае-июне 2001 г. во время экспедиции НИС «Кнор» 33 средиземноморских вида Copepoda были обнаружены в пробах, взятых в западной части Черного моря. Все особи были найдены в хорошем состоянии при черноморской солености [Selifonova et al., 2008].

В прибрежных водах Крыма также обнаружены планктонные чужеродные виды, вероятно, средиземноморского происхождения. В настоящее время не известно, смогли ли они натурализоваться. Среди них Harpacticoda: *Amphiascus tenuiremis* Brady & Robertson D., 1880), *Sarsamphiascus parvus*, *Leptomesochra tenuicornis* Sars G.O., 1911, *Idyella pallidula* Sars G.O., 1905, *Ameiropsis sp.*, *Proameira simplex* Norman & Scott T., 1905), планктонные Cyclopoida: *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892, *O. lumifera* (Baird, 1843), *O. setigera* Dana, 1852 и другие Copepoda *Clausocalanus arcuicornis* (Dana, 1849), *Scolecetrix sp.* Виды сем. Clausidiidae были обнаружены у берегов Крыма в последние годы, а *Rhincalanus sp.*, *Triconia minuta* Giesbrecht, 1893 – в районе острова Змеиный. Одних видов найдено по несколько экземпляров, других – лишь по одной особи [Загородняя, Колесникова, 2003].

Во время наших исследований 30 августа 2010 г. на разрезе от Голубой бухты в слое 0–160 м над глубиной 500 м (44, 513 с. ш.; 37, 933 в. д.)

при температуре 26°C нами были обнаружены несколько экземпляров средиземноморского вида *Microsetella norvegica* (Boeck, 1864), широко распространенного вида от бореальных до Антарктических вод, повсеместно отмеченного в Средиземном море, включая Эгейское и Адриатическое моря

[<http://copepodes.obs-banyuls.fr/en/fichesp.php?sp=1827>] (рис. 1). Представители рода *Microsetella* уже ранее были обнаружены в Черном море (табл. 4). Также на этом же разрезе в слое 0–160 м над глубиной 500 м при температуре 26°C в планктонной пробе были выловлены экземпляры ланцетника *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas, 1774) длиной 1.5–5 мм (рис. 2), ранее не отмечавшегося в Черном море, но обитающего в Средиземном море.

Таким образом, с повышением температуры все больше и больше средиземноморских видов зоопланктона обнаруживается в южном, северо-западном и северо-восточном районах Черного моря в хорошем состоянии. Вектор их появления наверняка не известен, некоторые из них могли быть сброшены с балластными водами, другие проникли с нижнебосфорским течением из Мраморного или Средиземного морей. Однако, из мезозоопланктона, кроме ранее натурализовавшейся *Acartia tonsa* Dana, в настоящее время можно только *Oithona brevicornis brevicornis* Giesbrecht, 1891 отнести к натурализовавшимся в Черном море видам Copepoda.



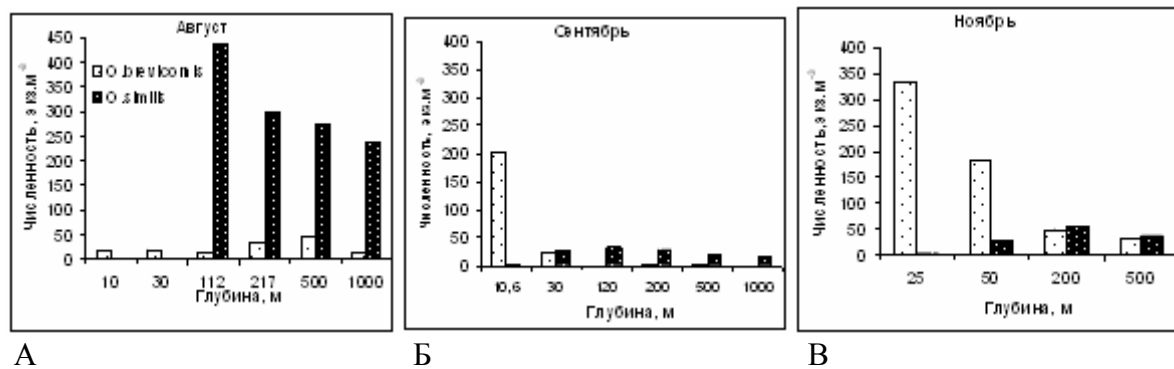


Рис. 3. Изменение численности *O. brevicornis brevicornis* и *O. similis* (экз. м<sup>-3</sup>) на разрезе от Голубой бухты в августе (А), сентябре (Б) и ноябре (В).

Впервые *O. brevicornis brevicornis* была обнаружена в Черном море в Севастопольском заливе в 2001 г. [Загородняя, 2002]. В массовых количествах она развилась в этом районе в 2005–2006 гг. Ее численность в осеннее время достигла 42667 экз. м<sup>-3</sup> в центральной части Севастопольского залива. От середины сентября до конца 2006 г. *O. brevicornis brevicornis* составляла от 70%, достигая иногда 96–97% всего планктона Севастопольского залива [Altukhov, Gubanova, 2008; Gubanova, Altukhov, 2007]. Позже *O. brevicornis brevicornis* распространилась и достигла высокой численности также в районе Новороссийска, Туапсе [Селифонова, 2009а, б]. В ноябре 2009 г. в Новороссийском порту ее численность достигла 3500–10 000 экз. м<sup>-3</sup>, в заливах Туапсе, Геленджика и Анапы – 2500–5500 экз. м<sup>-3</sup>. В 2009–2010 гг. наблюдалось массовое развитие *O. brevicornis brevicornis* у Болгарских и Румынских берегов [Михнева, Стефанова, 2012]. В феврале-марте 2010 г. в районах Новороссийска и Туапсе численность *O. brevicornis brevicornis* уменьшилась до 200 экз. м<sup>-3</sup> (данные с коэффициентом на недолов). А с конца августа до декабря 2010 г. вид доминировал в мезозоопланктоне, составляя 80–85% общей численности. Его максимальная численность в Новороссийской бухте в сентябре достигала 30 тыс. экз. м<sup>-3</sup>, в Геленджикской и Анапской бухтах и в районе о. Змеиного – 22–27.6 тыс. экз. м<sup>-3</sup>. В августе 2010 г. отмечено

появление *O. brevicornis brevicornis* в Азовском море. В августе-сентябре 2010 г. в районе портов Новороссийск и Туапсе численность ее достигла 17 600 экз. м<sup>-3</sup>, в районе северо-восточного шельфа и района Тамани – 3500–7200 экз. м<sup>-3</sup> [Селифонова, 2011б].

В Голубой бухте *O. brevicornis brevicornis* впервые нами была обнаружена во второй половине августа 2010 г. (рис. 3А). Ее численность была значительно выше в прибрежных водах, составляя 15–20 экз. м<sup>-3</sup>, дальше от берега ее численность уменьшалась и в пробах преобладала *O. similis* (рис. 3А). С сентября до конца ноября ее численность возросла в прибрежных водах до 336 экз. м<sup>-3</sup> (рис. 3Б, 3В).

Таким образом, *O. brevicornis brevicornis* расширяет ареал в северной части Черного моря, занимая нишу *O. nana*, исчезнувшей после вселения *Mnemiopsis leidyi*.

*O. nana* доминировала в прибрежных водах до появления *Mnemiopsis leidyi* (рис. 4). Это эвритермный вид, небольших размеров, встречавшийся в прибрежных водах практически круглогодично, достигавший пика развития в августе – октябре [Гресе, Федорина, 1979; Пастернак, 1983]. *O. nana* была основным кормом для личинок рыб [Tkach et al., 1998]. Уменьшение ее численности началось еще до вселения мнемииопсиса, а после первого пика его развития в 1989 г. она исчезла из всех районов Черного моря. В настоящее время эту нишу в прибрежных водах начинает занимать

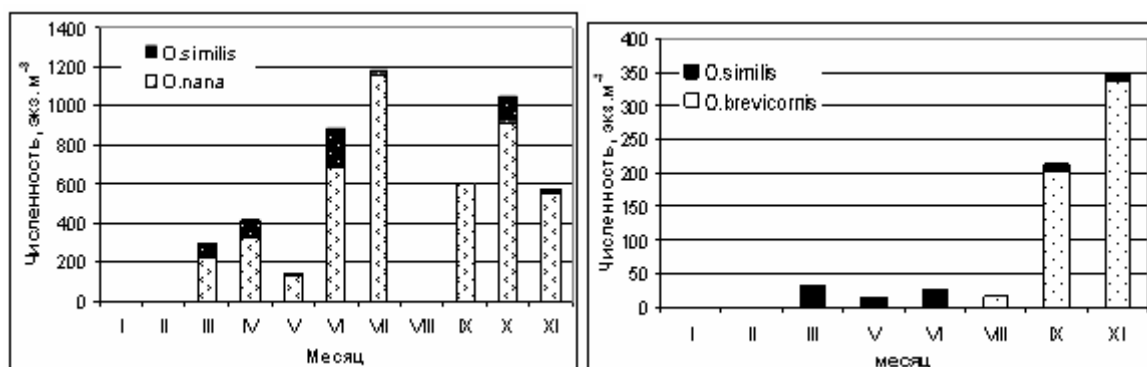
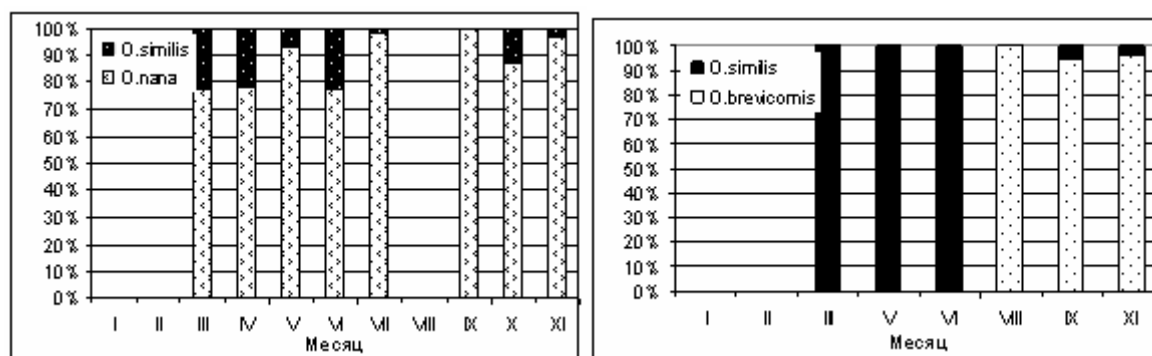


Рис. 4. Сезонное изменение численности и соотношения видов: слева *O. nana* и *O. similis* [Пастернак, 1983]; справа – *O. brevicornis brevicornis* и *O. similis* в прибрежных водах.



А

Б

Рис. 5. А. Процентное соотношение *O. nana* и *O. similis* [Пастернак, 1983]; Б. *O. brevicornis brevicornis* и *O. similis* в пробах из прибрежных вод.

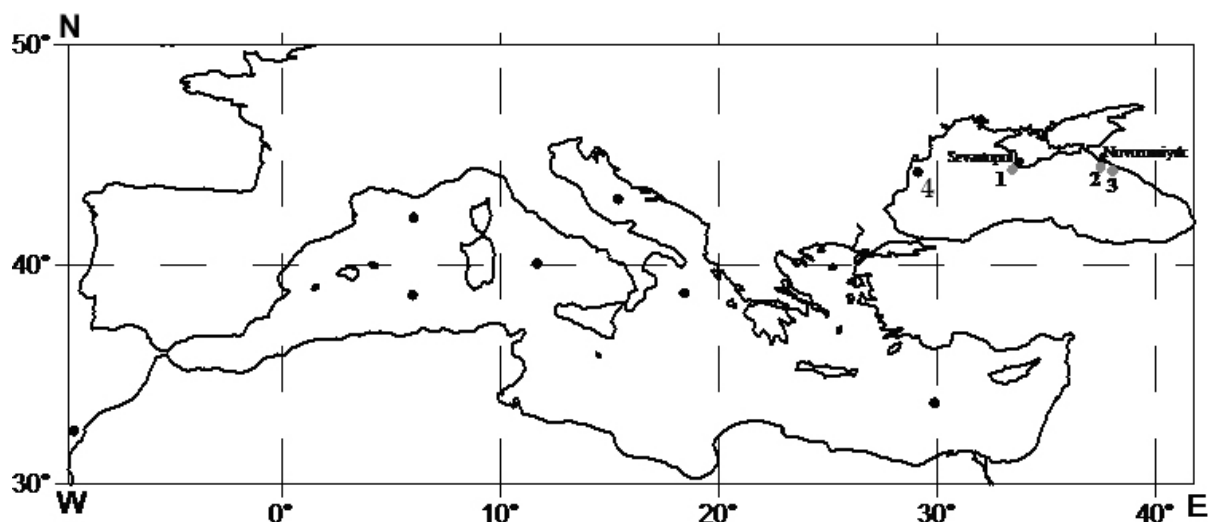


Рис. 6. Распространение *O. brevicornis brevicornis* в Средиземном и Черном морях и прилежащих районах Атлантического океана [<http://copepodes.obs-banyuls.fr/en/fichesp>]. В Черном море: 1 – [Gubanova, Altukhov, 2007]; 2 – [Селифонова, 2009; 2011б] (Туапсе, Тамань, Геленджик, Керченский полив. Азовское море), 3 – наши находки; 4 – [Михнева и Стефанова, 2012].

эпипелагический неритический вид *O. brevicornis brevicornis*, развивающийся также в прибрежье и достигающий максимальных значений

в сентябре – декабре. Встречается вид в широком диапазоне температуры и солености (<http://copepodes.obs-banyuls.fr/en/fichesp.php?sp=1773>).

*O. brevicornis brevicornis* появился в наших пробах во второй половине августа и был встречен в прибрежье над глубиной 10 м и более, а также и на глубоководных станциях с глубинами до 1000 м в тотальных ловах до верхней границы сероводородного слоя. Причем вклад *O. similis* в суммарную численность двух представителей рода *Oithona* составлял менее 1% в прибрежье (рис. 4, 5). При широком расселении *O. brevicornis brevicornis* может стать ценным кормом для личинок рыб, заменив *O. nana*.

*O. brevicornis brevicornis*, вероятно, занесена из Средиземного моря, причем с балластными водами, а не с течениями, так как в Эгейском и Мраморном морях этот вид не встречается (рис. 6). В настоящее время нами проводится генетический анализ экземпляров этого вида, выловленных в Черном и Средиземном морях.

В последние годы возникла новая тенденция: в Черном море стали появляться отдельные экземпляры представителей желетелого планктона – тепловодных видов *Stenophora* и *Scyphozoa* из Средиземного моря. Так, в июле 2009 г. сцифомедуза *Chrysaora hysoscella* (Linnaeus, 1766) была впервые обнаружена в прибофорском районе [Öztürk, Topaloglu, 2009]. До этого в 2000 г. она была впервые обнаружена в Мраморном море [Inanmaz et al., 2002] и последующие годы неоднократно отмечалась в нем [Öztürk, Topaloglu, 2009]. До недавнего времени этот вид не расширял свой ареал и не наносил ущерба экосистеме Средиземного моря. Но с начала 2000 г. он начал распространяться все шире в Средиземном море, проникнув в турецкую часть Эгейского моря, затем – в Мраморное море [Öztürk, Topaloglu, 2009]. *Chrysaora hysoscella* – зоопланктофаг, поглощающий широкий спектр зоопланктонных организмов, способен жить в условиях пониженной солености [<http://www.nhm.ac.uk/nbn>], так что натурализация его в Черном море вполне вероятна.

Средиземноморский гребневик *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860) был впервые обнаружен в 2007 г. в прибофорском районе. *Bolinopsis vitrea*, вероятно, проник с течениями из Эгейского моря через Мраморное в Черное. В 2010 г. экземпляры этого вида были найдены в прибрежных водах Болгарии, куда они могли быть занесены как с течениями, так и с балластными водами [Öztürk et al., 2011].

Появление новых представителей желетелого планктона из Средиземного моря вызывает наибольшую тревогу. В последние годы уже несколько подобных видов проникло из Средиземного моря в Мраморное. Среди них как средиземноморские виды: *Scyphozoa: Chrysaora hysoscella*, *Paraphyllina ransoni* Russell, 1956, *Trachymedusae: Liriope tetraphylla* Chamisso & Eysenhardt, 1821 и три представителя средиземноморских *Hydrozoa: Aglaura hemistoma* Péron & Le Sueur, 1810, *Neoturris pileata* (Forskål, 1775), *Solmundella bitentaculata* (Quoy & Gaimard, 1833), так и лессепский мигрант представитель *Scyphozoa Cassiopea andromeda* (Forskål, 1775) [Ozgun, Ozturk, 2008; Öztürk, Topaloglu, 2009; Isinbillir et al., 2010]. Так что нельзя исключать появление каких-то из этих видов и в Черном море. При проведении мониторинга странами Черноморского бассейна необходимо обращать внимание на появление подобных видов.

### Макрофиты

Список новых для Черного моря видов макрофитов [Мильчакова, 2002] включает 38 новых видов, обнаруженных после ревизии в 1975 г. [Калугина-Гутник, 1975]. Как из этого списка, так и из более поздних работ наибольшее число обнаруженных средиземноморских видов, вероятно, проникших с течениями, натурализовалось в прибрежных водах Анатолийского побережья Турции [Aysel, 1995; Taskin et al., 2008]. Их доля достигла 26% от общего числа

зарегистрированных здесь макрофитов, общее число составляет 36 видов: зеленых водорослей Chlorophyceae 13 видов, бурых Fucophyceae – 10 видов, красных Rhodophyceae – 13 видов. В этих находках наблюдается существенное увеличение почти вдвое числа видов из родов *Cladophora*, *Ulva*, *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Cystoseira* и *Sargassum*, многие из которых играют ключевую роль в донных сообществах прибрежных экосистем Средиземного моря. Большинство новых видов относится к теплолюбивым, субтропическим видам и служат индикаторами переходной зоны между бореальной и тропической структурой вод (табл. 5) [Мильчакова, 2002; 2009]. В исследованиях средиземноморских видов макрофитов и видов, проникших в Средиземное море, число указанных видов для южной части Черного моря (турецких прибрежных вод) значительно больше [Gallardo et al., 1993; Garreta et al., 2001; Golani et al., 2002; algaebase.org].

Распространение новых видов из прибрежного района в другие

районы Черного моря может происходить с течениями, с обрастаниями судов или балластными водами. В случае распространения с течениями, они должны выноситься с наиболее мощной западной и восточной ветвями нижнебосфорского течения и тогда значительное число находок следовало бы ожидать у берегов Болгарии. Однако здесь обнаружено только 4 новых вида (табл. 5), что, скорее всего, объясняется почти полным отсутствием альгологических исследований [Denchev et al., 1994]. Всего у берегов Румынии, Болгарии и Украины обнаружено 9 новых видов *Cladophora*, все они эвригалинные и эврибионтные, и, кроме того, служат индикаторами эвтрофных вод [Калугина-Гутник, 1975; Bavari et al., 1991; Aysel, 1995; Мильчакова, 2002; 2009].

В 2003–2004 гг. во время исследований макрофитобентоса прибрежной зоны Черного моря в районе Туапсе и Большого Сочи было идентифицировано 59 видов макрофитов. Из них 23 вида принадлежат к отделу

**Таблица 5.** Чужеродные виды макрофитов средиземноморского происхождения в Черном море (названия уточнены по algaebase.org и WoRMS)

Вид	Толерантность к t° C	Год заноса, район обнаружения	Ссылки на обнаружение
<b>Класс Chlorophyceae</b> Сем. Chaetophoraceae <i>Eugomontia sacculata</i> Kornmann, 1960	Умеренно-водный	Прибрежные воды Болгарии	Калугина-Гутник, 1975; 1979
Сем. Ulvaceae <i>Ulva kylinii</i> (Bliding) Hayden, Blomster, Maggs, P.C.Silva, M.J.Stanhope & J.R.Waaland, 2003 = <i>Enteromorpha kylinii</i> Bliding, 1948	Субтропический	Прибрежные воды Румынии, Болгарии; Турции, начало 1990-х гг.	Зинова, Димитрова-Конаклиева 1975; Bavari et al., 1991; Aysel et al., 1995; Мильчакова, 2002; algaebase.org
<i>Ulva curvata</i> (Kützing) De Toni, 1889	Субтропический	Прибрежные воды Турции, 1990 г.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
<i>Ulva fasciata</i> Delile 1813	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; Taskin et al., 2008; algaebase.org
Сем. Cladophoraceae <i>Cladophora flexuosa</i> (O.F.Muller) Kulz, 1880	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; Taskin et al., 2008; algaebase.org

<i>Cladophora fracta</i> (O.F.Muller ex Vahl) Kützing, 1843	Субтропический	Прибрежные воды Румынии, Турции, начало 1990-х гг.	Bavari et al., 1991; Gallardo et al., 1993; Aysel et al., 1995; algaebase.org
<i>Cladophora glomerata</i> (Linnaeus) Kützing 1843 var. <i>glomerata</i>	Эвритермный	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Gallardo et al., 1993; Aysel et al., 1995; algaebase.org
<i>Cladophora ruchingeri</i> (C.Agardh) Kützing 1845	Субтропический	Прибрежные воды Румынии, Турции, начало 1990-х гг.	Bavari et al., 1991; Gallardo et al., 1993; Aysel et al., 1995; algaebase.org
<i>Cladophora hutchinsiae</i> (Dillwyn.) Kützing 1865	Субтропический	Прибрежные воды Румынии, Турции, начало 1990-х гг.	Bavari et al., 1991; Gallardo et al., 1993; Aysel et al., 1995; algaebase.org
<i>Cladophora lehmanniana</i> (Linden- berg) Kützing var. <i>effusa</i> Kützing, 1849	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Gallardo et al., 1993; Aysel et al., 1995; Guiry, 2001; algaebase.org
<i>Cladophora pellucida</i> (Hudson) Kützing 1843	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Gallardo et al., 1993; Aysel et al., 1995; Guiry, 2001
<i>Cladophora prolifera</i> (Roth) Kützing 1843	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Gallardo et al., 1993; Aysel et al., 1995; Guiry, 2001; algaebase.org
<i>Cladophora ruchingeri</i> (C.Agardh) Kützing, 1845	Эвритермный	Турецкие, румынские воды, начало 1990-х гг.	Bavari et al., 1991; algaebase.org
<i>Cladophora rupestris</i> var. <i>mediterranea</i> Kützing 1849		Румынские воды, начало 1990-х гг.	Bavari et al., 1991; Caraus, 2002; algaebase.org
<b>Класс Fucophyceae</b> Сем. Corynophlaeaceae <i>Leathesia mucosa</i> J.Feldm var. <i>mucosa</i>	Умеренно-водный	Прибрежные воды Турции, Румынии, начало 1990-х гг.	Bavari et al., 1991; Gallardo et al., 1993; algaebase.org
Сем. Chaetophoraceae <i>Cutleria adspersa</i> (Mert.) De Notaris, 1842	Субтропический	Прибрежные воды Украины, Турции, начало 1990-х гг.	Ribera et al., 1992; Миничева, Еременко, 1993; algaebase.org
<i>Cutleria chilosa</i> (Falkenberg) P.C.Silva 1957	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Bavari et al., 1991; Ribera et al., 1992; algaebase.org
Сем. Cystoseiraceae <i>Cystoseira compressa</i> (Esper) Gerloff & Nizamuddin 1975	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; Guiry, 2001; algaebase.org
<i>Cystoseira corniculata</i> (Wulf.) Zanard	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
<i>Cystoseira ruchingeri</i> (C.Ag.) Kütz.	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; Taskin et al., 2008; algaebase.org
<i>Cystoseira schiffneri</i> G.Hamel, 1939	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Ribera et al., 1992; Aysel et al., 1995; algaebase.org

Сем. Sargassaceae Kutz. <b><i>Sargassum acinarium</i></b> (L) C.Ag. Weyler 1854 = S. Ag. f. linifolium (Turn.) C.Ag.	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
<b><i>Sargassum hornschuchii</i></b> C.Agardh, 1820	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
<b>Класс Rhodophyceae</b> Сем. Ceratiaceae <b><i>Ceratium flaccidum</i></b> (Kutz.) Ardiss	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
<b><i>Ceramium cimbricum</i></b> H.E.Petersen f. cimbricum = C. fastigiatum Harv Var. fastigiatum	Субтропический	Прибрежные воды Болгарии, начало 1990-х гг.	Bavari et al., 1991; algaebase.org
<b><i>Ceratium tenerrimum</i></b> (G.Martens) Okamura var tenerrimum	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
<b><i>Compsothamnion thuyoides</i></b> (Sm.) Nageli	Умеренно-водный	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
Сем. Dasyaceae <b><i>Dasya ocellata</i></b> (Gratel.) Harv	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
Сем. Rhodomeiaceae <b><i>Neosiphonia elongella</i></b> (Harv.) M.S.Kim et I.K.Lee= <i>Polysiphonia elongella</i> Harv.)	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; Garreta et al., 2001; algaebase.org
<b><i>Polysiphonia deusta</i></b> (Roth) Spreng	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; Garreta et al., 2001; algaebase.org
<b><i>Polysiphonia paniculata</i></b> Montagne	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; Garreta et al., 2001; Taskin et al., 2008; algaebase.org
<b><i>Polysiphonia stricta</i></b> (Dillw.) Grev.= <i>P. urceolata</i> (Lightf. Ex Dillw.) Grev.)	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
<b><i>Polysiphonia subulata</i></b> (Ducl.) P.Crouan et H.Crouan = <i>P. violacea</i> (Roth) Grev	Субтропический	Прибрежные воды Румынии, начало 1990-х гг.	Bavari et al., 1991; algaebase.org
<b><i>Polysiphonia tenerrima</i></b> Kutz	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; algaebase.org
<b><i>Polysiphonia tripinnata</i></b> J.Ag	Субтропический	Прибрежные воды Турции, начало 1990-х гг.	Aysel et al., 1995; Garreta et al., 2001; algaebase.org

Chlorophyta, 6 видов – Phaeophyta, 30 видов – Rhodophyta. 31 вид водорослей обнаружен в данном районе впервые, один вид является новым для флоры макрофитов Черного моря. При сравнении с данными, полученными другими авторами в этом районе в 1960–1970-х гг. выявлена трансформация флоры района из олигосапробной в мезосапробную, увеличение видового разнообразия зеленых водорослей, локальный сдвиг флоры от субтропической к тропической [Лисовская, Никитина, 2007].

Таким образом, в настоящее время, как для чужеродной, так и для черноморской флоры макрофитов характерно увеличение числа тепловодных видов и появление новых видов субтропического и даже тропического происхождения, занесенных из Средиземного моря в последние десятилетия. К натурализовавшимся средиземноморским видам в нашем обобщении отнесены 29 видов макрофитов, обнаруженных в течение ряда лет в прибрежных водах Турции [Ribera et al., 1992; Aysel, 1995; Guiry, 2001; Taskin et al., 2008], и 9 видов, найденных у берегов Болгарии, Румынии, Украины [Калугина-Гутник, 1975; Bavari et al., 1991; Миничева и Еременко, 1993; Мильчакова, 2002; Caraus, 2002].

#### **Зообентос (включая личинок)**

Через Босфор из Мраморного и Средиземного моря проникают пелагические личинки многих видов донных животных. Часть из них находит в прибосфорском районе благоприятный субстрат и оседает. Если плотность поселения этих видов достаточная, то при наличии благоприятных условий они образуют устойчивые скопления. Если в прибосфорский район проникают единичные экземпляры личинок донных животных, то численность выросших из них взрослых особей настолько низкая, что не обеспечивается встреча противоположных полов. Это приводит

к постепенному вымиранию популяции. В результате, в прибосфорском районе нередко регистрировали отдельные экземпляры средиземноморских бентосных видов, которые не встречались при последующих исследованиях [Чухчин, 1984]. И все же в прибосфорском районе живет большое число представителей зообентоса, проникших из Средиземного моря и отмеченных только в этом районе Черного моря. Среди них можно назвать следующие:

– 18 видов прибосфорских гастропод, которые по зоогеографическому происхождению распределяются следующим образом: пять средиземноморских субтропических *Scissurella costata*, Orbigny, 1824, *Proneritula westerlundi* (Brusina, 1900), *Alvania cimex* (Linnaeus, 1758), *Doto paulinae* Trinchese, 1881, *Calmella cavolini* (Vérany, 1846), одиннадцать – средиземноморско-бореальных *Diodora graeca* (Linné, 1758), *Calliostoma granulatum* (Born, 1778), *Aporrhais pespelecani* (Linnaeus, 1758), *Turritella communis* Risso, 1826, *Euspira fusca* (Blainville, H.M.D. de, 1825), *Trophonopsis muricata* Locard, 1892, *Tritonalia erinacea* (Linne, 1758), *Tritia incrassata* (Muller, 1776), *Cylichnina cylindracea* Pennant, 1777), *Philine quadripartita* Ascanius, 1772, *Leiostraca glabra* = *Eulima glabra* (da Costa, 1778), два – средиземноморско-лузитанских *Payraudeutia intricate* (Don, 1803), *Mitrella scripta* (Linnaeus, 1758) [Чухчин, 1984].

– 22 вида средиземноморских Bivalvia, ареал которых ограничен также прибосфорским районом [Киселева, 1979].

– 2 вида Anisopoda: *Leptochelia mergellinae* Smith, 1960 и *Pseudotanais borceai* Vacescu, 1960, их ареал ограничен прибосфорским районом [Маккаева, 1979].

– 30 видов средиземноморских Polychaeta. Среди них уже в 1960-е гг. была обнаружена полихета *Sternaspis scutata* Ranzani, 1817 [Киселева, 1957].

– 1 вид офиуры *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard, 1789), проникшей в прибосфорский район уже в 1960-е гг. [Киселева, 1979].

– 1 вид Scaphopoda; живет только в прибосфорском районе [Киселева, 1979].

– 11 видов Ostracoda [Киселева, 1979].

– 1 вид Asteroidea [Киселева, 1979].

– 3 вида Ophiuroidea [Киселева, 1979].

– 8 из 14 видов иглокожих Echinodermata из списка, указанного для Черного моря, встречается только в прибосфорском районе [Киселева, 1979].

В течение последних лет обнаружено еще 4 представителя Echinodermata, ранее не отмечаемых в Черном море: *Arbacia lixula* (L., 1846), *Echinaster (Echinaster) sepositus* L., 1758, *Amphiura filiformis* O.F. Müller, 1776, *Asterina gibbosa* Pennant, 1777 [Öztürk, 2006; Sergin, Kideys, 2010] (табл.6).

В южной части Черного моря недавно были обнаружены экземпляры средиземноморской креветки *Palaemon longirostris* H. Milne-Edwards, 1837 [Sergin et al., 2007].

Двустворчатые моллюски *Anadara transversa* (Say, 1822) (Bivalvia: Arcidae) были обнаружены как в прибосфорской, так и в северо-западной частях Черного моря. Вероятно, особи проникли с течениями из Эгейского моря [Öztürk, 1998; Александров, 2004]. Индо-тихоокеанский вид *Anadara cornea* (Reeve, 1844) был сначала обнаружен как лессепский мигрант в Эгейском море, а затем и в южной части Черного моря [Öztürk, 1998].

Таким образом, наблюдается тенденция увеличения бентосных средиземноморских видов в прибосфорском районе, южной и северо-западной частях Черного моря. Интересны находки видов моллюсков, проникших из Тихого океана, и первоначально натурализовавшихся в Средиземном море.

Как ранее, так и особенно в последние годы, некоторые виды,

встречавшиеся только в прибосфорском районе, начинают проникать в другие районы Черного моря, в первую очередь в северо-западный. Так, 3 вида Amphipoda – *Synchelidium maculatum* Stebbing, 1906, *Megamphopus cornutus* Norman, 1869, *Deflexilodes gibbosus* Chevreux были обнаружены сначала только в прибосфорском районе, а затем проникли к западным берегам Крыма и восточным берегам Кавказа. В этом же районе был обнаружен представитель амфипод, ранее не отмеченный ни в одном из районов Черного моря – *Microprotopus maculatus* Norman, 1867 [Грезе, 1966; Грезе, Федорина, 1979]. Позднее среди видов Amphipoda, ранее отмеченных в прибосфорском районе, *Colomastix pusilla* Grube, 1864 в современных сборах был указан для северо-западного побережья Крыма и Керченского предпроливья [Ревков, 2003] (табл. 6).

Усоногий рачок *Verruca spengleri* Darwin 1854, известный первоначально только в районе Босфора, был впоследствии обнаружен в больших количествах у побережья Крыма [Якубова, 1948]. Представитель Izoopoda *Gnathia bacescoi* Kussakin, 1969 встречался только в прибосфорском районе, а с 1969 г. был отмечен в прибрежных водах Крыма [Zaitsev, Alexandrov, 1998]. Представитель Pantopoda *Anoplodactylus petiolatus* (Kroyer, 1844), ранее отмечавшийся только в прибосфорском районе, в 1986 г. был обнаружен у берегов Крыма близ Ялты на глубине 10–20 м в сообществе *Chamelea gallina* (L.) [Сергеева, 1992].

Три вида Bivalvia, встречавшиеся только в прибосфорском районе были обнаружены в единичных экземплярах в прибрежных водах Крыма. Среди них: *Clausinella fasciata* (Da Costa, 1778) (Карадаг, 1990 г. глубина 11 м), *Hiatella rugosa* (Linnaeus, 1767) (Севастопольская бухта, 2001 г. глубина 4 м) [Ревков, 2003] и *Acanthocardia tuberculata* (Linnaeus, 1758) (Керченское предпроливье, биотоп ракуши и илистого песка, глубина 10–35 м [Терентьев, 1998].



**Таблица 6.** Чужеродные виды – представители бентоса средиземноморского происхождения, обнаруженные в течение последних десятилетий в Черном море (названия уточнены по WoRMS)

Вид	Толерантность к t° С	Год заноса, район обнаружения	Ссылки на обнаружение
Класс Echinoidea, Сем. Asteroidea <i>Asterias rubens</i> (Linneus, 1758)	Субтропический	Прибосфорский район, 1996, 2003 г.	Albayrak, 1996; Karhan et al., 2007
Сем. Asterinidae <i>Asterina gibbosa</i> Pennant, 1777	Субтропический	Прибосфорский район, вдоль турецкого побережья Черного моря в последние годы	Sergin, Kideys, 2010
Сем. Amphiuroidae <i>Amphiura filiformis</i> (O.F. Müller, 1776)	Субтропический	Прибосфорский район, вдоль турецкого побережья Черного моря в последние годы	Sergin, Kideys, 2010
Класс Bivalvia, Сем. Mytilidae <i>Mytilus edulis</i> Linne, 1758	Субтропический	Прибрежные воды Одессы, 2001 г.	Александров, 2004
Сем. Veneridae <i>Clausinella fasciata</i> (Da Costa, 1778)	Субтропический	Прибосфорский район, побережье Крыма, 1990 г.	Ревков, 2003
Сем. Hiatellidae <i>Hiatella rugosa</i> (Linnaeus, 1767)	Субтропический	Прибрежные воды Турции, побережье Крыма, Севастопольская бухта, 2001 г.	Ревков, 2003
Сем. Cardiidae <i>Acanthocardia tuberculata</i> (Linnaeus, 1758)	Субтропический	Прибрежные воды Турции, Керченское предпроливье	Терентьев, 1998
Сем. Anadarae <i>Anadara demiri</i> (Piani, 1981)	Субтропический	Прибосфорский район, прибрежные воды Турции, северо-западная часть, 1998 г.	Öztürk, 1998; Александров, 2004
<i>Anadara cornea</i> (Reeve, 1844)	Субтропический	Прибрежные воды Турции, 1998 г.	Öztürk, 1998
Класс Polychaeta, Сем. Capitellidae <i>Capitellethus dispar</i> (Ehlers, 1907)	Субтропический	Прибосфорский район, 1972 г.	Öztürk, 1998
Сем. Spionidae <i>Streblospio gynobranchiata</i> Rice et Levin, 1998	Субтропический	Севастопольская бухта, 2007 г.	Болтачева, 2008
Сем. Spionida <i>Polydora cornuta</i> Bocs 1802	Субтропический	Балаклавская бухта, 2007 г.	Мурина, 2008
Crustacea, Decapoda <i>Paleamon longirostris</i> H. Milne-Edwards	Субтропический	Прибосфорский район, 2007 г.	Sergin et al., 2007
Crustacea, Decapoda <i>Sirpus zariquieyi</i> Gordon, 1953	Субтропический	Прибосфорский район, 2000 г.	Zaitsev & Ozturk, 2001
Класс Amphipoda, Сем. Oedicerotidae <i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	Субтропический	Прибосфорский район, западные берега Крыма, восточные берега Кавказа	Грезе, Федорина, 1979

Сем. Oedicerotidae <i>Deflexilodes gibbosus</i> Chevreux	Эвритермный	Прибосфорский район, западные берега Крыма, восточные берега Кавказа	Грезе, Федорина, 1979
Сем. Photidae <i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869	Субтропический	Прибосфорский район, западные берега Крыма, восточные берега Кавказа	Грезе, Федорина, 1979
Сем. Microprotopidae <i>Microtopus maculatus</i> Norman, 1867	Субтропический	Прибосфорский район, западные берега Крыма, восточные берега Кавказа	Грезе, Федорина, 1979
Отр. Cirripedia, Сем. Verrucidae <i>Verruca spengleri</i> Darwin 1854	Субтропический	Прибрежные воды Турции, Крыма	Якубова, 1948
Класс Bivalvia, Сем. Veneridae <i>Clausinella fasciata</i> (Da Costa, 1778)	Субтропический	Прибосфорский район, прибрежье Крыма, 1990 г.	Ревков, 2003
<i>Hiatella rugosa</i> (Linnaeus, 1767)	Субтропический	Прибрежные воды Турции, прибрежье Крыма, Севастопольская бухта, 2001	Ревков, 2003
<i>Acanthocardia tuberculata</i> (Linnaeus, 1758)	Субтропический	Прибрежные воды Турции, Керченское предпроливье	Терентьев, 1998

Представитель Polychaeta *Streblospio gynobranchiata* Rice et Levin, 1998 (Spionidae) был обнаружен в Севастопольской бухте в 2007 г. на двух станциях, где он образовал достаточно высокие по численности скопления (средняя плотность поселения 259 экз.м<sup>-2</sup>, максимальная – 1675 экз.м<sup>-2</sup> при солености 14.3–17.7‰ [Болтачева, 2008]. Этот вид известен из Мексиканского залива, в 2003 г. он впервые был найден у берегов Турции в Эгейском море [Cinar et al., 2005].

Другой вид многощетинковых червей *Streblospio sp.* (Polychaeta: Spionidae) был обнаружен в Новороссийском порту Черного моря в 2001 г. В 2007 г. этот вид был опять обнаружен в Новороссийском порту. Плотность поселения его была уже высокая и достигала 9 тыс. экз.м<sup>-2</sup> [Мурина, 2008].

Еще один вид многощетинковых червей *Polydora cornuta* Vocs 1802 (Polychaeta, Spionida) был найден как в Эгейском море у берегов Турции, так и в Балаклавской бухте Черного моря, причем он был массовым в Балаклавской бухте. Авторы делают

предположение, что вид мог проникнуть давно и ошибочно идентифицировался как автохтонный вид *P. ciliata* (Johnston, 1838) [Болтачева, Лисицкая, 2007]. Позднее этот вид был также обнаружен и в районе Туапсинского порта [Селифонова, 2009a, b]. Таким образом, эти два вида многощетинковых червей были занесены в Эгейское море с балластными водами, а затем, возможно, и в Черное. Хотя, не исключено и независимое вселение в Черное море (табл. 6).

В наших исследованиях в 2000 г. в северо-восточной части Черного моря были обнаружены экземпляры Ostracoda: *Philomedos globosa* [Шиганова, 2000].

В районе, прилегающем к Голубой бухте, в слое 0–108 м 30 августа 2010 г. над глубиной 112 м были выловлены личинки средиземноморских Polychaeta *Polygordius lacteus* Schneider, 1868, личинки Ascidiacea, личинки брюхоногих моллюсков *Creseis acicula* (Rang, 1828) (Pteropoda). Вероятно, эти личинки представителей зообентоса были сброшены с балластными водами.

### Рыбы

Ряд средиземноморских видов рыб совершают регулярные нагульные и/или нерестовые миграции в Черное море. Это, прежде всего, ценные крупные хищные рыбы средиземноморско-атлантическая ставрида *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758), атлантическая пелагида *Sarda sarda* (Bloch, 1793), луфарь *Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1766), атлантическая скумбрия *Scomber scombrus* (Linnaeus, 1758), средиземноморская скумбрия *S. japonicus colias* Gmelin, 1789). Иногда в северо-западной и западной частях моря были отмечены меч-рыба *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758 и даже ее нерест [Гордина, Багнюкова, 1992], обыкновенный тунец *Thynnus thynnus* (Linnaeus, 1758), средиземноморская смарида *Spicara maena* (L. 1758), *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) [Световидов, 1964]. С конца 1980-х гг. численность мигрирующих рыб значительно уменьшилась, большая часть видов практически перестала заходить в Черное море из-за падения запасов мелких пелагических рыб после появления гребневика *Mnemiopsis leidyi* [Shiganova, Bulgakova, 2000]. Однако в последние годы условия для нагула улучшились в связи с увеличением запасов мелких пелагических рыб, что вызвано снижением пресса промысла и вселением гребневика *Beroe ovata* Mayer 1912, уменьшившего численность *M. leidyi* [Шиганова и др., 2003]. В результате некоторые из средиземноморских видов опять появились как в западной части моря (средиземноморско-атлантическая ставрида *Trachurus trachurus*, атлантическая пелагида *Sarda sarda*, луфарь *Pomatomus saltatrix*) [Abaza et al., 2006], так и в северо-западной и северо-восточной (ставрида *Trachurus trachurus*, атлантическая пелагида *Sarda sarda*, луфарь *Pomatomus saltatrix*, средиземноморская смарида *Spicara maena* (L., 1758), *Sardina pilchardus*, петропсаро *Centrolabrus trutta* (Lowe, 1834), черноголовый троепер

*Tripterygion tripteronotus* (Risso, 1810)). Эти рыбы – сезонные мигранты из Средиземного моря и не относятся к вселенцам, хотя большинство из них играют или, по крайней мере, играли существенную роль в трофодинамике черноморской экосистемы. В настоящее время происходит расширение нагульного и нерестового ареала некоторых из вышеупомянутых видов в Черном море в связи с повышением температуры [Öztürk, Öztürk, 1996; Болтачев и др., 1999; 2000; Болтачев, Юрахно, 2002; Пашков, 2001, Надолинский, 2004, Boltachev, 2006; 2009].

Так, с 1999 г. три средиземноморских вида рыб появились и активно размножаются в прибрежных водах Крыма: дорадо *Sparus aurata* Linnaeus 1758, сальпа *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) и губач *Chelon (=Mugil) labrosus* (Risso, 1827) [Boltachev, 2006]. Если дорадо отмечался и ранее в северо-западной части Черного моря [Световидов, 1964], то губач или толстогубая кефаль – нет. Малёк губача *Chelon labrosus* был впервые пойман в октябре 1981 г. в заливе Донузлав. А в октябре 1983 г. в районе Севастополя во время подводных наблюдений отмечали уже стаи губача из 10–15 рыб [Салехова, 1987]. С 1999 г. губач стал регулярно встречаться в береговой зоне Севастополя. Его подход к крымским берегам приурочен к маю и уже в начале лета вид можно встретить от мыса Айя до мыса Херсонес как единично, так и в стаях по 40–50 особей. Во второй половине лета он теперь встречается в смешанных скоплениях с черноморскими видами кефалей. Обычно в таких стаях доминирует сингиль, до 10–20% особей составляет губач и единично встречается лобан. Как правило, эти стаи собираются на глубинах в среднем от 3 до 6 м над каменистым дном, поросшим водорослями. Преобладают особи губача средних промысловых размеров 30–40 см, массой 1000–1300 г. К ноябрю численность вида снижается, и в зимние месяцы он у Крыма не

встречается. Довольно регулярно этот вид отмечается в южной части Черного моря. Видимо, происходит постепенное освоение этим видом Черного моря для нагула с возвращением в холодные сезоны в Средиземное море для нереста [Болтачев, 2003a,b].

Сальпа также не была отмечена в прибрежных водах Крыма [Boltachev, 2006]. Ранее отмечены ее единичные находки у берегов Турции, Грузии, Болгарии и Румынии [Георгиев, 1954; Световидов, 1964]. Впервые был выловлен экземпляр сальпы в сентябре 1999 г. ставным неводом в Балаклавской бухте [Болтачев, 2003a]. В настоящее время численность сальпы быстро растет в прибрежных водах Крыма. В 2005 г. во время подводного плавания были замечены большие стаи сальпы по 100–150 экземпляров. В феврале 2006 г. экземпляр сальпы длиной 23.5 см был выловлен в открытой части Балаклавы [Boltachev, 2006].

Небольшие стайки или отдельные экземпляры дорадо в настоящее время можно часто встретить в заливе Балаклавы и прилежащих к нему прибрежных водах. Летом при подводном плавании можно наблюдать нерестовое поведение дорадо. Рыба активно развивается в прибрежных водах Крыма. В январе 2004 г. дорадо впервые был выловлен в Днестровско-Бугском эстуарии. Вероятно, дорадо и сальпа в настоящее время в теплые зимы могут зимовать в прибрежных водах Крыма [Boltachev, 2006].

Средиземноморский светлый горбыль *Umbrina cirrosa* был однажды найден в Черноморском биосферном заповеднике в 1962 г. [Ткаченко, 1994]. Летом 1999 г. самка с икрой длиной (*L*) 43.5 см была поймана в бухте Пшада [Пашков, 2001].

В прибрежных водах Крыма были отмечены три вида рыб, ранее в Черном море не наблюдавшиеся. Среди них два экземпляра красной барракуды *Sphyraena pinguis* были выловлены донным тралом в Балаклавском заливе в

августе 1999 г. Этот типично индо-тихоокеанский вид, проникший в Эгейское море через Суэцкий канал как лессепский мигрант, а затем, вероятно, и в Черное море [Boltachev, 2009]. Этот лессепский мигрант, появившийся в водах около Палестины в 1931 г., в настоящее время все шире распространяется в восточной части Средиземного моря, включая Эгейское море [Golani et al., 2002]. В южной части Черного моря отмечены экземпляры *Sphyraena obtusata* [Ozturk, 2006], но возможно, это один и тот же вид, так как первоначально Болтачевым найденные экземпляры были определены тоже как *Sphyraena obtusata* и только после детального анализа были переопределены как *Sphyraena pinguis* [Болтачев, 2009].

В январе 1999 г. экземпляр северного путассу *Micromesistius poutassou* длиной 15.7 см был выловлен над глубиной 60 м в окрестностях Балаклавы. Этот типичный атлантический бореальный вид широко распространенный в Средиземном море, вероятно, проник из Средиземного моря. Путассу совершает длительные миграции; известен как стеногалинный и эвритермный вид, встречающийся при океанической солености не менее 33‰, и впервые был обнаружен при солености 18‰ [Болтачев и др., 1999; Boltachev, 2006]. Объяснить появление этого вида в Черном море можно двояко. С одной стороны, рыбы могли мигрировать в Черное море из Мраморного или Средиземного морей, или, что более вероятно, учитывая их малые размеры, могли быть завезены с балластными водами [Boltachev, 2006].

Третий вид – это коралловая рыба-бабочка *Heniochus acuminatus*. Экземпляр длиной 76 мм был выловлен ставным неводом в Балаклавском заливе в октябре 2003 г. Это типично тропический индо-тихоокеанский вид, и условия Балаклавского залива для него мало пригодны. Эта рыба, вероятнее всего, была завезена с балластными водами [Boltachev, 2006].

Ряд средиземноморских видов были занесены в последние годы и, вероятно, их можно отнести к натурализовавшимся в Черном море. Среди них средиземноморский, или золотой, бычок *Gobius auratus* Risso, который был впервые обнаружен в зарослях прибрежных донных водорослей в районе Крыма в начале 1970-х гг. [Гордина, 1974], а с 2000-х гг. он постоянно встречается в северо-восточной части моря в больших количествах [Надолинский, 2004].

В последние годы, очевидно, ихтиофауна прибрежной зоны Крыма пополнилась еще несколькими средиземноморско-атлантическими видами. Единичные особи зеленой собачки (*Parablennius incognitus*), в том числе самец, охраняющий икру в гнезде, впервые обнаружены в 2002 г., но уже на следующий год вид в массовых количествах наблюдался на открытых участках побережья от Севастополя до Фиолента. *Parablennius incognitus* стал отмечаться в турецких водах и появился в водах Абхазии [Ozturk, 2006; Богородский, 2006]. С 2008 г. в Мартыновой бухте на участке, где установлены мидийные коллекторы, отмечается красноротый бычок *Gobius cruentatus* Gmelin, 1789, который годом ранее был также обнаружен в районе мыса Толстый и в Севастопольской бухте [Boltachev, 2009]. Красноротый бычок недавно был найден и у берегов Турции [Ozturk, 2006].

В 2006 г. в бухте Казачья выловлены 5 экземпляров золотистого бычка *Gobius xanthocephalus* Heymer & Zander, 1992 и более 20 наблюдалось визуально. Экземпляры золотистого бычка впервые в Черном море выловлены у берегов Абхазии примерно в эти же годы [Богородский, 2006].

В Севастопольской бухте встречены 2 самки и самец обыкновенной морской иглы *Syngnathus acus* L. [Болтачев, 2009]. Происхождение этого вида точно не установлено. Он указывается для Черного моря FNAM [1986] и Т.С. Рассом [1993], но без описания мест

находок. Если это *Syngnathus acus*, то, вероятно, этот вид был завезен из северо-восточной части Атлантического океана. Если это *Syngnathus acus rubescens*, то это средиземноморский вид и мог быть завезен из него.

Впервые один экземпляр эндемика дальневосточных морей – китайского полосатого трехзубого бычка *Tridentiger trionocephalus* (Gill, 1859) был выловлен в 2006 г. в эстуарии кутовой части Севастопольской бухты, но в последующих ловах, проводимых здесь круглогодично дважды в месяц, этот вид отсутствовал и был отнесен к категории случайных видов. Однако в конце июля 2008 г. в Старосеверной бухте при сборе мидий со свай причала в одной из раковин был обнаружен другой экземпляр, который в живом виде вместе со створками мидии был доставлен в ИНБИОМ. Анализ показал, что это довольно крупный самец китайского трехзубого бычка: TL 85.0 мм, SL 65.0 мм. Внутренние поверхности обеих створок мидии на 80–85% были покрыты однослойной кладкой икры в количестве около 8 тыс. шт. и после пересадки в аквариум самец активно начал ухаживать за икрой. Через 4 дня произошел массовый выклев личинок. В августе в Старосеверной и в эстуарии Севастопольской бухт было выловлено 17 особей вида и несколько десятков наблюдалось визуально. Полосатый бычок встречался преимущественно на сваях, покрытых мидиями, и в случае опасности прятался в их друзах. Таким образом, достоверно установлено, что вид натурализовался в Севастопольских бухтах. Проникновение этого вида может быть связано со сбросом балластных вод, либо с несанкционированным выпуском нескольких экземпляров аквариумистами. Таким образом, 6 вселившихся видов рыб относятся к демерсальным донным и придонным видами. Представители Gobiidae и Blenniidae – мелкие демерсальные рыбы, живущие около

дна, поэтому они, вероятнее всего, были завезены с балластными водами [Boltachev, 2009].

В румынских водах неоднократно отмечался усатый центракант *Centracanthus cirrus* Rafinesque, 1810, также, вероятно, проникший из Средиземного моря. Центракант уже значительно увеличил численность в литоральной зоне Румынии [Abaza et al., 2006] и турецкой части Черного моря [Ozturk, 2006]. Впервые развивающаяся икра усатого центраканта была найдена

в центральной части моря в июне 1982 г. [Цокур, 1988].

Таким образом, новым явлением стало расширение ареалов и увеличение продолжительности пребывания в Черном море средиземноморских мигрантов в связи с повышением температуры, что особенно важно в зимнее время. Девять средиземноморских рыб как проникших с течениями, так и сброшенных с балластными водами, авторы находок относят к натурализовавшимся в

**Таблица 7.** Чужеродные виды рыб средиземноморского происхождения в Черном море (названия уточнены по Fishbase и WoRMS)

Вид	Толерантность к t° C	Год заноса, район обнаружения	Ссылки на обнаружение
Сем. Mugilidae <i>Chelon (=Mugil) labrosus</i> (Risso, 1827)	Субтропический	Впервые пойман в октябре 1981 г. в заливе Донузлав. С 1983 г. отмечали стаи губача из 10–15 рыб. С 1999 г. регулярно нерестится в Черном море	Салехова, 1987; Boltachev, 2006
Сем. Sparidae <i>Sarpa salpa</i> (Linnaeus 1758)	Субтропический	Ранее были единичные находки у берегов Турции, Грузии, Болгарии, Румынии, в 1999 г. отмечен впервые у Крыма, в настоящее время численность растет	Fishbase, FAO, Boltachev, 2006; Ozturk, 2006
Сем. Centracanthidae <i>Centracanthus cirrus</i> Raffinesque	Субтропический	Прибрежные воды Турции, Одессы, Румынии в 2005 г.	Цокур, 1988; Abaza et al., 2006; Radu, 2006 (pers. com.)
Сем. Gobiidae <i>Gobius auratus</i> Risso	Субтропический	Впервые обнаружен в 1967. В прибрежье Крыма, Турции широко распространен в 2000-е гг.	Гордина, 1974; Fishbase
Сем. Gobiidae <i>Gobius cruentatus</i>	Субтропический	Прибрежье Крыма, Турции с 2007 г.	Boltachev, 2009; Fishbase
Сем. Gobiidae <i>Gobius xanthocephalus</i>	Субтропический	Прибрежные воды Турции, 1998 г., у берегов Абхазии и в Казачьей бухте в 2006 г.	Öztürk, 1998; Boltachev, 2009
Сем. Gobiidae <i>Tridentiger irigonocephalus</i> (Gill, 1859)	Субтропический	Севастопольская бухта в 2006 г.	Boltachev, 2009
Сем. Blenniidae <i>Parablennius incognitus</i> Bath, 1968	Субтропический	Прибрежье Крыма, Турции в 2002 г.	Богородский, 2006; Boltachev, 2006; Ozturk, 2006
Сем. Syngnathidae <i>Syngnathus acus</i> L.	Эвритермный	Впервые в 1986 г. в северо-восточной части моря, в прибрежье Крыма в 2005 г.	Расс, 1993; Boltachev, 2006



Рис. 7. Хронология вселения чужеродных видов в Черное море.

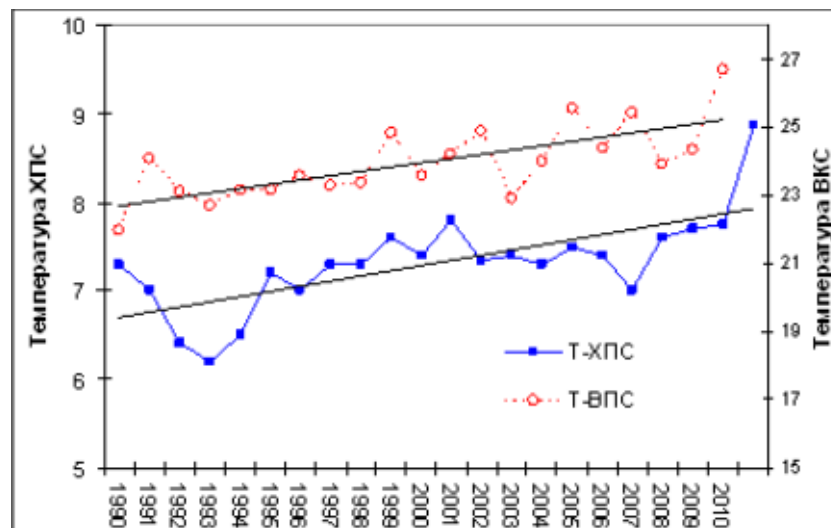


Рис. 8. Межгодовые изменения температуры (°C) верхнего перемешанного слоя (ВКС) и холодного промежуточного слоя (ХПС) Черного моря [Данные предоставлены Л.С. Москаленко ЮО ИОРАН и А.Г. Зацепиным ИО РАН].

Черном море. Однако, для полной уверенности необходимы дальнейшие полевые и таксономические исследования этих видов.

В последние годы наметилась новая тенденция – появление индо-тихоокеанских видов рыб, мигрирующих из Средиземного моря, куда они попали как лессепские мигранты, или занесены в Черное море с балластными водами. Точный вектор их появления не установлен.

### Обсуждение

Анализируя происхождение чужеродных видов в Черном море, можно выделить следующие основные

события, способствующие их проникновению и натурализации (рис.7). Это нарушение состояния экосистемы, связанное с эвтрофикацией и переловом хищных рыб и дельфинов с 1970-х гг.; конструирование танков для балластных вод на судах с начала 1980-х гг. и, наконец, повышение температуры поверхностного и холодного промежуточного слоя в последние десятилетия (рис. 8).

Чужеродные виды, имеющие средиземноморское происхождение, составляют наибольший процент (36%) среди всех чужеродных видов, встречающихся в настоящее время в Черном море. Их доля особенно

возросла в последние годы (рис.7). Это организмы, проникающие с течениями и с балластными водами, представленные фито- и зоопланктонными видами, макрофитами, зообентосом и рыбами (Табл. 8, 9).

Наибольшее их число встречается лишь в прибосфорской или в южной части Черного моря (табл. 8). Однако, в последнее десятилетие увеличивается число средиземноморских видов, отмеченных в западной, северо-западной и северо-восточной частях Черного моря. Основные векторы их проникновения – перенос с течениями или миграции и балластные воды (табл. 9).

Обнаружение средиземноморских видов в центральной и северной частях моря некоторые авторы объясняли их переносом системой черноморских течений из прибосфорского района Черного моря, куда они проникли из Мраморного моря с нижнебосфорским течением [Богданова, Шмелева, 1967]. Процесс трансформации этих вод был также описан с помощью балансовых моделей [Ivanov, Samodurov, 2001; Konovalov et al., 2006].

Согласно модели Иванова и Самодурова мрамороморские воды, вовлекая на своем пути черноморские, стекают до глубин, на которых

**Таблица 8.** Число средиземноморских видов, обнаруженных в южной части Черного моря (в основном в прибосфорском районе)

	<1960	1960–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2009	Натурализовавшиеся виды
Фитопланктон		4			33		
Сорепода		15	19	12	7	51	
Желетельный планктон						2	?
Макрофиты					29		29
Бентос	3		81			6	87
Рыбы					5	9	4
<b>Всего</b>	<b>3</b>	<b>19</b>	<b>100</b>	<b>12</b>	<b>74</b>	<b>68</b>	<b>132</b>

**Таблица 9.** Число средиземноморских видов, обнаруженных в северо-западной, западной и северо-восточной частях Черного моря

	<1960	1960–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2010	Натурализовавшиеся виды
Микропланктон						6 (+2)	6 (+2)
Фитопланктон	2	4			19	10 (+11)	10 (+11)
Макрофиты			4		5		9
Сорепода						50 (+2)	1
Желетельный планктон						1	?
Зообентос		1	5	3		16 (+4)	11
Рыбы		1		3	1	7 (+4)	6
<b>Всего</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>9</b>	<b>6</b>	<b>25</b>	<b>90(+23)</b>	<b>43(+13)</b>

\* В скобках указаны виды, которых пока нельзя отнести к натурализовавшимся.

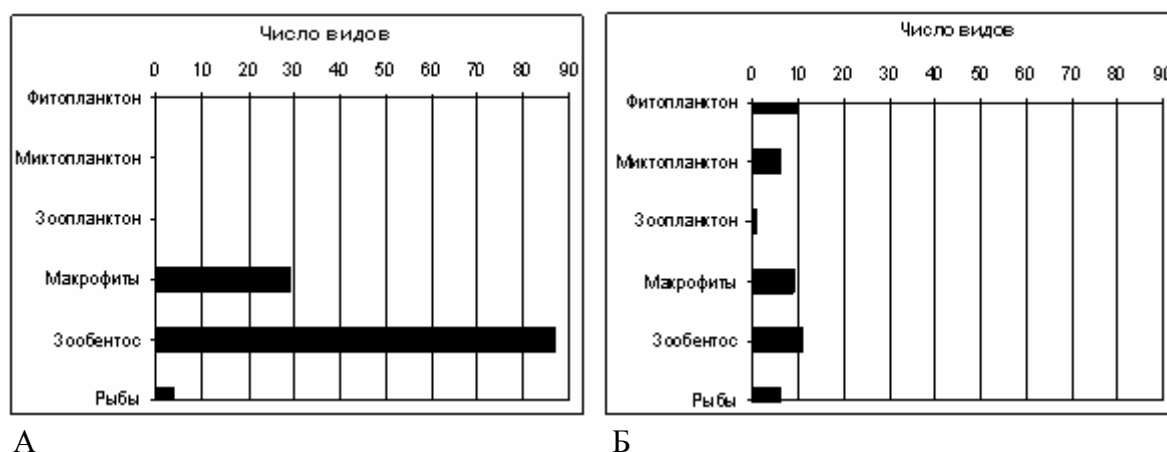


плотность плюма сравнивается с плотностью окружающей жидкости. Это происходит на глубинах от 100 до 500 м. Затем под действием сил плавучести движение плюма принимает вид интрузии, изопикнически распространяющейся горизонтально по акватории Черного моря. Выше 75–100 м интрузионного расслоения нижнебосфорского течения не наблюдается [Ivanov, Samodurov, 2001]. По мнению А.Г. Зацепина (персональное сообщение), виды, перемещаясь с водой по периферии большого циклонического круговорота, могут достигнуть берегов Крыма за неделю. Для выживания таких видов важно, чтобы они в результате турбулентного вовлечения могли быть вынесены в более высокие горизонты, иначе они могут погибнуть, опускаясь на глубину.

Исходя из наблюдений Коновалова с соавторами [Konovalov et al., 2006], латеральная интрузия средиземноморских вод очень хорошо прослеживается по более высокой температуре и солености и, особенно, по более высокому содержанию кислорода над пикноклином. В юго-западной части моря интрузия средиземноморских вод прослеживается по всем трем параметрам. В северо-западную часть вода по изопикнам проникает через центральную часть моря на север до района Одессы, там средиземноморская вода разбивается на линзы, где они идентифицируются над пикноклином лишь по содержанию кислорода на глубинах от вершины пикнохалоклина по холодному промежуточному слою (ХПС) до 600 м [Konovalov et al., 2006; А.Г. Зацепин, пер. сооб.]. На восток средиземноморские воды могут проникать со струями ОЧТ, также неся с собой средиземноморскую флору и фауну. Таким образом, планктонные виды могут проникнуть со средиземноморской водой достаточно далеко, и в результате последующего вертикального перемешивания или совершаемых ими вертикальных суточных миграций

покинуть их на любом отрезке пути. Таким образом, исходя из этих исследований, эвригалинные виды могут проникнуть, возможно, в центральную, юго-западную, юго-восточную и северо-западные части моря со струями или линзами средиземноморской воды. И все же появление средиземноморских видов в северной части Черного моря в большинстве случаев, наиболее вероятно, связано со сбросом их с балластными водами судов, так как новые средиземноморские виды, прежде всего, отмечаются в районах крупных портов. Кроме того, среди видов, обнаруженных в прибосфорском районе и в южной части моря вдоль турецкого прибрежного шельфа обнаружены и натурализовались представители зообентоса и макрофитов (рис. 9А), тогда как в остальных районах больше отмечены представители фито-, микро-, зоопланктона, рыб (рис. 9Б), которые могут проникнуть с балластными водами. Далеко не все виды можно отнести к натурализовавшимся, даже, несмотря на то, что некоторые из них способны давать локальные временные вспышки развития и доминировать в сообществе.

Анализируя, какие виды смогли натурализоваться, можно заключить, что из микропланктона смогли натурализоваться представители раковинных инфузорий, живущих в прибрежных районах. Из фитопланктона наибольшее число видов, давших вспышки развития, относятся к динофитовым, развивающимся в теплые сезоны, причем все они неритические виды, вегетирующие в прибрежных водах. Все обнаруженные виды динофитовых способны образовывать цисты. Из диатомовых неоднократно обнаруженные виды относятся к широко распространенным видам, встречающимся в широком диапазоне температур, включая низкие температуры [<http://botany.si.edu/references>].



**Рис. 9.** Число натурализовавшихся видов средиземноморского происхождения А – в прибосфорском районе; Б – в северной части Черного моря.

Из Copepoda смогла натурализоваться только эпипелагическая, также неритическая *O. brevicornis brevicornis*, заняв освободившуюся экологическую нишу исчезнувшей *Oithona nana*. *O. brevicornis brevicornis* обитает в широком диапазоне температур и солености [<http://copepodes.obs-banyuls.fr/en/fichesp>], обитает в поверхностном слое в основном в неритических водах, поэтому ее натурализация стала возможной. Ни один из видов Copepoda, живущих в открытых водах и совершающих протяженные суточные миграции, не натурализовался и, даже не наблюдалось присутствия подобных видов в течение сезона.

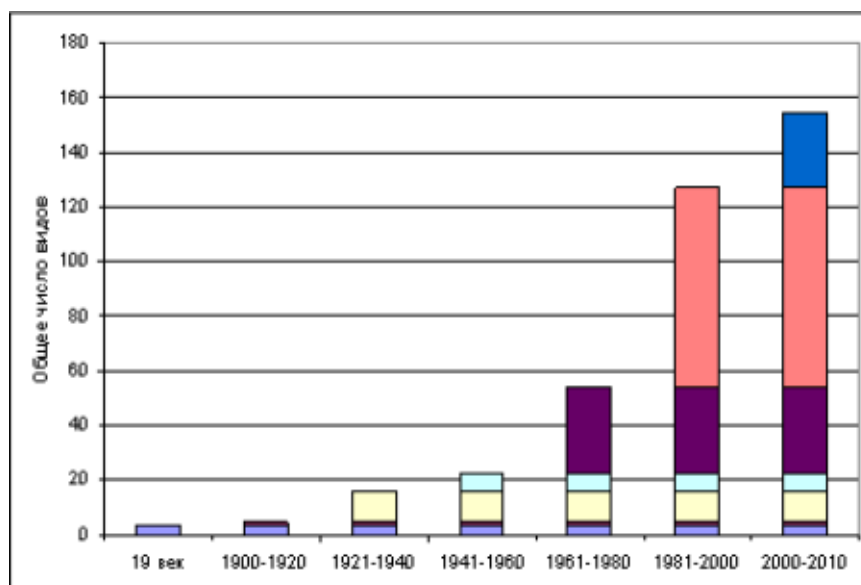
Из зообентоса, как правило, натурализовываются виды, имеющие пелагических личинок, которые способны проникнуть с течениями или в балластных водах, или взрослые особи, которые могут быть перенесены в сообществе обрастаний судов. Личинки как при проникновении через пролив, так и при сбросе с балластными водами в шельфовых зонах способны натурализоваться в случае нахождения ими благоприятного субстрата при оседании и при наличии достаточного количества осевших особей, чтобы образовать устойчивые скопления обоих полов, необходимые для натурализации.

Макрофиты могут проникать как с обрастаниями судов, так и переноситься течениями. В настоящее время во флоре

макрофитов характерно увеличение числа появившихся тепловодных видов субтропического происхождения, занесенных из Средиземного моря (табл. 5).

Из рыб в прибрежных районах смогли натурализоваться мелкие придонные виды бычков, собачек, иглы *Syngnathus acus* L., сальпа *Sarpa salpa* и усатый центракант *Centracanthus cirrus* – рыбы, экологически близкие к черноморским. Остальные виды рыб – это сезонные мигранты, вероятно, вновь появившиеся и даже увеличившие время пребывания в Черном море в связи с повышением температуры и расширившие нерестовые и/или нагульные ареалы в Черном море. Остальные – это рыбы, сброшенные с балластными водами, судьба некоторых из них не известна.

Проникающие с течениями средиземноморские виды, как правило, не наносят ущерба экосистеме Черного моря, наоборот, при натурализации таких планктонных и бентосных видов добавятся новые кормовые организмы. Однако, появление и вспышки развития токсичных водорослей опасны для черноморской экосистемы. Увеличение численности желтелых в Средиземном море, расширение их ареала, проникновение в Мраморное море и последующее появление таких видов, как медуза *Chrysaora hysoscella* и *Bolinopsis vitrea* в южной и западной частях Черного моря служат тревожным сигналом [Shiganova, Ozturk, 2010].



**Рис. 10.** Кумулятивный график увеличения числа чужеродных видов за 20-летние промежутки в Черном море.

### Заключение

Если проследить хронологию вселения чужеродных видов в Черное море за двадцатилетние промежутки времени, то очевидно, что интенсивность их появления увеличилась после 1960-х гг. в 2.5 раза за 20-летний промежуток, что совпадает с началом антропогенного нарушения состояния его экосистемы. После введения балластных танков за последующие двадцать лет число чужеродных видов увеличилось в Черном море еще в 2.4 раза. С 2001 по 2010 г. число натурализовавшихся видов увеличилось в Черном море в 1.25 раза, что связано с интенсификацией судоходства и повышением температуры верхнего перемешанного и холодного промежуточного слоев Черного моря в последнее десятилетие. Это способствовало натурализации ряда термофильных видов, проникших с течениями или с балластными водами.

Если ранее натурализовались умеренноводные виды, то с повышением температуры стали появляться субтропические и даже тропические виды. То есть темп заноса новых чужеродных видов остается высоким в Черном море (рис. 10). Некоторые из вновь появившихся средиземноморских видов уже

натурализовались, однако, относительно большинства из них, которые отмечены в районах, отдаленных от Босфора, в настоящее время невозможно однозначно заключить, произошла ли их натурализация. Проникновение подобных видов через Босфор с течениями или с судами – это идущий в настоящее время процесс и пока делать заключение о натурализации того или иного подобного вида в большинстве случаев преждевременно.

При этом, регистрация всех таких видов крайне необходима для того, чтобы отследить процесс их проникновения, распространения и натурализации. Подобные находки служат сигналом к принятию решительных мер по контролю за сбросом балластных вод в портах черноморских стран и свидетельствуют о необходимости присоединения всех черноморских стран к конвенции по контролю балластных вод (принята 13 февраля 2004 г., Globallast).

### Благодарности

Работа была проведена при финансировании ГК № 14.740.11.0422 Шифр «2010-1.1-223-145-066», проекта Президиума РАН «Биоразнообразии», проекта ЕС PERSEUS.

### Литература

- Александров Б.Г. Проблема переноса водных организмов судами и некоторые подходы к оценке риска новых инвазий // Морський екологічний журнал. 2004. Т. 3. № 1. С. 5–17 (Украинский язык).
- Богданова А.К., Шмелева А.А. Гидрологические условия проникновения средиземноморских видов в Черное море // В кн.: Динамика вод и вопросы гидрохимии Черного моря. Киев: Наукова думка, 1967. С. 156–166.
- Богородский С.В. Обнаружение *Parablenius Incognitus (Blennidae)* у восточного побережья Черного моря, Северная Абхазия // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46, вып. 1. С. 22–28.
- Болтачёв А.П. Вероятные причины роста биологического загрязнения морских экосистем // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. Тезисы докладов. Ростов-на-Дону. 2003а. С. 49–50.
- Болтачёв А.П. Ихтиофауна черноморского побережья Крыма. Таксономическое разнообразие // В сб.: Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской. Севастополь: ЭКОСИ-Геофизика, 2003b. С. 363–373.
- Болтачёв А.П. Уточнение видового статуса барракуды группы *Sphyraena obtusata*, найденной в Черном море // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 1. С. 135–137.
- Болтачёв А.П., Гаевская А.В., Зуев Г.В., Юрахно В.М. Северная путассу *Micromesistius poutassou* (Risso, 1826) (Pisces, Gadidae) – новый для фауны Чёрного моря вид // Экология моря. 1999. Вып. 48. С. 79–82.
- Болтачёв А.П., Зуев Г.В., Корнийчук Ю.М., Гуцал Д.К. О находке круглой сардинеллы *Sardinella aurita* (Clupeidae) в Чёрном море у берегов Крыма // Вопр. ихтиол. 2000. Т. 40. № 2. С. 275–276.
- Болтачёв А.П., Юрахно В.М. Новые свидетельства продолжающейся медитерранизации ихтиофауны Чёрного моря // Вопр. ихтиол. 2002. Т. 42. № 6. С. 744–750.
- Болтачёва Н.А. Обнаружение нового вида-вселенца *Streblospio gynobranchiata* Rice et Levin, 1998 (Polychaeta: Spionidae) в Чёрном море // Морськ. екологічн. журн. 2008. Т. 7. № 4. С. 12.
- Болтачёва Н.А., Лисицкая Е.В. О видовой принадлежности *Polydora* (Polychaeta: Spionidae) из Балаклавской бухты (Чёрное море) // Морськ. екологічн. журн. 2007. Т. 6. № 3. С. 33–35.
- Вершинин А.О., Моручков А.А., Лейжфилд и др. Потенциально токсичные водоросли в прибрежном фитопланктоне северо-восточной части Черного моря в 2000–2002 гг. Океанология. 2005. Т. 45. № 2. С. 240–248.
- Вершинин А.О., Моручков А.А., Суханова И.Н., Камнев А. А., Паньков С.А., Мортон С.Л., Самдел Дж.С. Сезонные изменения фитопланктона в районе мыса Большой Утриш, Северо-Кавказского берега Черного моря в 2001–2002 // Океанология. 2004. Т. 44. № 3. С. 399–405.
- Вершинин А.О., Орлова Т.Ю. Токсичные и вредные водоросли в прибрежных водах России. Океанология. 2008. Т. 48(4). С. 568–582.
- Гаврилова Н.А. Новые виды тинтинид в Черном море // Экология моря. 2005. Вып. 69. С. 5–11.
- Гаврилова Н.А. Микрозоопланктон (Tintinnidae) // В кн.: Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Черного морей. Ростов-на-Дону: ЮНЦ, 2010. С. 63–69.
- Георгиев Ж.М. Нов вид пашата черноморска ихтиофауна (*Boops salpa* L.) Златоредица // Известия на Зоол. инс-т. 1954. Книга 3. С. 245–248.

- Георгиева Л.В. Фитопланктон проливов и прилежащих вод Средиземноморского бассейна: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Севастополь. 1979. 23 с.
- Георгиева Л.В. Видовой состав и динамика фитоценоза // В сб.: Планктон Черного моря / Под ред. А.В. Ковалева, З.З. Финенко. Киев: Наукова думка, 1993. С. 31–74.
- Гордина А.Д. Значение зарослевых биоценозов в воспроизводстве запасов рыб Черного моря: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 1974. 23 с.
- Гордина А.Д., Багнюкова Т.В. О нересте меч-рыбы *Xiphias gladius* в Чёрном море // Вопр. ихтиол. 1992. Т. 32. Вып. 4. С. 166.
- Грезе И.И. Фауна амфипод Черного моря в зоогеографическом аспекте // В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в Южных морях. Киев: Наукова Думка, 1966. С. 33–37.
- Грезе В.Н., Федорина А.И. Численность и биомасса зоопланктона // В кн.: Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наукова Думка, 1979. С. 157–163.
- Загородняя Ю.А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Черное море? // Экология моря. 2002. Вып. 61. С. 43.
- Загородняя Ю. А., Колесникова Е.А. К проблеме проникновения чужеродных видов копепод в Черное море // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. Тезисы докладов. Ростов-на Дону. 2003. С. 80–81.
- Зайцев Ю.П., Нестерова Д.А. Прокариотные зеленые водоросли – возбудители «цветения» воды в лиманах северо-западного причерноморья // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. Тезисы докладов. Ростов-на Дону. 2003. С. 85–86.
- Зинова А.Д., Димитрова-Конаклиева С. Водоросли из Ахтопольского залива (юго-восточная Болгария). 2 // Новости систематики низших растений. 1975. 12. С. 119–123.
- Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 248 с.
- Калугина-Гутник А.А. Макрофитобентос // В сб.: Основы биологической продуктивности Черного моря / Под ред. В.Н. Грезе. Киев: Наукова думка, 1979. С. 123–142.
- Киселева М.И. Пелагические личинки многощетинковых червей Черного моря // В сб.: Труды Севастопольской биол. станции / Под ред. В.А. Водяницкого. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1957. Т. 9. С. 59–111.
- Киселева М.И. Зообентос // В сб.: Основы биологической продуктивности Черного моря / Под ред. В.Н. Грезе. Киев: Наукова думка, 1979. С. 208–239.
- Ковалев А.В. К вопросу о проникновении планктонных животных в Черное море из Средиземного // Океанографические исследования в Тунисском канале. 1971. С. 120–122.
- Ковалев А.В., Георгиева Л.В., Балдина Е.П. Влияние водообмена через Босфор на состав и распределение планктона в прилегающих водах // Океанографические исследования в Тунисском канале и Босфоре. 1976. С. 181–189.
- Ковалев А.В., Шмелева А.А., Петран А. Зоопланктон западной части моря от Босфора до Дуная в мае 1982 г. // Динамика водных масс и продуктивность планктона Черного моря. 1987. С. 356–367.
- Кренева К.В. Новый для фауны Азовского моря вид раковинных инфузорий // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. Тезисы докладов. Ростов-на Дону. 2003. С. 20–21.

- Кузьменко Л.В. Два вида динофлагеллят, новых для Черного моря // В кн.: Новости систематики низших растений. М.; Л: АН СССР. Ботан. ин-т, 1966. С. 51–54.
- Лисовская О.А., Никитина В.Н. Макрофитобентос кавказского побережья Черного моря в районе Туапсе и Большого Сочи // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2007. Серия 3. № 2. Биология. С. 22–33.
- Маккавеева Е.Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря. Киев: Наукова думка, 1979. 227 с.
- Матишов Г.Г., Селифонова Ж.П., Ерыгин В.В., Ерохин В.В., Берников В.С. Исследования водяного балласта в порту Новороссийска и некоторые аспекты биологического загрязнения Черного и Азовского морей // В сб.: Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива / Под ред. Г.Г. Матишева. Апатиты, 2004. Т. VII. С. 131–142.
- Мильчакова Н.А. О новых видах макрофитов Черного моря // Экология моря. 2002. Т. 62. С. 19–24.
- Мильчакова Н.А. Альгологические исследования в СБС-ИнБЮМ: от прошлого к настоящему // Морской экологич. журнал. 2009. 8(3). С. 71–76.
- Миничева Г.Г., Еременко Т.И. Альгологические находки в северо-западной части Черного моря // Альгология. 1993. 3. № 4. С. 83–87.
- Михнева В., Стефанова К. Видовое разнообразие и динамика на численность и биомассу мезозoopланктона перед болгарским бряг (2008–2010) // Известие на Съюза на учените. Варна. 2012. (in press)
- Мурина В.В. Находка многощетинного червя *Streblospio* sp. (Polychaeta: Spionidae) в Новороссийском порту Черного моря // Морський екологічний журнал. 2008. № 1. Т. VII. С. 46.
- Надолинский В.П. Структура и оценка запасов водных биоресурсов в северо-восточной части Черного моря: Дис. ... канд. биол. наук. 2004. 171 с.
- Павлова Е.В. О находках средиземноморских видов зоопланктона в Черном море // Зоологический журнал. 43. 11. 1964. С. 1710–1713.
- Павлова Е.В. Проникновение средиземноморских планктонных организмов в Черное море // Основные черты геологической структуры, гидрологических условий и биологии Средиземного моря. М.: Наука. 1965. С. 171–174
- Павлова Е.В., Бардина Е.П. Влияние водообмена через Босфор на распространение и состав зоопланктона в районе Босфора. Киев: Наукова Думка, 1969. С. 208–232.
- Павловская Т.В. Питание и размножение массовых видов инфузорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1971. 20 с.
- Павловская Т.В. Распределение микрозоопланктона в прибрежных водах Черного моря // Биол. моря. 1976. № 36. С. 75–83.
- Пастернак А.Ф. Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона у побережий Северного Кавказа // В кн.: Сезонные изменения черноморского планктона. М.: Наука, 1983. С. 139–174.
- Пашков А.Н. Ихтиофауна прибрежного шельфа Чёрного моря в полигалинных акваториях: Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 2001. 263 с.
- Поликарпов И.Г., Сабурова М.А., Манжос Л.А., Павловская Т.В., Гаврилова Н.А. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Черного моря в районе Севастополя (2001–2003 гг.) // В сб.: Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской. НАН Украины, ИнБЮМ. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 16–42.

- Расс Т.С. Ихтиофауна Чёрного моря и некоторые этапы ее истории // В кн.: Ихтиофауна Черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. Киев: Наукова думка, 1993. С. 6–16.
- Ревков Н.К. Таксономический состав донной фауны крымского побережья Черного моря // В сб.: Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской. НАН Украины, ИнБЮМ. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 209–229.
- Салехова Л.П. Состав ихтиофауны в районе Карадагского государственного заповедника (Чёрное море) // Вопр. ихтиол. 1987. Т. 27. Вып. 6. С. 898–905.
- Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 1964. 550 с.
- Селифонова Ж.П. *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoidea) в зоопланктоне портов северо-восточного шельфа Черного моря // Биол. внутренних вод. 2009а. № 1. С. 33–35.
- Селифонова Ж.П. Морские биоинвазии в водах Новороссийского порта Черного моря // Биол. моря. 2009b. Т. 35. № 3. С. 212–219.
- Селифонова Ж.П. *Amphorellopsis acuta* (Ciliophora: Spirotrichea: Tintinnida) – новый вид тинтинид в Чёрном море // Морськ. екологічн. журн. 2011а. Т. 10. № 1. С. 85.
- Селифонова Ж.П. Вселенец в Черное и Азовское моря – *Oithona brevicornis* (Giesbrecht) (Copepoda: Cyclopoidea) // РЖБИ. 2011b. С. 142–150.
- Селифонова Ж.П. Новый вид инфузорий *TINTINNOPSIS TOCANTINENSIS* Kofoid & Campbell, 1929 (CILIOPHORA: SPIROTRICHEA: TINTINNIDA) в Черном море // РЖБИ. 2012 в печати.
- Сеничева М.И. Состав и количественное развитие фитопланктона неритической зоны в районе Севастополя в осенне-зимний период 1968–1969 гг. // Биология моря (Киев). 1971. Вып. 24. С. 3–11.
- Сеничева М.И. Новые и редкие для Черного моря виды диатомовых и динофитовых водорослей // Экология моря. 2002. Вып. 62. С. 25–29.
- Сеничкина Л.Г. Фитопланктон чистых и загрязненных хозяйственно-бытовыми стоками вод в районе Ялты // Биология моря. 1973. Вып. 28. С. 135–150.
- Сергеева Н.Г. Характеристика донных сообществ Ялтинского залива в условиях антропогенного воздействия // В кн.: Многолетние изменения зообентоса Черного моря. Киев: Наукова думка, 1992. С. 138–170.
- Силкин В.А., Абакумов А.И., Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Часовников В.К., Лукашева Т.А. Сосуществование черноморских и чужеродных видов в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря: Анализ гипотез вселения // РЖБИ. 2011. № 3. С. 24–35.
- Сколка В.Х., Бодяну Н. Исследования фитопланктона прибрежной части Черного моря // Rev. biol. Acad. RPR. 1963. Т. 7. № 1. С. 89–104.
- Терентьев А.С. Видовое богатство и руководящие виды макрозообентоса в различных биотопах Керченского предпроливья Черного моря // Тр. ЮгНИРО. 1998. Вып. 44. С. 100–110.
- Теренько Л.М. Динофлагелляты – вселенцы в Черное море // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. Тезисы докладов. Ростов-на-Дону. 2003. С. 135–136.
- Теренько Л.М. Инвазии планктонных диатомовых в прибрежную экосистему украинского региона Черного моря // Междунар. науч. конф. диатомологов России и стран СНГ «Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей». Минск, 10–15 сентября, 2007. Минск, 2007. С. 153–156.



- Теренько Л.М., Теренько Г.В. Видовое разнообразие планктонных фитоценозов в Одесском заливе Черного моря // Экология моря. 2000. Т. 52. С. 56–59.
- Ткаченко П.В. Редкие виды рыб Красной книги Украины, отмеченные в районе Черноморского биосферного заповедника // Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел): Сб матер. Всерос. научно-практич. конф. Астрахань, 1994. С. 334–336.
- Цокур А.Г. Первая находка икринок центраканта *Centracantus cirrus* Rafinesque (*Centracanthidae*) в Чёрном море // Вопр. ихтиол. 1988. Т. 28. С. 329–330.
- Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наукова думка, 1984. 176 с.
- Шиганова Т.А. Некоторые итоги изучения биологии вселенца *M. leidy* (A. Agassiz) в Черном море // Гребневик *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) в Азовском и Черном морях и последствия его вселения / Ред. С.П. Воловик. Ростов-на-Дону, 2000. С. 33–75.
- Шиганова Т. А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: Дисс. ... докт. биол. наук. М., 2009. 638 с.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Булгакова Ю.В., Мирзоян З.А., Мартынюк М.Л. Гребневики вселенцы *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо-восточной части Черного моря // Изв. АН. 2003. Сер. Биол. № 2. С. 225–235.
- Якубова Л.И. Особенности биологии прибосфорского участка Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. / Под ред. В.А. Водяницкого. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1948. № 6. С. 274–285.
- Ясакова О.Н. Новые виды в составе фитопланктона северо-восточной части Черного моря // РЖБИ. 2010. № 3. С. 90–97.
- Abaza V., Boicenco L., Moldoveanu M., Timofte F., Bologa A. S., Sburlea A., Dumitrache C., Staicu I., Radu G. Evolution of Marine Biodiversity Status at the Romanian Black Sea Coast As Result of Anthropogenic Modifications in the Last Decades // 1<sup>st</sup> Biannual Sci. Conf. Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond. Commission on the Protection of the Black Sea Against pollution. Abstract. Istanbul. Turkey. 2006. P. 50–51.
- Albayrak S. Echinoderm fauna of the Bosphorus (Turkey) Oealia. 1996. 22. P. 22–32.
- Altukhov, D.A., Gubanova A. D. *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida) – the new component of the Black Sea zooplankton // Joint ICES/CIESM Workshop to compare Zooplankton Ecology and Methodologies between the Mediterranean and the North Atlantic (WKZEM)". Hellenic Centre for Marine Research. Heraklion, Crete (Greece). 27–30 October 2008 (режим доступа: [http://www.st.nmfs.noaa.gov/plankton/wkzem/frame\\_abstracts/index.html](http://www.st.nmfs.noaa.gov/plankton/wkzem/frame_abstracts/index.html)).
- Aysel V., Erdugan H. Checklist of the Black Seaweeds. Turkey (1823–1994) // Tr. J. Botany. 1995. V. 19. P. 545–534.
- Balkis N., Tintinnids (Protozoa: Ciliophora) of the Buyukcekmece Bay in the Sea of Marmara // Sci. Mar. 68 (1). 2004. P. 33–44.
- Bavari A., Bologa A.S., Scolka H.V. A checklist of the benthic marine algae (except the diatoms) along the Romanian shore of the Black Sea. // Rev. Roum. Biol., Biol. veget. 1991. 36. No 1–2. P. 7–22.
- Boltachev A.P. Changes of features in ichthyofauna in the coastal sea waters of Crimea in the last decades // CIESM Workshop Monographs. Climate forcing and its impact on the Black Sea biota / Ed. F. Briand. Monaco. 2009. 39. P. 105–112.
- Boltachev A.P. The modern state and changes of ichthyofauna in coastal sea water of the Crimea (Black Sea) // 1<sup>st</sup> Biannual Sci. Conf. Black Sea Ecosystem



- 2005 and Beyond. Commission on the Protection of the Black Sea Against pollution. Abstract. Istanbul. Turkey. 2006. P. 114–116.
- Caraus I. The algae of Romania. Studii si Cercetari, Universitatea Bacau, Biologie 7. 2002. P. 1–694.
- Cho E.S., E. Costas. Rapid monitoring for the potentially ichthyotoxic dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* in Korean coastal waters using fluorescent probe tools // J. Plankton Res. 2004. 26. P. 175–180.
- Cinar M.E., Bilecenoglu M., Ozturk B., Katagan T., Aysel V. Alien species on the coast of Turkey // Mediterranean Marine Science. 2005. V. 6/2. P. 1–28.
- Denchev T., Petrov L., Garcia-Martinez et al. Rare earth element contents in lower and higher flora from Bulgarian region of the Black Sea // Toxicol. Environ. Chem. 1994. 46. No 4. P. 229–238.
- FNAM. Fishes of the North-Eastern Atlantic and Mediterranean. Paris. UNESCO. 1984. 1–3. 1474 p.
- Gallardo T., Garreta Gómez A., Ribera M.A., Cormaci M., Furnari G., Giaccone G., Boudouresque C.-F. Check-list of Mediterranean Seaweeds, II. Chlorophyceae Wille s.l. // Botanica Marina. 1993. 36: 399–421.
- Garreta Gómez A., Gallardo T., Ribera M.A., Cormaci M., Furnari G., Giaccone G., Boudouresque C.-F. Checklist of the Mediterranean seaweeds. III. Rhodophyceae Rabenh. 1. Ceramiales Oltm. // Botanica Marina. 2001. 44: 425–460.
- Golani D., Orsi-Relini L., Massut E., Quignard J.-P. CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean. Vol. 1. Fishes / Ed. F. Briand. CIESM publisher. Monaco. 2002. 256 p.
- Gubanova A., Altukhov D. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbr., 1882 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. No 4. P. 407–410.
- Guiry M.D. Macroalgae of Rhodophycota, Phaeophycota, Chlorophycota, and two genera of Xanthophycota // European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification / Ed. M.J. Costello et al. Collection Patrimoines Naturels, 2001. 50 pp.
- İnanmaz, Ö., Bekbölet, M. Kıdeys, A. A new scyphozoan species in the Sea of Marmara: *Chrysaora hysoscella* (Linne, 1766). Second int. Conf. on oceanography of the eastern Mediterranean and Black Sea. METU. Cultural center Ankara. 2002. P. 857–859.
- Insinbillir M., Yilinaz I.N., Pirano S. New contributions to the Jellyfish fauna in the Marmara Sea // Italian Journal of Zoology. 2010. 10. 1080/11250000902825766.
- Ivanov L.I., Samodurov A.S. The role of natural fluxes in ventilation of the Black Sea // J. of Marine systems. 2001. 31. P. 159–174.
- Karhan S.U., Kalkan E., Yokes M.V. First record of the Atlantic starfish *Asterias rubens* (Echinodermata, Asteroidea) from the Black Sea. JMBA2. Biodiversity records. Published on line. 2007. P. 1–4.
- Konovalov I.B., Beekman M., Richter A., Burrows J.P. Inverse modeling of the spatial distribution of NO<sub>x</sub> emission on the continental scale using satellite data // Atmos. Chemis. Phys. 2006. 6. P. 1747.
- Kovalev A.V., Besiktepe S., Zagorodnyaya J., Kidey A. Mediterraneanization of the Black Sea zooplankton is continuing // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea / Eds L. Ivanov, T. Oguz. Kluwer acad. Pub., 1998. T. 47. P. 199–207.
- Moncheva S., Doncheva V., Kamburska L. On the long-term response of harmful algal blooms to the evolution of eutrophication off the Bulgarian Black Sea coast: are the recent changes a sign of recovery of the ecosystem- the uncertainties // In: Rep. On IX Intern. Conf. «Harmful algal blooms», 5–11 February 2000, Hobart, Tasmania: 7. 2000.

- Moncheva S., Petrova-Karadjova V., Palasov A. Harmful algae bloom along the Bulgarian Black Sea coast and possible patterns of fish and zoobenthic mortalities // Harmful Marine Algal Blooms / Eds P. Lassus, G. Arzul, E. Denn, P. Gentien. Lavoisier Publ. Inc., 1995. P. 193–198.
- NFRDI. Harmful Algal Blooms in Korean Coastal Waters from 2002–2003, National Fisheries Research and Development Institute. Korea. 2004.
- Özgür E., Öztürk B. A population of the alien jellyfish *Cassiopea andromeda* (Forsskal, 1775) (Cnidaria, Scyphozoa, Rhizostomea) in the Ölüdeniz lagoon. Turkey // AI. 2008. V. 3. Is. 4. P. 423–428.
- Öztürk. Black Sea biological diversity Turkey // Turkish National report. Black Sea Environmental series. 1998. Vol. 9. P. 144.
- Öztürk B. Climate Change and an ecological approach for Turkish Seas // Science and Utopia. Istanbul. 2006. No 139. P. 28–32. (in Turkish)
- Ozturk B., Mihneva V., Shiganova T. First finding of *Balinopsis vitrea*: (Ctenophore, Lobata) in the Turkish Black Sea coasts // J. Biol. Invasions. 2011. V. 6. Issue 3. P. 355–360.
- Öztürk B., Öztürk A.A. On the Biology of the Turkish Straits System // Bulletin de l'institut océanographique. Monaco. 1996. No 2. Special 17. P. 205–221.
- Öztürk B., Topaloglu B. Monitoring *Chrysaora hysoscella* (Linnaeus, 1767) in Istanbul Strait and Exit of the Black Sea. National water days, (Elazığ) Abstract. 2009. P. 31. (in Turkish)
- Porumb F. Presence de gaelgues especes mediterraneenes dans le zooplankton de la Mer Noire // Rev. roum biol. ser. biol. animal. Acad.R.S.R. 25.2. 1980. P. 167–170.
- Ribera M.A., Gómez-Garreta A., Gallardo T., Cormaci M., Furnari G., Giaccone G. Check-list of Mediterranean Seaweeds. I. Fucophyceae (Warming 1884) // Botanica Marina. 1992. 35: 109–130.
- Selifonova J.P. On role ships'ballast waters in distribution of zooplankton species in the northeastern Black Sea // III international symposium. Invasion of alien species in Holarctic. (Borok-3). 2011. P. 82–83.
- Selifonova J.P., Shmeleva A.A., Kideys A.E. Study of Copepod species from the western Black Sea in the cruise R/V "Knor" during May-June 2001 // Acta Zoologica Bulgarica. 2008. 60 (3). P. 305–309.
- Sergin M., Audemir E., Suat A.A., Katagan T., Ozean T. On the presence of the non-native estuarine shrimp *Palaemon longirostris* H. Milne-Edwards 1937 (Decapoda, Coridea) in the Black Sea // Aquatic invasions. 2007. V. 2. Issue 4. P. 464–465.
- Sergin M., Kideys A.E. Ongoing process of «Mediterraneization» in the Black Sea // CIESM Workshop Monographs. Climate forcing and its impact on the Black Sea biota / Ed. F. Briand. Monaco. 2010. 39. P. 61–64.
- Shiganova T. Introduced species // Black Sea Environment / Eds. A.G. Kostyanoy, A.N. Kosarev: Hdb Env. Chem. Vol. 5. Part Q. Springer – Verlag Berlin Heidelberg. 2008. P. 375–406.
- Shiganova T.A., Bulgakova Y.V. Effect of gelatinous plankton on the Black and Azov Sea fish and their fish resources // ICES Journal of Marine Science. 2000. 57. P. 641–648.
- Shiganova T., Ozturk B. Trend on increasing Mediterranean species arrival into the Black Sea // CIESM Workshop Monographs. Climate forcing and its impact on the Black Sea biota / Ed. F. Briand. Monaco. 2010. 39. P. 75–93.
- Tarkan A.N., Isnibilir M., Tarkan A.S. Seasonal variation of the zooplankton composition and abundance in the Istanbul Strait // Pakistan Journal of Biological sciences. 2005. 8 (9). P. 1327–1336.
- Taskin E., Ozturk M., Kurt O. The check list of the marine flora of Turkey. Maniza, Turkey. 2008.

- Tkach A.V., Gordina A.D., Niermann U., Kideys A.E., Zaika V.E. Changes in the larval nutrition of the Black Sea fishes with respect to plankton // *Ecosystem Modeling as a management tool for the Black Sea* / Eds L. Ivanov, T. Oguz. Kluwer Academic Publishers. 1998. P. 235–248.
- Vershinin A.O., Morton S. *Protoperdinium ponticum* sp. nov. (Dinophyceae) from North-East Black Sea // *Botanica marina*. 2005. 48. P. 244–247.
- Zaitsev Yu.P., Alexandrov B.G. Biological diversity. Ukraine // N.Y., U. N. Black Sea environmental series. 1998. V. 7. 351 p.
- Zaitsev Yu.P., Ozturk B. Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. Turkish Marine Research Foundation. Istanbul. Turkey, 2001. 265 p.

---

## **INCREASING OF MEDITERRANEAN NON-NATIVE SPECIES FINDINGS IN THE BLACK SEA**

**© 2012 Shiganova T.A., Musaeva E.I., Lukasheva T.A.,  
Stupnikova A.N. , Zasko D.N., Anokhina L.L., Sivkovich A.E.,  
Gagarin V.I., Bulgakova Yu.V.**

P.P.Shirshov Institute of oceanology Russian Academy of Sciences.  
[shiganov@ocean.ru](mailto:shiganov@ocean.ru)

We summarize own and published data on the Mediterranean species records in the Black Sea. Number of similar species findings has increased both in the southern Black Sea, where some of them always occurred, and in the other areas of the Black Sea due to a rise of the water surface layer temperature and increasing of shipping intensity during the last decades. Vectors of penetrations, possibility of establishment, and role in ecosystem are discussing.