

INSS 1996–1499

**2013 №2**



Российский  
Журнал  
Биологических  
Инвазий

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



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

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Кирюхина Н.А.</i> Морфологическая изменчивость пухлощёкой иглы-рыбы <i>Syngnathus nigrolineatus</i> в связи с её инвазией в водоёмы бассейна Волги	2
<i>Котовская А.А., Христенко Д.С.</i> Распространение и некоторые особенности биологии амурского чебачка <i>Pseudorasbora parva</i> (Temm. et Schl., 1846) литорали Кременчугского водохранилища	11
<i>Лазарева В.И., Болотов С.Э.</i> Анализ сосуществования недавнего вселенца <i>Diaphanosoma orghidani</i> Negrea с аборигенным видом <i>D. brachyurum</i> (Lievin) (Crustacea, Cladocera) в Рыбинском водохранилище	18
<i>Олейников А.Ю.</i> Размещение аборигенных и интродуцированных полуводных млекопитающих на Сихотэ-Алине	35
<i>Федоненко Е.В., Маренков О.Н.</i> Расселение, пространственное распространение и морфометрическая характеристика солнечного окуня <i>Lepomis gibbosus</i> (Centrarchidae, Perciformes) Запорожского водохранилища	51
<i>Ханугин А.А., Варгоп Е.В., Чугунов Г.Г., Дементьева А.Е.</i> Дополнения и замечания к адвентивной флоре Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича	60

# МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПУХЛОЩЁКОЙ ИГЛЫ-РЫБЫ *SYNGNATHUS NIGROLINEATUS* В СВЯЗИ С ЕЁ ИНВАЗИЕЙ В ВОДОЁМЫ БАССЕЙНА ВОЛГИ

© 2013 Кирюхина Н.А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова,  
Москва 119071; e-mail: [nkiryukhina@gmail.com](mailto:nkiryukhina@gmail.com)

Поступила в редакцию 14.01.2013

Исследован ряд морфологических признаков в новообразующихся и аборигенных популяциях иглы-рыбы *Syngnathus nigrolineatus*. Изученные нами признаки (отношение длины головы к длине тела, длины рыла к длине тела, число лучей в спинном и грудном плавниках, количество туловищных и хвостовых поясков) не подходят для определения принадлежности иглы-рыбы к одному из подвигов и установления происхождения волжских популяций, поскольку существует значительное перекрытие диапазонов значений признаков между выборками.

**Ключевые слова:** игла-рыба, *Syngnathus nigrolineatus*, Волга.

## Введение

Выделяют каспийский и черноморский подвиды пухлощёкой иглы-рыбы *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald 1831 (*S. nigrolineatus caspius*, *S. nigrolineatus nigrolineatus*), которые различаются относительной длиной рыла. У каспийского подвида рыло более длинное, у крупных экземпляров из каспийских популяций длина его помещается в длине тела около 10 раз, в то время как у черноморского подвида – более 15 раз [Берг, 1949]. Васильева [2007] также отмечает, что каспийские популяции характеризуются в среднем большим числом лучей в спинном плавнике: 34–42 против 29–40 для черноморских.

До строительства гидроузлов на южных реках *Syngnathus nigrolineatus* встречалась в прибрежных водах Чёрного и Каспийского морей, а также входила в реки: Днестр (до Бендер), Буг (до Вознесенска), Днепр (до Киева), в дельту Дуная, в низовья Дона, кубанские лиманы, заходила в Волгу до Астрахани, в устье Урала, низовья Камы [Берг, 1949].

После создания водохранилищ в бассейнах Днепра и Дона игла-рыба

образовала в них устойчивые популяции (Каховское, Днепровское, Веселовское Пролетарское, Цимлянское водохранилища) [Кудерский, 1971].

Широкое расселение иглы-рыбы наблюдается и в бассейне Волги. Этот вид появился в Куйбышевском водохранилище в 1962 г. [Кудерский, 1971; Гавлена, 1974; Завьялов и др., 2007], а в 1969 г. обнаружен в Волгоградском водохранилище [Евланов и др., 1998]. Затем игла-рыба проникла севернее (Чебоксарское водохранилище).

Существуют различные версии относительно проникновения иглы-рыбы в волжские водохранилища. Кудерский [1971], а также Гавлена [1974] на основании морфологических данных полагают, что происходило саморасселение этого вида из Чёрного моря в волжские водохранилища. Некоторые авторы считают, что игла-рыба могла быть занесена в волжские водохранилища случайно при преднамеренной интродукции беспозвоночных из устья Дона [Шаронов, 1971]. В пользу черноморского происхождения популяций волжских водохранилищ говорят и данные молекулярно-

генетического анализа [Кирюхина, Холодова, 2011].

Цель нашей статьи – изучить ряд морфологических признаков в новообразующихся и аборигенных популяциях, а также оценить степень морфологических различий между аборигенными популяциями разных подвидов.

### Материалы и методы

Нами проанализированы выборки из 8 популяций *Syngnathus nigrolintatus*: 1 – Волгоградское вдхр., в черте г. Саратова, 2006, 74 экз.; 2 – Куйбышевское вдхр., 2010, 29 экз.; 3 – дельта Волги, река Кривой Бузан, 2008, 10 экз.; 4 – авандельта Волги, Раскаты, 2010, 21 экз.; 5 – Каспийское море, бухта Сулак, устье Терека, 2008, 19 экз.; 6 – Чёрное море, Таманский залив, 2007, 29 экз.; 7 – р. Дон, в районе Ростова-на-Дону, 2003, 45 экз.; 8 – Днепровский лиман, 2009 31 экз.

Выполнены следующие промеры: длина тела (без хвостового плавника) – ad, длина головы (до конца жаберной крышки) – ao, длина рыла (до начала глазницы) – ap. Поскольку основным диагностическим признаком для различия подвидов является относительная длина рыла, для морфологического анализа мы использовали такие индексы как отношение длины головы к длине тела (индекс H) и длины рыла к длине тела (индекс S). Также подсчитывали число лучей в спинном плавнике (D). Кроме того, считали число грудных (Nr) и хвостовых (Nt) поясков, количество лучей в грудном плавнике (P), поскольку у некоторых видов игл-рыб эти признаки являются довольно изменчивыми. Например, для морской иглы длиннорылой *S. typhle* на их основании можно выделять черноморо-азовский (*S. typhle argentatus*), западно-средиземноморский (*S. typhle rondeleti*) и балтико-атлантический (*S. typhle typhle*) подвиды [Мовчан, 1988]. Для оценки внутригрупповой изменчивости использовали показатель внутрипопуляционного разнообразия Животовского  $\mu$  [1980]. Первичная обработка данных

проводилась в программе Statistica 6.0. Для попарного сравнения выборок между собой использовался непараметрический критерий Манна-Уитни, поскольку проводились множественные сравнения, была введена поправка Бонферони на уровень значимости ( $p\text{-value}=\alpha/N\approx 0,002$ , где  $\alpha$  – корректируемый уровень значимости ( $\alpha=0,05$ ), N – число попарных сравнений ( $N=21$ )). Выборка из дельты Волги была исключена из сравнения из-за её малого объёма. В среде для статистического программирования и вычислений R (версия 2.5.13) <http://www.r-project.org/> считались коэффициенты корреляции Спирмена  $\rho$  и проведён анализ главных компонент.

### Результаты и обсуждения

Все изученные нами образцы укладываются в размерный ряд от 58 до 177 мм; в среднем более крупными оказались рыбы из Куйбышевского водохранилища ( $135.9\pm 4.2$ ), более мелкими – рыбы из выборок Чёрного и Каспийского морей, Днепра ( $84.4\pm 3.5$ ;  $97.8\pm 3.7$ ,  $102.0\pm 3.4$  соответственно). Рыбы из Волгоградского водохранилища ( $119.8\pm 1.5$ ), Дона ( $125.51\pm 2.0$ ) авандельты Волги ( $116.0\pm 2.0$ ) и дельты Волги ( $125.8\pm 3.1$ ) занимают промежуточное положение по длине. Следует отметить, что особи из большинства «пресноводных» популяций крупнее особей из «морских». Диапазоны значений длины тела между разными выборками пересекаются. Берг [1949] и Мовчан [1988] отмечают небольшое увеличение числа лучей в спинном плавнике и количества хвостовых поясков с возрастом рыб. Мы посчитали коэффициенты корреляции Спирмена  $\rho$  между длиной тела рыб и другими используемыми признаками для каждой популяции отдельно (выборка из дельты Волги была исключена из анализа из-за её малого объёма). Достоверной корреляции признаков с длиной тела не найдено для наших выборок. При подсчёте коэффициентов корреляции на всей выборке прямая зависимость от размера особи, хоть

и невысокая, обнаружилась для числа лучей в грудном плавнике, числа лучей в спинном плавнике, количества хвостовых поясков, (коэффициенты корреляции равны соответственно 0.200; 0.509 и 0.41  $p$ -values  $\ll 0.001$ ). Небольшая обратная зависимость от длины тела найдена для индекса Н (коэффициенты корреляции  $-0.27$   $p$ -value  $\ll 0.001$ ). Эти данные, безусловно, нельзя распространить на отдельные популяции, и полученные корреляции признаков с длиной тела могут не отражать реальную ситуацию, но, тем не менее, возможно при увеличении объёма наших выборок из отдельных локальностей можно было бы установить такие зависимости.

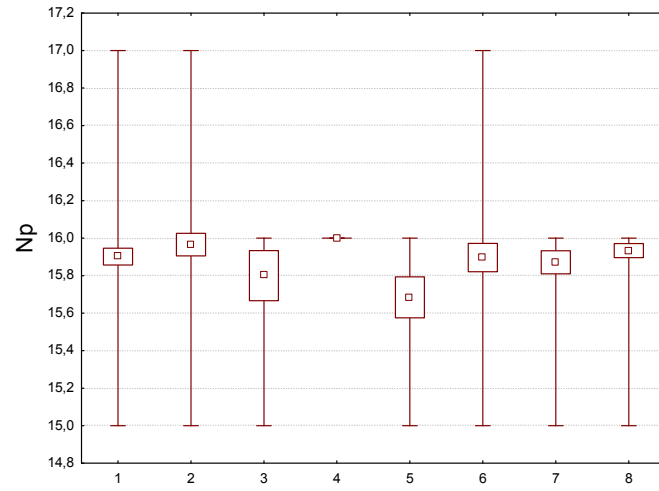
Исследованные нами индексы Н и S в среднем оказались максимальными для рыб из Каспийского моря (что согласуется с данными Берга [1949]) (рис. 1Д, Е). Следует отметить, что для обоих индексов характерно перекрывание диапазонов значений между различными выборками. Для многих выборок найдены достоверные различия по этим признакам. Парные различия между каспийской выборкой и остальными по обоим индексам достоверны для всех выборок, кроме выборки Днепра (табл. 1). Выборка из Чёрного моря достоверно отличается по обоим индексам от днепровской и каспийской выборки, а также от волгоградской выборки по индексу Н и от куйбышевской по индексу S. Интересно, что выборки из дельты Волги (р. Кривой Бузан) и авандельты Волги по средним значениям индексов ближе к популяциям черноморского бассейна и волжских водохранилищ, чем к каспийской выборке. Этот факт согласуется с результатами молекулярно-генетического анализа мтДНК (контрольный регион), где рыбы из дельты Волги и волжских водохранилищ были близки к черноморским [Кирюхина, Холодова, 2011].

Среди счётных признаков наименее изменчивыми оказались число лучей в грудном плавнике (P) и количество грудных поясков (Np). Значения индек-

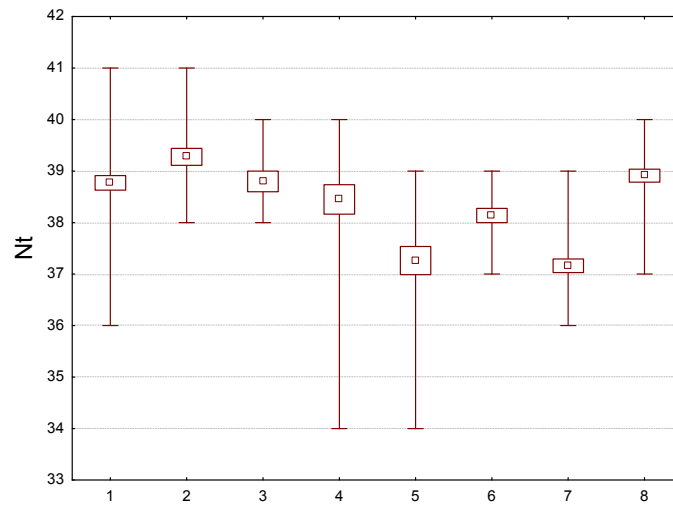
сов Животовского  $\mu$ , отражающие число морф, присутствующих в популяции, наименьшие для этих признаков (табл. 2). Для большинства особей во всех популяциях характерно 16 колец в грудном отделе и 12 лучей в грудном плавнике, за исключением популяций Волгоградского водохранилища и Дона (13 лучей). Возможно, последнее сходство не случайно и является следствием занесения иглы-рыбы в Волгоградское водохранилище при акклиматизации беспозвоночных из Дона.

Более изменчивым оказалось число лучей в спинном плавнике (D). Наименьшее среднее значение этого признака имели выборки Каспийского и Чёрного морей ( $33.63 \pm 0.41$ ;  $33.19 \pm 0.38$  соответственно), а также выборка из Днепра ( $35.10 \pm 0.31$ ), средние числа лучей в спинном плавнике для других выборок (представленных, как правило, более крупными экземплярами) варьируют в пределах 37–39 лучей. Наибольшие значения индекса Животовского наблюдаются у выборок Куйбышевского водохранилища, Каспийского моря и Черноморского бассейна (Днепр, Дон, Таманский залив Чёрного моря), наименьшие – для выборок Нижней Волги (Волгоградское водохранилище, дельта Волги, авандельта Волги). Выборка из дельты Волги также характеризуется низким значением показателя Животовского для числа хвостовых колец (табл. 2). Возможным объяснением генетической близости рыб дельты Волги к рыбам черноморского бассейна является вторичное заселение низовьев Волги из волжских водохранилищ, и тогда сниженное морфологическое (и генетическое [Кирюхина, Холодова, 2011]) разнообразие может быть объяснено недавним происхождением этой «популяции» от небольшого числа особей. Популяция авандельты Волги не имеет определённого статуса и может быть близка или к черноморским, или к каспийским рыбам, или же быть смешанной по происхождению. В последнем случае может наблюдаться

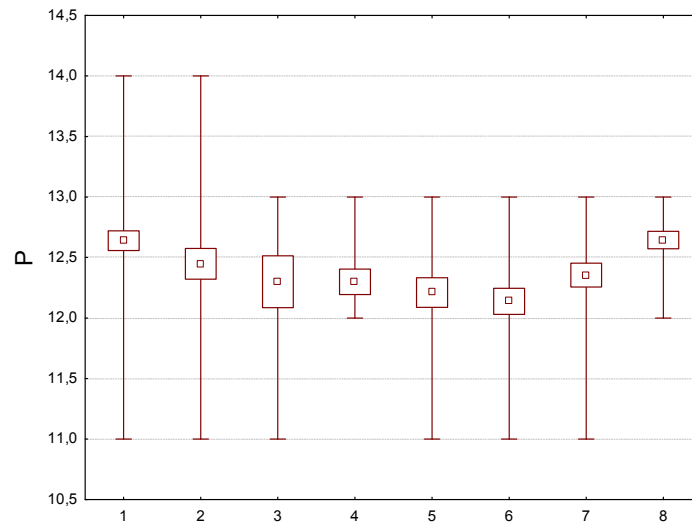
A)



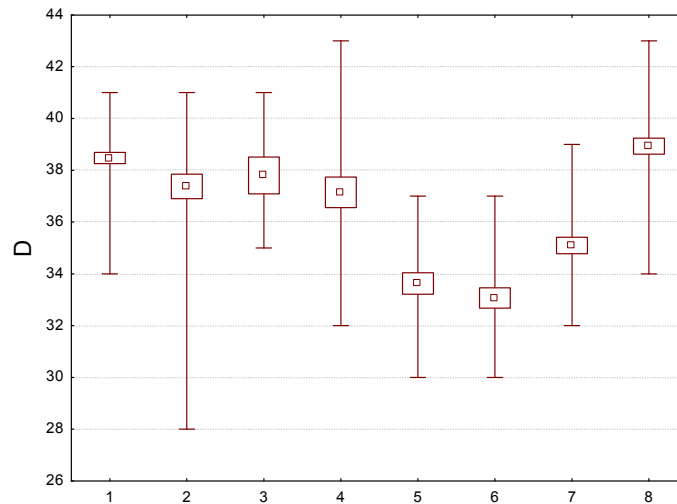
Б)



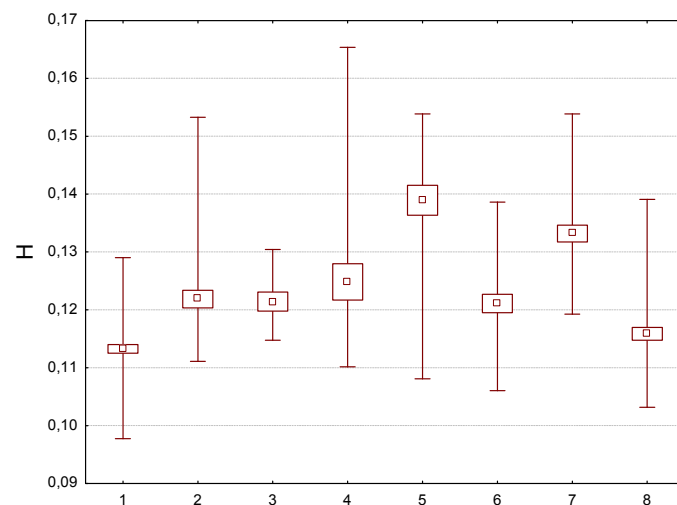
В)



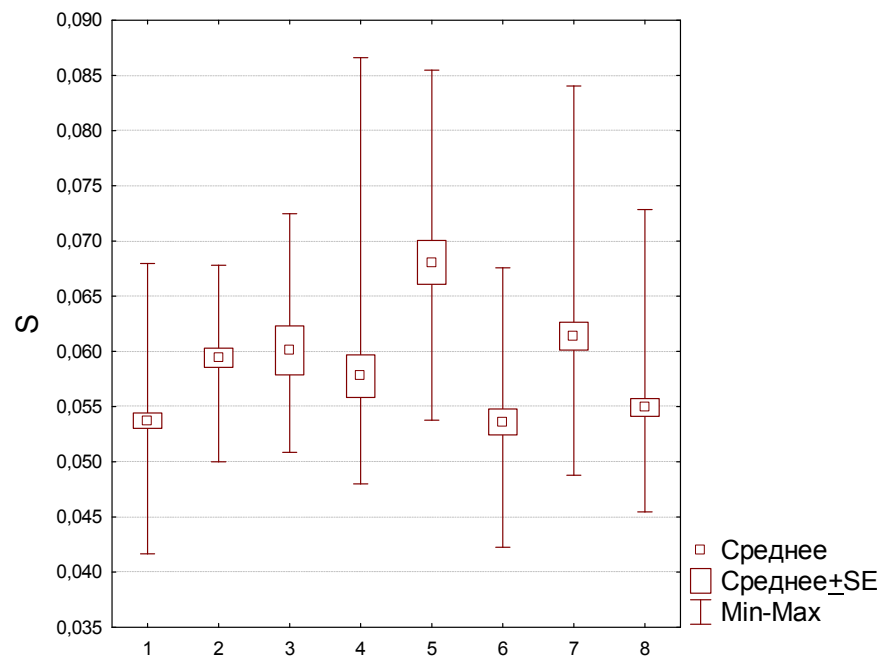
Г)



Д)



Е)



**Рис. 1.** Значения признаков Nt (А), Np (Б), P (В), D (Г) и индексов H (Д), S (Е) в разных выборках иглы-рыбы. 1 – Волгоградское вдхр., 2 – Куйбышевское вдхр., 3 – дельта Волги, 4 – авандельта Волги, 5 – Каспийское море, 6 – Чёрное море, 7 – Дон, 8 – Днепр.

**Таблица 1.** Сравнение выборок иглы-рыбы по различным признакам

Водоём, N	Признаки	Уровни значимости (критерий Манна-Уитни)						
		1	2	3	4	5	6	7
1 Волгоградское вдхр. n=74	N t		НД	< 0.002	НД	< 0.002	НД	НД
	D		НД	< 0.002	НД	< 0.002	< 0.002	НД
	H		< 0.002	< 0.002	НД	< 0.002	< 0.002	< 0.002
	S		НД	< 0.002	НД	< 0.002	НД	< 0.002
2 Авандельта Волги n=21	N t	НД		< 0.002	НД	< 0.002	НД	НД
	D	НД		< 0.002	НД	НД	< 0.002	НД
	H	< 0.002		< 0.002	НД	< 0.002	НД	НД
	S	НД		< 0.002	НД	НД	НД	НД
3 Каспийское море n=19	N t	< 0.002	< 0.002		< 0.002	НД	НД	< 0.002
	D	< 0.002	< 0.002		< 0.002	НД	НД	< 0.002
	H	< 0.002	< 0.002		< 0.002	НД	< 0.002	< 0.002
	S	< 0.002	< 0.002		< 0.002	НД	< 0.002	< 0.002
4 Дон n=45	N t	НД	НД	< 0.002		< 0.002	< 0.002	НД
	D	НД	НД	< 0.002		< 0.002	< 0.002	НД
	H	НД	НД	< 0.002		< 0.002	НД	< 0.002
	S	НД	НД	< 0.002		< 0.002	НД	< 0.002
5 Днепр n=31	N t	< 0.002	< 0.002	НД	< 0.002		< 0.002	< 0.002
	D	< 0.002	НД	НД	< 0.002		< 0.002	< 0.002
	H	< 0.002	< 0.002	НД	< 0.002		< 0.002	< 0.002
	S	< 0.002	НД	НД	< 0.002		< 0.002	НД
6 Чёрное море n=29	N t	НД	НД	НД	< 0.002	< 0.002		< 0.002
	D	< 0.002	< 0.002	НД	< 0.002	< 0.002		< 0.002
	H	< 0.002	НД	< 0.002	НД	< 0.002		НД
	S	НД	НД	< 0.002	НД	< 0.002		< 0.002
7 Куйбышевское вдхр. n=29	N t	НД	НД	< 0.002	НД	< 0.002	< 0.002	
	D	НД	НД	< 0.002	НД	< 0.002	< 0.002	
	H	< 0.002	НД	< 0.002	< 0.002	< 0.002	НД	
	S	< 0.002	НД	< 0.002	< 0.002	НД	< 0.002	

\* НД – нет достоверных различий.

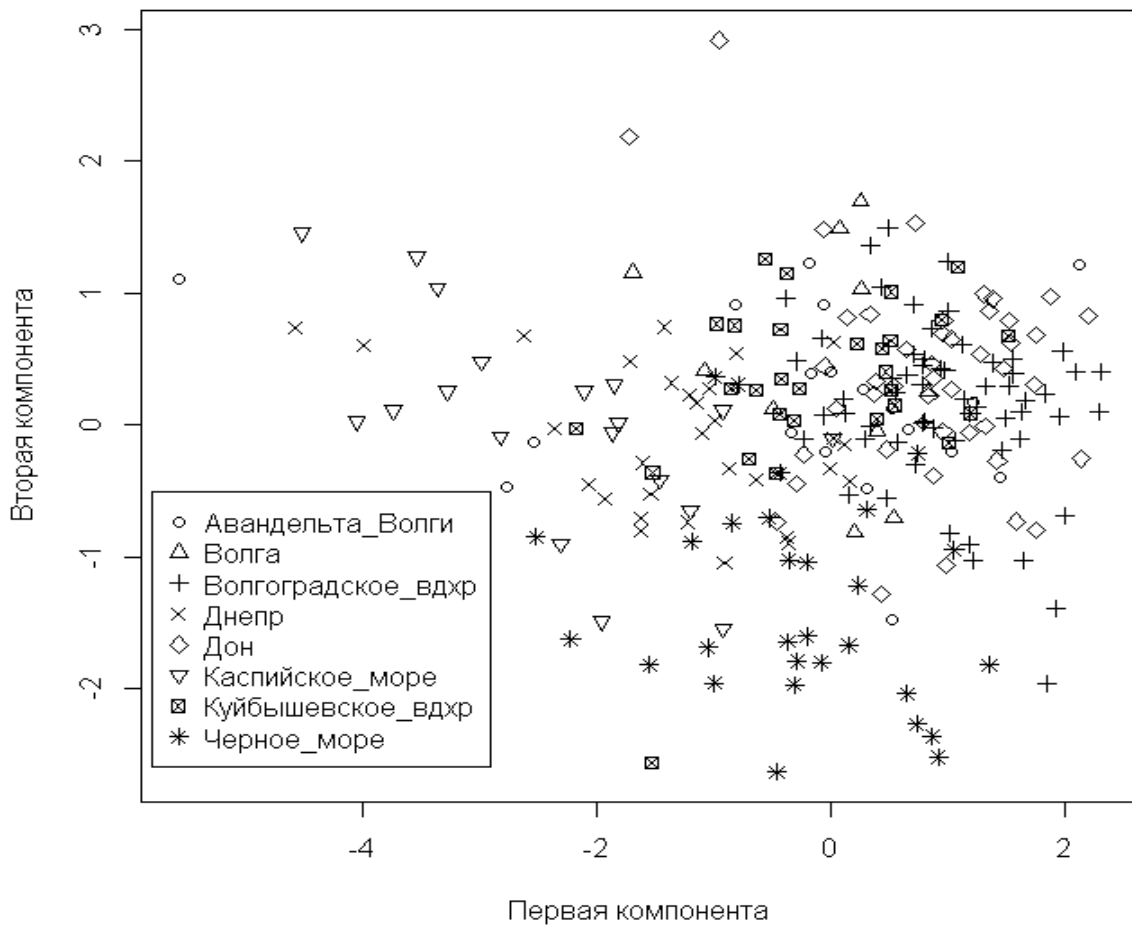
**Таблица 2.** Значения показателя внутривидового разнообразия Животовского  $\mu$  для различных счётных признаков в выборках иглы-рыбы *Syngnathus nigrolineatus*

Станция	Np	Nt	D	P
Дельта Волги	1.8±0.2	2.7±0.3	5.7±0.4	2.7±0.3
Авандельта Волги	1	5.0±0.5	5.7±0.6	1.9±0.1
Каспийское море	1.9±0.1	4.7±0.6	7.1±0.6	2.5±0.3
Дон	1.5±0.1	3.6±0.2	8.8±0.5	2.0±0.0
Днепр	1.7±0.1	3.3±0.3	7.0±0.5	2.5±0.2
Чёрное море	2.4±0.3	3.0±0.1	6.5±0.5	2.7±0.2
Куйбышевское вдхр.	1.9±0.3	3.7±0.2	8.2±0.5	3.2±0.3
Волгоградское вдхр.	2.1±0.2	5.1±0.3	5.3±0.4	3.1±0.2

**Таблица 3.** Собственные значения главных компонент

Параметр	1-я компонента	2-я компонента	3-я компонента
Собственное значение	1.40	0.87	0.52
Кумулятивный вклад главных компонент в суммарную дисперсию (%)	65.46	90.97	100.00





**Рис. 2.** Распределение выборок иглы-рыбы в пространстве двух главных компонент по признакам H, S, D.

высокая изменчивость признаков. В нашем случае выборка из авандельты Волги характеризуется более высоким показателем Животовского для признака Nt и несколько большими диапазонами значений для индексов H и S в сравнении с другими выборками.

Наблюдаются достоверные различия для некоторых выборок по признаку D. При попарном сравнении популяции Каспийского моря с популяциями Черноморского бассейна достоверные различия по числу лучей в спинном плавнике не были обнаружены только для выборки из Днепра и выборки Чёрного моря (табл. 1).

Средние значения числа хвостовых поясков в различных выборках варьируют в пределах 37–39 колец. Для большинства особей из Каспийского и

Чёрного моря число хвостовых колец (мода) равно 38, для Днепра этот показатель равен 37, для остальных же выборок 39. Возможно, как и в случае предыдущего признака наблюдается некоторое увеличение числа колец с размером особи.

Для всех меристических признаков наблюдается существенное перекрытие диапазонов значений между разными выборками.

Для выявления отдельных групп популяций иглы рыбы *Syngnathus nigrolineatus* мы использовали метод главных компонент по признакам D, H, S. Первые две компоненты в сумме связали 91% суммарной дисперсии исследуемых признаков (табл. 3). На рис. 2 показано распределение рыб из разных выборок в пространстве двух

компонент. Хотя явная обособленность рыб какой-либо из выборок не наблюдается, видно что, рыбы из Каспийского моря в основном несколько удалены от остальных и расположены в левой верхней части распределения, а рыбы из Чёрного моря – в нижней части распределения. Остальные же выборки образуют единое облако без какой-либо ясной структуры.

### Заключение

Ни один из изученных признаков не подходит для определения принадлежности образца к одному из подвидов, а также для установления происхождения волжских популяций, поскольку существует значительное перекрывание диапазонов значений признаков между выборками. Отношение длины рыла к длине тела и длины головы к длине тела в среднем несколько выше для рыб из популяции Каспийского моря. Достоверных различий по числу лучей в спинном плавнике и количеству хвостовых поясков между популяциями Чёрного и Каспийского морей не найдено. Анализ главных компонент по трём признакам (H, S, D) не позволил выявить отдельные группы популяций.

### Благодарности

Автор благодарен всем коллегам, оказавшим помощь в сборе материала: А.К. Устарбекову, Ю.А. Малининой, В.В. Осипову, Е.Д. Васильевой, В.П. Васильеву.

Поддержано программой Президиума РАН «Живая природа: Современное состояние и проблемы развития» и Соглашением № 8051 между МинобрНауки, РАН и ИПЭЭ РАН.

### Литература

- Берг Л.С. *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald. – Черноморская игла-рыба // В кн.: Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Академия наук СССР, 1949. Ч. 3. С. 927–1382.
- Васильева Е.Д. *Syngnathus abaster* Risso, 1827 – Черноморская пухлощёкая игла-рыба // В кн.: Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов. М.: ВНИРО, 2007. С. 74–75.
- Гавлена Ф.К. Черноморская пухлощёкая игла-рыба *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald – новый элемент ихтиофауны волжских водохранилищ // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14. С. 919–920.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Завьялов Е.В., Ручин А.Б., Шляхтин Г.В. и др. Рыбы севера Нижнего Поволжья. Кн. 1. Состав ихтиофауны, методы изучения. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2007. 208 с.
- Кирюхина Н.А., Холодова М.В. Анализ полиморфизма контрольного региона митохондриальной ДНК в аборигенных и инвазийной популяциях черноморской пухлощёкой иглы-рыбы *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald, 1831 // Доклады академии наук. 2011. Т. 437. № 1. С. 136–138.
- Кудерский Л.А. Ещё о саморасселении рыб // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоёмов. 1971. Сборн. 6. С. 22–24.
- Мовчан Ю.В. Морская игла пухлощёкая – *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald // В кн.: Фауна Украины. Рыбы. Киев: Наукова Думка, 1988. Т. 8, вып. 3. С. 209–218.
- Шаронов И.В. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием стока Волги // В сб.: Волга-I. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоёмов. Материалы Первой конференции по изучению водоёмов бассейна Волги / Под ред. Н.А. Дзюбан. Куйбышев: Книжное изд-во, 1971. С. 226–232.

# MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF BLACK-STRIPED PIPEFISH *SYNGNATHUS NIGROLINEATUS* IN CONNECTION WITH ITS INVASION INTO RESERVOIRS OF THE VOLGA BASIN

© 2013 Kiryukhina N.A.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences,  
Moscow 119071; e-mail: [nkiryukhina@gmail.com](mailto:nkiryukhina@gmail.com)

A number of morphological features was studied in the newly forming and aboriginal populations of *Syngnathus nigrolineatus*. The features studied by us (ratio of the head length to the body length, the length of rostrum to body length, the number of rays in dorsal and pectoral fins, the number of body and caudal cingula) are not suitable for determination of the fish belonging to one of subspecies and establishment of origin of Volga populations, since there is a marked overlapping of the ranges of feature values between the samples.

**Key words:** pipefish, *Syngnathus nigrolineatus*, the Volga River.

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА *PSEUDORASBORA PARVA* (ТЕММ. ET SCHL., 1846) ЛИТОРАЛИ КРЕМЕНЧУГСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2013 Котовская А.А., Христенко Д.С.

Институт рыбного хозяйства НААН, ул. Обуховская 135, Киев, Украина, 03680  
E-mail: [khristenko@ukr.net](mailto:khristenko@ukr.net)

Поступила в редакцию 31.07.2012

В статье приведены динамика относительной численности, распространение, показатели длины, массы и упитанности по Фультону и Кларк амурского чебачка в Кременчугском водохранилище. Установлено, что наибольшие значения биологических показателей имеют рыбы из нижней части водохранилища, что совпадает с тенденциями, присущими для аборигенных карповых видов рыб (леща, плотвы). Условия существования амурского чебачка в исследуемом водоёме по биологическим показателям определены как крайне благоприятные.

**Ключевые слова:** амурский чебачок, Кременчугское водохранилище, относительная численность, распространение, длина, масса, упитанность.

## Введение

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) – инвазионный вид, который значительно распространил свой ареал вследствие бракеражной интродукции во время зарыбления водохранилищ днепровского каскада дальневосточными растительноядными рыбами. Характерной особенностью амурского чебачка является очень широкий спектр питания, который включает планктон, детрит, личинки насекомых, макрофиты, икру рыб, семена наземных растений, и т. п. [Мухачева, 1950; Мовчан, Козлов, 1978; Тромбицкий, Каховский, 1987; Подушка, 1999; Сабодаш, Циба, 2005; Болтачѳв и др., 2006; Карабанов и др., 2009; Рыков и др., 2009], то есть этот вид способен усваивать разнообразные трофические ниши.

Современные литературные данные, которые бы касались биологии и распространения амурского чебачка в водоёмах Украины, есть лишь для мелких рек Киевской области [Сабодаш, Циба,

2005] и водоёмов юга Украины [Болтачѳв и др., 2006]. Сведения об этом виде в водохранилищах днепровского каскада немногочисленны и не систематизированы, поэтому их недостаточно для прогнозирования состояния экосистемы водохранилищ в будущем.

Первым звеном разработки таких прогнозов является установление условий существования для исследуемого вида. В связи с этим, в своих исследованиях мы сосредоточили внимание на ряде маркерных показателей, которые статистически достоверно удостоверяют биологическое состояние определённого вида рыб в Кременчугском водохранилище: численность, длина, масса, упитанность по Фультону и Кларк [Тюрин, 1963; Никольский, 1974; Денисов, 1978].

Кременчугское водохранилище – наибольшее и наиболее продуктивное водохранилище Днепра. Оно формирует до 50% от общей рыбной продукции всего днепровского каскада, в основном за счёт аборигенной ихтиофауны



**Рис. 1.** Схема станций отбора проб молоди на Кременчугском водохранилище.

1 – район Канева; 2 – речка Рось; 3 – Заводовский уступ; 4 – реки Супой, Долгун, Ревучий; 5 – район Ольшанки; 6 – район Сокирно; 7 – район Дахновки; 8 – Чапаевко-Коробовские мелководья; 9 – район Черкасского водозабора; 10 – район Иркилева; 11 – район Красной Слободы; 12 – район между посёлками Леськи, Худяки и Сагуновка; 13 – район порта Адамовка; 14 – район между островами Веремеевский и Жовнино; 15 – Сулинский залив; 16 – острова открытого участка нижней части; 17 – район между сёлами Нагорное и Андрусовка; 18 – район между сёлами Градизжск и Максимовка; 19 – Цибульницкий залив.

[Котовска, 2007]. Из литературных источников известно, что последствия распространения интродуцентов в новые водоёмы могут вызвать колоссальные, а иногда и необратимые процессы. Именно поэтому это водохранилище было избрано для исследований, так как в случае отрицательного влияния, ущерб нанесённый сырьевой базе рыбного промысла здесь будет наивысший, поскольку амурский чебачок в водоёмах акклиматизации может резко увеличивать свою численность и отрицательно влиять на структурно-функциональные показатели популяций промысловых видов. Известно, что он конкурирует с аборигенными видами за питание, выедает их икру и личинок, может травмировать взрослых особей [Мовчан, Козлов, 1978; Насека, Дарипаско, 2005].

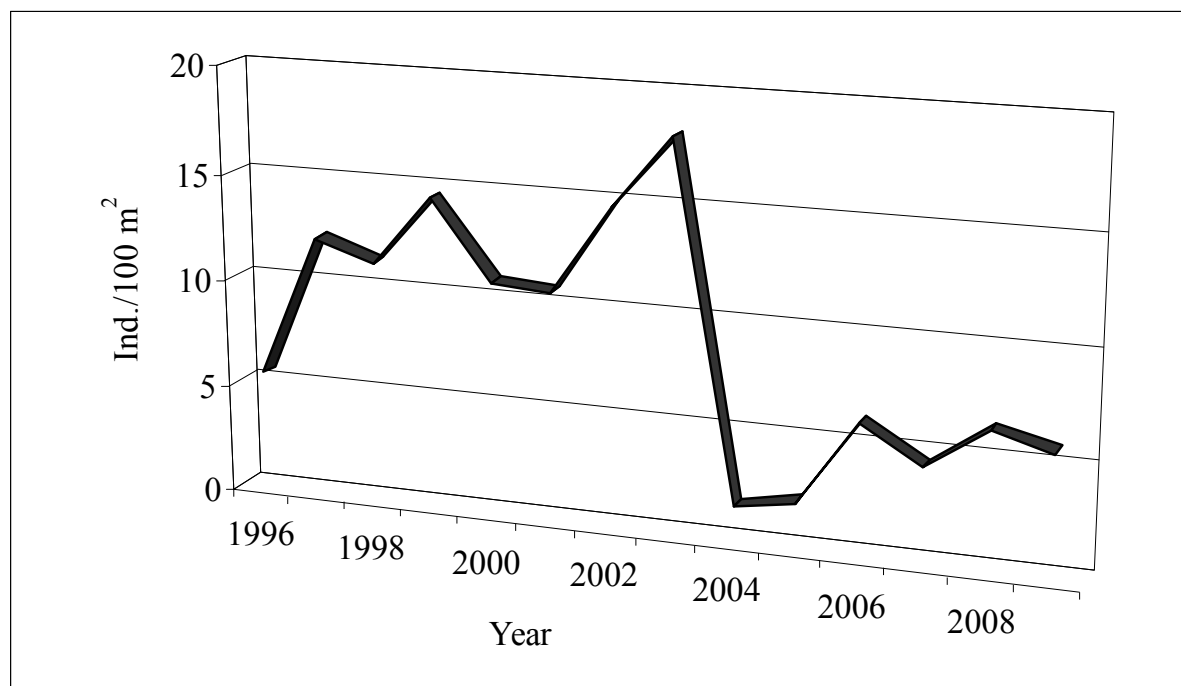
Целью исследований было описание пространственного распределения и динамики численности амурского чебачка в Кременчугском водохранилище, характеристика особенностей биологии амурского чебачка и предложение

возможных мероприятия по регулированию его численности.

### Материалы и методика исследований

Ихтиологические материалы собирали на контрольно-наблюдательных пунктах и во время малькового рейса экспедиционного судна Института рыбного хозяйства УААН по всей акватории водохранилища в течение 2005–2010 гг. В работе также были использованы многолетние отчётные данные Института по относительной численности непромысловых видов рыб [Разработать..., 2000; Усовершенствовать..., 2005]. Молодь амурского чебачка отлавливали в конце июля – в начале августа на мелководьях водохранилища по стандартной сетке станций, которая была разработана сотрудниками Института (рис. 1).

В качестве основного орудия лова применялась мальковая тканка – волокуша из мельничного газа № 7 длиной 10 и высотой 1 м [Тюрин, 1963;



**Рис. 2.** Динамика относительной численности амурского чебачка в Кременчугском водохранилище с 1996 до 2009 г.

Методика сбора..., 1998]. Всего было отловлено и исследовано 4233 экз. У каждого экземпляра определяли размеры, массу тела, упитанность. Промеры и обработку рыб проводили по И.Ф. Правдину [1966]. Расчёты проводили с помощью стандартных статистических методов с использованием пакета программ MS Excell 2003 и приложений к нему, разработанных С.Н. Лапачом и др. [Лапач и др., 2002]. В качестве материала сравнения при анализе биологических показателей использовали данные по амурскому чебачку из нативной части ареала (бассейн р. Амур) [Мухачева, 1950; Карabanов и др., 2009] и из хорошо исследованной популяции на одном из крупных притоков Среднего Днепра [Рыков и др., 2009].

#### Результаты исследований и их обсуждение

Средняя многолетняя относительная численность амурского чебачка в литорали Кременчугского водохранилища по результатам контрольных обловов мальковой тканкой со времени его появления в уловах (с 1996 г.) небольшая – 8.9 экз./100 м<sup>2</sup> (0.5% от общего улова). Но этот вид на разных участках водо-

охранилища распространён неравномерно. Наиболее многочислен он в средней части водохранилища (на отдельных участках до 18.8 экз./100 м<sup>2</sup>). Чётких предпочтений по типу грунтов дна не зафиксировано. Отмечена лишь его приуроченность к зарослям высшей водной растительности, что подтверждается особенностями его распространения в водоёме.

Необходимо отметить, что амурский чебачок встречается лишь в озёрной части водохранилища (средней и нижней частях). Отсутствие этого вида в речной части подтверждает литературные данные, что водоёмы с повышенным водообменом имеют неблагоприятные условия для жизни и воспроизведения указанного вида [Мухачева, 1950; Методика сбора..., 1998; Болтачѳв и др., 2006].

Динамика относительной численности амурского чебачка приведена на рис. 2.

Из рис. 2 видно, что максимальный пик численности амурского чебачка на литорали водохранилища пришѳлся на 2002–2003 гг. В дальнейшем численность значительно снизилась и в последние 5 лет стабилизировалась на

**Таблица 1.** Длина и масса амурского чебачка из Кременчугского водохранилища и его притоков

Район исследований	n	Половозрелые особи				n	Неполовозрелые особи			
		Длина, мм		Масса, г			Длина, мм		Масса, г	
		М	lim	М	lim		М	lim	М	lim
Середина Кременчугского водохранилища (станции 9–14)	2293	68.8	58–79	6.9	3.9–9.8	298	15.3	10–25	1.3	0.5–2.5
Низовье Кременчугского водохранилища (станции 15–19)	886	74.3	67–89	7.9	5.8–12.4	756	19.6	12–25	1.8	0.7–2.9
Бассейн р. Амур *	–	66.7	56–80	–	–	–	–	–	–	–
р. Рось **	25	59.2	53–69	4.1	2.8–6.1	–	–	–	–	–

Примечания: \* – [Мухачева, 1950; Карабанов и др., 2009], \*\* – [Рыков и др., 2009]

**Таблица 2.** Упитанность амурского чебачка разных водоёмов

Район исследований	Упитанность	n	По Фультону		По Кларк	
			М	lim	М	lim
Середина Кременчугского водохранилища (станции 9–14)		2293	1.97	1.48–2.46	1.75	1.36–2.11
Низовье Кременчугского водохранилища (станции 15–19)		886	2.16	1.87–2.52	1.95	1.65–2.25
Бассейн р. Амур **		–	1.8	1.41–1.81	1.3	1.17–1.51
р. Рось **		25	1.96	1.46–2.48	1.73	1.34–2.16

Примечания: \* – [Мухачева, 1950; Карабанов и др., 2009], \*\* – [Рыков и др., 2009]

уровне около 5 экз./100 м<sup>2</sup>. По нашему мнению, при условии отсутствия резких изменений условий существования для аборигенной ихтиофауны, численность этого вида и в дальнейшем будет удерживаться на этих величинах. Однако при усилении отрицательного влияния внешних факторов на аборигенные популяции рыб (изъятие, неблагоприятные условия нереста, массовая гибель), этот вид может освоить новые экологические ниши, что возможно повлияет на структурно-функциональные показатели ихтиоценозов.

Анализ показателей длины и массы приведён в таблице 1.

Показатели длины и массы особей амурского чебачка из бассейна Кременчугского водохранилища (р. Рось, средняя и нижняя части) и нативного ареала (р. Амур) отличаются статистически достоверно ( $P=0.05$ ), что свидетельствует

о разных условиях существования этого вида. Для более полной характеристики биологического состояния рыб проанализирована упитанность по Фультону и Кларк.

Из таблиц 1 и 2 видно, что наибольшие показатели длины, массы и упитанности по Фультону и Кларк у исследуемого вида отмечены в низовье Кременчугского водохранилища, что свойственно другим аборигенным карповым видам рыб (лещ, плотва) [Котовска, 2007] и объясняется благоприятными условиями для нагула в этой части.

Статистически достоверное превышение основных маркерных биологических показателей амурского чебачка в Кременчугском водохранилище сравнительно с нативным ареалом указывает на благоприятные условия существования этого вида в исследуемом водоёме.

### Выводы

1. Средняя многолетняя относительная численность амурского чебачка в литорали Кременчугского водохранилища составляет 8.9 экз./100 м<sup>2</sup>. Пик его численности уже прошёл, и этот вид, вероятнее всего, уже отвоевал свою экологическую нишу, так как в последние 5 лет его численность в водоёме относительно стабильная – около 5 экз./100 м<sup>2</sup>.

2. Амурский чебачок распространён по прибрежным участкам неравномерно. Встречается лишь в озёрной части водохранилища (в середине и низовье). Наиболее многочислен в средней части (до 18.8 экз./100 м<sup>2</sup>).

3. Отмечена приуроченность исследуемого вида к зарослям высшей водной растительности, что объясняет особенности его распространения в водоёме.

4. Наибольшие показатели длины, массы и упитанности по Фультону и Кларк исследуемого вида отмечены в нижней части Кременчугского водохранилища, что свойственно аборигенным видам карповых рыб.

5. Превышение основных биологических показателей амурского чебачка в Кременчугском водохранилище сравнительно с нативным ареалом указывает на благоприятные условия существования этого вида в исследуемом водоёме.

### Литература

Болтачёв А.Р. и др. Распространение и некоторые особенности биологии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоёмах Крыма / А.Р. Болтачёв, О.Н. Данилюк, Н.П. Пахоруков, В.А. Бондарев // Вопросы ихтиологии. 2006. Январь-Февраль. Т. 46. № 1. С. 62–67.

Денисов Л.И. Рыболовство на водохранилищах: Современное состояние и пути совершенствования. М.: Пищ. пром-сть, 1978. 288 с.

Карабанов Д.П. и др. Новые находки амурского чебачка *Pseudorasbora parva*

(Temm. et Schl., 1846) в Европейской части России / Д.П. Карабанов, Ю.В. Кодухова, Ю.В. Слынько // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2009. № 1. С. 11–13.

Котовска Г.О. Мерно-весовая характеристика цюголіток плотвы (*Rutilus rutilus* L.) и леща (*Abramis brama* L.) на разных участках Кременчугского водохранилища // Наук. вестник Нац. аграр. универ. К., 2007. № 109. С. 37–44.

Лапач С.Н. и др. Статистика в науке и бизнесе / С.Н. Лапач, А.В. Чубенко, П.Н. Бабич. К.: Морион, 2002. 640 с.

Методика сбора и обработки ихтиологических и гидробиологических материалов с целью определения лимитов промыслового изъятия рыб из больших водохранилищ и лиманов Украины: № 166: Затв. Приказом Госкомрыбхоза Украины 15.12.98. К., 1998. 47 с.

Мовчан Ю.В., Козлов В.И. Морфологическая изменчивость и некоторые черты экологии чебачка (*Pseudorasbora parva*) в водоёмах Украины // Гидробиол. журнал. 1978. Т. 13. № 5. С. 42–48.

Мухачева В.А. К биологии амурского чебачка (*Pseudorasbora parva* Schegel) // Тр. амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. 1950. 1. С. 365–374.

Насека А.М., Дарипаско О.А. Новые рыбы-вселенцы в водоёмах Северного Приазовья // Вестник зоологии. 2005. Т. 39. № 4. С. 89–94.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 446 с.

Подушка С.Б. Проникновение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в Азовское море // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 1999. Вып. 1. С. 36–37.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.

Разработать научно-обоснованную систему рационального ведения рыбного хозяйства на днепровских водохрани-



лицах и Днепровско-Бугском лимане // Отчёт по НИР (заключительный 1996–2000 гг.) / ИРХ УААН. 04.01; № ДР 0196V023118. К., 2000. 259 с.

Рыков Ю.В. и др. Характеристика амурского чабачка *Pseudorasbora parva* (Syrphiniiformes, Syrphiniidae) в русловом пруду реки Мокрая белосарайка в Северном Приазовье / Ю.А. Рыков., Д.А. Самойленко., П.В. Кулик // Рыбное хозяйство. 2009. Вып. 67. С. 182–187.

Сабодаш В.М., Циба А.О. Распространение и некоторые биологические особенности дальневосточного вселенца амурского чабачка в водоёмах Киевской области. 2005 [Электронный ресурс] // (<http://studentam.net.ua/content/view/7203/95/>). Проверено 12.02.2013.

Тромбицкий И.Д., Каховский А.Э. О факультативном паразитизме псевдоразборы *Pseudorasbora parva* (Schegel) в рыбоводных прудах // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27. № 1. С. 161–167.

Тюрин П.В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоёмах: Метод. рук. по изучению рыбных запасов для постоянных ихтиологических наблюдательных пунктов. М.: Пищепромиздат, 1963. 120 с.

Усовершенствовать систему рационального ведения рыбного хозяйства днепровских водохранилищ в современных условиях: Отчёт по НДР (заключительный 2001–2005 гг.). № ДР 0196У023118. К.: ИРГ УААН, 2005. 278 с.

---

**DISTRIBUTION AND SOME PECULIARITIES  
OF BIOLOGY OF *PSEUDORASBORA PARVA*  
(TEMM. ET SCHL., 1846) OF LITTORAL  
OF KREMENCHUG RESERVOIR**

© 2013 Kotovskaya A.A., Khristenko D.S.

Institute for Fishery of the NAAN,  
ul. Obukhovskaya 135, Kiev, Ukraine, 03680  
E-mail: [khristenko@ukr.net](mailto:khristenko@ukr.net)

The article shows the dynamics of relative number, distribution, indices of length, mass and fatness according to Fulton and Clark of *Pseudorasbora parva* in Kremenchug reservoir. It is revealed that maximal values of biological indices are attained by the fishes of the lower part of the reservoir that coincides with the tendencies inherent for aboriginal cyprinids (bream, roach). The living conditions of *Pseudorasbora parva* in the reservoir under study are determined as utterly favorable according to biological indices.

**Key words:** *Pseudorasbora parva*, Kremenchug reservoir, relative number, distribution, length, mass, fatness.

# АНАЛИЗ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ НЕДАВНЕГО ВСЕЛЕНЦА *DIAPHANOSOMA ORGHIDANI* NEGREA С АБОРИГЕННЫМ ВИДОМ *D. BRACHYURUM* (LIEVIN) (CRUSTACEA, CLADOCERA) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2013 Лазарева В.И., Болотов С.Э.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н  
E-mail: [laz@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:laz@ibiw.yaroslavl.ru)

Поступила в редакцию 26.11.2012

В 2005–2011 гг. в Рыбинском водохранилище исследовано пространственное распределение, многолетняя динамика встречаемости и обилия, а также особенности сезонного цикла жизни двух видов Cladocera: вселенца *Diaphanosoma orghidani* и аборигенного *D. brachyurum*. Установлено, что на протяжении семи лет успешному сосуществованию видов способствуют различия в сезонном цикле, распределении по акватории, пресс хищников, а также устойчивость вселенца к высокой концентрации колониальных цианобактерий и предпочтение им проточных участков водохранилища, где аборигенный вид малочислен. Обсуждаются конкурентные преимущества вселенца в условиях потепления климата.

**Ключевые слова:** водохранилище, зоопланктон, виды-вселенцы, межвидовые взаимодействия, глобальное потепление.

## Введение

С 1960-х гг. в Западной Европе, а с середины 1970-х в России отмечают повышение температуры воздуха и, как следствие, температуры воды, при этом сокращается продолжительность ледостава и изменяется гидрологический режим водоёмов [Доклад..., 2012]. В Рыбинском водохранилище темп увеличения температуры воды ( $T$ ) составляет  $0.89^{\circ}\text{C}$  за 10 лет [Литвинов, Законнова, 2011; Литвинов и др., 2012]. Изменение среды обитания, вызванное потеплением климата, влияет на структуру сообществ, создаёт предпосылки для вселения новых видов и расширения ареалов южной фауны [Биологические инвазии..., 2004; Яковлев, 2005; Occhipinti-Ambrogi, 2007]. Основными векторами расселения видов считают гидростроительство, намеренную акклиматизацию, судоходство и аквакультуру [Биологические инвазии..., 2004; Gollasch, 2006].

Уязвимость сообществ пресноводного зоопланктона к биоинвазиям возрастает с повышением трофности и пресса планктофагов [Дгебуадзе и др., 2006].

В верхневолжских водохранилищах в первом десятилетии XXI в. возросла численность большой группы видов зоопланктона, преимущественно южного происхождения [Лазарева, 2008, 2010]. Натурализация вселенцев происходит на фоне взаимодействия с аборигенными видами, в первую очередь близкородственными. Сценарии этого взаимодействия варьируют от сосуществования до конкурентного вытеснения [Биологические инвазии..., 2004; Лазарева, 2008]. Одним из таких вселенцев является южный рачок *Diaphanosoma orghidani* Negrea, который с 2003 г. активно расселяется в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском и Шекснинском водохранилищах [Лазарева, 2008, 2010, 2012]. Центрами рас-

селения *D. orghidani* служат Средняя Волга, особенно Чебоксарское водохранилище, а на Верхней Волге Ивановское и в последнее время Шекснинское водохранилища [Коровчинский, 2004; Лазарева, 2008, 2012]. К 2010 г. встречаемость *D. orghidani* возросла в 1.5–2 раза, в большинстве перечисленных водохранилищ вид можно считать вполне натурализовавшимся, он ежегодно формирует численность, сравнимую с таковой аборигенной *D. brachyurum* [Лазарева, 2012].

Цель работы – проанализировать особенности сезонного цикла развития *D. orghidani* в Рыбинском водохранилище, обеспечивающие её сосуществование с близкородственным таксоном *D. brachyurum* (Lievin).

### Материал и методы

Рыбинское – третье в каскаде волжских водохранилищ, его средняя глубина 5.6 м, за год с речным стоком в водоём поступает в среднем  $35 \text{ км}^3$  воды, коэффициент водообмена  $1.9 \text{ год}^{-1}$ , площадь водного зеркала при проектном уровне воды (102 м БС) составляет  $4550 \text{ км}^2$ , более 20% занимают мелководья с глубиной  $< 2 \text{ м}$ , выделяют три речных (Волжский, Моложский, Шекснинский) и один Главный озёровидный плёсы [Фортунатов, 1974; Экологические проблемы..., 2001]. С 1980-х гг. водохранилище относят к умеренно-эвтрофному типу, речные плёсы и литораль более эвтрофированы, чем пелагиаль Главного плёса [Минеева, 2004].

Период исследования характеризовался высоким уровнем наполнения водохранилища [Литвинов, Законнова, 2011]. В среднем за май – октябрь он составил  $101.1 \pm 0.1 \text{ м БС}$ , наиболее полноводным ( $101.4 \pm 0.1 \text{ м БС}$ ) был 2008 г. Степень прогрева водной толщи в разные годы была не одинакова, наименьший прогрев отмечен в 2008 г., наибольший – в 2010 и 2011 гг. (табл. 1). Аномально жарким летом 2010 г. средняя температура поверхности воды ( $T$ ) на  $2.4^\circ\text{C}$ , а максимальная – на  $8\text{--}9^\circ\text{C}$  превышала таковую в 2008 г. Вегетаци-

онный период 2011 г. также был тёплым. В приустьевых участках малых рек-притоков вода прогревалась сильнее, чем в пелагиали водохранилища. В большинстве случаев воды рек отличались от таковых водохранилища повышенной цветностью и электропроводностью (табл. 1).

В работе использованы материалы комплексных экспедиций Института биологии внутренних вод РАН. Ежегодно обследовали 16–25 станций в открытом водохранилище и 5–7 станций в устьях малых рек – притоков водохранилища в пределах зоны его подпора. Основные точки отбора проб показаны на рис. 1. В пелагиали водохранилища в 2005 и 2011 гг. исследования проводили во второй половине лета, в 2007–2010 гг. – ежемесячно с мая по октябрь. В те же сроки обследовали устьевые участки малых рек. В 2010 г. дважды в месяц с мая по октябрь обследовали приустьевой участок р. Ильд, впадающей в Волжский плёс водохранилища, с целью изучения сезонной динамики двух видов *Diaphanosoma*.

Абиотические характеристики (прозрачность, цветность воды) определяли общепринятыми методами [Алёкин и др., 1973]. Концентрацию растворённого в воде кислорода, электропроводность и температуру воды измеряли портативным прибором YSI-85 (YSI, Inc., USA). Рачков *Diaphanosoma* учитывали в тотальных сборах зоопланктона. Пробы отбирали малой сетью Джели (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеек 120 мкм). Для анализа вертикального распределения рачков собирали батометром Дьяченко-Кожевникова (5 л) послойно с каждого метрового горизонта воды, с последующей концентрацией планктона через капроновое сито.

Сборы фиксировали 4%-м формалином и анализировали в лаборатории по стандартной методике в модификации одного из авторов [Лазарева, 2010]. К доминантным относили таксоны, формирующие более 5% численности ракообразных. Индивидуальную плодо-

**Таблица 1.** Гидрофизические характеристики пелагиали Рыбинского водохранилища и приустьевых участков рек-притоков ниже зоны выклинивания подпора

Биотоп	Год	Глубина, м	$T_{VI-IX}$ , °С*	Прозрач- ность, см	Цвет- ность, град.	Электро- проводность, мкСм/см (18°С)
р. Ильд	2010	$\frac{5.5 \pm 0.7}{2-7}$	$\frac{19.3 \pm 2.0}{27.8}$	$\frac{112 \pm 12}{55-160}$	–	$\frac{299 \pm 15}{183-515}$
р. Суда	2007–2011	$\frac{8.0 \pm 0.4}{7-11}$	$\frac{18.8 \pm 1.0}{26.0}$	$\frac{98 \pm 7}{65-130}$	$\frac{88 \pm 14}{40-145}$	$\frac{303 \pm 19}{275-378}$
р. Юга	2008–2011	$\frac{2.2 \pm 0.2}{1-3}$	$\frac{19.3 \pm 1.7}{22.5}$	$\frac{125 \pm 8}{80-170}$	$\frac{51 \pm 2}{40-60}$	– $\frac{161-200}{161-200}$
р. Терёха	2008–2011	$\frac{5.0 \pm 0.3}{3-6}$	$\frac{18.9 \pm 1.8}{26.5}$	$\frac{125 \pm 12}{50-200}$	$\frac{68 \pm 7}{45-100}$	– $\frac{173-176}{173-176}$
р. Сить	2007–2011	$\frac{6.1 \pm 0.5}{4-10}$	$\frac{18.5 \pm 1.5}{22.6}$	$\frac{110 \pm 8}{50-150}$	$\frac{64 \pm 5}{45-90}$	$\frac{211 \pm 7}{196-227}$
р. Юхоть	2007–2011	$\frac{6.5 \pm 0.7}{3-10}$	$\frac{20.5 \pm 4.0}{29.3}$	$\frac{110 \pm 17}{70-140}$	–	$\frac{273 \pm 30}{236-333}$
р. Ламь	2007–2011	$\frac{2.6 \pm 0.4}{2-4}$	$\frac{20.3 \pm 1.9}{27.7}$	$\frac{115 \pm 14}{60-220}$	$\frac{68 \pm 8}{40-100}$	$\frac{246 \pm 9}{219-421}$
р. Себла	2007–2011	$\frac{7.3 \pm 2.0}{2-17}$	$\frac{18.9 \pm 1.5}{28.0}$	$\frac{124 \pm 8}{50-190}$	$\frac{81 \pm 8}{50-120}$	$\frac{200 \pm 26}{161-389}$
Пелагиаль водохра- нилища	2005	$\frac{11.2 \pm 0.8}{4-23}$	$\frac{17.8 \pm 0.7}{22.8}$	$\frac{131 \pm 5}{90-170}$	$\frac{67 \pm 3}{50-95}$	$\frac{172 \pm 3}{135-209}$
	2007	$\frac{10.5 \pm 0.5}{6-14}$	$\frac{17.7 \pm 0.5}{24.1}$	$\frac{141 \pm 6}{90-200}$	$\frac{48 \pm 1}{40-55}$	$\frac{204 \pm 8}{122-284}$
	2008	$\frac{12.2 \pm 0.7}{7-17}$	$\frac{16.5 \pm 0.6}{20.3}$	$\frac{143 \pm 6}{100-180}$	$\frac{57 \pm 5}{45-130}$	$\frac{215 \pm 8}{155-327}$
	2010	$\frac{11.1 \pm 1.0}{3-22}$	$\frac{18.9 \pm 1.1}{28.5}$	$\frac{126 \pm 7}{80-190}$	$\frac{74 \pm 5}{40-120}$	$\frac{205 \pm 7}{120-378}$
	2011	$\frac{10.6 \pm 0.9}{5-16}$	$\frac{19.4 \pm 0.5}{24.2}$	$\frac{94 \pm 7}{30-150}$	$\frac{49 \pm 2}{35-60}$	$\frac{181 \pm 4}{173-224}$

Примечание. Над чертой – среднее с его ошибкой, под чертой – минимум и максимум (\* – максимум);  $n$  – количество станций,  $T_{VI-IX}$  – температура воды в июне – сентябре, «–» – отсутствие данных.

витость рачков учитывали методом просмотра дополнительных сборов, в которых гидробионтов обездвигивали с применением наркоза 10%-м этанолом, пробы просматривали в судовой лаборатории в течение 20–30 мин после отбора.

Математическую обработку данных проводили с использованием пакета статистических программ STATISTICA. Влияние факторов среды на численность популяций оценивали методом пошагового регрессионного анализа. Значимость факторов определяли по критерию Фишера ( $F$ ) [Sokal, Rohlf, 1995].

### Результаты исследования

Вселенец *D. orghidani* и аборигенный вид *D. brachyurum* хорошо различаются морфологически, особенно самцы (рис. 2). Это позволило исследовать особенности сезонного цикла их популяций в совместных местообитаниях и проследить изменение встречаемости вселенца в Рыбинском водохранилище. Впервые *D. orghidani* зарегистрирована в июне 2003 г. единично на двух станциях в Волжском плёсе водохранилища [Лазарева, 2008]. В 2005 г. вид обнаружили в Главном, Волжском и Шекснинском, а к 2007 г. он проник в Моложский плёс. С 2010 г. вселенец встречал-

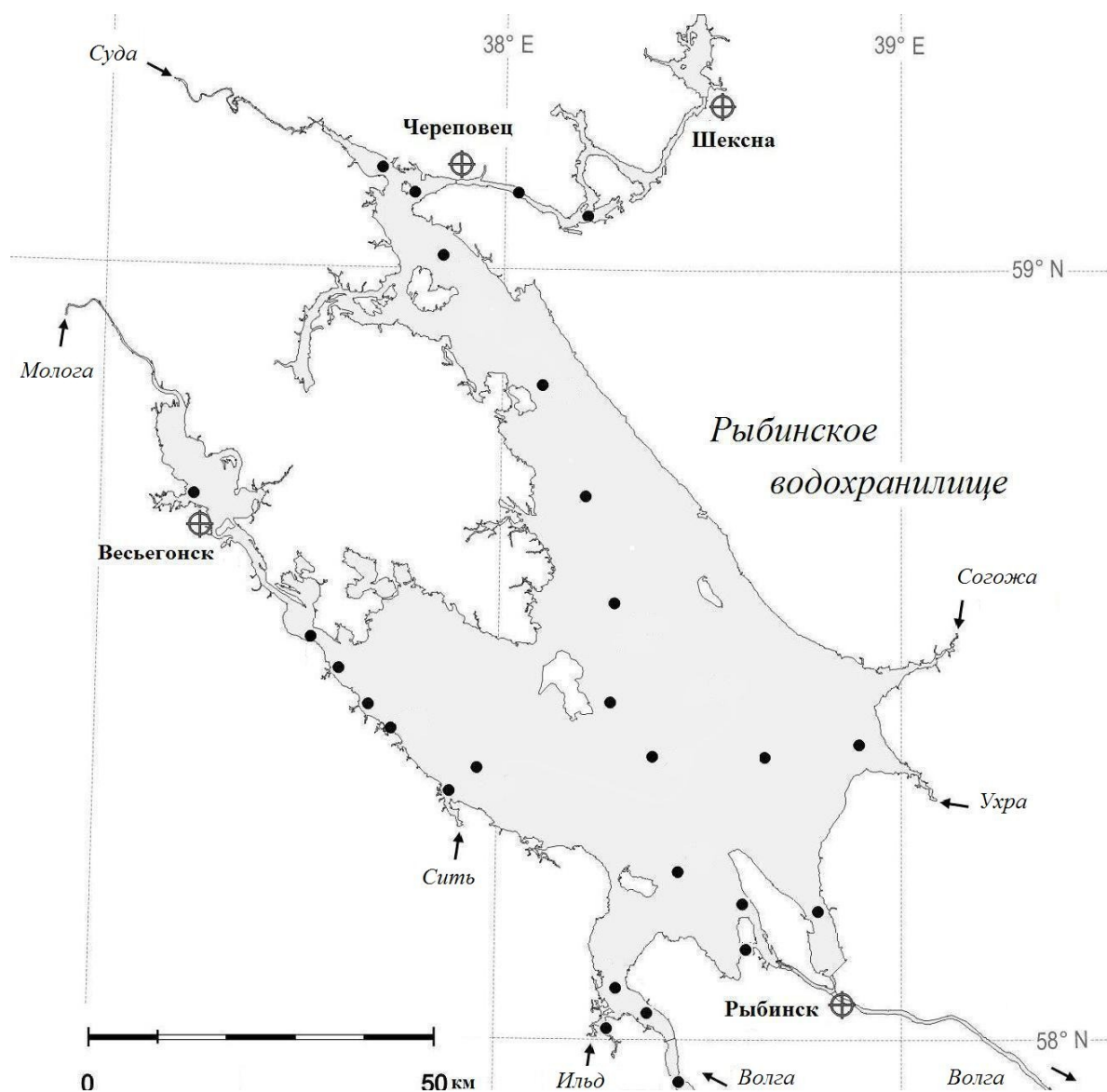


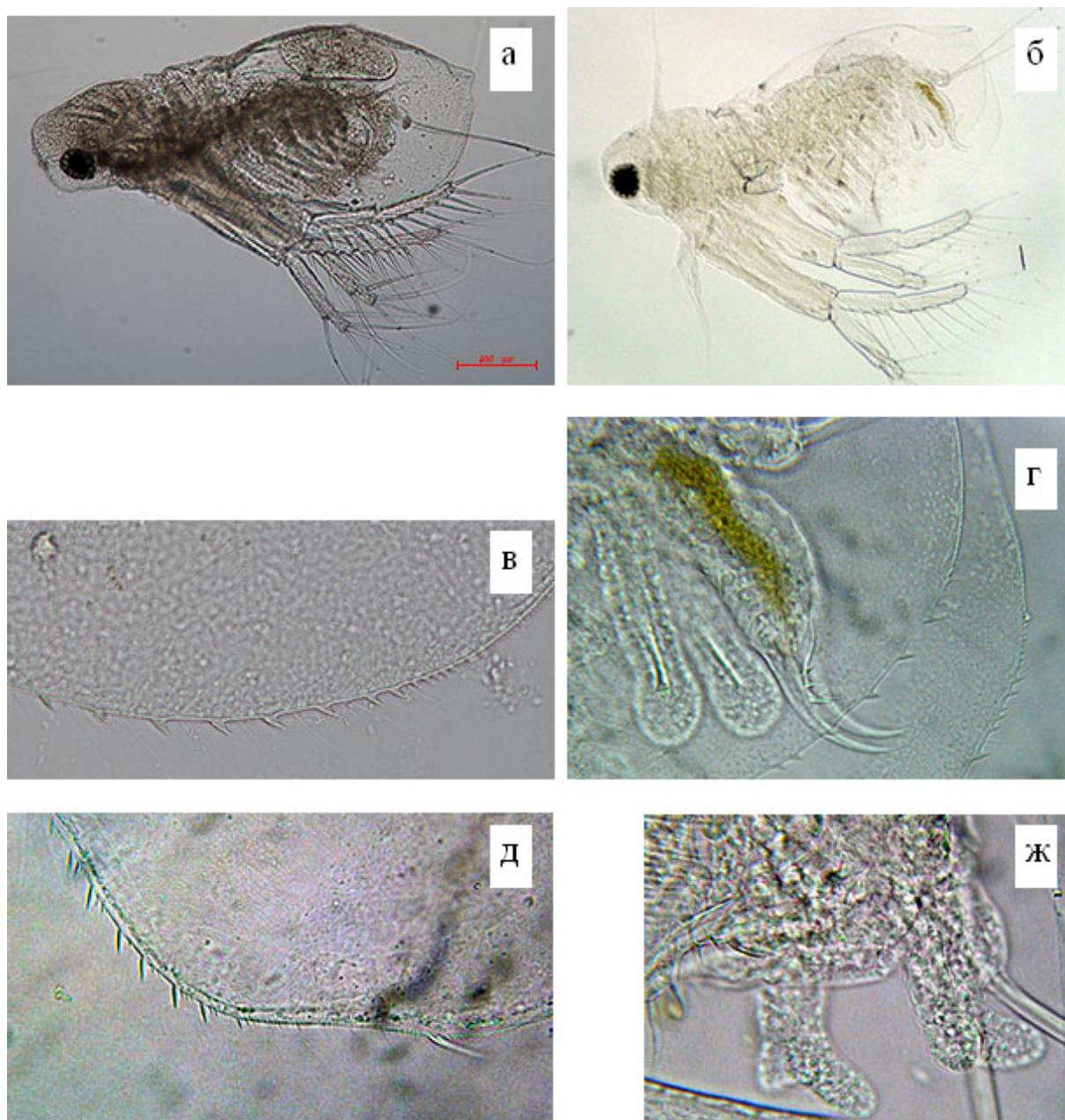
Рис. 1. Схема станций отбора проб на Рыбинском водохранилище в 2005–2011 гг.

ся по всей акватории водохранилища (рис. 3), однако его количество в открытом водохранилище было крайне низким (табл. 2). Летом 2005 г. *D. orghidani* находили в 20% проб, в 2010 г. – в 40%. Для сравнения, аборигенную *D. brachyurum* отмечали в 70–90% проб зоопланктона.

Наибольшую численность вселенца отмечали на проточных участках водохранилища: в верховьях речных плёсов и приустьевых участках малых рек в пределах зоны подпора. До 2010 г. *D. orghidani* была сравнительно многочисленна (1.1–1.8 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в северной части акватории (устье р. Суда, Шекснинский плёс). В последующие годы очень высокую численность вида (до

165 тыс. экз./м<sup>3</sup>) регистрировали в приустьевых участках малых рек-притоков западного побережья водоёма (реки Себла, Ламь, Ильд). Во всех реках обилие *D. orghidani* было максимальным в зоне подпора (рис. 4). В небольшом количестве (менее 1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) *D. orghidani* обнаруживали также в реках выше зоны выклинивания подпора. Напротив, численность *D. brachyurum* максимальна в пелагиали водохранилища (табл. 2), она достигала 30 тыс. экз./м<sup>3</sup> в Шекснинском плёсе и более 40 тыс. экз./м<sup>3</sup> в непроточных заливах Волжского плёса. На многих станциях в центре водохранилища *D. brachyurum* была единственным представителем рода *Diaphanosoma*.





**Рис. 2.** Отличительные признаки *Diaphanosoma orghidani* (а–г) и *D. brachyurum* (д–ж). *D. orghidani*: а – внешний вид самки, б – то же самца, в – зубчики задне-нижнего края створки, г – пенисы самца; *D. brachyurum*: д – зубчики задне-нижнего края створки, ж – пенисы самца.

**Таблица 2.** Численность *Diaphanosoma brachyurum* (над чертой) и *D. orghidani* (под чертой) в пелагиали Рыбинского водохранилища в июле – августе 2005–2011 гг.

Плес	Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>				
	2005 г.	2007 г.	2008 г.	2010 г.	2011 г.
Главный	$\frac{<0.1}{0}$	$\frac{<0.1}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.6\pm 0.3}{<0.1}$	$\frac{0.5\pm 0.2}{<0.1}$
Волжский	$\frac{0.4\pm 0.2}{<0.1}$	$\frac{<0.1}{0}$	$\frac{<0.1}{<0.1}$	$\frac{1.7\pm 0.6}{0.3\pm 0.2}$	$\frac{0.7\pm 0.2}{<0.1}$
Моложский	$\frac{2.4\pm 2.0}{0}$	$\frac{0.2\pm 0.05}{<0.1}$	–	$\frac{0.8\pm 0.4}{<0.1}$	$\frac{4.6\pm 1.1}{0}$
Шекснинский	$\frac{6.4\pm 2.9}{<0.1}$	$\frac{6.5\pm 4.0}{<0.1}$	$\frac{0.2}{<0.1}$	$\frac{11.8\pm 5.7}{0}$	$\frac{1.2\pm 0.5}{0}$

Примечание. 0 – вид не обнаружен, «–» – отсутствие данных.

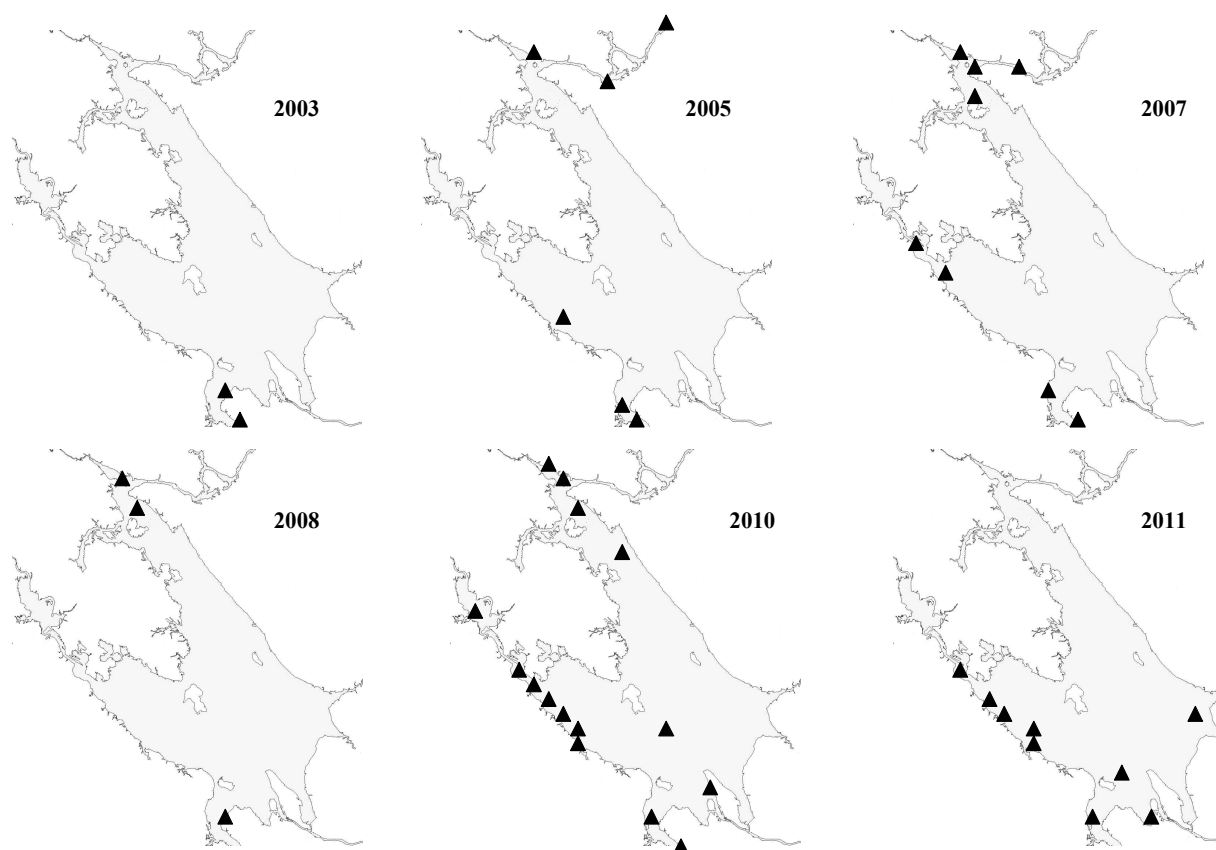


Рис. 3. Находки *Diaphanosoma orghidani* в Рыбинском водохранилище в 2003–2011 гг.

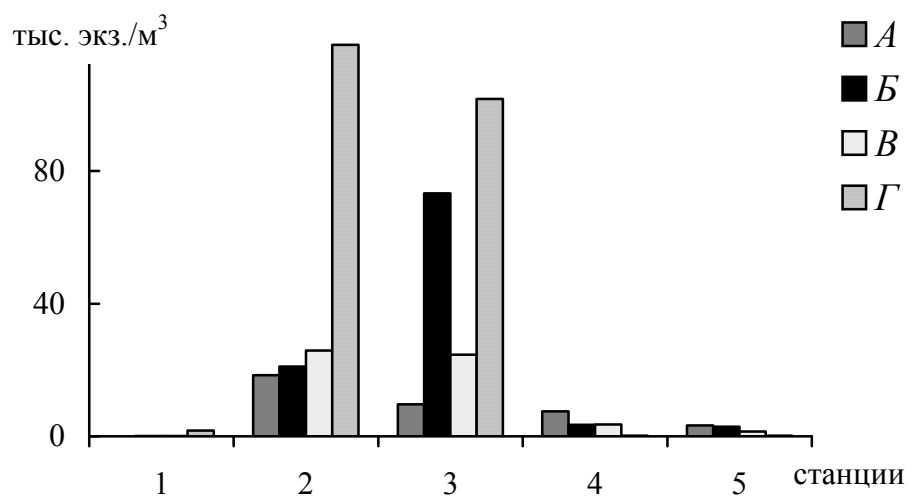
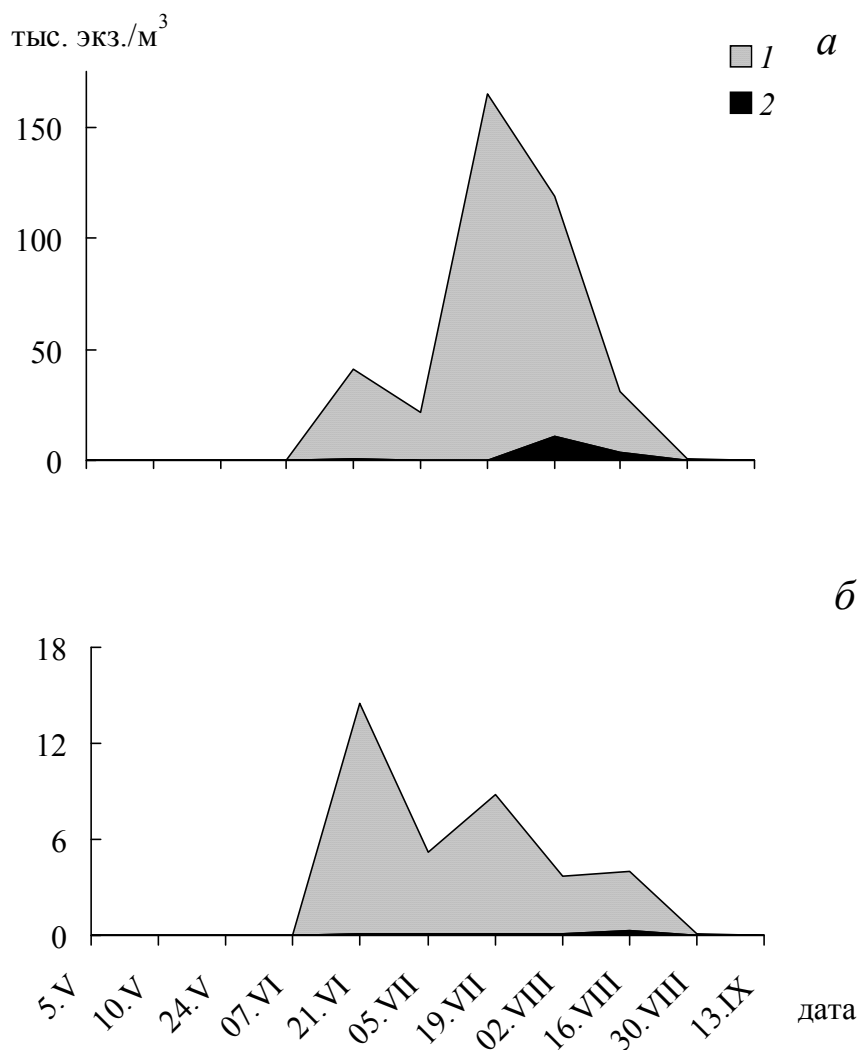


Рис. 4. Распределение численности *Diaphanosoma orghidani* по продольному профилю приустьевых участков малых рек-притоков Рыбинского водохранилища в июле 2010 г.

Станции: 1 – река выше подпора водохранилища, 2 – зона выклинивания подпора (градиентная область), 3 – нижний участок зоны подпора (стабильная область), 4 – устье реки, 5 – пелагиаль водохранилища против устья реки.

Реки: А – Юхоть, Б – Реня, В – Ламь, Г – Себла.

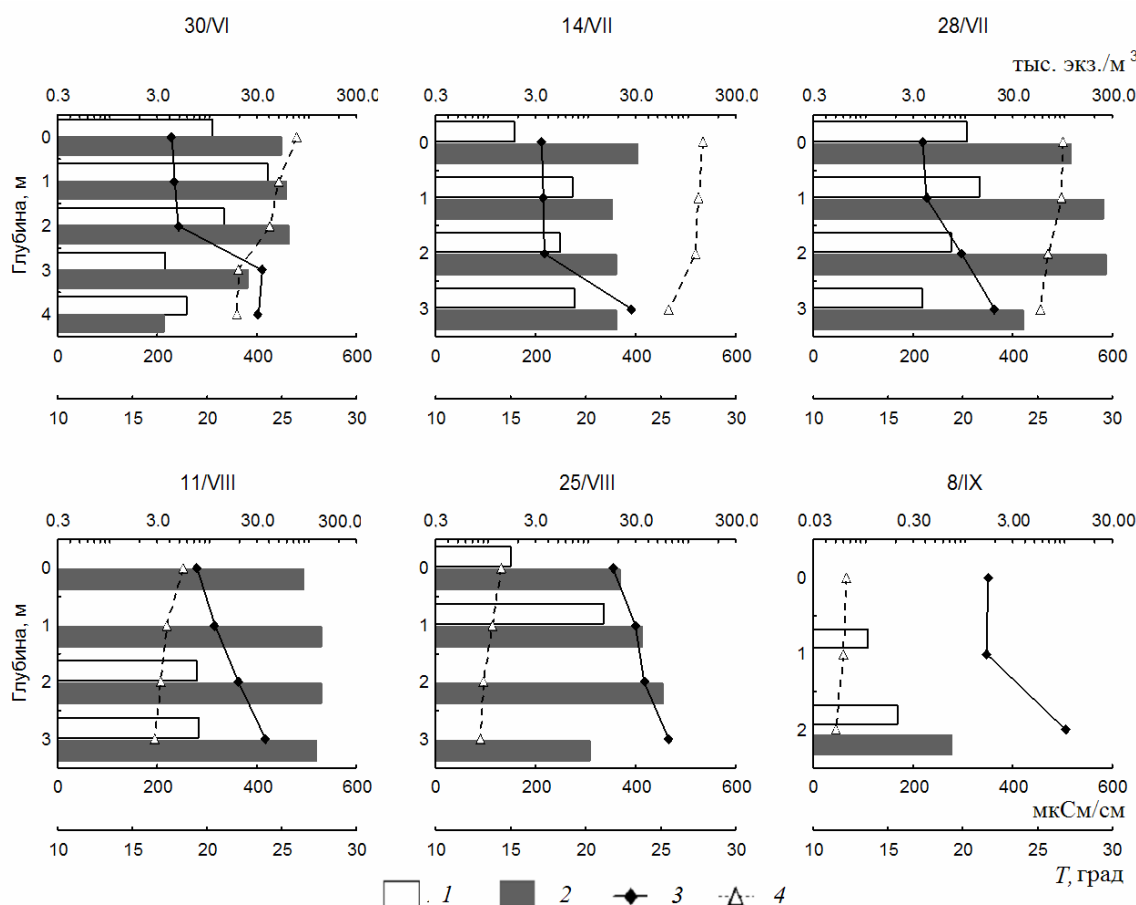




**Рис. 5.** Сезонная динамика численности *Diaphanosoma orghidani* (а) и *D. brachyurum* (б) в нижнем участке зоны подпора (ст. 3) р. Ильд в 2010 г. 1 – самки, 2 – самцы.

Наибольшую численность обоих видов наблюдали в июле – августе в период максимального прогрева водохранилища (рис. 5). При этом *D. orghidani* в зоне подпора малых рек входила в состав доминантов зоопланктона (7–10% численности ракообразных), тогда как *D. brachyurum* формировала <1% в реках и 1–4% – в пелагиали водохранилища. Основу численности рачкового зоопланктона в это время повсеместно образовывали копеподы (60–80% численности), клadoцеры составляли менее 30%.

В приустьевом участке р. Ильд с глубиной до 4 м выявлены особенности вертикального распределения диафаносом. В июне – июле при высоком прогреве воды ( $T = 22\text{--}28^\circ\text{C}$ ) оба вида держались преимущественно в верхнем двухметровом горизонте (рис. 6). В августе ( $T = 13\text{--}18^\circ\text{C}$ ) скопления *D. brachyurum* отмечали у дна или у поверхности, тогда как наибольшую численность *D. orghidani* наблюдали в слое 1–2 м. В сентябре при  $T$  воды ниже  $13^\circ\text{C}$  оба вида держались у дна. Достоверной статистической связи



**Рис. 6.** Вертикальное распределение обилия *Diaphanosoma brachyurum* и *D. orghidani* в приустьевом участке р. Ильд летом 2010 г.

1 – *Diaphanosoma brachyurum*, 2 – *D. orghidani*, 3 – электропроводность, 4 – температура воды.

численности диафаносом с вертикальной градацией  $T$  воды, содержания растворённого кислорода и электропроводности не выявлено ( $F < 4$ ). Однако наиболее многочисленная в реке *D. orghidani* чаще концентрировалась на глубине 1–2 м вблизи слоя скачка электропроводности (рис. 6). В этом слое резко возрастают минерализация, плотность воды и концентрация sestona («эффект второго дна») [Крылов и др., 2009]. В глубоком (40 м) озере-водохранилище Биказ (Румыния) зарегистрированы суточные вертикальные миграции *D. orghidani* во всём столбе воды от дна до поверхности, но большую часть суток популяция держится в верхнем 10-метровом горизонте эпилимниона [Erhan, 2008].

Сезонный цикл развития обоих видов начинался в мае и заканчивался в сентябре. Аборигенная *D. brachyurum*

в небольшом количестве (менее 1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечена в пелагиали водохранилища с начала июня, в литорали выход рачков из латентных яиц зарегистрирован в конце апреля – начале мая при  $T = 10\text{--}12^\circ\text{C}$  [Лазарева, 2007]. В реках-притоках водохранилища *D. orghidani* единично находили со второй декады мая ( $T = 17\text{--}22^\circ\text{C}$ ), в пелагиали – с начала июля. То есть вид-вселенец позже выходил из покоящихся яиц и медленнее наращивал численность популяции, особенно в сравнительно холодных водах открытого водохранилища. Оптимум температуры южной *D. orghidani* лежит выше  $25^\circ\text{C}$  [Лазарева, 2012]. Оба вида формировали два пика численности в конце июня и начале августа. Однако у *D. orghidani* наиболее мощным был второй пик, а у *D. brachyurum* – первый (рис. 5).

В течение лета средняя индивидуальная плодовитость (число яиц в кладке) исследованных видов достоверно не различалась, она составила  $1.8 \pm 0.3$  яйца на партеногенетическую самку *D. brachyurum* и  $1.7 \pm 0.2$  – *D. orghidani*. Популяционная плодовитость также фактически не различалась:  $0.75 \pm 0.12$  яиц на самку у аборигенного вида и  $0.78 \pm 0.16$  – у вселенца. Тем не менее, пиковая численность вида-вселенца в августе (более 150 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в совместных местообитаниях на порядок превышала таковую аборигенного вида в июне (15 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Максимальная численность *D. orghidani* втрое выше отмеченной для *D. brachyurum* (45 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в мелководном заливе водохранилища, где из двух видов обитал только аборигенный [Лазарева, 2007]. Эти данные указывают на более высокий продукционный потенциал вселенца, что позволяет ему успешно конкурировать с нативным видом, а локально в малых реках численно преобладать над ним.

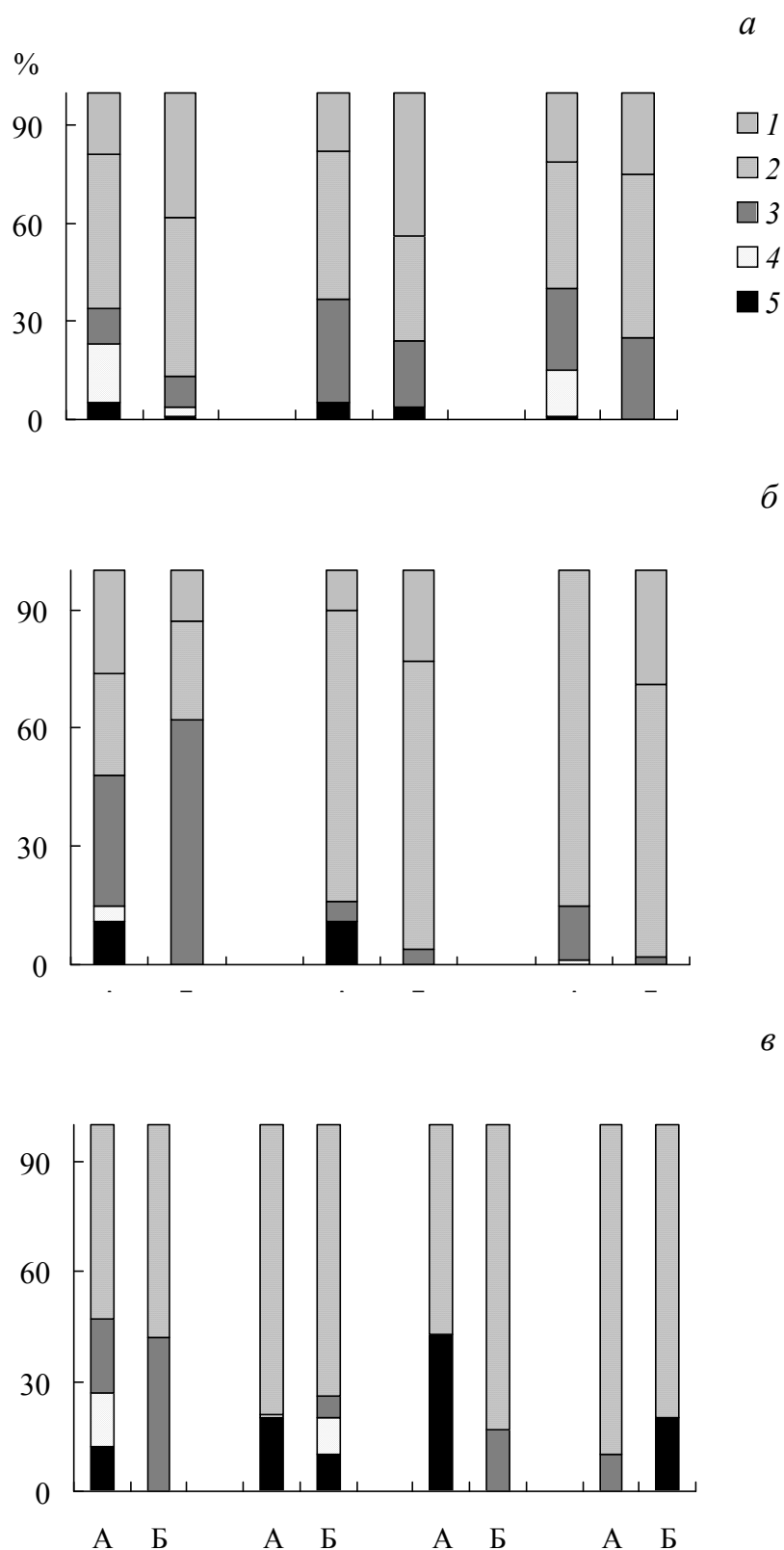
Самцы обоих видов (менее 1% численности популяции) зарегистрированы одновременно и очень рано в конце июня. В предыдущие годы у *D. brachyurum* из литорали водохранилища наблюдали появление самцов и начало гамогенеза не раньше начала июля, тогда как в прудовых и озёрных популяциях самцы диафаносом обычно появляются в конце июля – августе [Коровчинский, 2004; Лазарева, 2007]. В течение июля рачки размножались преимущественно партеногенетически, в августе значительная часть популяций переходила к гамогенезу (рис. 7). В р. Ильд максимальная численность самцов (пик гамогенеза) *D. orghidani* зарегистрирована во второй декаде августа ( $11 \pm 5$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), они концентрировались на глубине более 2 м, у дна их количество достигало 25 тыс. экз./м<sup>3</sup> или 21% общей численности рачков. Напротив, скопления самцов *D. brachyurum* (менее 1 тыс. экз./м<sup>3</sup> или 3% численности) отмечены в третьей декаде месяца в верхнем метровом

горизонте воды, у дна их не находили. Самки обоих видов вынашивали 1–2 латентных яйца. В первой декаде сентября численность обоих видов резко снижалась (менее 2 тыс. экз./м<sup>3</sup>), доля самцов достигала 50–65% численности популяций. В третьей декаде месяца диафаносом в планктоне не находили.

В конце размножения (третья декада августа) в популяции *D. brachyurum* пелагиали водохранилища высокая (>25% численности) доля самцов зарегистрирована на 30% обследованных станций, в популяции *D. orghidani* – только на 18% (рис. 8). Однако у обоих видов в эти сроки сравнительно часто (35–65% проб) наблюдали преимущественно партеногенез, самцы в пробах отсутствовали. В северной части водоёма у *D. orghidani* этот факт регистрировали в 1.5 раза чаще по сравнению с *D. brachyurum*. Эти данные свидетельствуют о том, что интенсивность гамогенеза у обоих видов различна в разных участках водоёма, а также, что вселенец заканчивает цикл развития в более поздние сроки, чем аборигенный вид.

### Обсуждение результатов

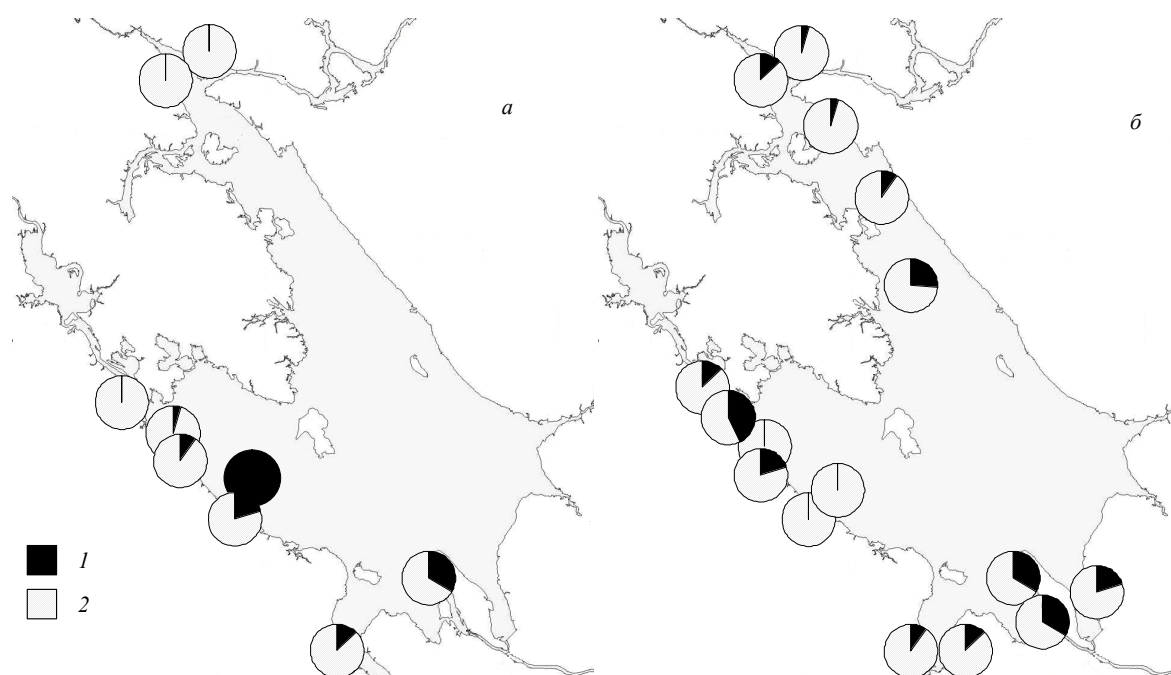
Основная часть ареала *D. orghidani* расположена к югу от таёжной зоны, вид обитает в Центральной и Южной Европе, в Средней Азии, Турции и Иране, а также на юге России [Коровчинский, 1986, 2004]. В настоящее время вид многочислен в водохранилищах Верхней Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское), Средней Волги (Горьковское и Чебоксарское) и в Шекснинском водохранилище [Лазарева, 2008, 2012]. Самая северная его находка – Новинкинское водохранилище (60°55' с.ш.), верхнее в системе р. Вытегры [Лазарева, 2008]. *D. orghidani* обитает во многих крупных реках, водохранилищах и озёрах юга Европы [Коровчинский, 2004; Negrea, 1983; Illyova, Kubiček, 2002; Illyova, Nemethova, 2005; Erhan, 2008; Illyova, 2012]. В середине 1990-х гг. зарегистрировано появление и рост численности вида в среднем течении р. Дунай



**Рис. 7.** Структура популяции *Diaphanosoma brachyurum* (А) и *D. orghidani* (Б) на различных участках Рыбинского водохранилища.

а – третья декада июля, б – первая декада августа и в – третья декада августа.

1 – ювенильные особи, 2 – самки без яиц, 3 – самки с партеногенетическими яйцами, 4 – гамогенетические самки, 5 – самцы.



**Рис. 8.** Соотношение самцов и самок в популяциях *Diaphanosoma orghidani* (а) и *D. brachyurum* (б) Рыбинского водохранилища в конце августа 2010 г. 1 – самцы, 2 – самки.

[Шлюва, Nemethova, 2005], известны находки в р. Рейн у Бонна [Коровчинский, 2004]. Н.М. Коровчинский [2004] характеризует *D. orghidani* как сравнительно редкий вид, но его встречаемость постоянно растёт [Лазарева, 2012; Шлюва, Kubiček, 2002; Шлюва, Nemethova 2005; Шлюва, 2012]. Биология вида изучена мало [Коровчинский, 2004], в его северных местообитаниях (58–59° с. ш.) исследована нами впервые.

В Рыбинском водохранилище оба вида диафаносом начинают сезонный цикл в мае и заканчивают его в конце августа – середине сентября. Однако нарастание численности популяции *D. orghidani* происходит медленнее, чем *D. brachyurum*. В планктонных сборах из открытого водохранилища *D. orghidani* появляется на месяц позже, позже наблюдается также сезонный максимум численности вида. Часто наблюдают снижение численности диафаносом в середине лета, которое связывают с падением рождаемости на пике плотности популяции [Гиляров и др., 1981] и которое определяет двувёршинную кривую сезонной динамики обилия. В августе у *D. brachyurum*

отмечают увеличение доли взрослых рачков, представленных гамогенетическими самками и самцами [Гиляров и др., 1981; Полищук, 1986; Лазарева, 2007]. Численность самцов достигает максимума (>30% численности популяции) в конце гамогенеза [Коровчинский, 2004; Лазарева, 2007, 2010].

Условия, при которых в помётах партеногенетических самок рождаются самцы, относят к факторам индукции диапаузы. Согласно представлениям [Алексеев, 1990; Diapause Aquatic..., 2007], основной причиной перехода кладоцер к гамогенезу и последующей эмбриональной диапаузе (стадия покоящегося яйца) служит сочетание трёх факторов: фотопериода, температуры, концентрации пищи и, возможно, её качества. По наблюдениям Е.Ф. Мануйловой [1964] самцы *D. brachyurum* появляются в водоёмах при температуре воды 18°C. В последующем были получены данные, свидетельствующие об очень широком диапазоне температуры (17–28°C в водоёме и 10–24°C в лаборатории), в котором происходит рождение самцов [Лазарева, 2007]. В условиях лаборатории самки весенних генераций

из водохранилища продуцировали самцов уже в мае в первых партеногенетических помётах, но гамогенетическое размножение в этот период наблюдали только в эксперименте. Весной численность диафаносом очень мала ( $<1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), ничтожно мала также вероятность встречи самцов и гамогенетических самок. Поэтому в водохранилище начало гамогенеза *D. brachyurum* возможно не ранее середины июня, с этого времени начинается заметный рост численности популяций. Наши находки самцов в третьей декаде июня, вероятно, относятся к наиболее ранним из возможных. Раннее начало гамогенеза характерно также для других видов кладоцер водохранилища и, по-видимому, вызвано нестабильностью условий обитания, характерной для этого типа водоёмов [Лазарева, 2010]. Тот факт, что в крупном северном равнинном водохранилище у двух видов диафаносом двуполое размножение начинается одновременно, указывает на отсутствие различий в факторах, запускающих этот процесс. Однако оба вида различаются по интенсивности гамогенеза от биотопа к биотопу и срокам окончания цикла развития. В большинстве случаев *D. brachyurum* завершает сезонный цикл раньше, чем *D. orghidani*. В целом отличия в сезонном развитии данных видов, по-видимому, благоприятствуют их сосуществованию.

В первые годы наблюдения за расселением *D. orghidani* в водохранилищах Волги замечено, что она предпочитает проточные участки водоёмов [Лазарева, 2008]. Этот вид обитает при скорости течения 0.2–0.4 м/с, тогда как *D. brachyurum* многочисленна при  $<0.2$  м/с [Лазарева, 2012]. В Рыбинском водохранилище скорость водообмена минимальна среди водохранилищ Волги [Экологические проблемы ..., 2001]. Здесь *D. orghidani* концентрируется в наиболее проточных приустьевых участках малых рек-притоков. Способность данного вида жить в условиях сравнительно высокой скорости течения воды снижает межвидовую конкуренцию с

аборигенным *D. brachyurum* за счёт расхождения видов в пространстве.

Температура представляет основной структурирующий фактор, определяющий сезонную смену видов и их пространственное распределение в водных экосистемах. Изменение среды обитания, вызванное современным потеплением климата, влияет на структуру сообществ, создаёт предпосылки для вселения новых видов и расширения ареалов южной фауны [Биологические инвазии..., 2004; Яковлев, 2005; Harley et al., 2006; Occhipinti-Ambrogi, 2007]. Виды рода *Diaphanosoma* теплолюбивы: для *D. brachyurum* предельная  $T$  воды составляет 29°C [Коровчинский, 2004], для *D. orghidani* это значение близко к оптимуму [Лазарева, 2012]. Увеличение температуры в пределах её оптимума ускоряет активацию латентных яиц, эмбриональное и постэмбриональное развитие диафаносом, укорачивает время генерации популяции [Бойкова, 2002; Лазарева, 2007; Herzig, 1984]. Массовое развитие *D. orghidani* отмечено в Чебоксарском водохранилище при 25.0–29.0°C, в Рыбинском – при 25–28°C [Лазарева, 2012]. Наш анализ указывает на тот факт, что в тёплые годы встречаемость и численность вида резко возрастают. Потепление климата стимулирует расселение южной *D. orghidani* в водоёмы Европейского Севера. В северной части бассейна Волги *D. orghidani* не единственный активно распространяющийся южный вид. С начала 2000-х гг. отмечены спорадические вспышки численности термофильных коловраток *Asplanchna henrietta* Langhaus и *Brachionus diversicornis* (Daday) [Лазарева, 2008, 2010; Лазарева и др., 2007, 2012].

Важнейшим следствием потепления климата служит изменение структуры водных сообществ, связанное с массовым развитием цианобактерий, вызывающих «цветение» воды [Paul, 2008; Paerll, Huisman, 2009; Копылов и др., 2012]. В высокопродуктивных водохранилищах Волги численность аборигенной *D. brachyurum* снижается с ростом

содержания хлорофилла (более 30 мкг/л), отражающего общее количество водорослей [Лазарева, 2012]. Причиной может быть высокая концентрация несъедобных колониальных цианобактерий (сине-зелёных водорослей) [Романовский, Гиляров, 1996]. Данный вид обычно доминирует в планктоне малоинерализованных олиготрофных и мезотрофных озёр [Матвеев, 1983; Романовский, Гиляров, 1996; Лазарева, 1998]. Напротив, количество *D. orghidani* с увеличением концентрации хлорофилла достоверно возрастает, в Чебоксарском водохранилище её численность достигала 50 тыс. экз./м<sup>3</sup> при содержании пигмента более 25 мкг/л и доминировании цианобактерий родов *Aphanizomenon* и *Microcystis* [Лазарева, 2012]. Вероятно, *Diaphanosoma orghidani* устойчива к забиванию фильтрационного аппарата крупными колониями цианобактерий, что даёт этому виду конкурентное преимущество в условиях глобального потепления и роста интенсивности «цветения» воды.

Случайный занос вида в новое местообитание не приводит автоматически к его натурализации и прогрессу. Успех натурализации определяется особенностями вида-вселенца (генетическая неоднородность, эврибионтность, конкурентоспособность), свойствами процесса интродукции и сообщества-реципиента [Биологические инвазии..., 2004]. Экспериментально выявлено, что в условиях обеспеченности пищевыми ресурсами уязвимость сообществ зоопланктона к вселению новых видов возрастает в присутствии хищников [Дгебуадзе и др., 2006]. В высокопродуктивных биотопах *D. brachyurum* преобладает над другими кладоцерами при высоком прессе рыб, которые эффективно выедают крупные конкурирующие виды, например рода *Daphnia* [Фенева и др., 2007; Semenchenko et al., 2007]. В Рыбинском водохранилище оба вида диафаносом, аборигенный и вселенец, доминируют в зоопланктоне участков, где кормится молодь наиболее многочисленных рыб (окунь, плотва,

судак, лещ), которая питается зоопланктоном [Экологические проблемы..., 2001]. Кроме того, в пелагической трофической сети водохранилища достаточно высока роль беспозвоночных хищников (роды *Mesocyclops*, *Leptodora*, *Bythotrephes*), за сезон они выедают ~30% продукции более мелких видов кладоцер [Лазарева, Копылов, 2011]. Таким образом, пресс хищников также может быть причиной успешной натурализации *Diaphanosoma orghidani* и её сосуществования с *D. brachyurum*.

### Заключение

В Рыбинском водохранилище на протяжении семи лет успешно сосуществуют два вида ветвистоусых ракообразных рода *Diaphanosoma*: вселенец *D. orghidani* и аборигенный вид *D. brachyurum*. Этому способствуют различия в их сезонном цикле развития и вертикальном распределении, пресс хищников на более мелких пищевых конкурентов, а также устойчивость вселенца к высокой концентрации колониальных цианобактерий и предпочтение им проточных приустьевых участков в реках-притоках водохранилища, где аборигенный вид малочислен.

Вселенец *D. orghidani* многочислен при более высокой летней температуре воды, чем аборигенный вид. В условиях потепления климата эта особенность биологии вселенца в совокупности с его устойчивостью к «цветению» воды, вызванному развитием колониальных цианобактерий, даёт ему конкурентное преимущество перед аборигенным видом и способствуют его продвижению в северные водоёмы.

### Благодарности

Авторы признательны А.И. Копылову, А.С. Литвинову, Г.М. Чуйко и А.В. Крылову за организацию экспедиционных исследований.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропо-

генных воздействий» и частично Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов», подпрограмма «Биологическое разнообразие».

### Литература

Алёкин О.А., Семёнов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 270 с.

Алексеев В.Р. Диапауза ракообразных: эколого-физиологические аспекты. М.: Наука, 1990. 150 с.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущкая. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 436 с.

Бойкова О.С. Экспериментальное исследование индивидуального роста и основных характеристик *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea: Branchiopoda: Sididae) озера Глубокого // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. 2002. Т. 8. С. 112–136.

Гиляров А.М., Матвеев В.Ф., Полищук Л.В. Взаимосвязь динамики численности и размерной структуры популяции *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1461–1471.

Дгебуадзе Ю.Ю., Фенева И.Ю., Будаев С.В. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Биология внутр. вод. 2006. №1. С. 67–73.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 г. [Электронный ресурс] // М.: Росгидромет, 2012. // URL: <http://www.meteorf.ru/>, file.pdf (проверено 4 апреля 2012 г.).

Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Масленникова Т.С., Стройнов Я.В. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // ДАН 2012. Т. 442. №1. С. 133–135.

Коровчинский Н.М. Изменчивость, систематика, распространение *Diaphanosoma orghidani* (Cladocera, Sididae) и описание *D. orientalis* sp.n. // Зоол. журн. 1986. Вып. 2. С. 208–220.

Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 410 с.

Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И. Вертикальное распределение зоопланктона малой реки // Поволжский экол. журн. 2009. № 1. С. 47–53.

Лазарева В.И. Распределение озёрного зоопланктона по градиентам закисления и гумификации // Биология внутренних вод. 1998. № 1. С. 21–28.

Лазарева В.И. Сезонная динамика численности и параметры жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Sididae) в водоёмах разного типа // Экология водных беспозвоночных / Ред. А.В. Крылов. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 144–199.

Лазарева В.И. Распространение и особенности натурализации новых и редких видов зоопланктона в водоёмах бассейна верхней Волги в начале XXI века // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 81–88.

Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / Ред. А.И. Копылов. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 183 с.

Лазарева В.И. Распространение видов рода *Diaphanosoma* (Crustacea, Cladocera) в водохранилищах Волги и Шексны: влияние факторов среды // Биология внутр. вод. 2012. № 3. С. 33–42.

Лазарева В.И., Жданова С.М., Болотов С.Э. Особенности расселения и экологическая роль видов-вселенцев в сообществе зоопланктона водохранилищ Волги и Шексны // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. Всерос. конф. Борок, 22–26 окт. 2012. Ижевск: Изд-во ИП Пермьяков, 2012. С. 154–157.



- Лазарева В.И., Копылов А.И. Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. №3. С. 300–310.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. Доминантные комплексы ракообразных и коловраток высокоэвтрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Биология внутренних вод. 2007. №1. С. 61–72.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологические условия в Рыбинском водохранилище в период потепления климата // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. Т. 1. С. 101.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В., Кучай Л.А., Соколова Е.Н. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. Всерос. конф. Борок, 22–26 окт. 2012. Ижевск: Изд-во ИП Пермьяков, 2012. С. 167–169.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 372 с.
- Матвеев В.Ф. Два способа оценки взаимодействий между *Diaphanosoma*, *Bosmina* и *Daphnia* // Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, 1983. С. 7–19.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 158 с.
- Полищук Л.В. Динамические характеристики популяций планктонных животных. М.: Наука, 1986. 128 с.
- Романовский Ю.Э., Гиляров А.М. Снижение численности популяции с ростом продуктивности экосистемы: анализ динамики численности *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) в озёрах разной трофности // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 9. С. 1342–1350.
- Фенева И.Ю., Разлуцкий В.И., Палаш А.Л. Экспериментальное изучение влияния хищничества и конкуренции на видовую структуру сообществ ветвистоусых ракообразных // Биология внутр. вод. 2007. №3. С. 41–47.
- Фортунатов М.А. Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Вологда: Дарвинский гос. заповедник, 1974. Ч. 3. С. 5–31.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.
- Яковлев В.Н. Процессы ценогенеза в водохранилищах Верхней Волги и Днепра // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 325–336.
- Diapause in Aquatic Invertebrates Theory and Human use / Eds. V.R. Alekseev, B.T. De Stasio and J.J. Gilbert: Dordrecht: Springer, 2007. 258 p.
- Erhan M-G. Diel vertical migration of planktonic crustacean populations in the Izvoru Muntelui–Bicaz Reservoir // Analele Științifice ale Universității “Al.I. Cuza” Iași, Șec. Biologie. 2008. Tom 54. P. 145–151.
- Gollasch S. Assessment of the introduction potential of aquatic alien species in new environments // Assessment and Control of Biological Invasion Risks / Eds Koike F., Clout M.N., Kawamichi M., De Poorter M. and Iwatsuki K. Kyoto: Shoukadoch Book Sellers and Gland: IUCN, 2006. P. 88–91.
- Harley C.D.G., Hughes A.R., Hultgren K.M., Miner B.G., Sorte S.J.B., Thornber C.S., Rodriguez L.F., Tomanok L., Williams S.L. The impacts of climate change in coastal marine systems // Ecology Letters. 2006. V. 9. P. 228–241.
- Herzig A. Temperature and life cycle strategies of *Diaphanosoma brachyurum*. An experimental study on development,

- growth and survival // Arch. Hydrobiol. 1984. Bd. 101. № 1–2. P. 143–178.
- Illyova M., Kubiček F. Crustaceans (Crustacea: Cladocera, Copepoda) of the Morava River Alluvium on the Slovak Territory // Acta Soc. Zool. Bohem. 2002. V. 66. P. 205–212.
- Illyova M., Nemethova D. Long-term changes in cladoceran assemblages in the Danube floodplain area (Slovak-Hungarian stretch) // Limnologica. 2005. V. 35. P. 274–282.
- Illyova M. Zooplankton Štrkoviskových jazier na Borskej Nižine // Folia faunistica Slovaca. 2012. V. 17. N 1. P. 81–90.
- Negrea S. Cladocera. Fauna Republ. Social. Romania. Crustacea. Bucuresti, 1983. V. 4. N 12. 399 p.
- Occhipinti-Ambrogi A. Global change and marine communities: Alien species and climate change // Marine Pollution Bulletin. 2007. V. 55. P. 342–352.
- Paerll H.W., Huisman J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // Environmental Microbiology Reports. 2009. V. 1. P. 27–37.
- Paul V.J. Global warming and cyanobacterial harmful algal blooms // Cyanobacterial harmful algal blooms: state of the science and research needs / Ed. H.K. Hudnell. Advances in Experimental Medicine and Biology. Springer. 2008. V. 619. P. 239–257.
- Semenchenko V.P., Razlutskiy V.I., Feniova I.Yu., Aibulatov D.N. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // Hydrobiologia. 2007. V. 579. P. 219–231.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research: 3d ed. New York: W.H. Freeman & Co, 1995. 850 p.

**ANALYSIS OF CO-EXISTENCE OF RECENT  
INVADER *DIAPHANOSOMA ORGHIDANI* NEGREA  
WITH THE ABORIGINAL SPECIES *D. BRACHYURUM*  
(LIEVIN) (CRUSTACEA, CLADOCERA)  
IN THE RYBINSK RESERVOIR**

© 2013 Lazareva V.I., Bolotov S.E.

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia

E-mail: [laz@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:laz@ibiw.yaroslavl.ru)

In 2005–2011 the spatial distribution, long-term dynamics of occurrence and abundance as well as features of the seasonal life cycle of two species of Cladocera, an alien species *D. orghidani* and a native species *D. brachyurum*, were studied in the Rybinsk reservoir. It has been found that during a seven-year period the successful co-existence of the species is favored by the differences in a seasonal cycle, the pattern of distribution in the reservoir area, the predator press and resistance of the alien species to high concentrations of colonial cyanobacteriae and its preference for the parts of the reservoir with running water where the native species is not numerous. Competitive advantages of the invader under conditions of global warming are discussed.

**Key words:** reservoir, zooplankton, alien species, interspecific relations, global warming.

## РАЗМЕЩЕНИЕ АБОРИГЕННЫХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ПОЛУВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА СИХОТЭ-АЛИНЕ

© 2013 Олейников А.Ю.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,  
Хабаровск 680000; e-mail: [shivki@yandex.ru](mailto:shivki@yandex.ru)

Поступила в редакцию 18.02.2013

На основе собственных исследований, проведённых в различных районах Сихотэ-Алиня в 2002–2012 гг., приведены современные данные об ареалах пяти видов полуводных млекопитающих: аборигенного – выдры (*Lutra lutra* L.) и интродуцированных – норки американской (*Neovison vison* Schreb.), ондатры (*Ondatra zibethicus* L.), бобра евразийского (*Castor fiber* L.) и канадского (*C. canadensis* Kuhl). Описаны этапы интродукции, особенности расселения полуводных видов. Проанализировано пространственное размещение животных на реках Обор и Дурмин, выбранных нами ранее в качестве модельных [Олейников, 2007]. Наибольшее разнообразие полуводных видов наблюдается в среднем течении этих рек, а их плотность максимальна в нижнем течении, преимущественно за счёт ондатры. Выявлена пространственная разобщённость как механизм снижения остроты межвидовых взаимоотношений.

**Ключевые слова:** интродукция, Сихотэ-Алинь, полуводные млекопитающие, пространственное размещение.

### Введение

Чужеродные виды всегда оказывали существенное воздействие на экосистемы, но особенно заметным оно стало в последнее столетие, когда расширение ареалов и проникновение живых организмов в новые сообщества происходили на фоне значительных изменений среды обитания.

Современная фауна полуводных млекопитающих Сихотэ-Алиня формировалась в XX в. преимущественно за счёт внедрения чужеродных видов. Среди них три североамериканских – норка американская (*Neovison vison* Schreb.), ондатра (*Ondatra zibethicus* L.), бобр канадский (*Castor canadensis* Kuhl) и один палеарктический – бобр евразийский (*C. fiber* L.). Аборигенным видом является лишь выдра (*Lutra lutra* L.), возможно, ранее – ещё в VIII–X вв. н. э. здесь обитал и евразийский бобр [Алексеева, 1974]. Вмешательство человека с целью обогащения промысловой

фауны способствовало формированию новых межвидовых отношений. По сути это был широкомасштабный эксперимент, поставленный в природе и продолжающийся до настоящего времени. Его последствия до сих пор изучены недостаточно.

Общие результаты вселения новых видов и первые этапы интродукции отражены в ряде работ [Кузнецов, 1954; Абрамов, 1963, 1969; Васенева, 1963, 1965, 1969; Сапаев, 1963, 1965, 1972; Сафонов и др., 1983; Павлов, Савельев, 1984; Сафонов, Савельев, 1988; Савельев, 1989, 2003]. В настоящей работе были поставлены цели: уточнить современное распространение полуводных млекопитающих на Сихотэ-Алине и выяснить особенности их пространственного размещения. Познание этих вопросов позволит приблизиться к разрешению вопросов о механизмах снижения конкуренции и разделения экологических ниш.

### Материал и методы

Маршрутные и стационарные полевые исследования проведены на водотоках и морском побережье Сихотэ-Алиня в 2002–2012 гг. Обследованы участки рек Партизанская, Уссури, Арсеньевка, Раздольная, Серебрянка, Бол. Уссурка, Бикин, Хор, Анюй, Копи и др. Всего в разные сезоны года пешком, на лодке, на мототранспорте обследовано более 4 тыс. км маршрутов. Дополнив наши материалы литературными и опросными сведениями, удалось охарактеризовать распространение полуводных млекопитающих в Приморском крае и на прилегающих с севера территориях вплоть до р. Амур. В работе мы условно именуем этот район по названию господствующего хребта – Сихотэ-Алинь. Распространение видов изображено с помощью контурного метода с использованием экстраполяции по ландшафтам и рельефу [Тупикова, Комарова, 1979].

Учёт выдры проводили методом выявления индивидуальных участков [Теплов, 1952] с дополнениями [Родиков, 1978; Сидорович, 1992] и нашими модификациями [Олейников, 2012]. Норку американскую одновременно учитывали на тех же маршрутах. За основу принята методика Д.В. Терновского [1973].

Для определения численности бобров (канадского и евразийского) использовался эколого-статистический метод с привлечением элементов метода выявления мощности поселений [Дьяков, 1975; Павлов и др., 1987, Кораблев, 2005]; также опробована методика весеннего учёта [Бешкарев, 1977].

Плотность населения и численность ондатры определяли выявлением семейных участков в осенний период [Корсаков, Смиринский, 1956; Кудряшов, 1976].

### Результаты и обсуждение

**Выдра** - аборигенный вид, распространённый практически повсеместно в прибрежных биотопах Сихотэ-Алиня (рис. 1). Многочисленна выдра на водотоках среднегорий западного

макросклона Сихотэ-Алиня, в среднем и нижнем течении рек и на побережье восточного макросклона, в лесной зоне юго-запада Приморского края.

Реже выдра встречается в основном русле нижнего течения рек Амур и Уссури, где придерживается многочисленных проток, рукавов, стариц и т. п. Малочисленна на Приханкайской низменности, оз. Ханка посещает заходами [Позвоночные животные..., 2006]. Мелкие озёра и водохранилища посещаются выдрой преимущественно в тёплый период года, зимой они, как правило, полностью замерзают, и зверь не имеет доступа к воде. Истоки рек, стекающих с хр. Сихотэ-Алинь, ключи длиной менее 10 км населяет непостоянно, посещая преимущественно в тёплый период года или используя зимой для кочёвок. Таким образом, в верхнем поясе гор граница распространения нестабильна, имеет сезонный характер, в большой мере зависит от гидрологических условий, наличия доступных кормов и динамично изменяется в связи со значительной подвижностью особей. Выдра может отсутствовать на некоторых реках или их участках в результате локального перепромысла и других видов хозяйственной деятельности.

На морском побережье (Японское море, Татарский пролив) выдра обитает в течение всего года примерно до 51° с. ш. [Кучеренко, Лилль, 1965; наши данные], севернее литораль выдра посещает нерегулярно. Зверь избегает замерзающих участков берегов залива Петра Великого и других бухт. На морском побережье прослеживается чёткая связь с источниками пресной воды, без которой выдра постоянно жить не может [Рахилин, 1967; Kruuk, 1995].

Общая площадь, занятая видом на Сихотэ-Алине, составляет 300.4 тыс. км<sup>2</sup> (97.3% общей площади).

**Норка американская.** На Сихотэ-Алине впервые интродуцирована в 1936 г. и стала первым североамериканским видом, выпущенным на юге Дальнего Востока. В Приморском крае за весь период расселения с 1936 г. было



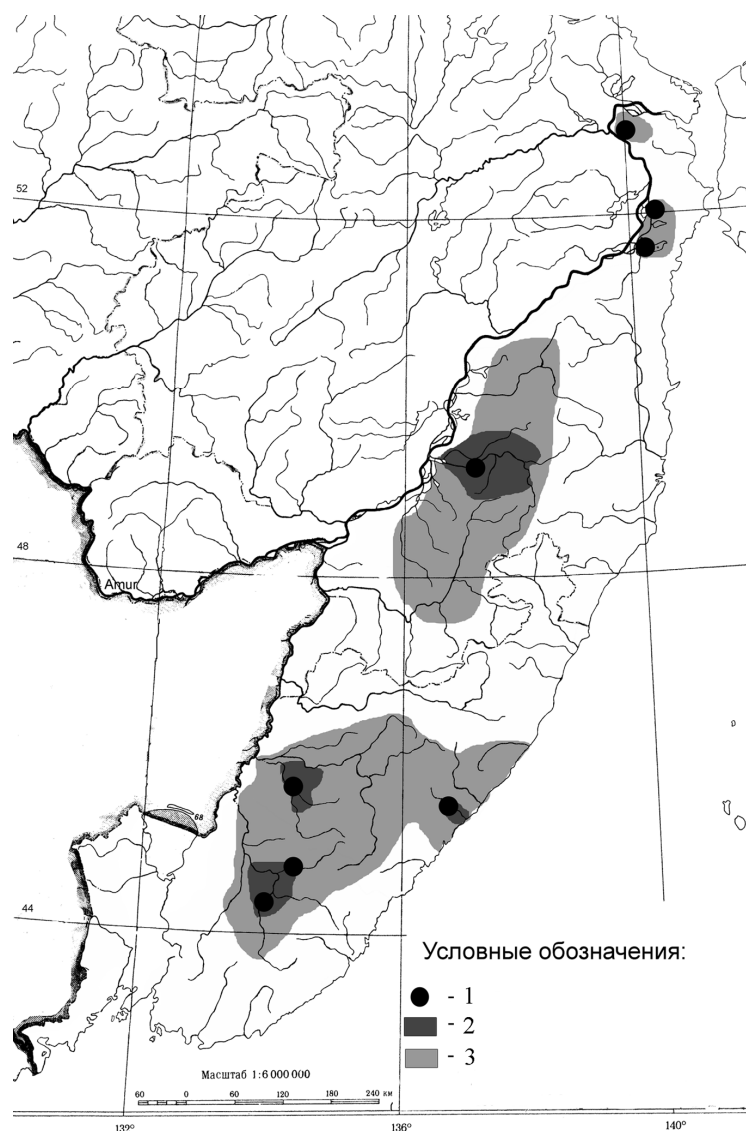
**Рис. 1.** Ареал выдры на Сихотэ-Алине.

выпущено 1004 особи [Абрамов, 1969]. Начало расселения в Хабаровском крае – 1939 г., количество выпущенных особей – 2679 [Васенева, 1981].

Скорость расселения норки на западных склонах Сихотэ-Алиня составила 75–100 и более километров в год [Васенева, 1965] (рис. 2). На восточном макросклоне хребта распространение происходило медленнее, составляя в среднем 15 км в год [Кучеренко, 1970]. В октябре 1936 г. зверьки впервые выпущены в среднем течении р. Серебрянки. Через 8 лет норка преодолела главный водораздел Сихотэ-Алиня и появилась в бассейне р. Бол. Уссурка. За этот период зверьки освоили территорию в радиусе 100 км от места выпуска [Астафьев и др., 2006].

В настоящее время норка распространена в прибрежных биотопах водотоков и морского побережья практически по всему Сихотэ-Алиню (рис. 3). Её размещение ленточное с неравномерным пространственным распределением. Наиболее обычна норка на горных реках восточного и западного макросклона Сихотэ-Алиня в их среднем и верхнем течении. В отличие от выдры она постоянно населяет мелкие замерзающие притоки, чаще посещает склоны. пойменные озёра посещает редко, преимущественно в тёплый период года.

Практически сплошной ареал американской норки на Сихотэ-Алине, в отличие от многих других районов выпусков, подтверждает благоприятность



**Рис. 2.** Расселение норки на Сихотэ-Алине в первые 10 лет после интродукции [по: Васенева, 1981]. 1 – места выпуска норки; 2 – ареал норки через 5 лет после интродукции; 3 – ареал норки через 10 лет после интродукции.

рек региона для чужеродного вида [Васенева, 1981; наши данные]. На морском побережье зверёк встречается редко, придерживаясь устьев рек. На территории Приханкайской низменности и в долине р. Раздольной норка всюду единична и встречается эпизодически. Это же можно сказать о долине нижнего и среднего течения крупных рек региона – Усури и Амура. На юге Приморского края зверёк малочислен, а на крайнем юго-западе (Хасанский район) отсутствует или отмечается нерегулярно. Это, возможно, связано с максимальной для данного района мусонностью климата, частыми летними паводками. На островах Дальневосточного

морского заповедника были зарегистрированы временные заходы норки по льду [Бобров и др., 2008]. Общая площадь ареала на Сихотэ-Алине – 290.0 тыс. км<sup>2</sup> (93.9% территории исследования).

**Ондатра.** В Хабаровском крае ондатру впервые выпустили в 1939 г. [Сапаев, 1972], в Приморском крае – в 1947 г. [Абрамов, 1963, 1969]. За период интродукции в XX в. в Хабаровский край было завезено 1399 особей [Сапаев, 1972], в Приморский край – 2208 особей [Абрамов, 1963].

Естественное распространение происходило быстро за счёт большого количества мест выпуска и активных



**Рис. 3.** Современный ареал норки американской на Сихотэ-Алине.

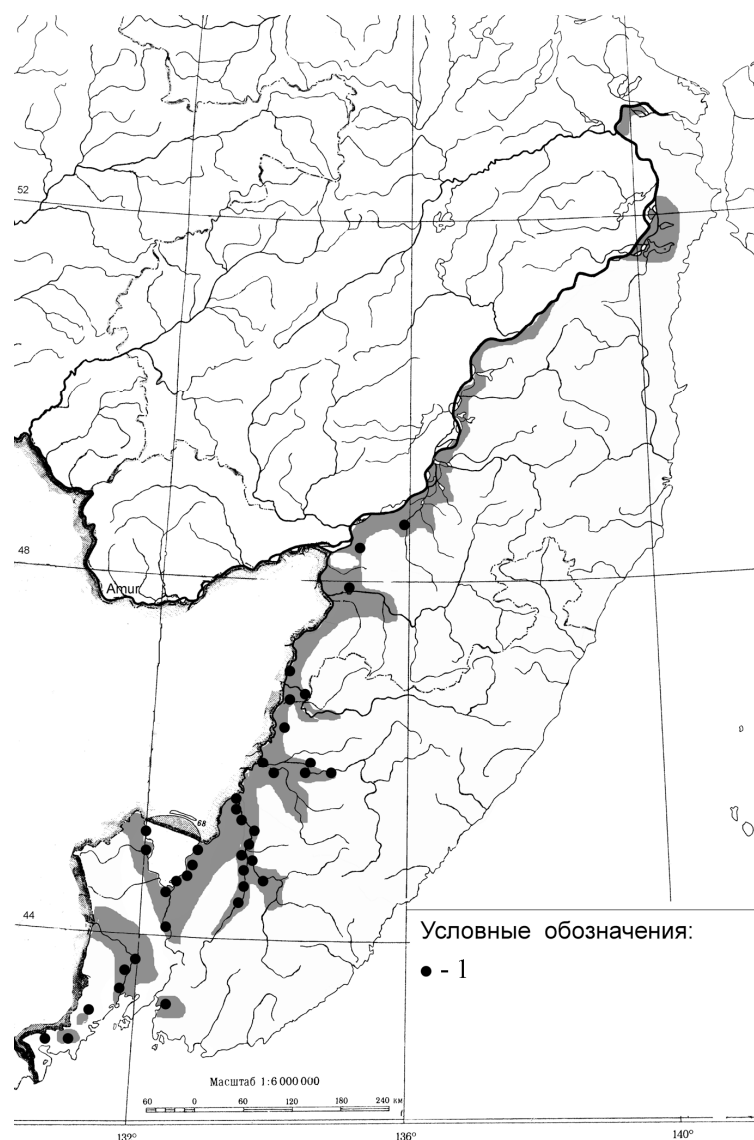
миграций (рис. 4). Средняя скорость расселения ондатры на Нижнем Амуре составила 30 км в год [Сапаев, 1965], в то время как в Центральной Европе и Швеции в разные периоды 5 и 11 км в год, а в Финляндии - 10–20 км [Danell, 1996]. К концу 1960-х гг. ондатра заняла практически все пригодные местообитания в пределах исследуемого региона. Однако они расположены не повсеместно, а неширокой полосой вдоль его западной части (рис. 5).

По западным склонам хр. Сихотэ-Алинь граница ареала крайне извилистая и динамичная, зверьки проникают вверх по долинам притоков р. Уссури. Чёткие границы ареала вида отсутствуют, распространение имеет ленточный

характер по долинам рек и мозаичный на низменностях и вдоль морского побережья [Сапаев, 1972; наши данные]. Ещё одна особенность границ распространения ондатры – их сезонная динамика. Летом зверьки расселяются вверх по мелким и средним водотокам, а осенью мигрируют вниз к местам зимовки. По нашим наблюдениям, такие миграции могут составлять 25–30 км.

Ондатра распространена повсеместно по долинам Амура, Уссури и их крупных притоков, обычно по болотам и озёрам, в крупных каналах сельскохозяйственной мелиорации в долинах рек Уссури, Раздольная, на Приханкайской низменности. Грызун обитает по всем притокам Уссури: по р. Хор до





**Рис. 4.** Ареал ондатры на Сихотэ-Алине в 1972 г. и места её выпусков [по: Сапаев, 1972]. 1 – места выпуска ондатры.

пос. Гвасюги; в среднем и нижнем течении р. Подхорёнок; по р. Бикин – до устья р. Пушной, по р. Б. Уссурка – до Красной Речки, по р. Арсеньевке до верхнего течения. На юго-западе Приморского края ондатра обитает до юга Хасанского района.

Отдельные некрупные очаги обитания имеются на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня. Эти локальные участки появились в результате самостоятельного расселения ондатры, а некоторые – в результате выпусков (устье р. Самарга). Поскольку восточные склоны Сихотэ-Алиня более гористые, чем западные, пригодных для ондатры местообитаний мало, они расположены в приустьевых участках горных рек, впадающих в

Японское море, и их нижних притоков, опреснённых эстуариях (Коппи, Самарга, Серебрянка, Рудная, Аввакумовка, Партизанская). Самостоятельно грызуны проникли в нижнее течение рек Тумнин и Сомон. С целью пополнения промысловой фауны выпуск осуществлён в приустьевую часть р. Самарга [личн. сообщ. О.Ю. Егорушкина]. В 1958 г. ондатра интродуцирована в оз. Утиное в долине нижнего течения р. Серебрянки, где зверьки с низкой плотностью населения обитают до настоящего времени. В 1959 г. партия ондатр была выпущена в оз. Голубичное (Сихотэ-Алинский заповедник), но животные вымерли на следующую после выпуска зиму [Волошина и др., 1999].

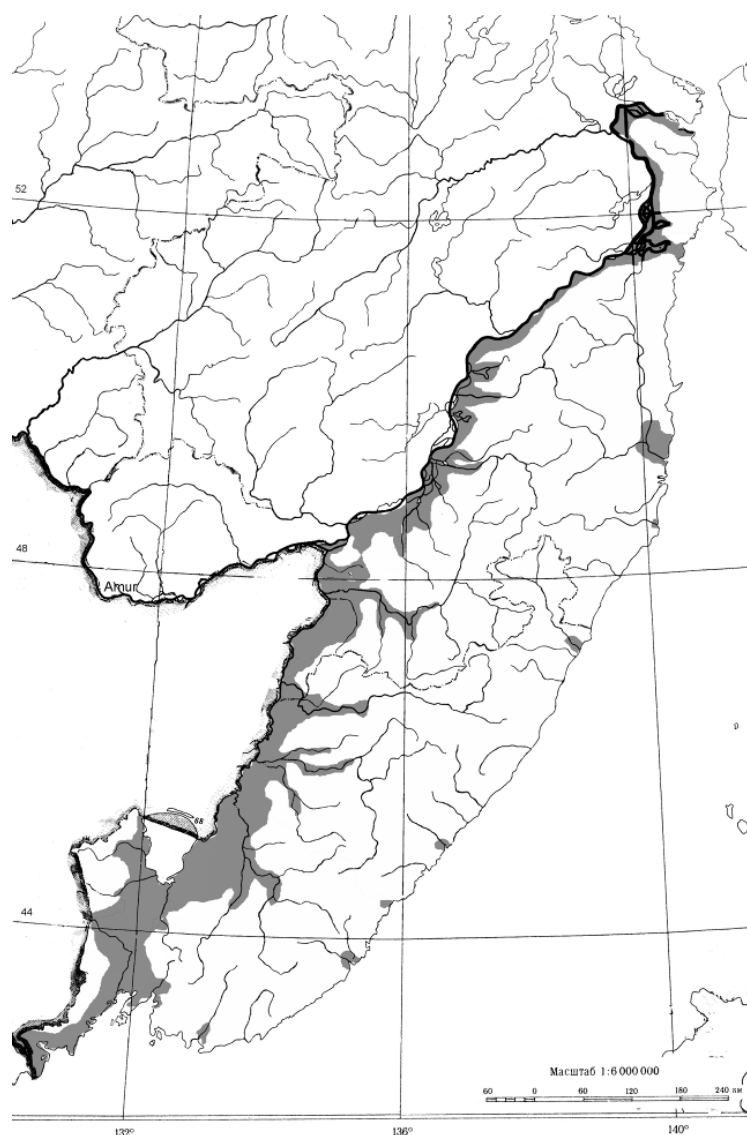


Рис. 5. Современный ареал ондатры на Сихотэ-Алине в зимний период.

В 1985 г. 50 ондатр были выпущены на одно из озёр в приустьевой части р. Киевки. Дальнейшая их судьба неизвестна, но в Лазовском заповеднике и в р. Киевке ондатра не прижилась [Маковкин, Салькина, 1995].

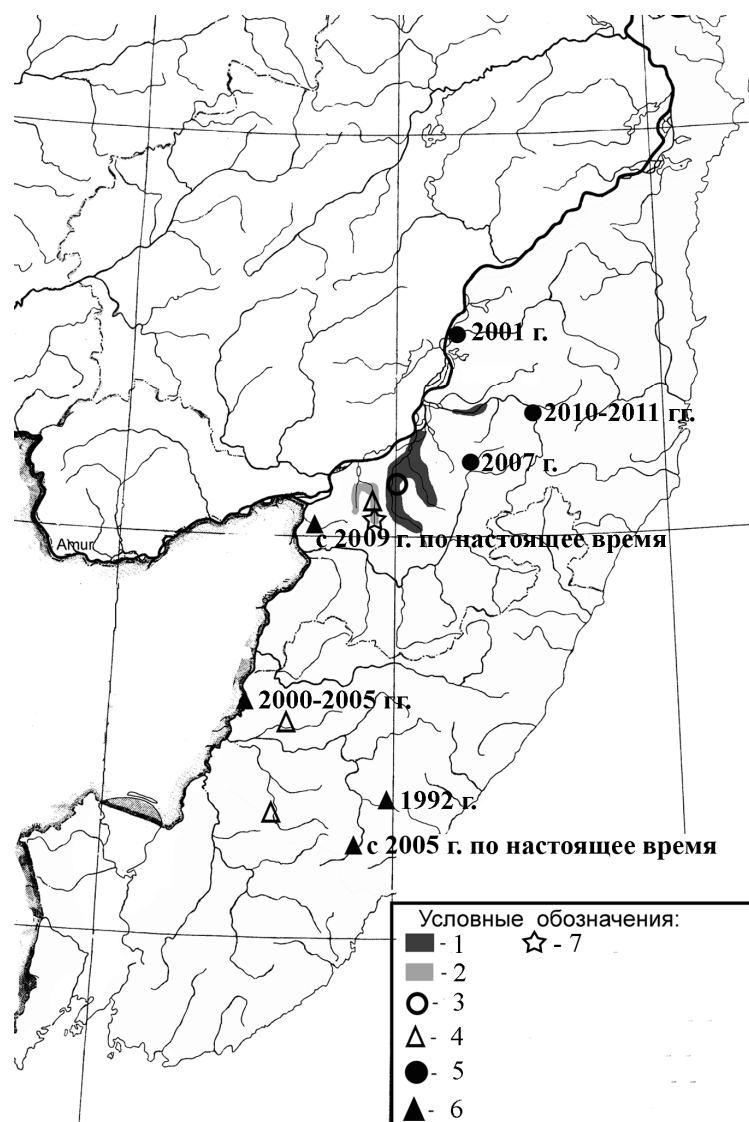
Площадь, заселённая видом на Сихотэ-Алине, – 56.8 тыс. км<sup>2</sup> (18.4% территории).

**Евразийский бобр.** Единственный выпуск на Сихотэ-Алине произведён в 1964 г. на р. Немта (табл. 1). К 1983 г. евразийские бобры населяли бассейн р. Немта с притоками Мухен, Золотой, Си, Сидими, Юшки, Большой и Малый Халгакан, Нельта, Пилями [Сафонов и др., 1983].

Скорость расселения евразийских бобров на Сихотэ-Алине оказалась низ-

кой, поскольку количество подходящих местообитаний ограничено. За 10–15 лет интродуценты заняли весь бассейн р. Немта. Отдельные мигранты спускались по р. Амур до устья р. Гур, преодолев около 255 км от места выпуска, другие, преодолев водораздел высотой около 600 м над ур. м., проникли в бассейн р. Хор [Савельев и др., 2010] (рис. 6).

В настоящее время евразийские бобры населяют весь бассейн р. Немта, кроме мелких притоков и верхнего течения горных и полугорных водотоков. Они встречаются от устья р. Немта до пос. Золотой, а также по следующим притокам: реки Мухен, Биксур, Сидима, Кузнечиха, Си, Юшки, Нельта, Пилями, Большой и Малый



**Рис. 6.** Места выпусков и ареал бобров на Сихотэ-Алине. 1 – современное распространение евразийского бобра; 2 – современное распространение канадского бобра; 3 – места выпуска евразийского бобра; 4 – места выпуска канадского бобра; 5 – места встреч евразийского бобра; 6 – места встреч канадского бобра; 7 – место отлова самки евразийского бобра.

**Таблица 1.** Расселение бобров на Сихотэ-Алине

Место расселения (край, район)	Водоём	Год выпуска	Выпущено особей
<b>Евразийский бобр</b>			
Хабаровский край, Нанайский р-н	Р. Немта	1964	56
<b>Канадский бобр</b>			
Хабаровский край, Хабаровский р-н	Р. Обор	1969	34
Приморский край, Дальнереченский р-н	Р. Быстрая (бассейн р. Б. Уссурка)	1986	20
Приморский край, Красноармейский р-н	Р. Маревка (бассейн р. Б. Уссурка)	1987	15

Халгакан, Тон. По опросным данным, бобры, вероятно, евразийские, живут на левобережье Амура в протоке Будур. Они же с начала 2000-х гг. обитают в нижнем течении р. Анюй на территории национального парка. В 2011 г. получено сообщение о находке следов жизнедеятельности бобров в приустьевой части р. Дымни (приток среднего течения р. Анюй). В марте 2012 г. бобры обнаружены на протоке Нило (среднее течение р. Анюй, личное сообщение В.В. Пронкевича). Имеются сведения и об отдельных мигрантах. В 2007 г. погрыз бобра обнаружен в нижнем течении р. Сооли (бассейн р. Хор), что составляет около 80 км от мест выпуска на р. Немта (личное сообщение О.Ю. Егорушкина). В начале 2000-х гг. бобр был отстрелен в устье р. Гур.

Осенью 1983 г. самка евразийского бобра была обнаружена в бассейне р. Обор (рис. 6), что свидетельствует о случаях нарушения изоляции ареалов двух видов [Павлов, Савельев, 1984]. Площадь ареала евразийского бобра – около 4.4 тыс. км<sup>2</sup> (1.4% территории).

**Канадский бобр.** Всего на Сихотэ-Алине с 1969 г. было выпущено 69 особей (табл. 1).

По состоянию на 1983 г. канадские бобры населяли р. Обор от устья до верхнего течения с притоками (реки Оборёнок, Змейка, Переселенка, кл. Хвощёвый, Фанзовый), р. Сита (среднее течение) с притоками (р. Бешеная, Каменушка, Безымянная) и верхнее течение р. Кия. По р. Дурмин расселились от её устья до верхнего течения, заселяя и притоки – кл. Ороченский, Корейский [Сафонов и др., 1983]. К 1984 г. бобры исчезли на притоках р. Обор – реках Змейке и Оборёнке. Основное поголовье было сосредоточено в верхнем и среднем течении рек, а наименее плотно было заселено нижнее равнинное течение рек [Павлов, Савельев, 1984].

К настоящему времени в Приамурье ареал канадского бобра сократился. На реке Обор (обследовано 93 км русла) поселения обнаружены в среднем течении от устья р. Оборёнок до устья

р. Переселенка (выше п. Обор). В настоящее время поселения отсутствуют на притоках р. Обор по кл. Хвощёвый, Фанзовый. Звери заселяют нижнее и среднее течение р. Дурмин до устья кл. Медвежий. В верхнем течении этой реки животных в настоящее время нет, летом следы жизнедеятельности отмечали несколько выше кл. Овражий (2009 г.). Ранее бобры населяли этот участок реки постоянно, а в 1976–1977 гг. поселения располагались по кл. Ороченский и Корейский. На обследованном отрезке р. Сита в мае 2008 г. существовало 3–4 семьи на участке около 10 км от оз. Утино до кл. Изюбриный. Участок выше устья р. М. Сита для жизни бобров на период исследований был непригоден, река практически пересохла.

В верхнем течении р. Кия в настоящее время бобры не обитают. В 2010 г. впервые получены сведения о появлении вселенцев (бобров) на р. Чирки. В мае 2010 г. проведено обследование этой реки, одно поселение бобров зарегистрировано в среднем течении р. Чирки в районе устья р. Одыр на территории заповедника «Большехецирский», существование его было подтверждено и в 2012 г. Очевидно, животные переселились из соседнего бассейна р. Сита.

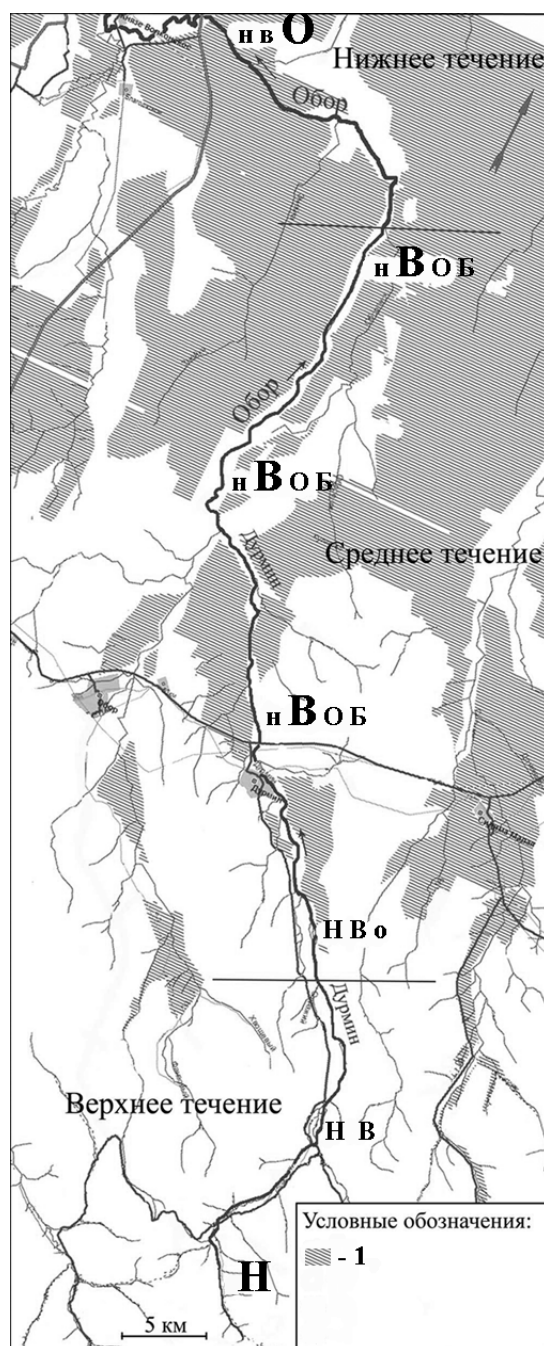
Канадские бобры в Приморском крае не прижились в местах выпуска, но в ноябре 1992 г. следы жизнедеятельности бобров были обнаружены на территории Сихотэ-Алинского заповедника в верхнем течении р. Колумбэ (бассейн р. Большая Уссурка) [Волошина и др., 1999]. Это место находится на удалении 330 км от ближайшего места выпуска на р. Быстрой [Савельев и др., 2010]. Таким образом, средняя скорость миграции составила 66 км в год. В местах выпусков на р. Малиновка с притоками и на р. Маревка (табл. 1) канадские бобры обитали в течение нескольких лет, но затем исчезли. Позже, в 2000–2005 гг. канадских бобров, мигрировавших ниже по течению от мест выпуска, отмечали в среднем течении р. Уссури к юго-западу от хр. Стрельникова. В настоящее время в Приморском

крае последний очаг обитания канадских бобров приурочен к верхнему течению р. Большая Уссурка (Дальнегорский район Приморского края) на участке от р. Берёзовая до кл. Широкий (рис. 6). Площадь современного ареала канадского бобра около 1.6 тыс. км<sup>2</sup> (0.5% территории).

#### Особенности размещения полуводных млекопитающих в бассейне р. Обор

Для полуводных видов наиболее типичен линейный тип пространственного размещения их участков обитания, особенно для бобров, выдры, в меньшей степени – норки американской и ондатры. Размещение последнего вида может быть и диффузное, что зависит от типа водоёмов занятых ондатрой. Эта особенность определяет концентрацию видов в водных экосистемах. Для выяснения характера пространственного размещения полуводных млекопитающих на Сихотэ-Алине проведены стационарные исследования на р. Обор с притоком р. Дурмин. Общая протяжённость многократно обследованного участка 151 км. Здесь обитает четыре вида полуводных млекопитающих: выдра, норка американская, бобр канадский, ондатра (рис. 7). По гидрологическим характеристикам, рельефу, растительности можно выделить три участка – верхнее, среднее и нижнее течение.

**Верхнее течение.** К нему относится горная часть р. Дурмин от истоков до карьеров выше устья кл. Овражий. Протяжённость участка верхнего течения составляет 29 км. Вода чистая, имеются плёсы, чередующиеся многочисленными перекатами, есть ямы глубиной до 1.5 м. Русло реки во многих местах имеет «разбои» и перекрыто завалами из деревьев. Ложе реки в основном из камней и гальки. Скорость течения реки 0.8–2.0 м/с. Ширина реки не превышает 8 м, а долины – 1–2 км. Многочисленны мелкие притоки. Рельеф гористый. Обычны наледные явления. Паводки развиваются быстро и достигают высоты 2.5 м.



**Рис. 7.** Пространственное размещение полуводных млекопитающих в бассейне р. Обор. Н – норка американская; В – выдра; О – ондатра; Б – бобр канадский; 1 – мари и болота. Размеры символов на рисунке даны в зависимости от плотности населения соответствующих видов.

Выдра населяет верхнее течение постоянно, за исключением истоков и притоков р. Дурмин длиной менее 8 км, которые хищник посещает нерегулярно, поскольку в летние месяцы они могут пересыхать, а зимой промерзают или

**Таблица 2.** Плотности населения полуводных видов млекопитающих на участках рек Обор и Дурмин, особей/10 км

Вид	Верхнее течение	Среднее течение	Нижнее течение
Выдра	1.5	2.0–2.2	0.8–1.0
Норка американская	16.0	8.0–10.0	1.0–2.0
Бобр канадский	заходы	2.1	заходы
Ондатра	заходы летом	60.0–70.0	140.0–160.0

покрываются наледями. Пространственное размещение выдры изменяется по сезонам. Хищник обитает постоянно на водоёмах, сохраняющих в течение холодного периода поверхностный сток и участки открытой водной поверхности. Плотность населения здесь в среднем составила 1.5 особи/10 км русла (0.9–2.5) (табл. 2). Разброс показателей плотности высок из-за неравномерного воздействия промысла и климатических особенностей года.

Норка американская использует прирусловый комплекс верхнего течения р. Дурмин более полно, населяя истоки и мелкие притоки. В конце сентября – октябре в некоторые годы наблюдается миграция зверьков вниз по притокам и основной реке вслед за рыбой, которая скатывается в более глубокие плёсы с зимовальными ямами. При отсутствии доступа к воде в холодный период норка активно использует долину реки и нижние части склонов, охотясь на мелких млекопитающих. Верхнее течение реки имеет хорошие защитные и кормовые условия для норки, это наиболее благоприятные местообитания, где средняя многолетняя плотность населения составляет 16 особей/10 км (12–22).

Для ондатры истоки горной реки – нетипичные летние местообитания. Условия для зимовки пессимальные (небольшая глубина, бедная кормовая база, наледные явления). Тем не менее, в тёплый период года ондатра (вероятно, расселяющиеся молодые особи), встречается в протоках и в русле р. Дурмин, временно заселяет она и искусственные пойменные водоёмы.

Поселения канадских бобров были отмечены через 8–9 лет после выпуска в притоках верхнего течения р. Дурмин (кл. Ороченский, Корейский), но просуществовали они недолго. Зимой 2001/2002 г. слабое поселение бобров обнаружено вблизи границы верхнего и среднего течения реки в старом карьере в русле реки. В летний период 2003 г. следы и погрызы бобров двух-трехлетней давности обнаружены в 10 км ниже истока р. Дурмин. Позже животные в горной части водотока не регистрировались. Следует отметить бедность кормовых условий участка для бобров и ондатры. Прирусловые ивняки редки, осинники занимают малую площадь, леса преимущественно смешанные хвойно-широколиственные. К неблагоприятным для грызунов факторам относятся недостаток глубоких мест с крутыми берегами, пригодных для строительства нор и обилие хищников. Для бобров также неблагоприятен значительный уклон русла, что в сочетании с регулярными высокими паводками препятствует сохранению плотин, которые на Сихотэ-Алине крайне редки.

**Среднее течение.** Участок расположен от карьеров на р. Дурмин (выше кл. Овражий) до слияния с р. Обор и продолжается по последней до устья р. Оборёнок. Рельеф равнинный, мелкопочный с высотами до 173 м над ур. м. Река выходит на правобережную часть Средне-Амурской низменности и превращается из полугорной в равнинную. Река Обор ниже устья Дурмина сильно меандрирует, в пойме имеются небольшие озёра. Количество перекатов снижается, глубины достигают 2.5 м. Ложе

реки галечное и песчаное. Скорость течения реки 0.5–1.0 м/с. Ширина русла 10–20 м, долины – 4–15 км. Протяжённость участка составляет 87 км. В среднем течении река реже промерзает и покрывается наледями. Видовое разнообразие рыб, моллюсков и других беспозвоночных выше. Также увеличивается разнообразие и обилие водной растительности, значительны площади ивняков и осинников.

Для выдры среднее течение относится к благоприятным местообитаниям за счёт стабильной кормовой базы (рыба, амфибии), хороших защитных условий. Она населяет русло всей реки и посещает пойменные озёра. Плотность населения здесь наиболее высока и стабильна.

Норка в среднем течении больше сосредоточена по притокам, а также на участках с «разбоями» и завалами. Плотность её населения в два раза ниже, чем в верхнем течении реки (табл. 2).

Ондатра немногочисленна в основном русле, на плёсах с крутыми берегами, чаще встречается в заливах, старицах, пойменных озёрах. Обычна в искусственных водоёмах (карьерах, придорожных канавах).

Для канадского бобра среднее течение относится к лучшим местообитаниям в районе интродукции. Здесь в достатке макрофиты и древесные корма. Обычны крутые берега, пригодные для строительства нор и полухаток, небыстрое течение и средний уклон русла. Поселения расположены на глубоких плёсах с крутыми берегами, где река не промерзает и возможно запасание кормов на зимний период.

**Нижнее течение.** Этот участок включает р. Обор от устья Оборёнка до слияния с р. Сита. Протяжённость отрезка нижнего течения составляет 35 км, глубина до 3 м, ширина 25–30 м. Перекаты слабо выражены. Это типичная, сильно меандрирующая, равнинная река с заливами, старицами, мелкими пойменными озёрами. Скорость течения 0.3–0.6 м/с. Обычны ивняки, безлесные пространства (луга, заросли кустарни-

ков), осинники редки. Берега преимущественно низкие, долина заливаётся паводками, исключая немногочисленные высокие рёлки. Высокий уровень воды может стоять продолжительное время. В зимний период из-за слабого течения ограничено количество мест доступа к воде. В связи с наличием дорог и близостью населённых пунктов на участке высок фактор беспокойства.

Выдра в основном русле немногочисленна. Плотность населения здесь наиболее низкая. Лимитирующим фактором в холодный период года здесь является ограниченный доступ к воде, река равномерно покрывается льдом, в местах с промоинами, вблизи устьев притоков выдра и концентрируется в это время. Пойменные озёра используются только в тёплое время года.

Норка здесь также встречается единично.

Для ондатры нижнее течение – наиболее благоприятно, здесь она обычна, а местами многочисленна. Используются участки реки с крутыми берегами, старицы, заливы, но плотность населения наиболее высока в пойменных водоёмах – озёрах с низкой заболоченной береговой полосой. На участке нижнего течения водоёмы глубже, водная растительность лучше развита и представлена большим числом видов. Берега реки подходят для строительства нор, а в озёрах ондатры чаще селятся в хатках.

Бобр ранее встречался в нижнем течении р. Обор и в притоках, в последние годы отмечаются только заходы туда в тёплый период года.

### Выводы

Таким образом, в XX в. на Сихотэ-Алине были интродуцированы 4 вида полуводных млекопитающих. Сформировавшиеся популяции полуводных вселенцев прочно вошли в состав местных экосистем. Соотношение площадей, населённых аборигенным и интродуцированными полуводными видами на Сихотэ-Алине составляет 1:3:36:181:188 (бобр канадский : бобр евразийский : ондатра : норка американская : выдра), -

то есть наиболее широко водные экосистемы региона заселяет аборигенный вид.

Норка американская и ондатра быстро расселились и заняли все пригодные местообитания. При этом распространение норки наиболее обширно среди всех чужеродных видов млекопитающих на юге Дальнего Востока и практически совпадает с распространением выдры. Ареал ондатры значительно меньше, поскольку подходящие для неё местообитания ограничены. Два вида бобров распространены локально вблизи мест выпуска, широкого расселения не произошло, но процесс экспансии продолжается. Количество пригодных биотопов лимитировано.

Для всех видов полуводных млекопитающих в проточных водоёмах Сихотэ-Алиня характерно линейное распространение, а для ондатры в пойменных водоёмах – ещё и диффузное.

Участки верхнего течения рек Сихотэ-Алиня наиболее благоприятны для обитания норки американской; бобры и ондатра отмечаются не повсеместно и нерегулярно. Среднее течение пригодно для всех видов полуводных млекопитающих. Оно оптимально для выдры, предпочтительно и для бобров, хотя рек, где они встречаются существенно меньше. Нижнее течение водотоков и пойменные замкнутые водоёмы – пессимальные местообитания для полуводных хищников, но лучшие для ондатры. Бобры здесь встречаются нерегулярно. Территориальная и экологическая разобщённость полуводных млекопитающих в водоёмах Сихотэ-Алиня обуславливают низкий уровень межвидовых отношений, что позволило группе млекопитающих-вселенцев, не смотря на частичное перекрывание экологических ниш, натурализоваться в биоценозах региона.

В бассейне р. Обор наибольшие плотности населения полуводных видов отмечены на участке среднего течения. Плотность населения норки падает вниз по течению в среднем в 12 раз, для ондатры свойственна противоположная

тенденция. Закономерности распространения рассматриваемых видов млекопитающих определяют следующие генеральные факторы: гидрологический режим, характер льдообразования, рельеф и растительность.

### Литература

Абрамов В.К. Предварительные данные по результатам акклиматизации пушных зверей в Приморском крае // В кн.: Акклиматизация животных в СССР. Мат-лы конф. Алма-Ата: Изд-во АН Каз ССР, 1963. С. 41–43.

Абрамов В.К. Экология и результаты акклиматизации ондатры, американской норки и соболя в Приморском крае. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1969. 20 с.

Алексеева Э.В. Водились ли бобры в Приморье? // Природа. 1974. №5. С. 81.

Астафьев А.А., Зайцев В.А., Костоглод В.Е., Матюшкин Е.Н. Хищные // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток: Примполиграфкомбинат, 2006. С. 306–348.

Бешкарев А. Можно ли учитывать бобров в начале лета? // Охота и охотн. хоз-во. 1977. №12. С. 11.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 232 с.

Васенева А.Я. Акклиматизация норки на Дальнем Востоке // В сб.: Акклиматизация животных в СССР. Мат-лы конф. Алма-Ата: Изд-во АН Каз ССР. 1963. С. 66–67.

Васенева А.Я. Акклиматизация норки в Приморском и Хабаровском краях // В сб.: Вопросы географии Дальнего Востока. Владивосток. 1965. № 7. С. 220–235.

Васенева А.Я. Американская норка (*Mustela vison* Schreber, 1777) Приморья и Приамурья. Автореф. дис. ... канд. биол. Наук. Владивосток. 1969. 27 с.



- Васенева А.Я. Наш новосёл – американская норка. Хабаровск: Хабаровское книжн. изд-во, 1981. 64 с.
- Волошина И.В., Елсуков С.В., Вдовин А.Н. Кадастр позвоночных животных Сихотэ-Алинского заповедника и северного Приморья. Владивосток: Дальнаука, 1999. 92 с.
- Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза. М., 1975. 480 с.
- Кораблёв Н.П. Методические рекомендации по учёту европейского бобра // В сб.: Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях. М., 2005. С. 174–185.
- Корсаков Г.К., Смиринский А.А. Зарастающие водоёмы и их использование для ондатроводства. М.: Хлебоиздат, 1956. 136 с.
- Кудряшов В.С. Методические указания по учёту выхухоли и ондатры в пойменных угодьях. М.: Колос, 1976. 10 с.
- Кузнецов А.П. К биологии ондатры в Приморском крае // В сб.: Сообщение ДВФ АН СССР. Владивосток, 1954. Вып. 6. С. 231–239.
- Кучеренко С.П. Состояние популяций американской норки на Сихотэ-Алине // Сборник работ аспирантов Дальневосточного филиала АН СССР. Владивосток, 1970.
- Кучеренко С.П., Лилль А.А. Советско-Гаванский район и его охотничье хозяйство // В сб.: Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск: Дальневост. кн. изд-во, 1965. Вып. 7. С. 200–219.
- Маковкин Л.И., Салькина Г.П. Млекопитающие: Кадастр наземных позвоночных животных Лазовского заповедника. Владивосток: Дальнаука, 1995. С. 43–51.
- Олейников А.Ю. Оценка местообитаний и динамика численности околородных млекопитающих в верхнем течении р. Дурмин (район им. Лазо, Хабаровский край) // В сб.: Территориальные исследования: цели, результаты и перспективы. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН – ДВГСГА, 2007. С. 151–154.
- Олейников А. Следы выдры // Охота и охотничье хозяйство. 2012. №9. С. 8–11.
- Павлов П.М., Савельев А.П. Экология и пути хозяйственного использования популяций бобров *Castor fiber* L., *Castor canadensis* Kuhl. в Приамурье // В сб.: Повышение продуктивности охотничьих угодий. М.: Центральная научно-исследовательская лаборатория Главохоты, 1984. С. 134–145.
- Павлов П.М., Сафонов В.Г., Савельев А.П. Опыт учёта численности бобров в Приамурье // В сб.: Методы учёта промысловых зверей и птиц на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 33–36.
- Позвоночные животные заповедника «Ханкайский» и Приханкайской низменности. Владивосток: ООО РИЦ «Идея», 2006. 305 с.
- Рахилин В.К. Экология выдры *Lutra lutra* L. на морских островах и побережьях // Бюллетень МОИП. Отд. биологический. 1967. Вып. 3. С. 122–124.
- Родиков В.П. Методика определения пола и относительного возраста выдры в полевых условиях // В кн.: 2-й Съезд Всесоюзного териологического общества. М.: Наука, 1978. С. 183–184.
- Савельев А.П. Сравнительная биологическая характеристика европейского и канадского бобров в СССР. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ-природа, 1989. 19 с.
- Савельев А.П. Биологические особенности аборигенных и искусственно созданных популяций бобров Евразии и их значение для стратегии управления ресурсами. Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. Киров: ВНИИОЗ РАСХН, 2003. 50 с.
- Савельев А.П., Штуббе М., Штуббе А., Путинцев Н.И., Олейников А.Ю., Савельев А.А. Перемещения бобров в естественной обстановке и в местах интродукций // Вестник охотоведения. 2010. Т. 7. №2. С. 340–344.

- Сапаев В.М. Акклиматизация ондатры в Приамурье // В кн.: Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Изд-во АН Каз ССР, 1963. С. 157–159.
- Сапаев В.М. Ондатра в Приамурье // В сб.: Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск, 1965. Вып. 7. С. 236–246.
- Сапаев В.М. Ондатра Приамурья и Приморья. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1972. 27 с.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П. Состояние популяций двух видов бобров на периферии ареала (Приамурье) // В сб.: Вид и его продуктивность в ареале. Тбилиси, 1988. С. 64–65.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П., Павлов П.М. Акклиматизация бобров на Дальнем Востоке // В кн.: Экология и промысел охотничьих животных. М.: ВНИИОЗ, 1983. С. 132–145.
- Сидорович В.Е. Структура популяции выдры в Беларуси // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Вып. 6. С. 43–51.
- Теплов В.П. Количественный учёт выдры, соболя, куницы и мелких представителей семейства кунных // В кн.: Методы учета численности и географическое распределение наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 165–172.
- Терновский Д.В. Количественный учёт норки и выдры // В сб.: Труды Окского госуд. заповедника. М.: Россельхозиздат, 1973. Вып. 9. С. 144–161.
- Тупикова Н.В., Комарова Л.В. Принципы и методы зоологического картографирования. М.: Изд-во МГУ, 1979. 192 с.
- Danell K. Introductions of aquatic rodents: lessons of the muskrat *Ondatra zibethicus* invasion // Wildl. Biol. 1996. V. 2. P. 213–220.
- Kruuk H. Wild otters: Predation and population. Oxford University Press. 1995. 290 p.

# DISTRIBUTION OF NATIVE AND INTRODUCED SEMIAQUATIC MAMMALS IN THE SIKHOTE-ALIN AREA

© 2013 Oleynikov A.Yu.

Institute of Water and Ecological Problems, FEB RAS,  
Khabarovsk, Russia 680000; e-mail: [shivki@yandex.ru](mailto:shivki@yandex.ru)

This article represents the data on current ranges of five species of semiaquatic mammals. The data were gathered in various parts of Sikhote-Alin in 2002-2012. Four of the species, namely the American mink (*Neovison vison* Schreb.), muskrat (*Ondatra zibethicus* L.), Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) and Canadian beaver (*C. canadensis* Kuhl), are introducents. A native species is otter (*Lutra lutra* L.). The stages of introduction, the peculiarities of expansions of semiaquatic species populations are described. The spatial distribution of animals on the Obor and Durmin rivers selected as model ones by us previously is analyzed [Oleynikov, 2007]. Middle reaches of these rivers have the greatest variety of semiaquatic species, and their density is maximal in the lower reaches predominantly due to the muskrat. The spatial dissociation as a mechanism of alleviation of interspecific relationships has been revealed.

**Key words:** introduction, the Sikhote-Alin, semiaquatic mammals, spatial distribution.

# РАССЕЛЕНИЕ, ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОЛНЕЧНОГО ОКУНЯ *LEPOMIS GIBBOSUS* (CENTRARCHIDAE, PERCIFORMES) ЗАПОРОЖСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2013 Федоненко Е.В., Маренков О.Н.

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара,  
Днепропетровск, 49010, Украина; e-mail: [gidrobs@yandex.ru](mailto:gidrobs@yandex.ru)

Поступила в редакцию 26.02.2012

Представлена информация о распространении, биологии и экологии солнечного окуня в бассейне Запорожского водохранилища. На основании проведённых морфометрических исследований и имеющихся литературных данных осуществлён сравнительный анализ пластических признаков внешней морфологии солнечного окуня Запорожского водохранилища с рыбами, выловленными в других водоёмах Украины, Словении и Канады.

**Ключевые слова:** солнечный окунь, пластические признаки, Запорожское водохранилище.

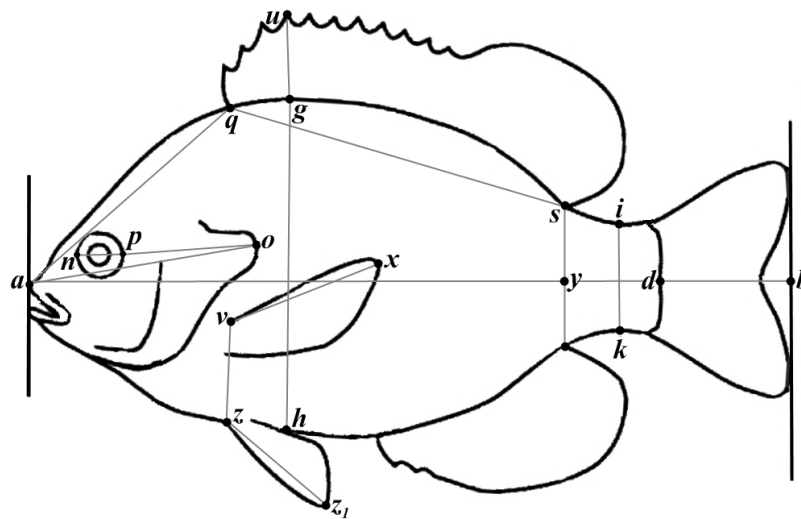
## Введение

Солнечный окунь (*Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)) – представитель семейства Центрарховых (*Centrarchidae*) ряда Окунеобразных (*Perciformes*). Естественный ареал солнечной рыбы – пресные водоёмы Северной Америки от Великих озёр до Флориды [Световидов, 1964; Щербуха, 1982]. Рыба предпочитает тихие водоёмы с песчаным или галечным грунтом. В конце XIX в. солнечный окунь был завезён в Западную Европу как аквариумная рыба. Из прудов, в которых его выращивали, проник в бассейны малых, а позднее и крупных рек Европы и Азии.

На сегодняшний день солнечный окунь акклиматизировался в пресных водоёмах Европы и Азии, ареал его достиг и водоёмов Украины. В настоящее время вид обычен в низовьях многих рек, которые впадают в Чёрное море. Впервые он был обнаружен в дельте реки Дунай в 1949 г., позже его встречали во многих водоёмах Северо-Западного

Причерноморья [Щербуха, 1982; Мовчан, 2002]. Последнее десятилетие наблюдается его миграция в водохранилища Днепропетровского каскада. По литературным данным [Тороп, 2009], солнечная рыба в Каховском водохранилище впервые зарегистрирована в 2000 г. В бассейне Запорожского водохранилища солнечный окунь был обнаружен в 1992–1993 гг. (устное сообщение Мирошника Г.А., 1996 г.) [Новицкий, 2010]. В последующие годы случаи вылова данного вида в водоёмах Днепропетровской области участились [Новицкий и др., 2002]. Широко встречается в водоёмах Крыма, единично попадает в сильно опреснённых участках Чёрного моря, в том числе в Одесском заливе [Болтачёв и др., 2003].

Распространение рыб-вселенцев, в том числе и солнечного окуня, является одним из актуальных вопросов ихтиологической науки. Есть предположение, что он выступает конкурентом в питании аборигенных видов рыб и способен



**Рис. 1.** Схема промера солнечного окуня:  $ab$  ( $L$ ) – абсолютная длина тела;  $ad$  ( $l$ ) – длина тела до конца чешуйного покрова;  $gh$  ( $H$ ) – наибольшая высота тела;  $ik$  ( $h$ ) – наименьшая высота тела; ( $l$  *caud*) – длина хвостового стебля; ( $lv$ ) – длина брюшного плавника;  $aq$  ( $aD$ ) – антедорсальное расстояние;  $sd$  ( $pD$ ) – постдорсальное расстояние;  $qs$  ( $ID$ ) – длина основания спинного плавника;  $gu$  ( $hD$ ) – высота спинного плавника на уровне четвертого неветвистого луча;  $vz$  ( $PV$ ) – расстояние между основаниями грудного и брюшного плавников;  $vx$  ( $IP$ ) – длина основания грудного плавника;  $ao$  ( $lc$ ) – длина головы;  $np$  ( $do$ ) – диаметр глаза;  $po$  ( $po$ ) – посторбитальное расстояние.

наносить ущерб рыбному хозяйству, выедавая икру, личинок, мальков ценных в хозяйственном отношении видов рыб [Щербуха, 1982; Джуртубаев и др., 2007]. Биология и экология этого вида в водоёмах Приднепровья изучена очень слабо. На сегодняшний день малоизвестны особенности питания, размножения и поведения солнечного окуня в Запорожском водохранилище, возрастной и половой состав локальных популяций.

В связи с этим целью нашей работы стало изучение пространственного распространения, расселения, некоторых аспектов биологии и экологии солнечного окуня в Запорожском водохранилище. А также исследование морфометрических характеристик и сравнительный анализ его показателей с имеющимися литературными данными.

### Материал и методика

Ихтиологический материал для биологического анализа отбирался на литоральных участках Запорожского водохранилища и водоёмов Днепропетровской области во время вегетационного периода 2010–2012 гг. при проведении

ежемесячных научных контрольных ловов.

Молодь рыб отлавливалась в третьей декаде июля – первой декаде августа на мелководьях по стандартной схеме контрольных точек. Орудием лова был 10-метровый мальковый невод из капроновой дели с размером ячеи в кутке 4 мм.

Всего отобрано 54 экземпляра половозрелых особей, из которых 32 подвержены морфометрическому анализу, и 43 экземпляра сеголеток солнечного окуня.

Биологический анализ рыб осуществляли согласно общепринятым ихтиологическим методикам [Правдин, 1966]. Морфометрические измерения проводили на свежем и фиксированном формалином (4%) материале по следующей схеме (рис. 1) [Jastrebski, Robinson, 2004; Sumer et al., 2005].

При сравнении пластических признаков рыб использовались данные украинских [Павлов, Білько, 1962; Дирипаско и др., 2008; Забитівський, Царик, 2008] и зарубежных учёных [Sumer et al., 2005; Tomesek et al., 2005].

Расчёт скорости расселения солнечного окуня осуществлялся по примеру

работ Козлова В.И. [1993]. За основу брались материалы контрольных обловов за период 2007–2012 гг. и расстояние между контрольными точками, где фиксировалось наличие солнечного окуня в разные годы.

Статистическая обработка материалов проводилась с использованием пакетов прикладных программ Microsoft Excel, STATISTICA 6.0 for WINDOWS.

### Результаты и их обсуждение

Тело солнечного окуня сплюснуто по бокам, в спинной части около головы достаточно высокое. Голова большая – занимает  $\frac{1}{4}$  часть туловища. Рот конечный, маленький с мелкими зубами. Спинной плавник длинный, неразделённый, берёт начало от жаберной крышки и тянется вдоль спины до начала хвостового стебля. Грудные плавники большие и могут достигать  $\frac{1}{3}$  части общей длины туловища рыбы.

Окраска спины варьирует в зависимости от условий обитания – от тёмно-серого или тёмно-зелёного до зеленовато-оливкового цвета. Бока несколько светлее с многочисленными тёмно-золотистыми и голубыми пятнами. Передняя часть брюха и горло – оранжевые. В конце жаберной крышки есть кожистый нарост с чёрным пятном, которое сзади окаймлено красной полоской. Плавники зеленоватого цвета, иногда бывают желтоватого.

Половозрелыми особи становятся на втором году жизни. Нерестится окунь с конца мая по июль при температуре воды от  $+18^{\circ}\text{C}$  до  $+21^{\circ}\text{C}$ . Для вида характерна забота о потомстве. Самец строит «гнездо»: расчищает участок дна в литоральной части водоёма, роет ямку, в которую самка откладывает икру. После оплодотворения самка покидает нерестилище, а самец охраняет кладку икры и личинок.

В водоёмы Днепропетровской области солнечный окунь мог попасть несколькими путями. Первым из них может быть проникновение данного вида в 1983 г. из прудов в районе

с. Пашена Балка и через систему рек Сухая Сура – Мокрая Сура в Запорожское водохранилище [Новицкий, Зорина, 2012]. Вторым – в результате миграции из нижележащего Каховского водохранилища (рис. 2). Так же существуют факты вылова солнечного окуня в прудах рыбохозяйственного назначения, куда он попадает вместе с рыбопосадочным материалом [Новицкий, Зорина, 2012]. На сегодняшний день сообщается о поимке единичных экземпляров в среднем течении Днепра [Христенко и др., 2011].

При проведении ихтиологических исследований на акватории Запорожского водохранилища, а также на малых реках и водоёмах Днепропетровской области солнечный окунь зафиксирован в мелководных зонах водохранилища (большая часть на правом берегу), в некоторых балках (Вороняя, Крупская), в Самарском заливе, а также в реках Мокрая Сура и Самара (табл. 1). Особи предпочитают мелководные, заросшие водной растительностью, хорошо прогретые участки с песчаным грунтом. Держатся на глубине от 0.8 до 1.5 м [Маренков, Федоненко, 2011].

Скорость расселения солнечного окуня в водоёмах Днепропетровской области составляет 7–10 км/год для крупных и малых рек, и 5–10 км/год – для акватории Запорожского водохранилища.

Абсолютная длина самцов колебалась в диапазоне от 7.5 до 11.0 см, самок – от 8.5 до 12.0 см. Ювенальные особи имели длину от 6.0 до 8.0 см. Промысловая длина составляла 5.5–9.0 см у самцов, 6.5–10.0 см – у самок, 4.0–6.0 см – у ювенальных особей. Масса половозрелых рыб находилась в диапазоне от 15.0 до 45.0 г, а ювенальных особей – 7.0–14.0 г.

Возрастной состав популяций солнечного окуня насчитывал пять классов: сеголетки – 44.33%, двухлетки – 16.49%, трёхлетки – 22.68%, четырёхлетки – 14.43%, пятилетки – 2.06%.

В конце мая были выловлены самки солнечного окуня на IV стадии зрелости

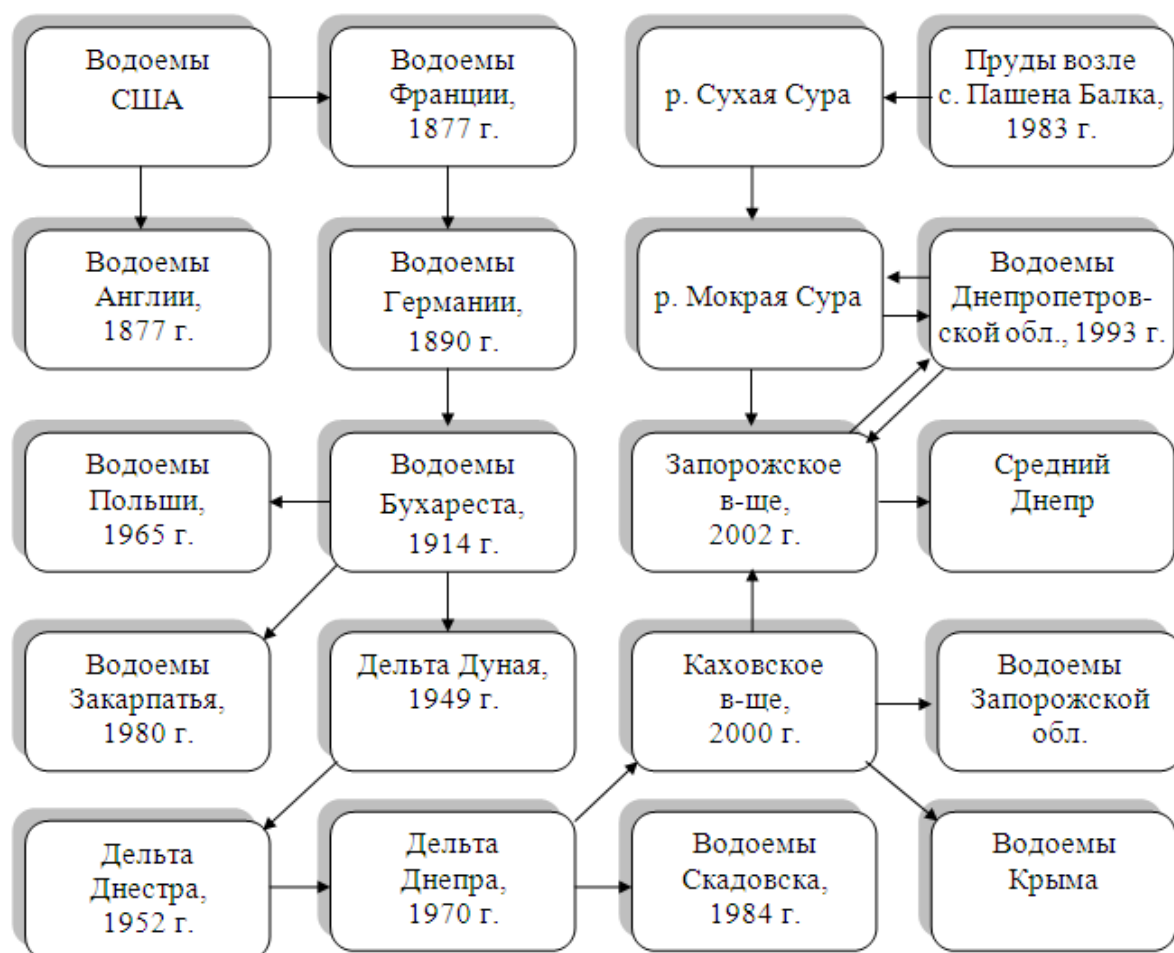


Рис. 2. Блок-схема расселения солнечного окуня по некоторым водоёмам Европы.

половых продуктов. Масса гонад рыб колебалась в диапазоне от 1.0 до 4.2 г. Абсолютная плодовитость рыб составила 750–920 икринок.

Появление мальков солнечного окуня отмечено в июле, а их средняя длина составляла 1.6–2.3 см. Если в 2011 г. были единичные случаи поимки мальков солнечного окуня, то в 2012 г. найдены стабильные локальные ареалы окуня в Запорожском водохранилище. При этом численность сеголеток данного вида в прибрежных участках водохранилища составила 0.04 экз./100 м<sup>2</sup>, а Самарского залива – 1.2 экз./100 м<sup>2</sup>.

Таким образом, проникновение и расселение солнечного окуня по водоёмам Днепропетровской области можно отнести к такому типу распространения как многоцентровый взрыв [Козлов, 1993] – то есть одновременное увеличение численности рыб в различных точках

Днепропетровской области с последующими миграциями.

Результаты меристического анализа половозрелых особей солнечного окуня Запорожского водохранилища приводятся в табл. 2. Сравнение вели по 14 пластическим признакам окуня из различных ареалов. Что касается проведения оценки достоверности различий с использованием статистических критериев по представленным материалам, то, на наш взгляд, данная оценка будет некорректной. Сравнимые выборки достаточно сильно различаются: как по количеству рыб (n), так и по длине тела особей. Вместе с тем значение выборок и отклонения значений признаков свидетельствуют, что солнечный окунь Запорожского водохранилища практически не отличается от рыб, которые встречаются в других водоёмах, в том числе и нативных.

**Таблица 1.** Некоторые даты фиксации вылова и расчётная скорость расселения солнечного окуня.

Год фиксации	Место вылова	Скорость расселения, км/год	Источник данных для расчётов
1890	Германия	89	Еселевич, Козлова, 1974 [Козлов, 1993]
1918	р. Дунай, у Бухареста	–	Еселевич, Козлова, 1974 [Козлов, 1993]
1949	р. Дунай, дельта	30	Замриборщ, Шумило, 1953 [Козлов, 1993]
1952	р. Днестр, дельта		
1970	р. Днестр, дельта	12	[Козлов, 1993]
1984	Канал у Скадовска	10	[Козлов, 1993]
1980	р. Тиса в Закарпатье	12	[Козлов, 1993]
1983	Пруды в с. Пашена Балка (Днепропетровская область)	–	[Новіцький, Зоріна, 2012]
1993	Водоёмы Днепропетровской обл.	–	Мирошник, 1996 [Новіцький, 2010]
2000	Каховское водохранилище	–	[Тороп, 2009]
2002	Запорожское водохранилище	–	[Новіцький, Зоріна, 2012]
2006	Каховский канал, с. Дружба, Запорожская обл.	–	[Дирипаско и др., 2008]
2007	Запорожское водохранилище, с. Волосское	–	Наши данные
2008	р. Мокрая Сура, устье	7	Наши данные
2009	р. Мокрая Сура, средний участок	9	Наши данные
2009	Самарский залив	6	Наши данные
2010	р. Самара	10	Наши данные
2010	Запорожское водохранилище, средний участок, с. Старые Кодаки, с. Любимовка, с. Волосское	5	Наши данные
2010	Запорожское водохранилище, нижний участок, с. Войсковое, с. Алексеевка, б. Крупская, с. Вовниги	10	Наши данные
2012	Запорожское водохранилище, повсеместно	–	Наши данные
2012	р. Мокрая Сура, повсеместно	–	Наши данные
2012	Самарский залив, повсеместно	–	Наши данные

### Заключение

Солнечный окунь проник в водоёмы Днепропетровской области несколькими путями. Последние годы наблюдается постепенное расширение ареала

солнечного окуня в водных экосистемах Днепропетровской области – с замкнутых водоёмов и акваторий малых рек рыба попала в Запорожское водохранилище. Скорость его распространения по



Таблица 2. Сравнительный анализ морфометрических признаков солнечного окуна (*Lepomis gibbosus*)

Признаки	Запорожское водохранилище (n=32)	Бассейн р. Верещицы [Забитівський, Царик, 2008] (n=1)	Низовье р. Дунай [Павлов, Білько, 1962] (n=1)	р. Дунай [Томесек et al., 2005] (n=171)	р. Верхняя Терса [Дирипаско и др., 2008] (n=1)	Павлопольское водохранилище [Дирипаско и др., 2008] (n=2)	Каховский канал [Дирипаско и др., 2008] (n=12)	р. Сава (Словения) [Sumer et al., 2005] (n=140)	р. Отонабе (Канада) [Tomesek et al., 2005] (n=85)
	M±m	M	M	M±m	M	M±m	M±m	M±m	M±m
<i>L</i> , мм	106.30±5.50	-	-	73.40±30.47	91.00	105.00±16.00	122.8±2.99	59.47±24.44	70.20±22.18
<i>l</i> , мм	93.00±5.00	75.37	51.70	60.30±24.45	77.00	86.00±12.00	101.90±2.44	46.95±19.77	57.10±18.17
Пластические признаки (в % от длины тела ( <i>l</i> )):									
<i>H</i>	48.76±1.97	41.86	43.30	42.20±4.14	42.30	46.10±0.48	42.80±0.41	37.65±4.05	41.30±2.58
<i>h</i>	16.04±1.59	13.18	13.49	13.8±0.84	14.30	15.10±0.07	14.20±0.13	12.87±0.93	13.30±0.59
<i>l caud</i>	20.88±1.56	20.81	18.80	25.80±1.58	-	-	-	28.59±2.27	25.00±1.84
<i>lv</i>	11.29±1.83	19.60	15.18	20.50±1.36	6.70	22.40±0.77	22.30±0.31	21.79±1.86	20.40±1.41
<i>aD</i>	47.87±5.20	44.96	42.76	41.9±1.18	39.60	42.20±0.04	40.50±0.30	45.44±1.38	43.10±1.13
<i>pD</i>	25.88±2.40	21.68	21.24	-	23.60	23.10±2.18	24.00±0.58	-	-
<i>ID</i>	47.33±4.21	41.34	44.79	43.70±2.70	43.50	47.20±1.62	45.60±0.59	41.01±2.28	43.30±2.05
<i>hD</i>	13.40±6.94	16.85	15.18	12.70±1.36	13.20	14.10±0.64	13.90±0.15	16.70±1.36	14.00±1.26
<i>PV</i>	13.00±4.42	13.69	14.55	15.50±1.58	14.70	16.10±0.09	15.00±0.23	13.81±1.50	15.10±1.01
<i>IP</i>	30.97±4.30	25.02	29.80	27.10±2.34	28.30	26.30±0.58	30.10±0.37	32.53±2.48	28.10±1.85
<i>lc</i>	36.44±3.75	34.77	34.55	33.40±1.81	32.60	33.20±0.68	32.60±0.30	37.62±1.74	33.80±1.33
<i>lc</i> , мм	32.25±2.00	26.21	-	20.14±0.36	25.10	28.56±0.19	33.22±0.09	18.79±0.32	19.29±0.27
в % от длины головы ( <i>lc</i> ):									
<i>do</i>	24.77±1.21	28.42	26.55	27.25±0.40	25.78	23.49±0.08	27.90±0.03	34.49±3.65	28.98±2.89
<i>po</i>	48.81±3.84	52.54	47.74	50.59±0.75	54.62	49.37±0.04	59.79±0.23	53.35±0.17	49.73±0.46

**Примечание:** *L* – абсолютная длина тела; *l* – длина тела до конца чешуйного покрова; *H* – наибольшая высота тела; *h* – наименьшая высота тела; *l caud* – длина хвостового стебля; *lv* – длина брюшного плавника; *aD* – антедорсальное расстояние; *pD* – постдорсальное расстояние; *ID* – длина основания спинного плавника; *hD* – высота спинного плавника; *PV* – расстояние между основаниями грудного и брюшного плавников; *IP* – длина основания грудного плавника; *lc* – длина головы; *do* – диаметр глаза; *po* – посторбитальное расстояние.

притокам Запорожского водохранилища составляет – 7–10 км/год, по акватории водохранилища – 5–10 км/год.

Возрастной состав популяций солнечного окуня насчитывал пять классов: сеголетки – 44.33%, двухлетки – 16.49%, трёхлетки – 22.68%, четырёхлетки – 14.43%, пятилетки – 2.06%.

В весенний период встречаются особи, которые нерестятся в природных условиях водоёмов региона. Численность сеголеток данного вида в водохранилище составила 0.04 экз./100 м<sup>2</sup>, а в Самарском заливе – 1.2 экз./100 м<sup>2</sup>.

Значение выборок и отклонения значений пластических признаков свидетельствуют, что солнечный окунь Запорожского водохранилища по морфометрическим признакам практически не отличается от рыб, которые встречаются в других водоёмах, в том числе и нативных.

### Литература

- Болтачёв А.Р., Данилюк О.Н., Пахорук Н.П. О вселении солнечной рыбы *Lepomis macrochirus* (Perciformes, Centrarchidae) во внутренние водоёмы Крыма // *Вопр. ихтиологии*. 2003. Т. 43. № 6. С. 853–856.
- Джуртубаев М.М. и др. Питание солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (L., 1798) придунайского озера Лунг / М.М. Джуртубаев, В.В. Заморев, В.В. Комарова // *Ихтиологические исследования на внутренних водоёмах. Междунар. научн. конф. Саранск, 2007*. С. 38–39.
- Дирипаско О.А., Демченко Н.А., Кулик П.В., Заброда Т.А. Расширение ареала солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes) на восток Украины // *Вестник зоологии*. 2008. №42 (3). С. 269–273.
- Забитівський Ю.М., Царик Й.В. Перша знахідка сонячного окуня в басейні річки Верещиця // *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку. Матеріали наукової конференції (11–14 вересня 2008 року, смт. Шацьк). Львів, 2008*. С. 62–64.
- Козлов В.И. Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона). М.: ВНИРО, 1993. 252 с.
- Маренков О.Н., Федоненко Е.В. Роль реки Мокрая Сура в распространении солнечного окуня в Днепропетровской области // *Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем. Тезисы докладов Всероссийской конференции с международным участием (г. Тольятти, 5–8 сентября 2011 г.) / Отв. ред. Т.Д. Зинченко, Г.С. Розенберг. Тольятти: Кассандра, 2011*. С. 108.
- Мовчан Ю.В. Первая находка солнечной рыбы, *Lepomis macrochirus* (Pisces, Centrarchidae), в р. Южный Буг // *Вестн. зоол.* 2002. Вып. 36. № 5. С. 84.
- Новіцький Р.О. Нові види гідробіонтів-аутовселенців у Дніпровському водосховищі // *ISSN 2078-2357. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія Біологія*. 2010, № 2 (43). С. 373.
- Новіцький Р.О., Зоріна М.О. Аспекти поведінки сонячного окуня *Lepomis gibbosus* (Perciformes, Centrarchidae) в природних водоймах та в експериментальних умовах // *Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології: Матеріали V Міжнародної іхтіологічної наук.-практич. конференції (13–16 вересня 2012 р., м.Чернівці). Чернівці, 2012*. С. 176–179.
- Новицкий Р.А., Кочет В.Н., Христов О.А., Ущатовский И.П. Экзотические рыбы в водоёмах Днепропетровской области // *Рыбн. хоз-во Украины*. 2002. № 6 (23). С. 16.
- Павлов П.Й., Білько В.П. Сонячна риба в придунайських водоймах // *Доп. АН УРСР*. 1962, № 11, С. 1514–1516.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Световидов А.Н. Рыбы Чёрного моря. М.; Л.: Наука, 1964. 546 с.

- Тороп С.О. Вплив будівництва Каховського водосховища на природу Нікопольського регіону (web-сторінка) // Бібліотечно-інформаційний центр «Слово» // (<http://www.bizslovo.org/content/index.php/uk/plavni/147-velyky-lug/369-torop-bud-ka-h-vodoshovysya.html>). 2009. Проверено 04.02.2012.
- Христенко Д. С., Рудик-Леуська Н.Я., Котовська Г.О. Атлас адвентивної іхтіофауни басейну р. Дніпро: Монографія. К: Фітосоціоцентр, 2011. С. 70.
- Щербуха А.Я. Фауна України. Київ: Наук. думка, 1982. Т. 8, вип. 4. С. 19–23.
- Jastrebski Ch. J., Robinson B.W. Natural selection and the evolution of replicated trophic polymorphisms in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) // Evolutionary Ecology Research, 2004, 6: 285–305.
- Sumer S., Kovac V., Povz M., Slatner M. External morphology of a Slovenian population of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (L.) from a habitat with extreme thermal conditions // J. Appl. Ichthyol. 2005. №21. P. 306–311.
- Tomecek J., Kovac V., Katina S. Ontogenetic variability in external morphology of native (Canadian) and non-native (Slovak) populations of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) // J. of Applied Ichthyology. 2005. №21 (4). P. 335–344.

---

**THE RESETTLEMENT, SPATIAL DISTRIBUTION  
AND MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF  
THE PUMPKINSEED SUNFISH *LEPOMIS GIBBOSUS*  
(CENTRARCHIDAE, PERCIFORMES) IN  
THE ZAPOROZHIAN RESERVOIR**

© 2013 Fedonenko E.V., Marenkov O.N.

Dnepropetrovsk National University named after Oles Honchar,  
Dnepropetrovsk, 49010, Ukraine; e-mail: [gidrobs@yandex.ru](mailto:gidrobs@yandex.ru)

The information about distribution, biology and ecology of the pumpkinseed sunfish in the basin of the Zaporozhian Reservoir is presented. On the basis of fulfilled morphometric studies and available literature data an analysis of plastic characteristics of outer morphology of the pumpkinseed sunfish of the Zaporozhian Reservoir compared to the fish caught in other waters of Ukraine, Slovenia and Canada has been carried out.

**Key words:** the pumpkinseed sunfish, plastic characteristics, Zaporozhian Reservoir.

# ДОПОЛНЕНИЯ И ЗАМЕЧАНИЯ К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ МОРДОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА ИМЕНИ П.Г. СМИДОВИЧА

© 2013 Хапугин А.А.<sup>1,2</sup>, Варгот Е.В.<sup>1,2,3</sup>,  
Чугунов Г.Г.<sup>1,2,3</sup>, Дементьева А.Е.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича,  
Республика Мордовия, Темниковский район, пос. Пушта 431230

<sup>2</sup> Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва, Саранск 430005

<sup>3</sup> Национальный парк «Смольный»,

Республика Мордовия, Ичалковский район, пос. Смольный, 431660

E-mail: [hapugin88@yandex.ru](mailto:hapugin88@yandex.ru), [vargot@yandex.ru](mailto:vargot@yandex.ru), [gennadiy-fl@yandex.ru](mailto:gennadiy-fl@yandex.ru)

Поступила в редакцию 28.12.2012

В процессе инвентаризации флоры Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича в 2012 г. выявлено 27 новых для этой территории адвентивных видов. Кроме того, 3 вида исключаются из состава флоры Мордовского заповедника, 4 – встречаются в непосредственной близости от его границы и могут быть встречены на его территории в будущем; 5 видов, культивируемых, но не дичающих на территории заповедника, приводятся для флоры впервые.

**Ключевые слова:** адвентивная флора, Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича, Чёрная книга.

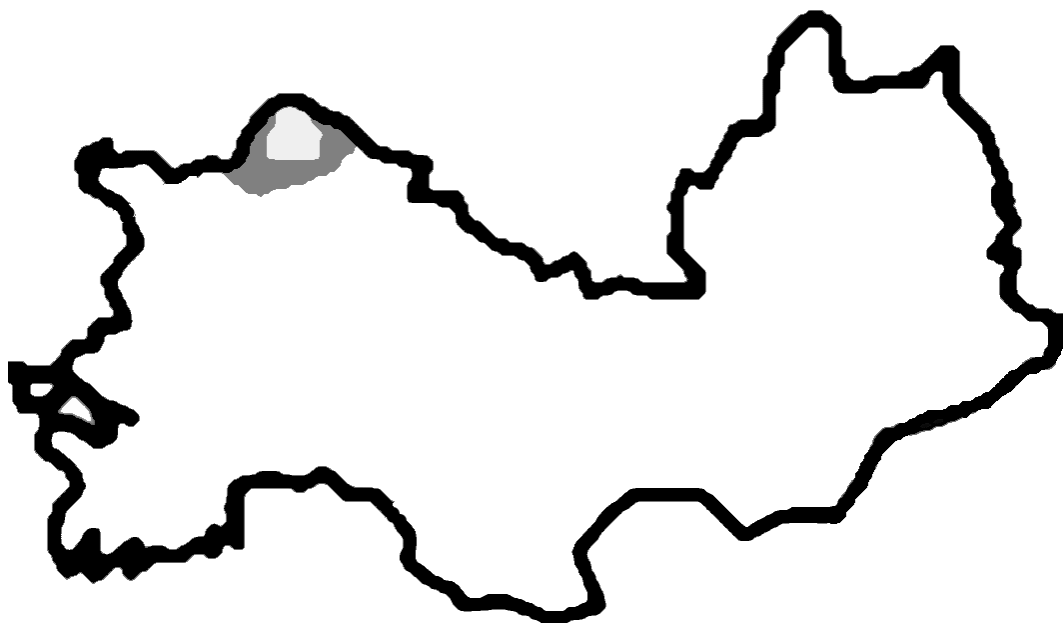
## Введение

Внедрению адвентивных видов в естественные ценозы несомненно способствует нарушенность природных комплексов, а также участие в распространении природных факторов (ветра, различных видов животных и др.). Поэтому даже в отдалённых от населённых пунктов природных сообществах отмечается участие адвентивных видов, например, в лесах охранной зоны рек и озёр, национальных парков и заповедников [Борисова, 2010].

В настоящее время происходит активное вселение в природные сообщества адвентивных видов растений. Этому способствуют в первую очередь как антропогенные факторы (рубка и уничтожение лесов, строительство транспортных путей, пожары, распашка земель и др.), так и природные агенты – вода, ветер, животные и др. Попав в благоприятные условия, вселенцы про-

являют себя единичными особями или образуют обширные заросли. Традиционно чужеродную флору изучают в регионе в пределах крупных населённых пунктов, транспортных путей, свалок и др. [Борисова, 1993, 2010; Хорун, 1998; Бармин, 2000; Раков, 2003; Адвентивная флора..., 2004; Письмаркина, 2006; Крылов, 2008]. С другой стороны, модельным объектом для изучения возможности внедрения адвентивных видов в сообщества могут стать природные комплексы крупных особо охраняемых природных территорий (ООПТ) – заповедники и национальные парки.

Заповедник, по своему определению, – это природная территория (или акватория), полностью исключённая из хозяйственного пользования для охраны и изучения природного комплекса в целом [Географический энциклопедический словарь..., 1988]. Несмотря на это,



**Рис. 1.** Расположение МГПЗ им. П.Г. Смидовича (обозначен серым цветом) в Республике Мордовия (Карта с изменениями из: [www.zapovednik-mordovia.ru](http://www.zapovednik-mordovia.ru)).

чужеродные виды способны проникать во флору заповедников, что создаёт угрозу исчезновения редких и уязвимых видов с этой территории. В связи с этим необходим постоянный мониторинг адвентивной флоры, который должен затрагивать все заносные виды, особенно инвазионные, включённые в региональные Чёрные книги [Чёрная книга..., 2009; Нотов и др., 2010].

Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича (МГПЗ) располагается в северо-западной части Республики Мордовия (рис. 1), занимая площадь 321.48 км<sup>2</sup>. Он лежит в подзоне предстепья в массиве сосновых лесов Окско-Клязьминского полесья на территории Окско-Донской низины и занимает междуречье Мокши и её правого притока Сатиса. На востоке заповедник доходит до верховья реки Алатырь, впадающей в Суру [Кузнецов, 2012]. Его территория находится в южной части крупного лесного массива, основная часть которого лежит в пограничной с заповедником Нижегородской области.

На территории Мордовского заповедника располагается пос. Пушта и несколько жилых кордонов: Плотомойка, Новенький, Средняя Мельница,

Павловский. Через массивы сосновых и смешанных лесов на северо-востоке заповедника (через кварталы 79–86) проходят параллельно друг другу железная и шоссейная дороги. Эти факторы, наряду с природными, способствуют заносу чужеродных растений на территорию МГПЗ. Под адвентивными мы понимаем виды растений, появление которых на изучаемой территории обусловлено антропогенным влиянием и не связано с естественными процессами флорогенеза [Бармин, 2000, 2003].

#### **Материал и методика**

Мордовский заповедник образован 5 марта 1936 г. С первых лет его существования (1936–1939) растительный покров территории изучал Н.И. Кузнецов – флорист и ботанико-географ родом из Владимирской губернии. Материалы его исследований были опубликованы в 1960 г. Во флоре Мордовского заповедника Н.И. Кузнецовым был выявлен 601 вид сосудистых растений, в том числе 46 – адвентивных [Кузнецов, 1960]. Вскоре после этого список флоры МГПЗ О.Я. Цингер дополнила 16 видами, в том числе двумя адвентивными – *Geranium pusillum* L., *Datura stramonium* L. [Цингер, 1966].



**Рис. 2.** Пункты исследований: 1 – пос. Пушта; 2 – местонахождение *Berberis vulgaris*; 3 – Стекланный кордон; 4 – железная и шоссейная дороги в окрестностях кордона Стекланный; 5 – местонахождение *Rudbeckia lacinata* на месте бывшего кордона Полянский (Карта с изменениями из: [www.zapovednik-mordovia.ru](http://www.zapovednik-mordovia.ru)).

Итогом работ по инвентаризации флоры заповедника с 1979 по 1985 г. стала сводка «Сосудистые растения Мордовского заповедника» [Бородина и др., 1987]. В ней приводятся 736 видов из 372 родов и 99 семейств, в т. ч. 72 вида из 59 родов и 25 семейств адвентивной флоры. Таким образом, по сравнению со списком растений 1960 г. флора МГПЗ, с одной стороны, была дополнена 162 видами, а с другой – из неё были исключены 36 видов, указанных в списке Н.И. Кузнецова. В работе «Сосудистые растения Мордовского заповедника» со знаком «+» указаны 26 интродуцированных видов.

В 2006 г. вышла работа Л.В. Терёшкиной «Изменение и пополнение базы данных по флоре высших сосудистых растений Мордовского заповедника», в которой для территории МГПЗ приводится 21 вид, в т. ч. 8 – адвентивные. Лишь 4 из 8 чужеродных растений (*Amaranthus blitoides* Wads., *Bryonia alba* L., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Galinsoga parviflora* Cav.) приводятся непосредственно для территории

МГПЗ им. П.Г. Смидовича [Терёшкина, 2006].

К 2012 г. во флоре Мордовского заповедника было выявлено ещё 14 видов и гибридов, из которых 4 – адвентивные (*Elymus sibiricus* L., *Hesperis matronalis* L., *Rosa rugosa* Thunb., *Hieracium sylvularum* Jord. ex Boreau) [Хапугин и др., 2012]. В том числе А.Н. Сенниковым по гербарным сборам 1980-х гг. был определён адвентивный западноевропейский вид *Hieracium sylvularum* Jord. ex Boreau [Сенников и др., 2012].

Таким образом, начиная с 1960 г., адвентивная флора МГПЗ им. П.Г. Смидовича проявляла положительную динамику. Во все работы 1960–2006 гг. были включены виды бывшей охранной зоны заповедника, которая в настоящий момент упразднена.

В 2012 г. с целью подробного изучения адвентивной флоры МГПЗ нами специально были обследованы участки шоссейной и железной дорог, проходящих по территории Мордовского заповедника на северо-востоке, окрестности пос. Пушта и жилых кордонов (рис. 2);

проведён анализ местонахождений адвентивных видов, приводимых для флоры заповедника ранее. В результате проведённых работ были зарегистрированы новые адвентивные виды сосудистых растений для флоры МГПЗ им. П.Г. Смидовича. Их список приводим ниже. Некоторые адвентивные виды ранее были отмечены только в бывшей охранной зоне заповедника, поэтому, на наш взгляд, не могут рассматриваться как часть флоры Мордовского заповедника, но могут быть обнаружены на его территории в будущем. Часть видов следует исключить из флоры МГПЗ по причине отсутствия достоверных данных о произрастании их на территории Мордовского заповедника.

Материал, подтверждающий находки видов, хранится в следующих гербарных коллекциях:

GMU – Гербарий Мордовского государственного университета имени Н.П. Огарёва, г. Саранск.

HMNR – Гербарий Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича, пос. Пушта.

### Результаты и обсуждение

#### *Виды, новые для флоры Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича*

1. *Puccinellia distans* (L.) Parl. (семейство *Gramineae*). Агрессивный адвентивный вид, включённый в Чёрную книгу Средней России [2009]. Известен в Республике Мордовия с конца XIX в. по работам К.А. Космовского [1890] и И.И. Спрыгина [1927]. В настоящее время вид распространился и встречается в большинстве районов Мордовии по разнообразным вторичным местообитаниям, чаще вдоль железных дорог [Сосудистые растения..., 2010]. Нами обнаружена в северо-восточной части Мордовского заповедника: на железнодорожных путях в кв. 84 МГПЗ, 12.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'17.80" N, 43°34'20.97" E]. В месте находки

*P. distans* представлена одиночными разреженными куртинами.

2. *Anisantha tectorum* (L.) Nevski (семейство *Gramineae*). Вид, включённый в Чёрную книгу Средней России [2009]. В Мордовии встречается нечасто, зарегистрирован в 8 из 23 административных районов [Сосудистые растения..., 2010], произрастая преимущественно по обочинам путей сообщения, различным сорным местам. Приводится в сводке Н.И. Кузнецова [1960]: «сорное, в городе Темникове по улицам и на свалках», что подтверждается гербарным материалом более поздних лет: Мордовия, Темниковский район, г. Темников, сбитые пески по ул. Белинского, 28.07.1993, Е. Ульянова (GMU). Найден в северо-восточной части заповедника на насыпи железной дороги: 1) кв. 84 МГПЗ, 12.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'12.56" N, 43°33'49.11" E]; 2) кв. 82 МГПЗ, 14.07.2012, А. Хапугин (HMNR) [54°53'06.68" N, 43°32'39.11" E]. Зарегистрированные микропопуляции *A. tectorum* в местах находок разреженные, на площади около 3–5 м<sup>2</sup>; большая часть растений находилась в совершенно сухом состоянии.

3. *Avena sativa* L. (семейство *Gramineae*). Широко распространённый в Республике Мордовия вид, встречающийся по обочинам дорог, пустырям, различным сорным местам [Сосудистые растения..., 2010]. Обнаружен в северо-восточной части Мордовского заповедника: на скотном дворе кордона Стекланный в кв. 86 МГПЗ, 14.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'38.77" N, 43°36'02.28" E]. Вероятно, растения выросли из зерна, которое шло на корм животным, содержавшимся здесь в прошлые годы. Возможно, просматривается на территории Мордовского заповедника близ мест проживания человека.

4. *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina (семейство *Poaceae*). Вид, включённый в Чёрную книгу Средней России [2009]. Это растение из Западной Европы, активно распространяю-



щеется в Республике Мордовия вдоль путей сообщения, другим вторичным местообитаниям [Сосудистые растения..., 2010]. Обнаружен в северо-восточной части Мордовского заповедника: обочина шоссе в кварталах 80–86. 13.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'15.03" N, 43°34'23.47" E]. Куртины *F. trachyphylla* встречаются одиночно или группами на всём протяжении шоссе в кварталах 80–86.

5. *Populus balsamifera* L. (семейство *Salicaceae*). В Республике Мордовия широко культивируется, нередко дичает [Сосудистые растения..., 2010]. Указывается в качестве интродуцента в работе Н.В. Бородиной с соавторами [1987] из юго-западной части заповедника, на территории охранной зоны (HMNR). Культивируется в пос. Пушта, около кордонов. В местах произрастания отмечается многочисленная корневая поросль.

6. *Kochia scoparia* (L.) Schrad. (семейство *Chenopodiaceae*). Обычный в Мордовии вид, встречающийся по различным нарушенным местообитаниям [Сосудистые растения..., 2010]. Обнаружен на северо-востоке Мордовского заповедника: по насыпи железной дороги в кв. 81 МГПЗ, 12.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'04.91" N, 43°30'57.01" E]. Встречается нередко на всём протяжении насыпи железной дороги в кварталах 80–86. Наблюдался в пос. Пушта около здания администрации заповедника (15.07.2012, А. Хапугин) [54°42'47.76" N, 43°13'30.93" E].

7. *Salsola tragus* L. (семейство *Chenopodiaceae*). Достаточно обычный для Республики Мордовии сорный вид, встречающийся по различным вторичным местообитаниям [Сосудистые растения..., 2010]. Обнаружен в северо-восточной части Мордовского заповедника: на насыпи железной дороги в кв. 81 МГПЗ, 12.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'03.57" N, 43°31'01.24" E]. Часто встречается на всём протяжении насыпи железной дороги в кварталах 80–86.

8. *Aquilegia vulgaris* L. (семейство *Ranunculaceae*). В Республике Мордовия разводится как декоративное растение. Вне культуры отмечен в Ичалковском, Кадошкинском, Торбеевском районах, в городах Ардатов, Ковылкино, Краснослободск, Саранск, Рузаевка, Темников, Инсар [Сосудистые растения..., 2010]. Культивируется в палисадниках и цветниках в пос. Пушта, около жилых кордонов. Собран в пос. Пушта: на лужайке около здания конторы Мордовского заповедника, 14.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°42'47.76" N, 43°13'30.93" E]. Здесь *A. vulgaris* ежегодно цветёт и плодоносит, то есть является колонофитом по степени натурализации [Бармин, 2003].

9. *Berberis vulgaris* L. (семейство *Berberidaceae*). Широко используемый в городском озеленении кустарник, вне культуры известный в 8 районах Республики Мордовия [Сосудистые растения..., 2010]. Неожиданно обнаружен в западной части Мордовского заповедника близ границы с закрытым административно-территориальным образованием (ЗАТО) Саров в кв. 205 (наблюдения Е. Варгот 2009 г.) [54°50' N, 43°17' E]. Природа местонахождения неизвестна, так как поблизости отсутствуют населённые пункты. Возможен занос семян *B. vulgaris* птицами.

10. *Raphanus sativus* L. (семейство *Cruciferae*). Широко культивируется на территории Республики Мордовия, как пищевое овощное растение [Сосудистые растения..., 2010]. Обнаружен в северо-восточной части заповедника: на заброшенном приусадебном участке у кордона Стеклянный, 13.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'38.77" N, 43°36'02.28" E]. Растения прорастают из попавших в почву в прошлые годы семян. Некоторые побеги имеют цветоносы. Отдельные экземпляры *R. sativus* наблюдались в пос. Пушта на мусорных кучах.

11. *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. (семейство *Rosaceae*). Вид Чёрной книги Средней России [2009]. Декора-

тивный кустарник, используемый в озеленении. Вне культуры в Республике Мордовия известен из 7 районов [Сосудистые растения..., 2010]. Обнаружен в северо-западной части пос. Пушта: по краю фруктового сада, зарастающего крапивой, заросли площадью около 100–150 м<sup>2</sup>, 16.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°43'08.47" N, 43°13'23.43" E]. В месте произрастания отмечено активное вегетативное размножение *S. sorbifolia*. Это местонахождение вида – новое для флоры Темниковского района Республики Мордовия.

**12.** *Malus domestica* Borkh. (семейство *Rosaceae*). Широко распространённая плодовая культура в Мордовии [Сосудистые растения..., 2010]. Вероятно, ошибочно не указывается ни в одной работе по флоре Мордовского заповедника. Нами собран в северо-восточной части МГПЗ: по насыпи железной дороги в кв. 82, 13.07.2012, А. Хапугин (HMNR) [54°53'04.83" N, 43°32'16.41" E]. Встречается в заповеднике на опушках, по обочинам дорог, в окрестностях кордонов, вырастая из случайно попавших в почву семян.

**13.** *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch [*A. ovalis* (Willd.) Pers.] (семейство *Rosaceae*). Вид, входящий в Чёрную книгу Средней России [2009]. Используется в Республике Мордовия как ягодное и декоративное растение. Вне культуры зарегистрирован в 7 районах республики [Сосудистые растения..., 2010]. Выращивается в палисадниках в пос. Пушта как пищевое и декоративное растение. Вне культуры обнаружена в северо-восточной части заповедника: несколько экземпляров по склонам насыпи железной дороги в кв. 84 МГПЗ, 12.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'19.98" N, 43°34'44.14" E]. Впервые указывается для Темниковского района Мордовии.

**14.** *Vicia hirsuta* (L.) S. F. Gray (семейство *Fabaceae*). В Республике Мордовия известен из 11 районов [Сосудистые растения..., 2010]. Для флоры заповедника впервые приводится по находке в охранной зоне [Терёшкина,

2006]. Нами был найден непосредственно на территории МГПЗ: на скотном дворе кордона Стекланный в кв. 86 Мордовского заповедника, 14.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'38.77" N, 43°36'02.28" E]. Вероятно, будет найден в других пунктах по сорным местам.

**15.** *Medicago sativa* L. (семейство *Fabaceae*). Широко культивируется и дичает на территории Республики Мордовия [Сосудистые растения..., 2010]. Для флоры Мордовского заповедника впервые отмечен в его северо-восточной части: на железнодорожных путях в кв. 82 МГПЗ, 13.07.2012, А. Хапугин (HMNR) [54°53'05.88" N, 43°32'29.01" E]. Встречается на сопредельной с заповедником территории, поэтому возможны новые находки *M. sativa* в МГПЗ в будущем.

**16.** *Caragana arborescens* Lam. (семейство *Fabaceae*). Широко используется в Республике Мордовия как декоративный кустарник, вне культуры встречается на всей территории региона [Сосудистые растения..., 2010]. Для флоры МГПЗ указывается как интродуцированный вид по находке в охранной зоне заповедника [Бородина и др., 1987]. В настоящее время культивируется в пос. Пушта, наблюдается возобновление растения из семенного материала.

**17.** *Euonymus europaea* L. (семейство *Celastraceae*). Редкий адвентивный вид, который во время Великой Отечественной войны выращивался в Мордовии в качестве каучуконоса. В республике также известен в Ичалковском районе в национальном парке «Смольный» [Сосудистые растения..., 2010; Флора..., 2011]. В МГПЗ им. П.Г. Смидовича *E. europaea* выращивается в кв. 449, около центральной конторы заповедника (1.06.2004, Л.В. Терёшкина – HMNR). В настоящее время он распространяется из места посадки вегетативным путем (16.07.2012, А. Хапугин – наблюдения) [54°42'47.76" N, 43°13'30.93" E], то есть проявляет признаки колонофита.

**18.** *Alcea rosea* L. (семейство *Malvaceae*). Широко культивируется в Республике Мордовия как декоративное растение, нередко дичает [Сосудистые растения..., 2010]. На территории заповедника отмечен в северной части пос. Пушта: среди зарослей крапивы двудомной на мусорной куче около старого хлева, 15.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (наблюдения) [54°43'10.03" N, 43°13'28.76" E]. *A. rosea* ежегодно возобновляется в этом месте, наблюдается цветение и плодоношение.

**19.** *Oenothera rubricaulis* Klebahn (семейство *Onagraceae*). В Мордовии зарегистрирован в 6 из 23 районов [Сосудистые растения..., 2010]. Для флоры заповедника приводился Л.В. Терёшкиной по сборам с окрестностей г. Темников и с территории охранной зоны [HMNR; Терёшкина, 2006]. Обнаружен непосредственно на территории Мордовского заповедника в его северо-восточной части: по насыпи железной дороги в кв. 84 МГПЗ, 12.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'14.64" N, 43°34'03.41" E]. Также был зарегистрирован одиночно или группами, иногда в сообществе с *Oenothera biennis* L., по насыпи железной и шоссейной дорог в кварталах 81–83, 85.

**20.** *Petroselinum crispum* (Mill.) A.W. Hill (семейство *Umbelliferae*). На территории Республики Мордовия культивируется во всех районах, изредка встречается вне мест культуры [Сосудистые растения..., 2010]. В Мордовском заповеднике зарегистрирован в его северо-восточной части: на заброшенном приусадебном участке у кордона Стеглянный, 13.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'38.35" N, 43°36'02.02" E]. *P. crispum* удерживается в месте культуры не менее 2 лет. Несколько обнаруженных растений образовали цветоносы.

**21.** *Collomia linearis* Nutt. (семейство *Polemoniaceae*). Редкий сорный вид, ранее известный только на востоке Республики Мордовия в Большеберезниковском и Ардатовском районах

[Сосудистые растения..., 2010]. Обнаружен на северо-востоке Мордовского заповедника: на насыпи железной дороги в кв. 84, 12.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR; GMU) [54°53'18.65" N, 43°34'37.84" E]. Также *C. linearis* небольшими группами встречается по насыпи железной дороги в кварталах 81–83 Мордовского заповедника. Новый вид для флоры Темниковского района Республики Мордовия.

**22.** *Solanum lycopersicum* L. (семейство *Solanaceae*). Растение, широко культивируемое в Республике Мордовия, встречающееся по сорным местам [Сосудистые растения..., 2010]. На территории Мордовского заповедника были обнаружены отдельные экземпляры на мусорных кучах рядом с жилыми домами в северо-западной части пос. Пушта (20.08.2012, А. Хапугин – наблюдения) [54°43'08.47" N, 43°13'23.43" E].

**23.** *S. tuberosum* L. (семейство *Solanaceae*). Широко культивируемое в Средней России и Мордовии растение, нередко встречающееся на сорных местах [Сосудистые растения..., 2010]. В МГПЗ встречается возле домов, на мусорных кучах отдельными экземплярами. Например, отмечен в северо-западной части пос. Пушта, возле жилого дома (15.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева – наблюдения) [54°43'08.47" N, 43°13'23.43" E].

**24.** *Physalis alkekengi* L. (семейство *Solanaceae*). Широко культивируется в Республике Мордовия как декоративное растение, иногда дичает [Сосудистые растения..., 2010]. В МГПЗ отмечен возле нежилого дома в пос. Пушта (15.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева – HMNR) [54°42'47.76" N, 43°13'31.15" E]. Микропопуляция *Ph. alkekengi*, по нашим наблюдениям, существует в этом месте не менее пяти лет. Растения ежегодно цветут и плодоносят.

**25.** *Helianthus tuberosus* L. (семейство *Compositae*). Вид из Чёрной книги Средней России [2009]. Культивируется и дичает в Республике Мордовия во всех районах [Сосудистые растения...,

2010]. Впервые отмечен для флоры Мордовского заповедника в его северо-восточной части: близ копаного пруда среди зарослей *Rubus idaeus* около кордона Стекланный в кв. 86 МГПЗ, 13.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'38.77" N, 43°36'02.06" E]. Расселение вида происходит, главным образом, вегетативным путём, из посадок *H. tuberosus* вдоль западной стены кордона Стекланный.

**26.** *Rudbeckia laciniata* L. (семейство *Compositae*). Широко разводится как декоративное в Республике Мордовия, иногда встречается вне культуры [Сосудистые растения..., 2010]. Для флоры Мордовского заповедника отмечена в трёх пунктах: 1) около кордона Стекланный, в месте бывшей культуры, 13.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'38.77" N, 43°36'02.06" E]; 2) в северо-западной части пос. Пушта, около нежилого дома, 15.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (наблюдения) [54°43'08.47" N, 43°13'23.43" E]; 3) на поляне бывшего кордона Полянский в 2.5 км западнее д. Поповка и в 3 км севернее с. Полянки Темниковского района Республики Мордовия, 14.08.2012, А. Хапугин, Е. Варгот, Г. Чугунов (наблюдения) [54°46'38.72" N, 43°28'56.69" E]. Во всех местонахождениях отмечено активное вегетативное размножение *R. lacinata* из мест культуры.

**27.** *Solidago canadensis* L. (семейство *Compositae*). Вид из Чёрной книги Средней России [2009]. В Республике Мордовия часто культивируется как декоративное растение и дичает. Вне культуры отмечен в Ичалковском, Ельниковском и Ардатовском районах, во флоре городов Инсар, Краснослободск, Ковылкино, Саранск, Рузаевка, Темников [Сосудистые растения..., 2010]. Во флоре Мордовского заповедника зарегистрирован в его северо-восточной части: по насыпи железной дороги в кв. 84 МГПЗ, 12.07.2012, А. Хапугин, А. Дементьева (HMNR) [54°53'20.00" N, 43°34'26.46" E]. Также отмечен в кварталах 81 и 83 МГПЗ.

Экземпляры *S. canadensis* наблюдались нами в большом количестве на залежах и лесных полянах у южной границы Мордовского заповедника в Темниковском районе Республики Мордовия. Поэтому здесь возможны находки вида на территории заповедника.

### **Виды, известные на сопредельных с Мордовским заповедником территориях**

**1.** *Bromus japonicus* Thunb. (семейство *Gramineae*). Впервые приводится для флоры Мордовского заповедника в сводке Н.И. Кузнецова [1960]: «в посевах филипповского колхоза». Это местонахождение расположено в бывшей охранной зоне заповедника, у его южной границы.

**2.** *B. mollis* L. (семейство *Gramineae*). Указывается в работе Н.В. Бородиной с соавторами [1987]: «редок; на обочине дороги в пойме р. Мокши у оз. Долгое Вилово; в охранной зоне» (HMNR). Позднее был найден также в охранной зоне: охранная зона МГПЗ, окрестности с. Сафоновка, пойменный луг, 20.06.2010, Е. Варгот (HMNR). Непосредственно на территории Мордовского заповедника вид не зарегистрирован.

**3.** *Vicia sativa* L. (семейство *Fabaceae*). Культивируется и встречается по сорным местам во всех районах Мордовии [Сосудистые растения..., 2010]. Впервые для флоры заповедника приводится в сводке Н.И. Кузнецова [1960]: «изредка в посевах». В работе 2006 г. Л.В. Терёшкиной указывается, что вид на территории заповедника не найден и известен лишь на сопредельной территории: «на обочине дороги по берегу р. Сатис, недалеко от дер. Ростание Нижегородской области» [Терёшкина, 2006] (пос. Росстанье Темниковского района Республики Мордовия – примечание авторов).

**4.** *Heracleum sosnowskyi* Manden. (семейство *Umbelliferae*). Агрессивный адвентивный вид родом из Кавказа. В Мордовии достоверно зарегистрирован в 8 из 23 районов, но, несомненно,

распространён шире [Сосудистые растения..., 2010]. Образует обширные заросли около границы заповедника, особенно внушительные с северо-запада близ с. Аломасово Вознесенского района Нижегородской области и около южной границы МГПЗ у д. Поповка Темниковского района Республики Мордовия.

**Виды, рекомендуемые к исключению из флоры Мордовского заповедника**

1. *Corispermum nitidum* Kit. (семейство *Chenopodiaceae*) В 2006 г. приводится Л.В. Терёшкиной для сопредельной с заповедником территории: песчаный бугор при съезде в пойму р. Мокша от д. Русское Караево, 29.07.1987, Л. Санаева, И. Терёшкин [HMNR; Терёшкина, 2006]. Указание основывается на ошибочном определении вида [Сосудистые растения..., 2010].

2. *Potentilla collina* Wibel [*P. thyriflora* Huels. ex Zimmerman] (семейство *Rosaceae*). Редкий в Республике Мордовия адвентивный вид, известный лишь по сборам начала XX в. из Краснослободского и Ичалковского районов [Сосудистые растения..., 2010]. Приводится для западной части заповедника [Бородина и др., 1987] без конкретных местонахождений. Гербарный материал, подтверждающий местонахождение *P. collina* в заповеднике, нам не известен.

3. *Vicia villosa* Roth (семейство *Fabaceae*). Редкий в Мордовии адвентивный вид, известный лишь в Zubovo-Полянском, Темниковском и Теньгушевском районах [Сосудистые растения..., 2010]. Для флоры заповедника впервые приводится в работе Л.В. Терёшкиной по находке в окрестностях г. Темников: дорога по склону оврага близ города, на песчаной нарушенной почве вдоль дороги, 14.07.2004, Л.В. Терёшкина [HMNR; Терёшкина, 2006]. Это местонахождение расположено в 8 км от границы Мордовского заповедника.

Также для флоры Мордовского заповедника мы впервые приводим несколько интродуцентов, известных

только в культуре. Все они зарегистрированы в пос. Пушта: *Juniperus sabina* L. (Cupressaceae), *Thuja occidentalis* L. (Cupressaceae), *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae), *Ligustrum vulgare* L. (Oleaceae), *Fragaria ananassa* (Weston) Duch. ex Rozier (Rosaceae).

**Заключение**

Таким образом, адвентивная флора, как и флора Мордовского заповедника в целом, дополнена 27 видами сосудистых растений; 4 вида известны в непосредственной близости от границ МГПЗ и могут быть в будущем обнаружены на его территории; 3 вида рекомендуем исключить из флоры Мордовского заповедника; впервые для флоры заповедника приводим 5 видов, культивируемых, но не дичающих на его территории. В настоящий момент флора МГПЗ им. П.Г. Смидовича включает 109 чужеродных видов из 88 родов и 32 семейств, а также 17 культивируемых растений.

Необходимо также отметить, что из 27 впервые найденных в МГПЗ видов, 7 входят в Чёрную книгу Средней России [2009] и являются мощными конкурентами для аборигенных растений.

С учётом полученных данных, во флоре Мордовского заповедника в настоящее время насчитывается 24 вида Чёрной книги Средней России (22.0% всех адвентивных видов). Это соотношение меньше, чем по всей флоре региона – 27.6% [Сосудистые растения..., 2010], что объясняется наличием особого режима на заповедной территории. Однако наличие на территории МГПЗ потенциальных центров инвазии чужеродных видов (шоссейная и железная дороги, пос. Пушта, кордоны) создаёт возможность внедрения на заповедную территорию инвазионных видов. Поэтому важно вести мероприятия по мониторингу состояния их популяций на территории МГПЗ им. П.Г. Смидовича и по выявлению их новых местонахождений.

### Литература

- Адвентивная флора Воронежской области / А.Я. Григорьевская, Е.А. Стародубцева, Н.Ю. Хлызова, В.А. Агафонов. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. 320 с.
- Бармин Н.А. Адвентивная флора Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2000. 270 с.
- Бармин Н.А. Пути и способы иммиграции адвентивных видов Республики Мордовия в историческом аспекте // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы науч. конф. М.: Изд-во Ботанического сада МГУ; Тула: Гриф и К°, 2003. С. 19–20.
- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 376 с.
- Борисова Е.А. Особенности распространения инвазионных видов растений по территории верхневолжского региона // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 2–9.
- Бородина Н.В., Долматова Л.В., Санаева Л.В., Терёшкин И.С. Сосудистые растения Мордовского заповедника / Под ред. В.Н. Тихомирова. Сер. Флора и фауна заповедников СССР. М., 1987. Вып. 2. 79 с.
- Географический энциклопедический словарь: Понятия и термины / Гл. ред. А.Ф. Трёшников. М.: Сов. энциклопедия, 1988. 432 с.
- Космовский К.А. Ботанико-географический очерк западной части Пензенской губернии и список дикорастущих в ней семенных и высших споровых растений. М.: Изд-во МОИП, 1890. 92 с.
- Крылов А.В. Адвентивный компонент флоры Калужской области: динамика и натурализация видов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 23 с.
- Кузнецов Н.И. Флора грибов, лишайников, мхов и сосудистых растений Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1960. Вып. 1. С. 71–128.
- Кузнецов Н.И. Материалы по изучению растительного покрова Мордовского государственного заповедника в 1936 г. // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича / Редкол.: А.Б. Ручин (отв. ред.) и др. Саранск; Пушта, 2012. Вып. X. С. 76–134.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
- Письмаркина Е.В. Флора городов Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2006. 362 с.
- Раков Н.С. Флора города Ульяновска и его окрестностей. Ульяновск: Изд-во Корпорация технологий продвижения», 2003. 216 с.
- Сенников А.Н., Силаева Т.Б., Хапугин А.А. Конспект рода *Hieracium* (*Asteraceae*) в Республике Мордовия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117, вып. 6. С. 77–78.
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): монография / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Спрыгин И.И. О некоторых редких растениях Пензенской губернии. 4-е сообщ. (Перечень наиболее интересных наблюдений, сделанных в 1916–1926 гг. А.И. Веденским, Г.Э. Гроссетом, Е.Н. Новодерезкиным, Б.П. Сацердотовым, И.И. Спрыгиным, А.А. Урановым и нек. др.). Пенза, 1927. 16 с.
- Терёшкина Л.В. Изменение и пополнение базы данных по флоре высших сосудистых растений Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. М.: Рекламно-издательский центр ФГУП ВНИИИМ, 2006. Вып. 7. С. 180–185.

Флора национального парка «Смольный». Мхи и сосудистые растения: аннотированный список видов / Под ред. д.б.н. проф. В.С. Новикова и д.б.н. проф. Т.Б. Силаевой. М.: Изд. Комис. РАН по сохранению биол. разнообразия, 2011. 128 с.

Хапугин А.А., Варгот Е.В., Чугунов Г.Г. Дополнения к флоре Мордовского государственного природного заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича / Редкол.: А.Б. Ручин (отв. ред.) и др. Саранск; Пушта, 2012. Вып. X. С. 361–364.

Хорун Л.В. Адвентивная флора Тульской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 20 с.

Цингер О.Я. Дополнения и уточнения к флоре Мордовского заповедника // Труды Мордовского заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1966. Вып. 3. С. 230–233.

Чёрная книга Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России) / Ю.К. Виноградова, С.Р. Майоров, Л.В. Хорун. М: ГЕОС, 2009. 494 с.

# ADDITIONS AND NOTES TO ALIEN FLORA OF THE MORDOVIAN STATE NATURE RESERVE

© 2013 Khapugin A.A.<sup>1,2</sup>, Vargot E.V.<sup>1,2,3</sup>,  
Chugunov G.G.<sup>1,2,3</sup>, Dementeva A.E.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Mordovian State Nature Reserve, 431230, Russia, Republic of Mordovia, Temnikov district, Pushta

<sup>2</sup> Mordovian State University, 430005, Russia, Republic of Mordovia, Saransk

<sup>3</sup> National park «Smolny», 431660, Russia, Republic of Mordovia, Ichalki district, Smolny

E-mail: [hapugin88@yandex.ru](mailto:hapugin88@yandex.ru), [vargot@yandex.ru](mailto:vargot@yandex.ru), [gennadiy-fl@yandex.ru](mailto:gennadiy-fl@yandex.ru)

Inventory of flora of the Mordovian State Nature Reserve in 2012 has identified 27 new alien species for this area. Besides, 3 species are excluded from the flora of the Mordovian Reserve; 4 species are known in areas adjacent to the Reserve and may be registered in its territory in the future; 5 species which are being cultured but not run wild in the Reserve are indicated for the flora of Mordovian State Nature Reserve for the first time.

**Key word:** alien flora, P.G. Smidovitch Mordovian State Nature Reserve, Black Data Book.