

INSS 1996–1499

2013 №3



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Арзанов Ю.Г. Lignyodes bischoffi</i> Blatchley, 1916 (Curculionidae) – новый для России инвазийный вид долгоносиков	2
<i>Базарова Б.Б. Elodea canadensis</i> Michx. и харовые водоросли оз. Кенон (Забайкальский край)	7
<i>Барбашова М.А., Малявин С.А., Курашов Е.А. Находка Байкальской амфиподы Micrurorus possolskii</i> Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере	16
<i>Ильин И.Н., Петросян В.Г., Бессонов С.А., Дергунова Н.Н. Моделирование инвазий и развития сообществ организмов пелагического обрастания в океане</i>	24
<i>Кассал Б.Ю. Колонок Mustela sibirica</i> в среднем Прииртышье	38
<i>Кирюхина Н.А. Молекулярно-генетическое разнообразие в популяциях иглы-рыбы Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald 1831 и пути расселения в водоёмы бассейна Волги на основании анализа последовательностей митохондриальной ДНК	60
<i>Панкова Н.Л. Роль кабана (Sus scrofa)</i> в динамике растительности водоёмов Окского заповедника	69
<i>Семенченко В.П., Вежновец В.В., Липинская Т.П. Чужеродные виды Понто- каспийских амфипод (Crustacea, Amphipoda)</i> в бассейне реки Днепр (Беларусь)	88
<i>Сенатор С.А., Раков Н.С., Саксонов С.В., Васюков В.М., Иванова А.В. Новые и редкие чужеродные растения в среднем Поволжье</i>	98

LIGNYODES BISCHOFFI BLATCHLEY, 1916 (CURCULIONIDAE) – НОВЫЙ ДЛЯ РОССИИ ИНВАЗИЙНЫЙ ВИД ДОЛГОНОСИКОВ

© 2013 Арзанов Ю.Г.

Институт аридных зон ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону, Россия, arz99@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2013

На юге европейской части России отмечен новый инвазийный вид американского происхождения. Жуки собраны в Ростовской области (Неклиновский район, ст. Мержаново. 20.07.2007, сб. Касаткин Д.Г.) и в Ставропольском крае (Пятигорск. 31.07.2012, сб. Ланцов В.И.). Появление этого вида в России объясняется внедрением его из Европы, куда он в свою очередь проник в середине XX в. с завозом семян американских ясеней.

Ключевые слова: жуки, долгоносики, Curculionidae, Tychiini, *Lignyodes bischoffi*, Ростовская область, Ставропольский край.

На юге европейской части России, в Ростовской области и Ставропольском крае отмечен новый инвазийный вид американского происхождения *Lignyodes bischoffi*, развитие которого на родине в Северной Америке и в Европе проходит на ясенях. Ясени – деревья рода *Fraxinus* широко распространены в умеренной зоне Голарктики – в Европе и на Дальнем Востоке, в Северной Америке и Северной Африке. Причём в Северной Америке отмечено более 50 видов этого рода, на Дальнем Востоке – 4 и в Европе – всего 1 вид – *F. excelsior* L. В озеленении городов обычно используются виды американского происхождения *F. pennsylvanica* Marsh. и *F. americana* L.

В Европе долгоносик *Lignyodes bischoffi* был впервые найден в 1960 г. в Словакии. Необычный внешний облик и ряд морфологических признаков, отличающих его от палеарктических представителей, спровоцировали выдающегося энтомолога Европы Л. Дикмана, описать этот вид из Словакии как новый для науки под названием *L. slovacicus* [Dieckmann, 1970]. Это название в дальнейшем было им [Dieckmann, 1974] сведено в синонимы, к *L. bischoffi*.

Позднее этот вид кроме Словакии был обнаружен в Австрии, Швейцарии, Венгрии, Болгарии, Молдове и Восточной Украине [Dieckmann, 1988; Podlussány, 1996; Poiras, 1998]. По данным европейских исследователей [Stanies, 2003; Wanat, 2003; Wanat, Gosik, 2003; Gosik, 2006], жук развивается исключительно на американском ясене (*Fraxinus pennsylvanica*), высаженном вдоль автомобильных дорог. Пойрас [1991], подробно изучивший биологию и экологию *Lignyodes bischoffi* в Молдове, установил, что инвазийный вид трофически связан с американскими видами рода *Fraxinus* – *F. lanceolata* Borkh., *F. ornus* L. и *F. oxycarpa* Willd. и европейским ясенем обыкновенным – *F. excelsior* L. Им также указано, что *Lignyodes bischoffi* отдаёт явное предпочтение американским ясеням, а на аборигенном европейском виде встречается значительно реже и не создаёт на нём больших скоплений. Это подтверждает предположение польских исследователей [Wanat, Gosik, 2003; Gosik, 2006] о том, что избирательность жука в выборе кормового растения определяется размерами семени ясеня, внутри которого происходит развитие преимагинальных стадий.

У европейского ясеня семя узкое и плоское, что, по всей видимости, препятствует нормальному развитию личинок *Lignyodes bischoffi*.

Учитывая биологические предпочтения, общность дерева-хозяина, отсутствие барьеров и высокую способность к миграции *L. bischoffi*, ожидается его быстрое распространение на запад, что создаст некоторую угрозу в озеленении для нашей страны. Следует отметить, что в 2008 г. этот вид включён в список инвазивных чужеродных видов для Польши [North European and...] и видимо заслуживает такого же статуса в России.

По данным М. Ваната и С. Мокарского [Wanat, Mocarski, 2008], взрослые *L. bischoffi* появляются на деревьях пенсильванского ясеня в июле, остаются на листьях и плодах до сентября-октября и, по крайней мере, в конце августа довольно многочисленны и легко собираются отряхиванием из кроны. В начале сентября самки откладывают яйца в базальную, утолщённую часть семени (обычно по одному яйцу на семя). Место откладки яйца вскоре становится тёмно-фиолетовым или чёрным, и хорошо различимо даже на зрелых корич-

невых семенах. Чаще всего после заражения семена опадают. Наличие в конце лета в приствольной части дерева большого числа опавших семян является надёжным свидетельством заражения дерева долгоносиками *Lignyodes bischoffi*. Европейские виды *Lignyodes*, в отличие от американского вселенца, никогда не образуют больших скоплений и не вызывают массового опадения семян.

Американская фауна рода *Lignyodes* подробно изучена В. Кларком [Clark, 1980] и включает более 10 видов. В Палеарктике обитает лишь 2 вида – *L. enucleator* (Panzer, 1798) и *L. suturatus* Fairmaire, 1859.

Ниже приведена таблица для определения видов рода *Lignyodes*, отмеченных в пределах России.

Благодарности

В заключение хочу выразить свою глубокую благодарность К.В. Макарову (Московский педагогический университет) за фотографию *L. enucleator* и К.С. Артохину (Южный Федеральный университет, г. Ростов-на-Дону) за фотографии *L. suturatus*, которые существенно украсили мою работу.

Таблица для определения видов рода *Lignyodes* Dejean, 1833

1(2)	Головотрубка очень тонкая, в основной половине уже передних голеней в основании. Переднеспинка слабо поперечная. Тело и головотрубка красно-коричневые, усик, ноги немного светлее. Рисунок дорсальной стороны надкрылий из неясных косых тёмных перевязей (рис. 1). Пенис с параллельносторонней вершиной. <i>bischoffi</i> Blatschley
2(1)	Головотрубка мощней, в основной половине шире основания передних голеней. Переднеспинка слабо поперечная. Рисунок дорсальной стороны более или менее чёткий. Пенис ассиметричный.
3(4)	Лоб между глазами с тонкими редкими чешуйками. Надкрылья с крупным светлым треугольным пятном в основании (рис. 2). <i>enucleator</i> Pz.
4(3)	Лоб между глазами с широкими, густо расположенными чешуйками. Надкрылья полностью тёмные из коричневых или тёмно-кремовых чешуек и лишь по шву со светлым рядом жёлтых чешуек (рис. 3) или тёмные с V-образной светлой полосой по середине (рис. 4). <i>suturatus</i> Fairm.

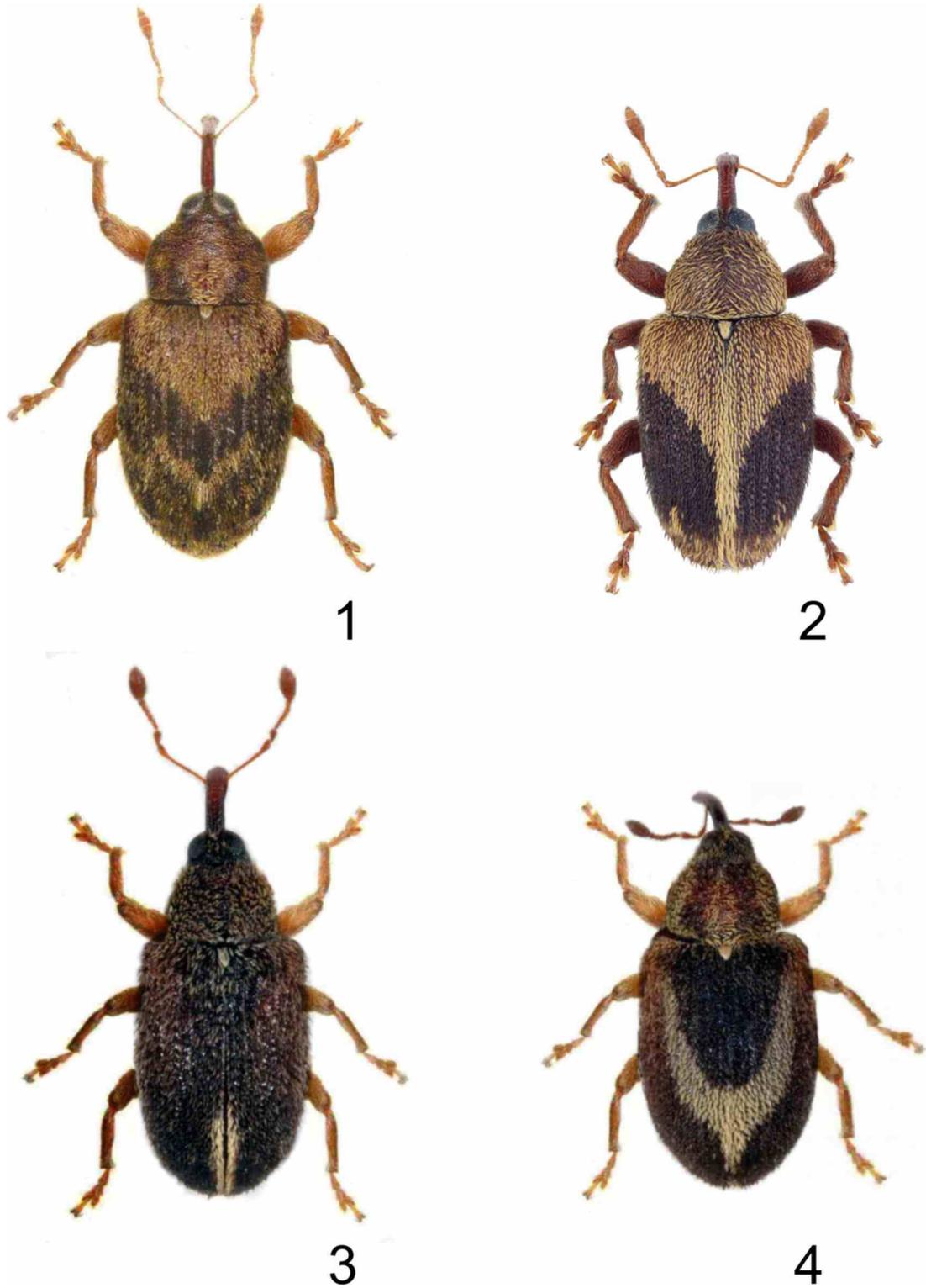


Рис. 1–4. Долгоносики рода *Lignyodes* Dejean, 1833 (внешний вид).
1 – *L. boschoffi* (по Wanat, Mocarski, 2008); 2 – *L. enucleator*; 3 – *L. suturatus*, темная форма; 4 – *suturatus*, светлая форма.

Литература

- Пойрас А.А. Особенности биологии *Lignyodes bischoffi* (Blatchley) (Coleoptera, Curculionidae) в условиях Молдавии // В сб.: Успехи энтомологии в СССР: Лесная энтомология. Материалы 10-го съезда Всесоюзного энтомологического общества. Ленинград, 1991. С. 103–105.
- Clark W.C. Revision of Nearctic weevils of the genus *Lignyodes* Dejean (Coleoptera: Curculionidae) // Trans. Am. Entomol. Soc. 1980. Vol. 106. P. 273–326.
- Dieckmann L. Die paläarktischen *Lignyodes*-Arten, einschließlich einer neuen Art aus der Slowakei (Coleoptera, Curculionidae) // Entomol. Nachr. 1970. V. 14. P. 97–104.
- Dieckmann L. Beitrag über mitteleuropäische Rüsselkäfer (Coleoptera, Curculionidae) // Entomol. Nachr. 1974. Vol. 18. P. 65–70.
- Dieckmann L. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Curculionidae (Curculioninae: Ellescini, Acalyptini, Tychiini, Anthonomini, Curculionini) // Beitr. Entomol. 1988. V. 38. P. 365–468.
- Gosik R. Weevils (Curculionoidea) of the middle part of the Bug River Valley // Ann. Uni. Mariae Curie-Sklodowska Sect. C. 2006. Vol. 61. P. 7–69.
- North European and Baltic Network on Invasive Alien Species. Permanent internet portal // (<http://www.nobanis.org>)
- Podlussány A. Magyarországon armányosalka, tú bogarainak fajlistája (Coleoptera: Curculionoidea) // Folia Entomol. Hung. 1996. Vol. 57. P. 197–225.
- Poiras A.A. Catalogue of the weevils and their host plants in the Republic of Moldova. Pensoft, Sofia: Moscow, 1998. 156 ss.
- Stanies B. Nowe stanowisko *Lignyodes bischoffi* (Blatchley, 1916) [= *Lignyodes slovacicus* Dieckmann, 1970] (Coleoptera: Curculionidae) w Polsce oraz uwagi o jego biologii // Wiad. Entomol. 2003. V. 21. P. 249–250.
- Wanat M. Kolejne stanowiska *Lignyodes bischoffi* (Blatchley, 1916) (Coleoptera; Curculionidae) w Polsce // Wiad Entomol. 2003. V. 22. № 4. P. 246–247.
- Wanat M., Gosik R. Materiały do znajomości ryjkowców (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea) doliny Bugu // Nowy Pam. Fizjogr. Warszawa, 2003. V. 2. № 1–2. P. 31–52.
- Wanat M., Mocarski Z. Current range of the ash seed weevil *Lignyodes bischoffi* Blatchley, 1916 (Coleoptera: Curculionidae) in Poland // Polskie hismo entomologiczne. 2008. V. 77. P. 177–182.

***LIGNYODES BISCHOFFI* BLATCHLEY, 1916
(CURCULIONIDAE) – A NEW SPECIES
OF INVASIVE WEEVILS FOR RUSSIA**

© 2013 Arzanov Yu.G.

Institute of Arid Zones SSC RAS, Rostov-on-Don, Russia, arz99@mail.ru

The invasive species of American origin *Lignyodes bischoffi* is found in the south of European Russia. Beetles were collected in Rostov Region (Neklinovsky District, Merzhanovo) and Stavropol Province (Pyatigorsk). This species migrated from Europe, where it penetrated from America in 20th century with transfer of seeds of American Ash.

Key words: beetles, weevils, Curculionidae, Tychiini, *Lignyodes bischoffi*, Rostov Region, Stavropol Province.

***ELODEA CANADENSIS* MICHX. И ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ОЗ. КЕНОН (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ)**

© 2013 Базарова Б.Б.

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

Поступила в редакцию 09.04.2013

В работе представлены материалы наблюдений за состоянием сообществ аборигенных видов харовых водорослей и чужеродного вида *Eloдея canadensis* Michx. в оз. Кенон. Проведён сравнительный анализ их химического состава.

Ключевые слова: *Eloдея canadensis* Michx., харовые водоросли, оз. Кенон.

Введение

Вселение новых видов в экологические системы – широко распространённый естественный процесс, происходящий во все геологические эпохи существования жизни и особенно интенсивно протекающий в голоцене [Vermeij, 1991]. Однако, как часто это происходит, хозяйственная деятельность человека значительно усиливает масштабы и интенсивность этого природного явления, вызывая в экосистемах массу нежелательных последствий как с точки зрения поддержания их нормальной жизнедеятельности, так и с точки зрения хозяйственной деятельности человека [Пронин, 1982; Биологические инвазии..., 2004].

В оз. Кенон, используемом как водоём-охладитель Читинской ТЭЦ-1 за период с 1991 по 2012 г., было преднамеренно и непреднамеренно внесено 12 видов вселенцев [Базарова и др., 2012]. Одним из таких видов является *Eloдея canadensis* Michx. (Hydrocharitaceae), который впервые был зарегистрирован в озере в 2009 г. В водоёмах Западного Забайкалья данный вид отмечался, начиная с 1970-х гг. (Посольский сор и Чивыркуйский залив оз. Байкал) [Азовский и др., 1982; Кожова и др., 1985]. С его появлением связывают негативные последствия в оз. Котокельское

[Соколов, 2001; Базова и др., 2010], уменьшение количественных показателей зообентоса в бухтах Чивыркуйского залива в сравнении с 1930-ми гг. [Левашкевич и др., 2006].

Проведенные исследования растительности оз. Кенон показали, что *E. canadensis* формирует довольно плотные группировки по западному побережью озера, при этом доминантом растительности являются харовые водоросли, произрастающие на отдельных участках с уреза воды до глубины 4.5 м [Базарова, 2012]. Согласно литературным данным, известно, что *E. canadensis* и харовые водоросли являются кальцефилами [Макрофиты..., 1993; Свириденко, 2000]. В то же время, в водоёмах Среднего Урала [Мишин, Грибовская, 1969], Литвы [Синкявичене, 2010] коренные сообщества харовых водорослей довольно устойчивы к проникновению чужеродного вида *E. canadensis*.

Поэтому, целью нашей работы было выявление взаимоотношений между видом вселенцем *E. canadensis* и аборигенными видами харовых водорослей оз. Кенон.

Материалы и методы исследования

Озеро Кенон – один из крупных водоёмов в бассейне Верхнего Амура, находящийся в черте г. Чита и испытываю-

ций значительную антропогенную и рекреационную нагрузку. Площадь оз. Кенон 16.2 км², средняя глубина 4.4 м, максимальная глубина 6.8 м [Экология..., 1998]

Гидрботанические исследования растительности оз. Кенон проводились общепринятыми методами [Катанская, 1981]. В ходе маршрутных съёмок растительности проведены укосы водных растений – харовые водоросли отбирались дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м², *E. canadensis* – прибором учёта гаммарид с площадью захвата 0.25 м². Растения очищались, отмывались в озёрной воде и высушивались до воздушно-сухого состояния, затем растирались. Содержание химических элементов в растениях определяли в Хабаровском информационно-аналитическом центре Института тектоники и геофизики им. Ю.А. Косыгина ДВО РАН, методом масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой (ICP-MS). В 2011 г. определялось содержание Ca, K, Mg, Fe, P, Sr и Mn, в 2012 г. дополнительно определялось содержание Na. Аналитики: в 2011 г. – Авдеев Д.В., Боковенко Л.С., в 2012 г. – Штарева А.В., Зазулина В.Е.

Харовые водоросли определены Р.Е. Романовым (ЦСБС г. Новосибирск) и Л.М. Киприяновой (ИВЭП СО РАН г. Новосибирск).

Результаты и их обсуждение

Результаты трёхлетних исследований сообществ *E. canadensis* в оз. Кенон

показали, что они не вытесняют аборигенные виды. При этом в 2010 г. *E. canadensis* была распространена на глубинах 1.0–3.0 м вдоль западного и на глубинах 0.3–1.0 м вдоль северного побережий озера. Наиболее плотные заросли *E. canadensis* (табл. 1) были зарегистрированы на юго-западном участке озера на глубинах 3.0 м (район устья р. Кадалинка). Максимальная плотность (фитомасса) зарослей достигала 2 кг/м², длина растений составляла 1.8 м, наблюдалось цветение [Базарова, 2011]. В 2011 г. существенно сократились заросли вселенца вдоль северного побережья [Базарова, 2012], в 2012 г. плотные заросли остались лишь на юго-западном участке озера в районе впадения р. Кадалинка. В то же время появились куртины *E. canadensis* в водоподводящем канале ТЭЦ-1.

Наблюдения за состоянием сообществ харовых водорослей показали, что их наиболее плотные и равномерные заросли были сформированы в 2011 г. (табл. 2). По данным 2012 г., по западному, восточному и центральному секторам озера сохранилась тенденция увеличения плотности зарослей харофитов. На северном секторе озера, побережье которого используется в качестве дикого пляжа и характеризуется более питательными грунтами, выявлено снижение плотности зарослей харовых. Обильные осадки, выпавшие в 2012 г., привели к увеличению стока с прибрежной территории, что вызвало увеличение содержания биогенных

Таблица 1. Межгодовая динамика фитомассы (г/м² абсолютно-сухой вес) *E. canadensis*

Район	2010 г.			2011 г.			2012 г.
	Май	Июнь	Сентябрь	Июнь	Июль	Август	Август
Юго-западный гл. 1.0-2.0	522.3±167.3 414.4–650.6	125.1±96.9 56.54–193.7	273.1±143.2 87.79–435.98	78.2±80.6 14.44–168.89	-	283.8±95.2 216.5–351.17	74.5±33.01 51.2–97.8
Юго-западный гл. 3.0 м	-	-	667.0±11151.0 4.84–1996.15	-	-	-	-
Западный	-	398.04	-	179.3±198.3 39.06–319.55	704.01±351.1 455.7–952.32	769.48±64.97 723.54–815.42	-
Северный	-	-	187.1±217.1* 0.1–401.7	-	-	-	6.42±1.71** 5.21–7.63

Примечание: * отобрано в августе; ** – отобрано в водоподводящем канале

элементов в воде, и привело к массовому развитию нитчатых водорослей.

Проведённый сравнительный анализ многолетних данных позволил выявить увеличение значений фитомассы харовых водорослей. Так, в 1976 г средняя фитомасса харовых водорослей в озере составляла 393 г/м^2 [Владиминова, 1979], в 1986 г. она возросла до 598 г/м^2 [Золотарева, 1998], в 2011 г. – определялась в 893 г/м^2 . В то же время, наблюдается увеличение общей площади зарастания озера: в 70-х гг. она составляла 44%; в 80-е гг. возросла до 50%, в настоящее время растительностью занято 70% от общей площади озера. При этом доминантом растительности озера остаются харовые водоросли. Погруженные гидрофиты произрастают лишь узкой полосой вдоль берега. В целом, трёхлетние исследования сообществ чужеродного вида *E. canadensis* и аборигенных видов оз. Кенон показали межгодовые изменения в пространственной структуре зарастания. Их можно рассматривать как отражение неустойчивости экологических параметров, связанных с внутригодовыми и межгодовыми колебаниями метеорологических и гидрологических условий. Межгодовые колебания средних величин фитомассы подчиняются воздействию не только общих факторов, но и подчиняются местным и, возможно, кратковременным воздействиям.

Наблюдаемое интенсивное развитие харовых водорослей в озере согласуется с представлениями о степени «гидрофитности» озёр Забайкалья [Шишкин, 1993], согласно которым степень зарастания водоёмов зависит от уровня воды в озере, обусловленного климатическими факторами. В настоящее время территория Забайкальского края характеризуется низкой увлажнённостью [Обязов, 2010] и, соответственно, низким природным уровнем воды в озёрах. Однако, уровень воды оз. Кенон регулируется за счёт подкачки воды с р. Ингоды, и, несмотря на значительные внутригодовые колебания, поддерживается некоторая стабильность, необходимая для технологических нужд ТЭЦ-1. Сравнительный анализ количества атмосферных осадков и содержания биогенных элементов в воде оз. Кенон показал положительную взаимосвязь. В многоводные годы увеличение стока с прибрежной территории приводит к росту содержания биогенных веществ в водоёме. В маловодные годы наблюдается обратная ситуация [Гагаркина, Цыбекмитова, 2012].

Таким образом, можно предположить, что современное состояние уровня воды озера и низкое поступление биогенных веществ благоприятствуют развитию харовых водорослей. Появившийся в озере инвазионный вид растения *E. canadensis* не оказывает

Таблица 2. Динамика фитомассы харовых водорослей оз. Кенон

Район отбора	Вид	2010 г	2011 г.	2012 г.
Северо-западный	<i>Nitella flexilis</i> var. <i>fraying</i> Cr. Et B-W.	207.95 ± 85.23 147.68–268.21	606.36 ± 205.17 461.28–751.44	857.4 ± 149.9 751.4–963.4
	<i>Chara fragilis</i> Desv.	299.64 ± 179.13 172–426.31		
Юго-западное побережье	<i>Chara tomentosa</i> L.		1711.12 ± 331.44 1476.84–1945.56	
Восточное побережье	<i>Chara fragilis</i> Desv.	320.68 ± 181.87 35.34–344.73	528.64 ± 121.00 442.68–613.0	1059.7 ± 37.5 1033.2–1086.22
	<i>Chara tomentosa</i> L.			55.8
Северное побережье	<i>Chara</i> sp.	90.13 ± 174.63 0.1–401.76	970.92 ± 815.44 394.32–1547.52	355.26 ± 288.85 193.44–517.08
Южное побережье	<i>Chara</i> sp.		649.14 ± 649.72 189.72–1108.56	
Центр	<i>Chara</i> sp.	50.34 ± 29.69 17.29–82.21		132.17 ± 66.0 85.5–178.84
Ср. по озеру		193.75	893.22	601.15

явного влияния на аборигенные виды. В то же время, согласно литературным источникам [Мишин, Грибовская, 1969; Макрофиты..., 1993], появление в озере *E. canadensis* может повлиять на химические показатели в озере. Нельзя забывать об отрицательных конкурентных взаимоотношениях между харовыми водорослями и погружёнными цветковыми растениями (в нашем случае, как аборигенные виды, так и вид вселенец) [Макрофитные..., 1983; Van den Berg et al., 1999; Scheffer, Van Nes, 2007].

Результаты исследования макрокомпонентного состава *E. canadensis* и харовых водорослей оз. Кенон представлены в таблице 3.

Данные таблицы 3 показывают, что по сравнению с 2011 г. в 2012 г. наблюдается увеличение концентрации

Ca, Mg, P в *E. canadensis* и Fe – в харовых водорослях. Не совсем ясна динамика содержания K. В 2011 г. концентрация K в харовых была в 11 раз выше, чем в *E. canadensis*. В 2012 г. она несколько уменьшилась в харофитах, а в *E. canadensis* наоборот резко увеличилась, при этом валовое содержание K превышало максимально допустимые значения, определяемые прибором. В целом, содержание Ca (в 6–9 раз), Mg и Fe (1.5–2 раза), Sr (в 2–4 раза) выше в харовых водорослях, а концентрация Mn (в 1–2 раза), P (в 1.5–3 раза) и Na (в 7 раз) выше в *E. canadensis*.

Анализ рядов содержания изученных элементов показывает практически идентичный порядок за два года исследования, с некоторыми вариациями, обусловленными динамическими изменениями K.

2011 г. Харовые водоросли Ca > K > Mg > Fe > Sr > P > Mn

2012 г. Харовые водоросли Ca > Mg > K > Fe > Na > Sr > P > Mn

2011 г. *E. canadensis* Ca > Mg > P > Fe > K > Mn > Sr

2012 г. *E. canadensis* Ca > Na > Mg > P > Fe > Mn > Sr

Таблица 3. Содержание химических элементов в харовых водорослях и в *E. Canadensis*

	<i>Elodea canadensis</i> Michx.		Characeae	
	2011 г.	2012 г.	2011 г.	2012 г.
Ca	<u>9476.86±1410.02</u> 8473.46–10480.26	<u>22751.52±16685.76</u> 9212.26–41392.59	<u>88972.19±717.54</u> 8425.81–99633.81	<u>137989.44±28599.73</u> 102992.44–179.478.94
K	<u>995.8±252.14</u> 845.5–1174.1	S	<u>11463.6±2639.34</u> 8660.2–14596.2	<u>7821.37±4209.29</u> 5088.62–12245.77
Mg	<u>3051.17±102.27</u> 2978.86–3051.17	<u>6216.88±1359.15</u> 5371.28–7784.68	<u>6476.10±842.78</u> 5271.22–7213.12	<u>8312.58±1679.38</u> 5660.68–9755.33
Fe	<u>1550.10±1194.71</u> 705.31–2394.89	<u>2262±1519.74</u> 1258.44–4010.78	<u>2252.96±1020.19</u> 1179.10–3419.05	<u>4479.34±2293.57</u> 2640.94–8172.37
Sr	<u>368.81±9.55</u> 362.06–375.57	<u>586.66±257.59</u> 324.99–839.98	<u>1549.24±193.09</u> 1280.29–1732.93	<u>1662.43±306.42</u> 1329.45–2095.4
Mn	<u>1067.81±946.01</u> 398.88–1736.74	<u>1442.7 ±1006.46</u> 440.37–2453.23	<u>730.13±636.97</u> 298.2–1675.39	<u>735.31±410.29</u> 402.89–1351.56
P	<u>1573.07±313.27</u> 1351.55–1794.59	<u>3888.73±1622.65</u> 2435.85–5639.79	<u>1005.09±452.92</u> 445.78–1460.64	<u>1493.68±696.69</u> 667.27–2602.23
Na	-	<u>10930.58 ±2499.16</u> 8537.81–13524.02	-	<u>1493.58±601.99</u> 744.14–2309.12 (S)

Примечание: S – значения, выше максимально допустимых для прибора величин; над чертой – среднее значение ± стандартное отклонение; под чертой минимальное – максимальное значения.

Высокая концентрация Са в этих растениях свидетельствует о том, что оба вида являются кальцефилами. При этом Б.Ф. Свириденко [2000] предполагает, что харовые водоросли являются не просто кальцефилами, а, скорее всего, они – кальций концентраторы. Считается, что содержание солей Са в *E. canadensis* – одно из главных условий её быстрого роста и развития. Минимальное содержание солей кальция – 12–15 мг/л, оптимальное – 30–80 мг/л [Мишин, Грибовская, 1969; Макрофиты..., 1993; Базарова, Пронин, 2006]. В воде оз. Кенон содержание кальция в 2011 г. колебалась в пределах 38.7–46.4 мг/л, в период с 2002 по 2010 г. – 48.1–59.4 мг/л [Усманова, 2012], что укладывается в рамки оптимума для развития *E. canadensis*. То есть в оз. Кенон даже при массовом развитии харовых водорослей содержание кальция достаточно для бурного развития *E. canadensis*, но этого не наблюдается. Данный вид в течение трёх лет постоянно произрастает в районе устья р. Кадалинка, с укоренением в отдельные годы на других участках озера. При этом доминантом растительности озера по площади и фитомассе остаются харовые водоросли. Этот факт показывает, что для массового развития *E. canadensis* в оз. Кенон Са является не единственным лимитирующим элементом. Возможно, для массового развития вида важно не абсолютное содержание Са, а соотношение элементов. Содержание химических элементов в воде оз. Кенон представлено в табл. 4. Из данных таблицы видно, что концентрация Са ниже содержания Cl и суммы К+Na. В литературе имеются данные о неблагоприятном влиянии высоких содержаний ионов Cl⁻, SO₄²⁻, Fe⁺, Mg²⁺, на развитие *E. canadensis* [Макрофиты..., 1993]. На основе анализа 23 водоёмов Среднего Урала было выявлено, что при содержании K⁺, Mg²⁺, HCO₃⁻ ниже значений количества хлоридов и сульфатов в 2 раза (табл. 4), урожайность *E. canadensis* крайне низкая.

В оз. Каменное *E. canadensis* не развита, при минимальном содержании Са по отношению к другим элементам. Оптимальными для развития *E. canadensis* считаются водоёмы с содержанием сульфатов 8.6 мг/л, хлоридов – 10.9 мг/л [Мишин, Грибовская, 1969]. В оз. Кенон суммы K⁺ + Mg²⁺ + HCO₃⁻ и Cl⁻ + SO₄²⁻ – практически равны.

Сравнительный анализ химического состава водоёмов Забайкалья (оз. Большое Еравненское, Чивыркуйский залив, Посольский сор оз. Байкал), в которых *E. canadensis* распространена на больших площадях и формирует довольно плотные сообщества, концентрация Са выше содержания Mg, Cl и суммы К и Na. В оз. Щучье, Гунда, Кенон, где доминирующим видом растительности являются харовые водоросли, *E. canadensis* укореняется локально небольшими зарослями на участках притока вод (заболоченное побережье или ручеек). При этом содержание Са в данных озёрах ниже значений Mg, Cl и суммы К и Na (табл. 4). В оз. Котокельское *E. canadensis* впервые зарегистрирована в 1986 г. Максимальное развитие она получила в 1992 г., а к 2000 г. исчезла полностью. В 2008 г. в озере была отмечена вспышка «гаффской болезни». Одним из основных катализаторов данного заболевания считалась *E. canadensis* [Информации..., 2011]. Многоплановые исследования причин возникновения «гаффской болезни» раскрыли ряд других факторов, спровоцировавших проявление болезни [Озеро Котокельское..., 2013]. Обследование водоёма в 2009 г. показало, что в озере вновь небольшими куртинами появилось данное растение, которое произрастает в устьевых участках притоков. Предположительно, *E. canadensis* сохранилась в притоках и при восстановлении благоприятных условий вновь появилась в озере. По данным 2009 г., содержание Са в воде озера очень низкое, на фоне высоких содержаний Cl [Болонева, 2013].

Таблица 4. Химический состав озёр

Озера	Ca	K + Na	Mg	Cl	HCO ₃ ⁻	SO ₄ ²⁻	NH ₄	NO ₂ ⁻	NO ₃	P	pH	Мин.	Источник
Кенон (2011)	42.5	<u>2.1-2.24*</u> 68.2- 70.7	41.8	66.0	147.6	188.2	0.09- 0.14	0.005- 0.008	1.42- 1.63		8.81- 9.09	561.3	Усманова, 2012
Большое Еравнен- ское	29.3	15.8	14.5	11.2	178.0	1.9		0	0	0.078	7.37	251.0	Данные., 2002
Щучье	21.0- 26.9	33.8- 48.0	19.3- 26.3	3.5- 4.9	213.5- 289.1	2.1- 7.5	0.16- 0.47	0.02- 0.15	0.09- 2.06	0.010- 0.027	8.6	315.9- 395.6	Алимов, 1986
Гунда	19.8	33.2	15.4	7.8	183- 207.4	5.8	0.34	0.11	0.34	0.20	8.2-8.8	272.3- 320.2	Алимов, 1986
Когокельское	6-9.0	<u>0.8-1.5*</u> 3.8-7.5	1.8- 6.6	7.2- 22.7	8.54- 19.5	0.15- 0.60	0.23- 0.77	-	0.02- 0.14	н/обн.- 0.23	6.85- 7.38	37.0- 50.1	Болонева, 2013
Чивыркуйский за- лив оз. Байкал	16.8	4.5	3.0	1.1	68.2	5.6	-	0.004	-	0.020	8.3		Данные за 1955 г. Во- тинцев, 1961
Посольский сор оз. Байкал	22.11		1.3	10.8	116.8			0.008		0.007	8.08		
Кукуян	52	34	17	10									Мишин, Грибовская, 1969
Каменное	9	14	68	15									
Большое Миассово	17.0- 26.6	<u>0.7-4.5*</u> 2.5-7.0	10- 15	18	90- 240	15.4	0.01- 0.63	0.01	0.16	0.05			Экология оз. Б. Миас- сово, 2000

Примечание: * – над чертой значение K, под чертой – Na.

Вывод

Рассмотренные материалы показывают, что в водоёмах, где доминируют харовые водоросли, сообщества чужеродного вида *E. canadensis* не получают массового развития. Основным лимитирующим элементом для развития *E. canadensis* в экосистеме харовых озёр является не абсолютное валовое содержание Са в толще воды, а соотношение макрокомпонентов в водоёме. При этом харовые водоросли можно отнести не просто к кальцефилам, а скорее всего они, согласно данным Б.Ф. Свириденко [2000], являются кальций концентраторами, обладающими большими накопительными способностями по сравнению с *E. canadensis*.

Автор выражает благодарность Р.Е. Романову (ЦСБС СО РАН) и Л.М. Киприяновой (ИВЭП СО РАН) за определение харовых водорослей, д.б.н., проф. Н.М. Пронину (ИОЭБ СО РАН) за постоянную помощь и консультации, к.б.н. П.В. Матафонову и к.б.н. А.П. Куклину за помощь в отборе проб.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ № 11-04-98064-р_сибирь_a.

Литература

- Азовский М.Г., Паутова В.Н., Тимофеева С.С. К распространению *Elodea canadensis* Michx. в оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск: Изд-во Иркутского Ун-та, 1982. Т. 2. С. 63–64.
- Алимов А.Ф. Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озёр Забайкалья. Л.: Наука, 1986. 232 с.
- Базарова Б.Б. Вид вселенец *Elodea canadensis* Michx. в экосистеме озера Кенон (бассейн р. Амур) // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: Мат-лы II межд. научн. конф. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2011. Т. 2. С. 120–121.
- Базарова Б.Б. Многолетние изменения растительности озера Кенон (Забайкальский край) // Известие ИГУ, 2012. № 4. Т. 5. С. 18–25.
- Базарова Б.Б., Горлачева Е.П., Матафонов П.В. Виды – вселенцы озера Кенон (Забайкальский край) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 20–27.
- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. Экспансия и реализуемая экологическая ниша элодеи канадской или «водяной чумы» (*Elodea canadensis*) в водных экосистемах северной Евразии // Использование и охрана природных ресурсов России. 2006. № 4. С. 88–92.
- Базова Н.В., Матафонов Д.В., Пронин Н.М. О структурных изменениях в сообществах донных беспозвоночных животных в озере Котокельское (бассейн озера Байкал) // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии. 2010. № 2. С. 101–106.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистем / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкого. М.: КМК, 2004. 436 с.
- Болонева Л.М. Химия воды и донных отложений // Озеро Котокельское. Природные условия, биота, экология, гаффская болезнь. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. С. 170–173.
- Владимирова З.Ф. Водная растительность и её регулирование в водоёме-охладителе Читинской ГРЭС (оз. Кенон) // Охрана природы и воспроизводство природных ресурсов. Чита, 1979. С. 113–114.
- Вотинцев К.К. Гидрохимия оз. Байкал. М: Наука, 1961. С. 311.
- Гагаркина С.В. Цыбекмитова Г.Ц. Содержание биогенных веществ (азот и фосфор) в воде оз. Кенон в 1988–2010 годы // Сб. науч. тр.: Современная наука: тенденции развития. Краснодар: Априори, 2012. С. 83–88.
- Данные Бурятского ЦГМС, 2002
- Золотарева Л.Н. Водная растительность озера Кенон и её динамика (Восточное Забайкалье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 1998. 19 с.

- Информации о состоянии оз. Котокель // Официальный портал. Органов государственной власти республики Бурятия // Новости от 01.08.11 15:11 // ([http://egov-buryatia.ru/novosti-egov-buryatiaru/?tx_ttnews\[tt_news\]=23500](http://egov-buryatia.ru/novosti-egov-buryatiaru/?tx_ttnews[tt_news]=23500))
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кожова О.М., Паутова В.Н., Тимофеева С.С. Элодея канадская в оз. Байкал // Гидробиологический журнал. 1985. Т. 20. № 1. С. 82.
- Левашкевич А.М., Пронин Н.М., Тахтеев В.В. Особенности распределения макрозообентоса в бухтах Чивыркуйского залива озера Байкал // В сб.: Гидробиология водоёмов юга Восточной Сибири. Биоразнообразие Байкальского региона. Иркутск: ИГУ, 2006. Вып. 6. С. 37–51.
- Макрофитные озёра и их евтрофирование / Т.Н. Покровская, Н.Я., Миронова, Г.С. Шилькорт. М.: Наука, 1983. 153 с.
- Макрофиты – индикаторы изменений природной среды / Д.В. Дубынина, С.М. Стойко, К.М. Сытник и др. Киев: Наукова думка. 1993. 434с.
- Мишин Г.М., Грибовская И.Ф. Экология канадской элодеи (*Elodea canadensis* Rich) в водоёмах Среднего Урала // Биологически науки. 1969. № 8. С. 72–78.
- Обязов В.А. Адаптация к изменениям климата: региональный подход // География природных ресурсов. 2010. № 2. С. 35–39.
- Пронин Н.М. Об экологических последствиях акклиматизационных работ в бассейне оз. Байкал // Биологические ресурсы Забайкалья и их охрана. Улан-Удэ: БФ СО АН СССР, 1982. С. 3–18.
- Озеро Котокельское: природные условия, биота и экология / Ответ. ред. Н.М. Пронин, Л.Л. Убугунов, Рос. акад. наук. Сиб. отд-ние. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013.
- Свириденко Б.Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск: Изд-во Омского гос. Ун-та, 2000. 196 с.
- Синкявичене З. *Elodea canadensis* L. в естественных водоёмах Литвы // Гидробиотаника 2010: Мат. межд. конф. по водным макрофитам. Ярославль: Принт Хаус, 2010. С. 275–277.
- Соколов В.Ф. Сукцессии донных биоценозов озёр Котокель и Большое Еравненское (Забайкалье) // Тез. докл. VII съезда Гидробиологического общества РАН. Калининград: КГТУ, 2001. Т. 1. С. 305–306.
- Усманова Л.И. Современное химико-экологическое состояние оз. Кенон – водоёма-охладителя Читинской ТЭЦ-1 // Геологическая эволюция взаимодействия воды с горными породами: Материалы всеросс. конф. с участием иностран. уч. Томск: Изд-во НТЛ, 2012. С. 179–181.
- Шишкин Б.А. Региональные особенности озёрных экосистем Забайкалья: Дис. ... д-ра биол. наук в форме доклада. Спб., 1993. 113 с.
- Экология городского водоёма / М.Ц. Итигилова и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. 260 с.
- Экология озера Большое Миассово / А.Г. Рогозина, В.А. Ткачева. Миасс: ИГЗ Уро РАН, 2000. 318 с.
- Scheffer M., Van Nes E.H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 584. № 1. P. 455–466.
- Van den Berg M. S., Scheffer M., Van Nes E.H., Coops H. Dynamics and stability of *Chara* sp and *Potamogeton pectinatus* in a shallow lake changing in eutrophication level // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 409. P. 335–342.
- Vermeij G.J. When biotas meet: understanding biotic interchahge // *Science*. 1991. Vol. 253. № 5024. P. 1099–1104.

***ELODEA CANADENSIS* MICHX. AND CHARACEA FROM LAKE KENON (ZABAIKALSKY KRAI)**

© 2013 Bazarova B.B.

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

The paper presents the observation results of the communities of the native species of Characeae and the alien species, *Elodea canadensis* Michx., in the lake Kenon. A comparative analysis of their chemical composition is carried out.

Key words: Kenon Lake, *Elodea canadensis* Mich., Characeae (Charophytes or Stoneworts).

НАХОДКА БАЙКАЛЬСКОЙ АМФИПОДЫ *MICRUROPUS POSSOLSKII* SOWINSKY, 1915 (AMPHIRODA, CRUSTACEA) В ЛАДОЖСКОМ ОЗЕРЕ

© 2013 Барбашова М.А.¹, Малявин С.А.¹, Курашов Е.А.^{1,2}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт озерадения Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: mbarba@mail.ru

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

Поступила в редакцию 14.04.2013

Байкальский чужеродный вид амфипод *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 впервые обнаружен в Ладожском озере в заливе Щучий в августе 2012 г. В Ладожское озеро *M. possolskii* попал в результате случайной непреднамеренной интродукции в озеро Карельского перешейка в ходе мероприятий по акклиматизации другого байкальского вида *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и дальнейшего саморасселения. Время проникновения *M. possolskii* в озеро не ясно. Расширение области обитания этого вида в озере возможно. Однако вероятность того, что *M. possolskii* будет образовывать массовые скопления, низка.

Ключевые слова: *Micruropus possolskii*, Ладожское озеро, Щучий залив, *Gmelinoides fasciatus*, непреднамеренная интродукция, биологические инвазии.

Введение

В 1960–1970-х гг. с целью улучшения кормовой базы рыб бокоплав *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 совместно с *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) вселялся в 44 водоема России, Казахстана и Средней Азии [Задоев и др., 1985, Задоев, 1995]. Байкальский эндемик *G. fasciatus* широко распространился в различных водоемах европейской части России. В Ладожском озере *G. fasciatus* был обнаружен в 1988 г. (бухта Петрокрепость), а в литорали Щучьего залива – в 1989 г. в зарослях рогоза [Панов, 1994]. Однако, проникновения этого вида в Ладогу, по-видимому, произошло в начале или середине 80-х годов, так как к моменту обнаружения он был уже массовым видом во многих литоральных биотопах от северных шхер до бухты Петрокрепость [Рапов, 1996]. После проникновения в озеро эврибионтный *G. fasciatus* заселил все литоральные биотопы, став

доминирующим компонентом бентоса [Литоральная зона..., 2011]. *M. possolskii* к концу 2000-х натурализовался только в бассейне Верхней Оби [Визер, 2010] и в Ириклинском водохранилище [Филинова, 2012].

Новый для Ладожского озера байкальский вид амфипод *M. possolskii* был впервые встречен 6 августа 2012 г. в заливе Щучий (61°05' с.ш., 30°05' в.д.), который находится в северо-западной части озера. Площадь залива 0.4 км², средняя глубина – 2.0 м, максимальная – 3.6 м. Залив на протяжении двух десятилетий был подвержен влиянию сточных вод Приозерского целлюлозно-бумажного комбината (ПЦБК), что привело к уничтожению его экосистемы, в том числе донных беспозвоночных [Слепухина и др., 1993]. Восстановление биоценозов зообентоса началось в 1987 г. после закрытия ПЦК в 1986 г. Год от года наблюдалось увеличение видового состава донного населения,

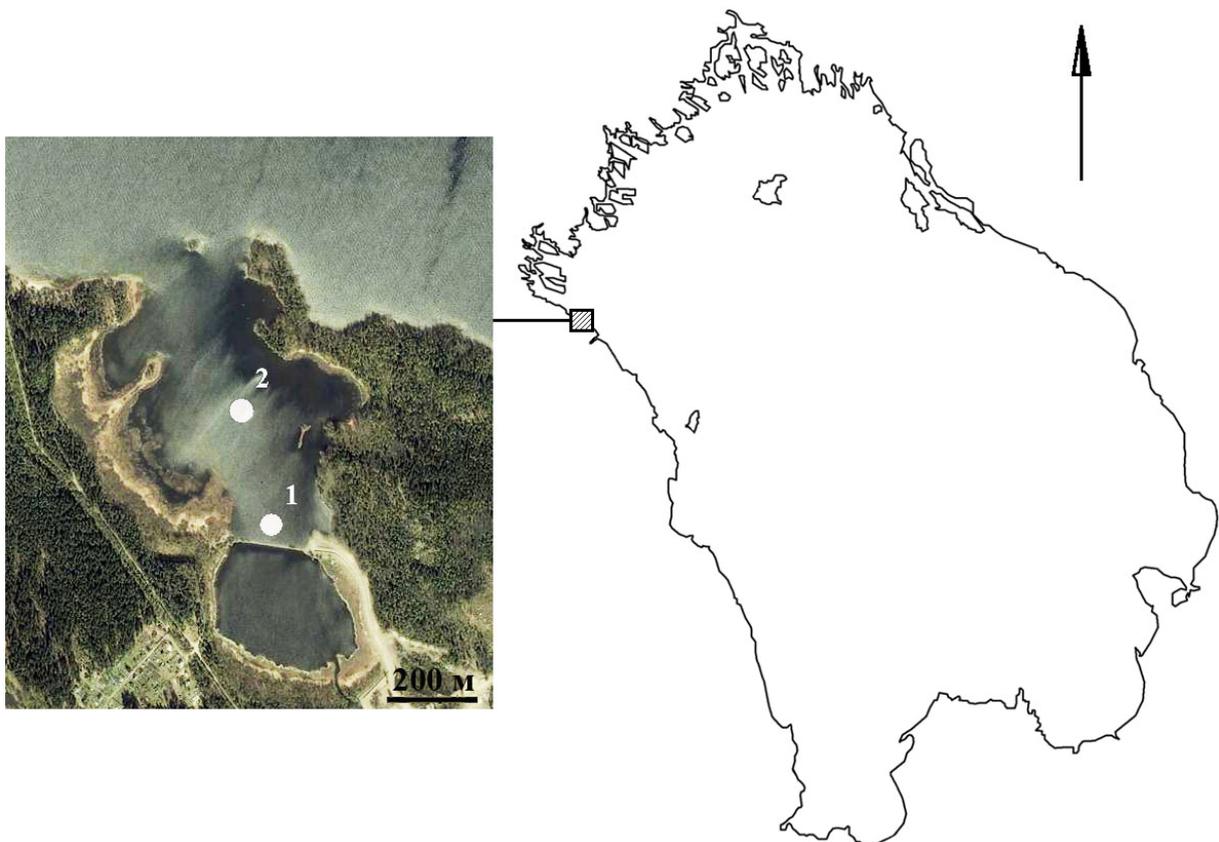


Рис. 1. Схема расположения станций (1 – у дамбы, 2 – центр залива) в Щучьем заливе Ладожского озера (с использованием материалов сайта <http://maps.yandex.ru>).

повышались количественные показатели [Slepukhina et al, 1996; Barbashova, 2001]. В конце 1990-х гг. в заливе сформировалась новая экосистема [Распопов и др., 2003].

Цель настоящей статьи – представить информацию об обнаружении *M. possolskii* в Ладожском озере, оценить его количественное развитие и рассмотреть возможные пути его проникновения в озеро.

Материалы и методы

В ходе многолетнего мониторинга экологического состояния залива Щучий 6 августа 2012 г. были отобраны пробы на двух станциях: у дамбы и в центре залива. Станции расположены на различных биотопах, на разном расстоянии по мере удаления от насыпной каменной дамбы в сторону открытого озера (рис. 1). Дамба отделяет южную часть залива, куда ранее поступали сточные воды, от основной акватории. В табл. 1 приведена характеристика станций.

Для сбора бентоса применялся дночерпатель Экмана-Берджа с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$, по 2 выемки в каждой точке. Пробы грунта промывались через капроновое сито № 38 и фиксировались 4% формальдегидом. В лаборатории пробы разбирались, выбранные организмы сортировались, подсчитывались. Масса обнаруженных животных определялась на торсионных весах.

Результаты и обсуждение

Байкальский эндемик *M. possolskii* (рис. 2) был встречен в обоих исследованных биотопах, на которых обитали как взрослые особи, так и молодь.

Всего в составе макробентоса было отмечено 6 групп донных беспозвоночных: Oligochaeta, Chironomidae, Amphipoda, Heleidae, моллюски Bivalvia и Gastropoda (табл. 2). Суммарная численность донных животных у дамбы и в центре залива равнялась 5640 экз. м^{-2} , а биомасса соответственно – 13.1 и 6.9 г м^{-2} . У дамбы основу биомассы зообентоса составили моллюски (42.9%),

Таблица 1. Характеристика биотопов и физико-химические показатели в поверхностном слое воды на станциях в Щучьем заливе Ладожского озера (6 августа 2012 г.)

Показатель	Ст. 1 (у дамбы)	Ст. 2 (центр залива)
Координаты	61°04'91 N, 30°05'51 E	61°05'07 N, 30°05'42 E
Глубина (метр)	1.0	2.5
Характеристика грунта	Ил серый песчаный с растительными остатками	Ил серый песчаный с растительными остатками
Т воды, °С	18.7	18.3
рН*	7.51	7.67
О ₂ мг/л*	9.95	10.42
О ₂ % насыщения*	109.8	114.1
Р _{неорг.} мкг/л*	5.3	12.5
Р _{общ.} мкг/л*	27.5	38.2
Общий органический углерод, мгС/л*	8.4	9.7
Удельная электропроводность, мкСм/см*	95.0	98.0

* – данные химического анализа предоставлены сотрудниками лаборатории гидрохимии ИНОЗ РАН Петровой Т.Н. и Гусевой М.А.

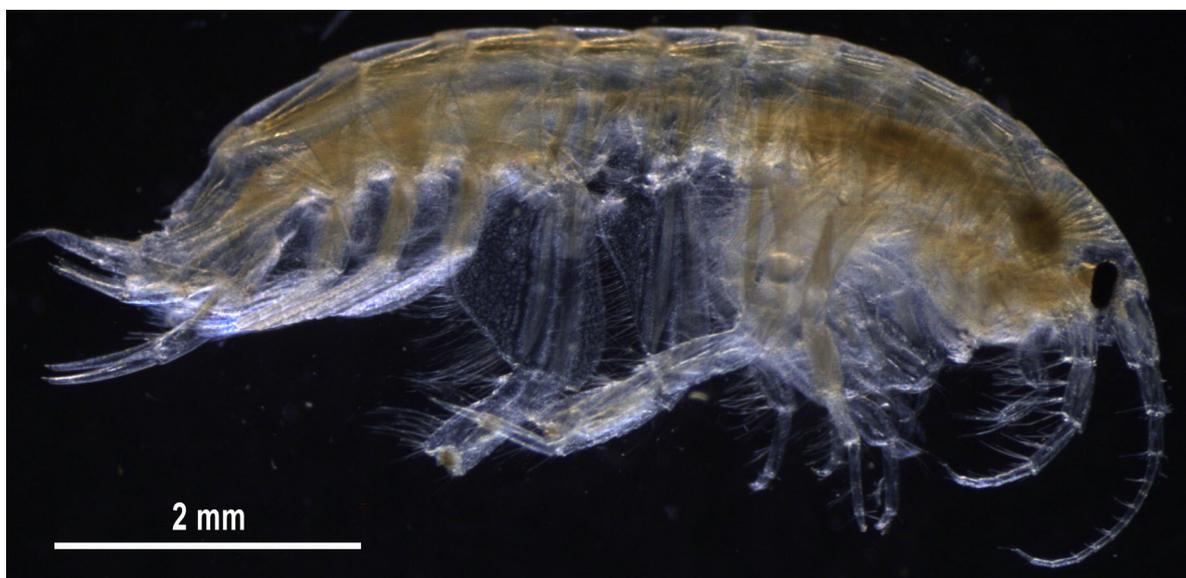


Рис. 2. *Micruropus possolskii* (♂) из Щучьего залива Ладожского озера.
Фото Малявина С.А.

Таблица 2. Численность (N, экз м⁻²) и биомасса (B, г м⁻²) групп макробентоса на станциях Щучьего залива Ладожского озера (6 августа 2012 г.)

Группа	Ст. 1 (у дамбы)		Ст. 2 (центр залива)	
	N	B	N	B
Oligochaeta	2220	2.4	620	0.8
Chironomidae	1500	3.48	4400	4.04
Amphipoda	1440	1.4	520	0.96
<i>M. possolskii</i>	1040	0.7	520	0.96
<i>G. fasciatus</i>	400	0.7	–	–
Heleidae	60	0.2	–	–
Mollusca (Bivalvia)	380	2.58	60	0.8
Mollusca (Gastropoda)	40	3.04	40	0.3
Весь бентос	5640	13.1	5640	6.9

Примечание: «–» не обнаружено.

хириноиды (26.6%), олигохеты (18.3%) и амфиподы (10.7%). Бокоплавывы были представлены двумя видами *G. fasciatus* (400 экз. м⁻²; 0.7 г м⁻²) и новым вселенцем *M. possolskii* (1040 экз. м⁻²; 0.7 г м⁻²), причем на долю последнего приходилось 72% численности и 50% биомассы ракообразных. В центре залива была значительна роль хироноидов (78% численности и 58.6% биомассы). Из амфиподов здесь был обнаружен только *M. possolskii*. Плотность популяции и биомасса его были невысоки – 520 экз. м⁻², 0.96 г м⁻².

M. possolskii относится к байкальскому эндемичному, обильному виду рода. Его характерными чертами являются укороченные антенны обеих пар, добавочный жгутик антеннулы, состоящий из одного членика; вытянутый передний угол первой коксальной пластинки (рис. 3, А); сильно расширенная, но скошенная к дистальному концу лопасть базиподита переопода V (рис. 3, В), спереди в дистальной части базиподита имеется характерное утолщение, покрытое щетинками; уropоды I и II без шипов в средней части эндо- и экзоподитов (рис. 3, С); укороченные уropоды III (отсюда название) с уменьшенным эндоподитом и экзоподитом без добавочного членика (рис. 3, D); расширенные первый и второй членики щупика мандибулы (рис. 3, Е); интенсивное вооружение коксальных пластинок и лопастей базиподитов длинными тонкими щетинками. Часть этих черт (укорочение антенн и уropодов, добавочное расширение плоских частей, густые длинные щетинки) и общий габитус являются следствием приспособления к роющему образу жизни.

M. possolskii распространен в заливах, сорах и бухтах Байкала, в озерах дельты Селенги Горячем и Губинском и ее протоках, в оз. Загли-Нур на о. Ольхон. В открытой части Байкала обнаружен только в Селенгинском районе и в Малом Море. Плотность его особенно велика на заиленных песках и илах заливов и бухт [Базикалова, 1962].

Заселяет глубины до 5-10 м на участках, в значительной степени защищенных от влияния холодных глубинных вод Байкала. Обитает на разнообразных грунтах – от гравелистых песков до серых илов включительно. Предпочитает заиленные пески. Характерная черта *M. possolskii* как байкальского эндемика – его приверженность к хорошо прогреваемым биотопам. Газовый режим в местах обитания этого рачка достаточно благоприятен. В солевом составе воды преобладают карбонатно-кальциевые компоненты, иногда со значительной долей сульфатов и магния. Общая минерализация воды большинства биотопов довольно низкая.

M. possolskii ведет преимущественно скрытый образ жизни, зарываясь в верхний слой грунта и изредка плавая над самой его поверхностью. Питается в основном детритом, в кишечнике рачков встречаются остатки планктонных и мелких бентических организмов [Бекман, 1962].

Условия обитания в заливе Щучий (изолированность, мелководность, заилено-песчаные грунты, низкая минерализация воды, высокое содержание кислорода (табл. 1)) оказались вполне приемлемы для *M. possolskii* и способствовали его натурализации, которая подтверждается наличием в пробах молоди этого вида.

Сведения о вселении *M. possolskii* в озеро Карельского перешейка в литературе отсутствуют. При проведении намеренных интродукций ракообразных (байкальских гаммарид) в различные водоемы, как правило, в посадочном материале одновременно присутствовало несколько видов, хотя основную часть составлял *G. fasciatus*. Вероятно, *M. possolskii* попал в озеро Карельского перешейка в 1971-1975 гг., когда туда были завезены *G. fasciatus* из Посольского Сора оз. Байкал [Нилова, 1976; Архипцева и др., 1977, Лаврентьева, Мицкевич, 2007]. Далее в результате самопроизвольного вселения из этих озер байкальская амфипода *M. possolskii*, так же как и *G. fasciatus*, проникла в Ладожское озеро.

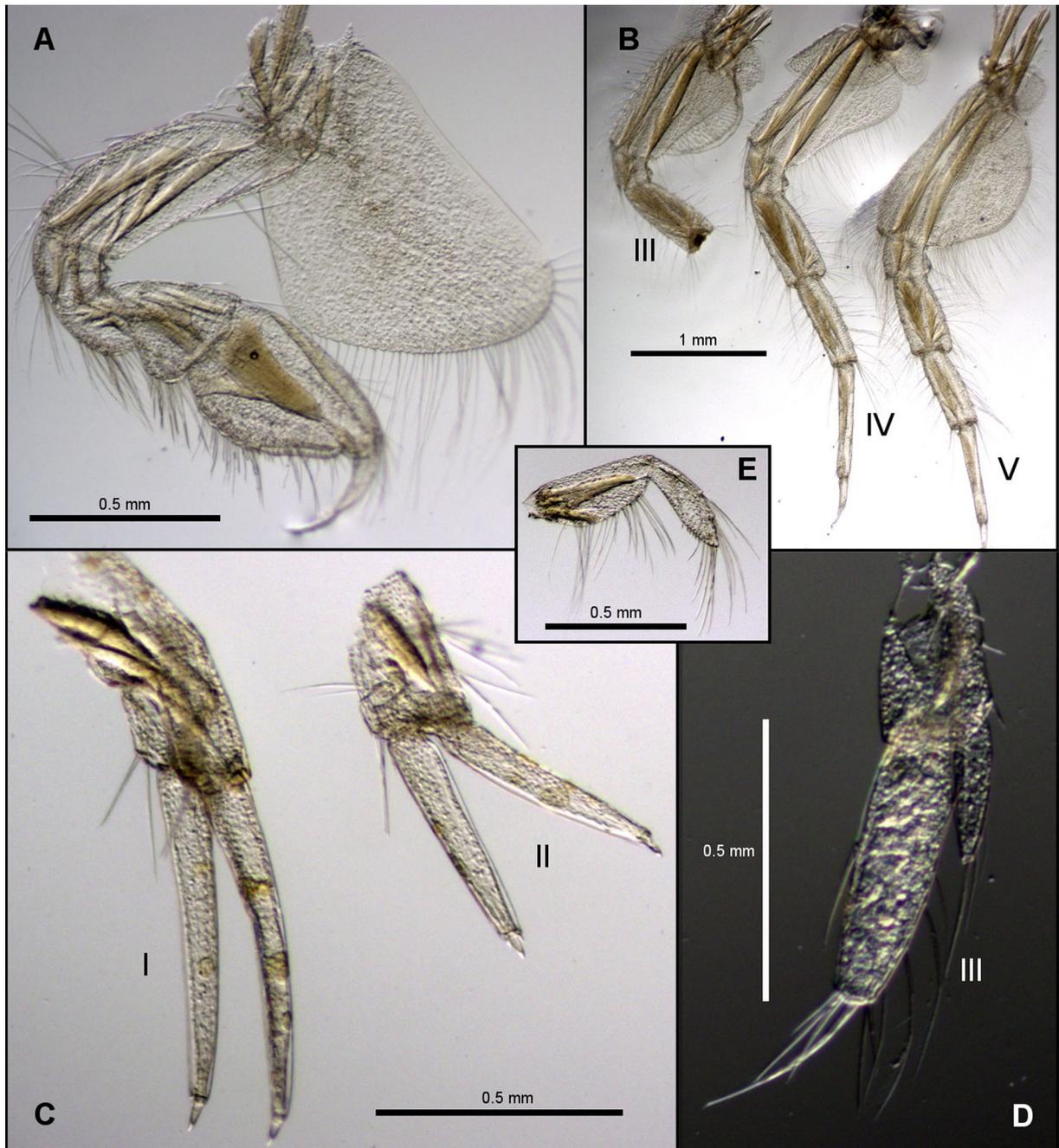


Рис. 3. Конечности экземпляра, изображенного на рисунке 2. А – гнатопод I; В – переоподы III, IV и V; С – уropоды I и II; D – уropод III; E – мандибулярный щупик. Фото Малявина С.А.

Время проникновения *M. possolskii* в озеро не ясно. Возможно, он появился вместе с *G. fasciatus* в 80-х годах прошлого столетия, но в связи с тем, что он распространился не так широко как *G. fasciatus* и массовых популяций не образовывал, в наших сборах не попадался. Учитывая напряженную экологическую ситуацию в заливе Щучий в конце 1980-х и начале 1990-х годов [Распопов и др., 1998], вероятно, что именно в этот залив он проник уже

после улучшения природной обстановки в конце 1990-х или начале 2000-х годов. Как отмечает Бекман М.Ю. [1962]: «... *M. possolskii* не удовлетворяют условия чисто эвтрофных или дистрофных водоемов, перегруженных органическими отложениями, с обычной для них нейтрально-кислой средой и значительным недостатком кислорода».

В отличие от *M. possolskii* бокоплав *G. fasciatus* более пластичный вид. Он выносит значительное эвтрофирование,

устойчив к ряду загрязнителей, способен адаптироваться к комплексу неблагоприятных факторов и соответственно одним из первых заселять биотопы, загрязненные промышленными стоками [Биологические инвазии..., 2004]. Байкальский эндемик *G. fasciatus* был одним из первых донных беспозвоночных, заселивших биотопы залива Щучий после прекращения поступления в него сточных вод Приозерского ЦБК.

Присутствие *M. possolskii* на других участках литорали озера кроме залива Щучий не исключено, но подтверждающих это находок пока нет.

При анализе возможности дальнейшего расселения *M. possolskii* в озере стоит учитывать, что распространение рачка ограничено прибрежными мелководьями, защищенными от влияния холодных глубинных вод. Однако берега южных бухт, западного и восточного побережья слабо изрезаны и почти на всем протяжении подвержены прибою, а воды Волховской губы озера отличаются высокой минерализацией. Поэтому широкое расселение этого рачка маловероятно. Скорее всего, его распространение будет локальным и ограничится изолированными заливами и затишными участками литоральной зоны озера. Вероятность того, что этот вид будет образовывать массовые скопления, низка. В настоящее время трудно предсказать последствия вселения *M. possolskii* в озеро, но вряд ли влияние *M. possolskii* будет сопоставимо с ролью *G. fasciatus*.

Таким образом, учитывая присутствие в сборах всех возрастных стадий, а также то, что появиться в Европейской части России *M. possolskii* мог только в результате интродукционных мероприятий 1970-х гг., можно констатировать натурализацию этого вида в бассейне Ладожского озера. Для оценки последствий инвазии и прогнозирования распространения вселенца *M. possolskii* необходимо интенсивное изучение прибрежной зоны, особенно в участках акватории озера, потенциально пригодных для обитания нового вида.

Благодарности

Благодарим В.В. Тахтеева за подтверждение правильности определения *M. possolskii*.

Исследование проведено при выполнении проекта № 30 Президиума РАН «Экологическая оценка последствий и прогноз биологического загрязнения водных экосистем Северо-Запада Европейской части РФ» в рамках Раздела Подпрограммы 5.1. «Экологическое нормирование в области оценки состояния экосистем и биоразнообразия» Направления 5 «Биоразнообразие и экологическая безопасность».

Литература

Архипцева Н.Т., Баранов И.В., Забелина Г.М., Покровский В.В., Сереброва С.А., Терешенков И.И., Цыбалева Г.А. Озера бассейна северного рукава реки Вуоксы // Известия ГосНИОРХ. 1977. Т. 124. С. 83–134.

Базикалова А.Я. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* Nov.gen. (Amphipoda; Gammaridea) // Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического института СО АН СССР. 1962. Т.2. Ч.1. С. 3–140.

Бекман М.Ю. Экология и продукция *Micruropus possolskii* Sow и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического института СО АН СССР. 1962. Т.2. Ч.1. С.141–155.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. Алимова А.Ф. и Богущкой Н.Г. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.

Визер А. М. Роль байкальского бокоплава *Micruropus possolskii* Sow. в экосистеме Верхней Оби // В сб.: Экология водных беспозвоночных. Мат. межд. конференции. Ярославль: Принтхаус. 2010. С. 65–66.

Задоев И.Н. Результаты и перспективы акклиматизации беспозвоночных в водоемах бывшего СССР // Результаты

- работ по акклиматизации водных организмов / Под ред. Кудерского Л.А., СПб. 1995. С. 146–154.
- Задоев И.Н., Лейс О.А., Григорьев В.Ф. Результаты и перспективы акклиматизации байкальских гаммарид в водоемах СССР // Сб. науч. трудов ГОСНИОРХ, вып.232, 1985, С. 30–34.
- Лаврентьева Г.М., Мицкевич О.И. Современные подходы к проблеме целенаправленной акклиматизации водных беспозвоночных // В сб.: Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского) / Под общ. ред. Иванова Д.И. Вып. 337 – СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 83–146.
- Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Курашова Е.А. СПб. Нестор-История. 2011. 416 с.
- Нилова О.И. Некоторые черты экологии и биологии *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.), акклиматизированных в озере Отрадное Ленинградской области // Известия ГосНИОРХ. 1976. Т. 110. С. 10–15.
- Панов В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Доклады Академии наук. 1994. Т. 336. № 2. С. 279–282.
- Распопов И.М., И.Н. Андроникова, М.А. Барбашова, Е.В. Протопопова, М.А. Рычкова. Многолетний мониторинг формирования биоты на месте экосистемы, разрушенной стоками целлюлозно-бумажного производства (залив Щучий, Ладожское озеро) // В сб.: Охрана и рациональное использование водных ресурсов Ладожского озера и других больших озер. Тр. IV Междунар. симп. по Ладожскому озеру. СПб: АССПИН. 2003. С. 338–342.
- Распопов И.М., Андроникова И.Н., Слепухина Т.Д., Расплетина Г.Ф., Рычкова М.А., Барбашова М.А., Доценко О.Н., Протопопова Е.В. Прибрежно-водные экотоны больших озер. СПб. 1998. 54 с.
- Слепухина Т.Д., Белякова И.В., Воронцов Ф.Ф. Восстановление макробентоса после закрытия целлюлозно-бумажного производства (на примере двух заливов Ладожского озера) // В сб.: Экологическое состояние рыбохозяйственных водоемов Балтийского моря (в пределах Финского залива). Тезисы докладов. СПб. 1993. С. 73–74.
- Филинова Е.И. Байкальские гаммариды в Ириклинском водохранилище // В сб.: Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных водоемов. Мат. лекции и докладов междушк. конференции. Кострома: ООО Костромской печатный дом. 2012. С. 301–303.
- Barbashova M. The recovery of bottom biocoenoses in destroyed area of Shchuchiy Bay. Lake Ladoga // 9th International Conference on the Conservation and Management of Lakes. Conference Proceeding. Otsu. Shiga. Japan. 2001. P. 272–274.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga // *Hydrobiologia*. 1996. V. 322. P. 187–192.
- Slepukhina T.D., Belyakova I.V., Chichikalyuk Y.A., Davydova N.N., Frumin G.T., Kruglov E.M., Kurashov E.A., Rubleva E.V., Sergeeva L.V. & Subetto D.A. Bottom sediments and biocenoses of northern Ladoga and their changes under human impact // *Hydrobiologia*. 1996. V.322. P. 23–28.

FIRST FINDING OF BAIKALIAN AMPHIPOD *MICRUROPUS POSSOLSKII* SOWINSKY, 1915 (AMPHIPODA, CRUSTACEA) IN LAKE LADOGA

© 2013 Barbashova M.A.¹, Malavin S.A.¹, Kurashov E.A.^{1,2}

¹ Institute of Limnology RAS, St. Petersburg, Russia; mbarba@mail.ru

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

The micruropodid amphipod *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915, endemic of Lake Baikal, was recorded in Lake Ladoga for the first time on August 6, 2012. The species was probably accidentally introduced in several lakes of the Karelian Isthmus during intentional introduction of another baikalian amphipod species *Gmelinoides fasciatus*. Later on *M. possolskii* could penetrate into Lake Ladoga via different waterways connecting the lakes. When this have occurred is not definitely clear. It is possible to expect that *M. possolskii* will be capable to spread in the littoral zone of Lake Ladoga. However, the probability that it will reach mass development is low.

Key words: *Micruropus possolskii*, Lake Ladoga, Shchuchiy Bay, *Gmelinoides fasciatus*, unintentional introduction, biological invasions.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ИНВАЗИЙ И РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ ОРГАНИЗМОВ ПЕЛАГИЧЕСКОГО ОБРАСТАНИЯ В ОКЕАНЕ

© 2013 Ильин И.Н., Петросян В.Г., Бессонов С.А., Дергунова Н.Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия, 117071, Москва, Ленинский проспект, 33, e-mail: iniljin2@gmail.com

Поступила в редакцию 6.02.2013

Рассмотрены результаты моделирования возникновения и развития биоценозов океанического обрастания в пелагиали. Они сравнительно просты, но обладают важнейшими характеристиками многих иных природных сообществ. Сообщества обрастания являются удобными объектами моделирования при изучения закономерностей возникновения и функционирования биосистем, инвазий гидробионтов, применения биоиндикаторов и др. Представленные математические модели учитывают важнейшие взаимоотношения основных организмов обрастания (доминанты – ракообразные Lepadidae) в типичных для инвазии районах и глубинах при благоприятных и сравнительно постоянных абиотических факторах среды. В форме дифференциальных уравнений моделируется взаимодействие планктонных, оседающих на субстрат, личинок *Lepas* и *Conchoderma* (Lepadidae), обрастателей *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, наиболее распространённых хищников – крабов *Planes minutus* и рыб. В частности, моделируется поселение животных, «привлекательность» для них обрастателей, скорость поедания их разных возрастных групп хищниками. Вычислительные эксперименты показали, что скорость изменения плотности в разных возрастных группах *Lepas* и *Conchoderma* весьма отличается. Влияние пресса хищников на *Conchoderma* значительно выше, чем на *Lepas*. Важнейшее значение для динамики плотности обрастателей имеет их привлекающее влияние на циприсов и хищников в воде вблизи субстрата. Модели показали, что крабы и особенно рыбы – сильнейшие модификаторы биоценозов океанического обрастания, значительно сдерживающие рост количества обрастателей. При «исключении» рыб в вычислительных экспериментах количество *Conchoderma* резко увеличивается и становится близким по величине к количеству *Lepas*. Модели показали, что важнейшими факторами, лимитирующими океаническое обрастание, являются: скорость поселения на субстрате личинок Lepadidae, «привлекательность» обрастателей для хищников, поедание ими этих животных. Модели хорошо соотносятся с экспериментальными данными океанографических буйковых полигонов. Использование математических моделей для прогностических оценок инвазии обрастателей и дальнейшего развития их биоценозов весьма перспективно и не может быть заменено иными методами исследований.

Ключевые слова: океаническое обрастание, моделирование, инвазия, биоценоз, Lepadidae.

Введение

Проблема биологических инвазий чужеродных видов уже более 50 лет является одной из острых проблем многих стран мира (см., например, [Dergunova et al., 2012]). Расширение и упрощение коммуникаций между разными странами ведёт к активному

и пассивному переносу чужеродных видов в новые местообитания, где зачастую они попадают в условия, благоприятные для их распространения, что приводит к вытеснению местных видов и изменению, в конечном счёте, целых экосистем. Глобальное изменение климата также может способство-

вать распространению чужеродных видов в новые для них местообитания. Смена видов в экосистемах часто ведёт к снижению адаптивности экосистем к меняющимся условиям среды и потере возможности выполнять ими «экосистемные услуги», что, в конечном счёте, влияет на условия существования людей и хозяйственно ценных организмов. Появление в экосистемах агрессивных чужеродных видов вызывает необходимость организации контроля и борьбы с ними. Такая борьба подразумевает разработку мер профилактического характера (прогнозирование инвазий и мониторинг вселившихся видов), а также методов по снижению и контролю численности инвазионных видов.

Анализ специальной литературы показал, что за последние 200 лет в различных районах Мирового океана зарегистрировано значительное число видов-вселенцев, успешно адаптировавшихся к новым условиям существования [Александров, 2004]. Общее число обнаруженных экзотических видов, как правило, пропорционально величине исследуемых акваторий и интенсивности судоходства, определяемой числом портов и транспортных торговых путей. Если до середины XX в. основным посредником проникновения водных организмов в новые экосистемы было обрастание подводной части судов, то впоследствии в связи с широким внедрением противообрастающих покрытий, а также развитием танкерного и балкерного флота им стал водяной балласт судов [Ruiz et al., 1997; Alexandrov, Zaitsev, 2000]. По данным Международной морской организации (ИМО) 80% грузов, ежегодно перевозимых во всём мире, осуществляется с использованием судов. В составе мирового флота насчитывается около 85 000 крупных судов, ежегодно перевозящих от 3 до 10 млрд. т водяного балласта. При этом в балластных танках судов зарегистрировано более 3000 видов водорослей, беспозвоночных и рыб. Основными факторами переселения организмов в Мировом океане являются

судоходство (51% зарегистрированных случаев инвазий), рыболовство (15%), судоходство и рыболовство (22%) [ИМО Bulletin, 1998]. Процесс интродукции чужеродных видов с балластными водами судов принял глобальный характер и, в силу своей непредсказуемости, даже получил красноречивое название «экологической рулетки» [Carlton, Geller, 1993].

Не всякое вселение экзотических организмов завершается ощутимыми экологическими последствиями и экономическими потрясениями. Однако, по мере интенсификации инвазий с развитием водного транспорта такие случаи стали повторяться всё чаще, а масштабы их последствий возрастать всё больше. Так, широко известны катастрофические инвазии в российские воды гидробионтов: моллюсков рапаны *Rapana venosa*, дрейссены *Dreissena polymorpha* и терединиды *Teredo navalis*, краба ритропанопеуса *Rhitrophanopeus harrisii*, гребневика *Mnemiopsis leidyi* и пр. [Чухчин, 1961; Резниченко, 1967; Виноградов и др., 1989; Ильин, 2008а; Ильин, Петросян, 2010; и др.]. Соответственно, в России ведутся работы по многим направлениям этой проблемы. Так, разработаны принципы проведения приоритетных исследований и создания информационных систем и баз данных по инвазиям чужеродных видов в Российской Федерации [Дгебуадзе, 2003; Дгебуадзе и др., 2005, 2008].

С помощью простого анализа инвазионных процессов часто сложно предсказать воздействие многих факторов, в первую очередь, биотических. Совершенно необходимо и ничем незаменимо моделирование этих процессов, в первую очередь, концептуальное и математическое. Математические «предсказательные» модели применительно к инвазиям гидробионтов появились лишь в последнее время. Хороший пример такого рода – модели зависимости плодовитости, продолжительности жизни, смертности и др. от концентрации пищи в воде у пяти видов (к сожалению,



Рис. 1. Обрастание буёв, экспонированных 25 суток. Западно-экваториальный район Атлантического океана [Ильин, 2008б].

гипотетических) ветвистоусых ракообразных *Cladocera* [Фенева, Будаев, 2003; Фенева, Зилитинкевич, 2012]. Авторы моделей вполне обоснованно предполагают, что эти показатели в большой степени влияют на процессы инвазии гидробионтов.

Моделирование сообществ обычно весьма затруднено из-за их большой сложности. Правда, существуют сравнительно простые сообщества, например, амбарных вредителей, некоторые агроценозы. Однако они искусственно усечены и соответственно не могут быть использованы для исследований многих сторон деятельности природных сообществ.

Одними из немногих сравнительно несложных биоценозов, но обладающих важнейшими их характеристиками, являются сообщества пелагического океанического обрастания (рис. 1). Они являются удобными объектами моделирования при изучения закономерностей возникновения и функционирования биосистем, инвазий гидробионтов, применения биоиндикаторов и др.

Актуальность использования сообществ океанического обрастания в качестве модельного объекта исследований связана с нижеследующими их особенностями:

- 1) олигомикстность – в пелагическом обрастании встречаются многие организмы, но в биоценозах на фиксированных субстратах они обычно представлены лишь немногими видами: почти всегда 1–5 видов *Lepadidae* (Crustacea) и 1–3 вида хищников;
- 2) большая обособленность, чем рассматриваемых биоценозов, встречается исключительно редко;
- 3) первичность сукцессии – очень часто наблюдается пелагическое обрастание субстратов, первоначально незанятых другими макроорганизмами;
- 4) для фиксированных субстратов обычна приуроченность обрастания к месту и времени;
- 5) быстрота развития – биоценозы океанического обрастания часто формируются уже через 2–4 недели после их возникновения;

- б) нередко локально большая стабильность (относительно требований организмов рассматриваемых биоценозов) абиотических параметров среды;
 7) многогранность инвазионных процессов.

Данные, использованные в работе, получены в 20 веке многочисленными исследователями пелагического обрастания фиксированных субстратов во многих десятках районов Мирового океана. Эти сведения удалось проанализировать только к концу прошлого столетия (см. обзоры [Ильин, 1986, 1992б, 2005, 2008б; Ильин, Алещенко, 1992]).

В той или иной степени было исследовано большинство функционально важных для Lepadidae абиотических, биотических и антропогенных факторов среды. В частности, особенности и глубина экспонирования субстрата, температура, солёность и скорость тока воды, макро-, мезо- и микромасштабная циркуляция вод, временные, географические, трофические и антропогенные факторы, перемещения водных объёмов, содержащих циприсовидные личинки Lepadidae, внутри- и межвидовые отношения Lepadidae в воде и на субстрате, возможности сенсорного восприятия, анализа и прогноза их личинками показателей окружающей среды (см. [Ильин, 2008б]).

Показано, что постоянному обмену между рассматриваемыми сообществами веществом, энергией, информацией способствуют многие особенности Lepadidae, в первую очередь, их уникальная способность к большим горизонтальным и вертикальным миграциям, способность многократно оседать, исключительно развитый сенсорный механизм циприсовидных личинок. Обрастание субстратов возникает при попадании в их предполагаемые скопления в воде. Соответственно, оседание Lepadidae «волнообразно», количество оседающих личинок подвержено большим колебаниям даже в одной и той же точке или на разных глубинах. При этом оседание на фиксированных субстратах отмечено только в пределах квазиоднородного слоя воды: выявлена зависи-

мость обрастания от изменений минимальной глубины термоклина, которая практически совпадает с нижней границей обнаружения *Conchoderma virgatum*. Это вполне объяснимо наиболее благоприятными для них температурными, трофическими и др. условиями существования в данном слое [Ильин, 2008б].

Материал и методы исследований

Комплекс математических моделей был построен на основе наших концептуальных моделей (рис. 2 и 3) основных составляющих биоценологического взаимодействия оседающих циприсовидных личинок Lepadidae, соответствующих обрастателей (конходерма *Conchoderma virgatum*, лепас *Lepas anatifera*, *L. anserifera* и *L. hillii*), хищников (краб *Planes minutus* и рыбы) сообществ центрального района Атлантического океана [Ильин, 1992б, 2008б; Ильин, Алещенко, 1992]. В моделях анализируется оседание организмов, скорость роста (прирост капитулулов), смертность (скорость поедания обрастателей хищниками), плотность обрастателей и другие показатели на 1 дм² (табл. 1). Учитывается положительное влияние («привлекательность») обрастателей лепасов и конходермы для циприсов этих родов. Площадь, занимаемая одним обрастателем, условно (она зависит от многих причин, в частности, от его возраста) – 0.0025 дм². Анализ проводится дифференцировано для разных возрастных групп Lepadidae с длиной капитулула: конходерма – <9 мм, >=9 мм и лепасы – <4 мм, >=4 мм. Нами принято, что обрастатели и крабы субстрат не покидают, а рыбы свободно мигрируют. Таким образом, плотность обрастателей ограничена. Принято также, что крабы поедают всех обрастателей с длиной капитулулов более 4 мм. Рыбы же (соответственно наблюдениям [Evans, 1958]) – только конходерм с капитулулом длиной более 9 мм. В моделях не учитываются редко встречающиеся в тропиках виды обрастателей и хищников. Не учитываются также абиотические факторы окружающей среды, имеющие большую, относительно требований

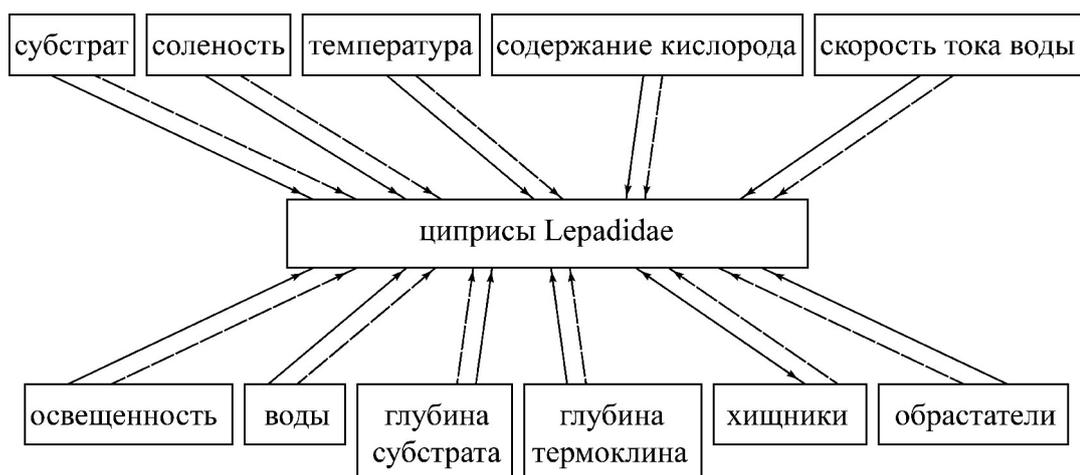


Рис. 2. Блок-схема функционально важных факторов оседания циприсовидных личинок Lepadidae. ——— положительные, - - - - отрицательные связи [Ильин, 2008б].

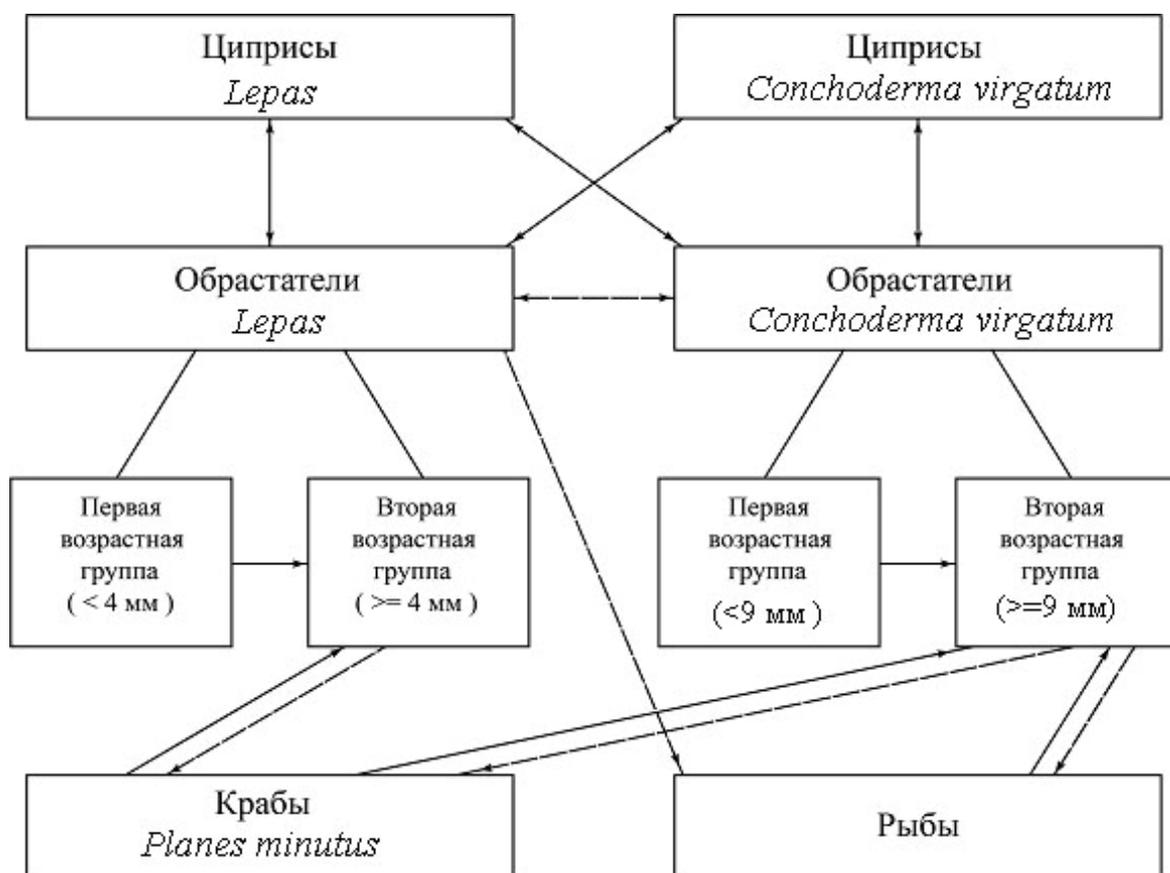


Рис. 3. Концептуальная схема взаимодействия видов сообществ океанического обрастания.

организмов рассматриваемых биоценозов, стабильность. Натурные эксперименты проводились при солёности 35.7–36.3‰, температуре 22–23°C, скорости течения в среднем 0.4 м/с, содержании растворённого в воде кислорода 95–106% на хорошо обра-

стающем субстрате (пенопласт, окрашенный суриком) площадью приблизительно 10 м² на глубине 1–3 м. Время действия модели – 60 суток с шагом 1 сутки.

Модели представляют собой систему дифференциальных уравнений:

Таблица 1. Биологическая интерпретация параметров модели

Коэффициенты моделей	Биологический смысл	Коэффициенты моделей	Биологический смысл
	Поступление в биоценоз, экз./сут.·дм ²		Площадь прикрепления Lepadidae, дм ²
$a_{1,1}$	Циприсы лепасов	$a_{1,6}$; $a_{1,7}$ и $a_{3,6}$, $a_{3,7}$	Лепасы первой и второй групп соответственно
$a_{3,1}$	Циприсы конходерм	$a_{1,8}$; $a_{1,9}$ и $a_{3,8}$, $a_{3,9}$	Конходермы первой и второй групп соответственно
$a_{5,1}$	Крабы	Скорость поедания одним крабом, экз./сут.	
$a_{6,1}$	Рыбы	$a_{1,11}$ и $a_{2,3}$	Лепасы первой и второй групп соответственно
Привлекательность, сутки		$a_{3,11}$ и $a_{4,4}$	Конходермы первой и второй групп соответственно
$a_{1,2}$ и $a_{1,3}$	Лепасы первой и второй групп для циприсов лепасов соответственно	Скорость поедания одной рыбой, экз./сут.	
$a_{1,4}$ и $a_{1,5}$	Конходермы первой и второй групп для циприсов лепасов соответственно	$a_{4,5}$	Конходермы второй группы
$a_{3,2}$ и $a_{3,3}$	Лепасы первой и второй групп для циприсов конходерм соответственно	Скорость перехода из одной возрастной группы в другую	
$a_{3,4}$ и $a_{3,5}$	Конходермы первой и второй групп для циприсов конходерм соответственно	$a_{1,10} = a_{2,2}$	Лепасы из первой группы во вторую
$a_{6,2}$	Конходермы для рыб	$a_{3,10} = a_{4,2}$	Конходермы из первой группы во вторую

$$\dot{x}_1 = (a_{1,1} + a_{1,2}x_1 + a_{1,3}x_2 + a_{1,4}x_3 + a_{1,5}x_4)(1 - a_{1,6}x_1 - a_{1,7}x_2 - a_{1,8}x_3 - a_{1,9}x_4) - a_{1,10}x_1;$$

$$\dot{x}_2 = a_{2,2}x_1 - a_{2,3}x_2x_5;$$

$$\dot{x}_3 = (a_{3,1} + a_{3,2}x_1 + a_{3,3}x_2 + a_{3,4}x_3 + a_{3,5}x_4)(1 - a_{3,6}x_1 - a_{3,7}x_2 - a_{3,8}x_3 - a_{3,9}x_4) - a_{3,10}x_3;$$

$$\dot{x}_4 = a_{4,2}x_3 - x_4(a_{4,4}x_5 + a_{4,5}x_6);$$

$$\dot{x}_5 = a_{5,1}(1 - a_{5,2}x_5);$$

$$\dot{x}_6 = a_{6,1} + a_{6,2}x_4 - a_{6,3}x_4x_6;$$

где $x_1(t)$ и $x_2(t)$ – плотность лепасов в момент времени t для первой и второй возрастной группы соответственно; $x_3(t)$ и $x_4(t)$ – плотность конходерм для первой и второй возрастной группы соответственно; $x_5(t)$ – плотность кра-

бов; $x_6(t)$ – плотность рыб; t – параметры моделей. Их биологическая интерпретация $a_{i,j}$ представлена в табл. 1.

Коэффициенты моделей можно разделить на группы по биологическому сходству: привлекательность (коэффи-

циент линейной зависимости плотности оседающих циприсов и рыб от плотности обрастателей) – $a_{1,2}$, $a_{1,3}$, $a_{1,4}$, $a_{1,5}$, $a_{3,2}$, $a_{3,3}$, $a_{3,4}$, $a_{3,5}$, $a_{6,2}$; поступление в биоценоз организмов – $a_{1,1}$, $a_{3,1}$, $a_{5,1}$, $a_{6,1}$; площадь прикрепления обрастателей – $a_{1,6}$, $a_{1,7}$, $a_{1,8}$, $a_{1,9}$, $a_{3,6}$, $a_{3,7}$, $a_{3,8}$, $a_{3,9}$; скорость поедания их крабами и рыбами – $a_{1,11}$, $a_{3,11}$, $a_{2,3}$, $a_{4,4}$, $a_{4,5}$; скорость перехода из одной возрастной группы в другую – $a_{1,10}$, $a_{2,2}$, $a_{3,10}$, $a_{4,2}$.

Уравнения моделей получены из следующих соображений. Первые слагаемые в первом и третьем уравнениях определяют изменение плотности обрастателей первых возрастных групп при отсутствии хищников. Эти слагаемые состоят из двух сомножителей. Первые сомножители задают скорость поступления циприсовидных личинок обрастателей на субстрат. Скорость поступления состоит из пяти слагаемых, определяющих соответственно: скорость постоянного притока личинок обрастателей ($a_{1,1}$ и $a_{3,1}$), увеличение скорости притока при увеличении плотности обрастателей на субстрате (эти зависимости приняты линейными с коэффициентами $a_{1,2}$; $a_{1,3}$; $a_{1,4}$; $a_{1,5}$ и $a_{3,2}$; $a_{3,3}$; $a_{3,4}$; $a_{3,5}$). Вторые сомножители определяют влияние площади субстрата на скорость изменения плотности обоих обрастателей первых возрастных групп. Коэффициенты моделей $a_{1,6}$, $a_{1,7}$, $a_{1,8}$, $a_{1,9}$ и $a_{3,6}$, $a_{3,7}$, $a_{3,8}$, $a_{3,9}$ учитывают размеры площадей, занимаемые соответственно лепасами и конходермами разных возрастных групп. Вторые слагаемые в первом и третьем дифференциальных уравнениях определяют переход обрастателей из первой возрастной группы во вторую. Коэффициенты $a_{1,10}$ и $a_{3,10}$ – скорость перехода из первой возрастной группы во вторую.

Второе и четвертое уравнения определяют динамику плотности лепасов и конходерм второй возрастной группы соответственно. Коэффициенты $a_{2,2}$ и $a_{4,2}$ – задают скорость перехода из первых возрастных групп. Коэффициент $a_{2,3}$ задаёт скорость поедания крабами лепасов второй возрастной группы. Коэффициенты $a_{4,4}$ и $a_{4,5}$ определяют

скорость поедания крабами и рыбами конходерм второй возрастной группы. Рассматриваемый субстрат крабы не покидают, рыбы же свободно мигрируют в зависимости от количества обрастателей. Такая особенность поведения крабов определила скорость изменения плотности крабов на субстрате в виде линейной функции с параметрами $a_{5,1}$ и $a_{5,2}$ (пятое дифференциальное уравнение моделей). Коэффициент $a_{5,1}$ определяет постоянную составляющую этой скорости. Коэффициент $a_{5,2}$ задаёт максимальную плотность крабов на 1 дм² субстрата.

Результаты и обсуждение исследований

Большинство параметров моделей (коэффициенты $a_{i,j}$) определены нами при проведении вычислительных экспериментов на моделях с использованием реальных экспериментальных данных по плотности обрастателей в зависимости от времени экспонирования субстратов в центральном районе Атлантического океана.

На рис. 4–9 представлены результаты вычислительных экспериментов, проведённых соответственно параметрам моделей (табл. 2). Начальные значения плотности обрастателей ($x_1(0)$, $x_2(0)$, $x_3(0)$, $x_4(0)$) и хищников ($x_5(0)$, $x_6(0)$) – нули.

Проведённый нами сравнительный анализ экспериментальных и модельных данных показал, что результаты моделирования не противоречат имеющимся нашим и литературным данным по многим десяткам районов Мирового океана. Например, для плотности *S. virgatum* в зависимости от времени экспонирования субстратов в центральном районе Атлантического океана (глубина 3 м) коэффициент детерминации R^2 , определённый на основе экспериментальных данных и модельных оценок составляет 75.6%, то есть характер динамики изменения плотности *S. virgatum* по времени с использованием неучтённых (случайных) факторов составляет 24.4%.

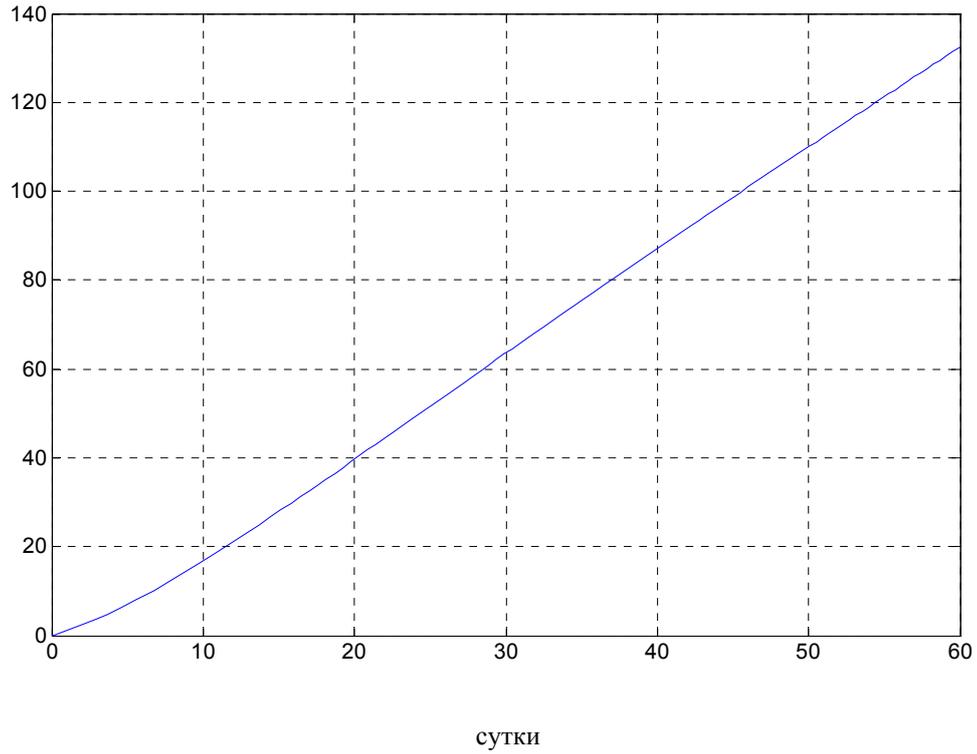
экз./дм²

Рис. 4. Динамика плотности первой возрастной группы видов *Lepas* (длина капитулумов < 4 мм).

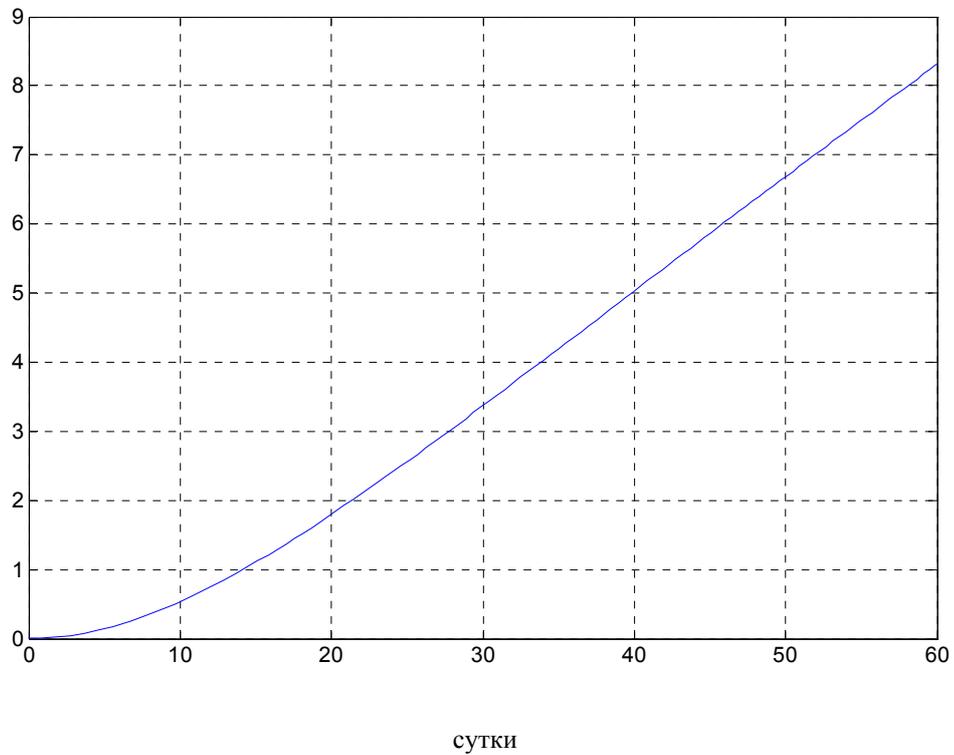
экз./дм²

Рис. 5. Динамика плотности второй возрастной группы видов *Lepas* (длина капитулумов ≥ 4 мм.).

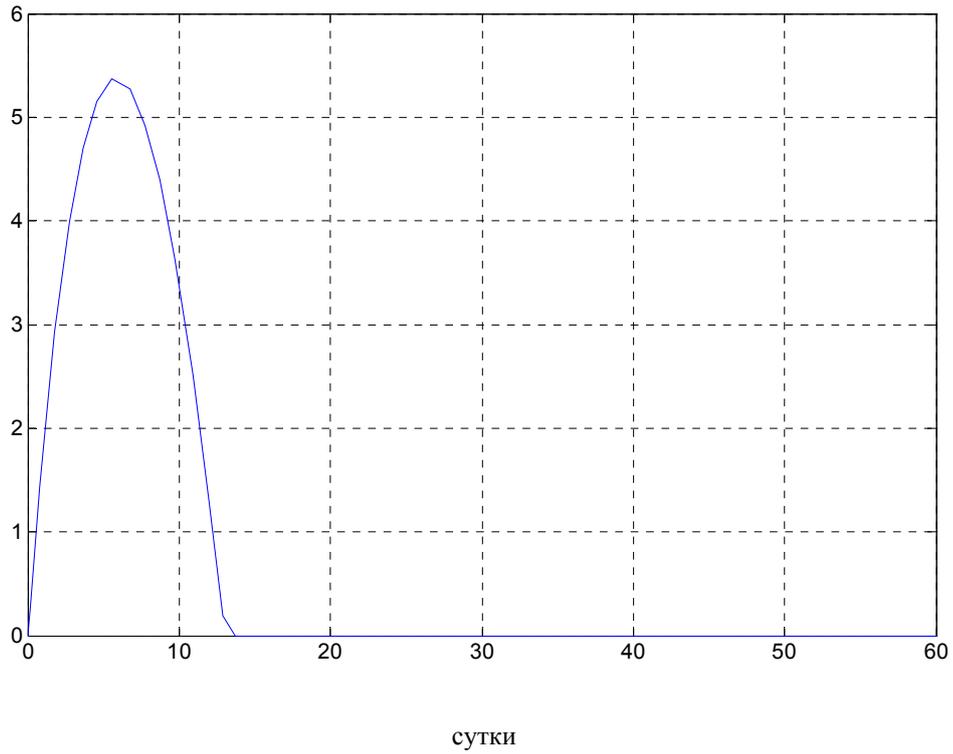
экз./дм²

Рис. 6. Динамика плотности первой возрастной группы *C. virgatum* (длина капитулумов < 9 мм.).

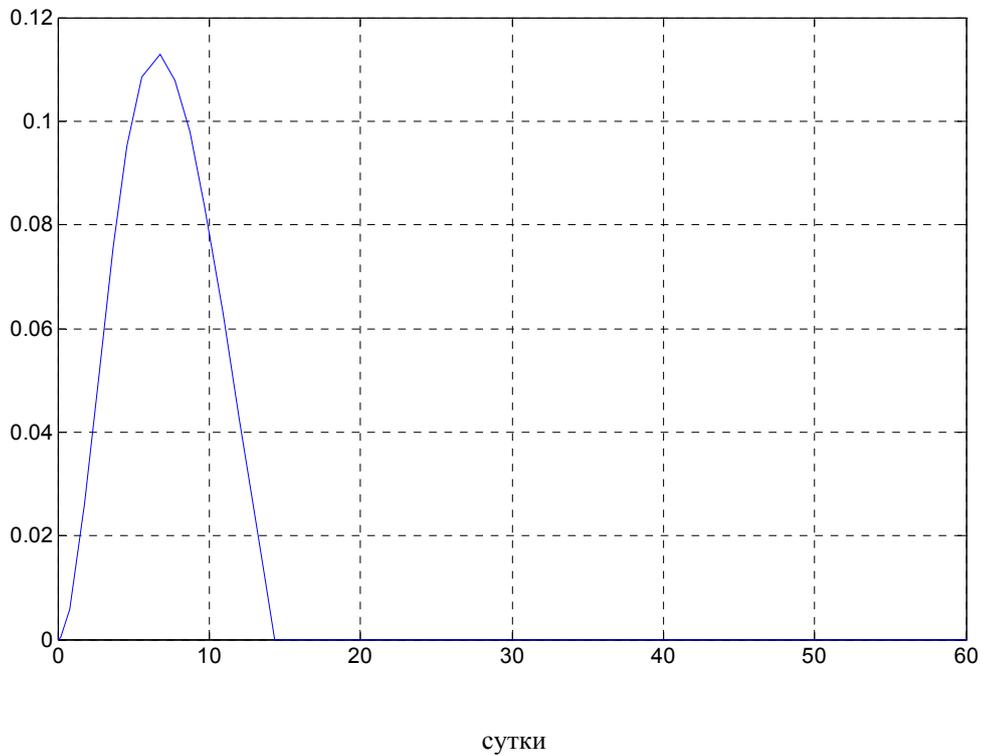
экз./дм²

Рис. 7. Динамика плотности второй возрастной группы *C. virgatum* (длина капитулумов \geq 9 мм.).

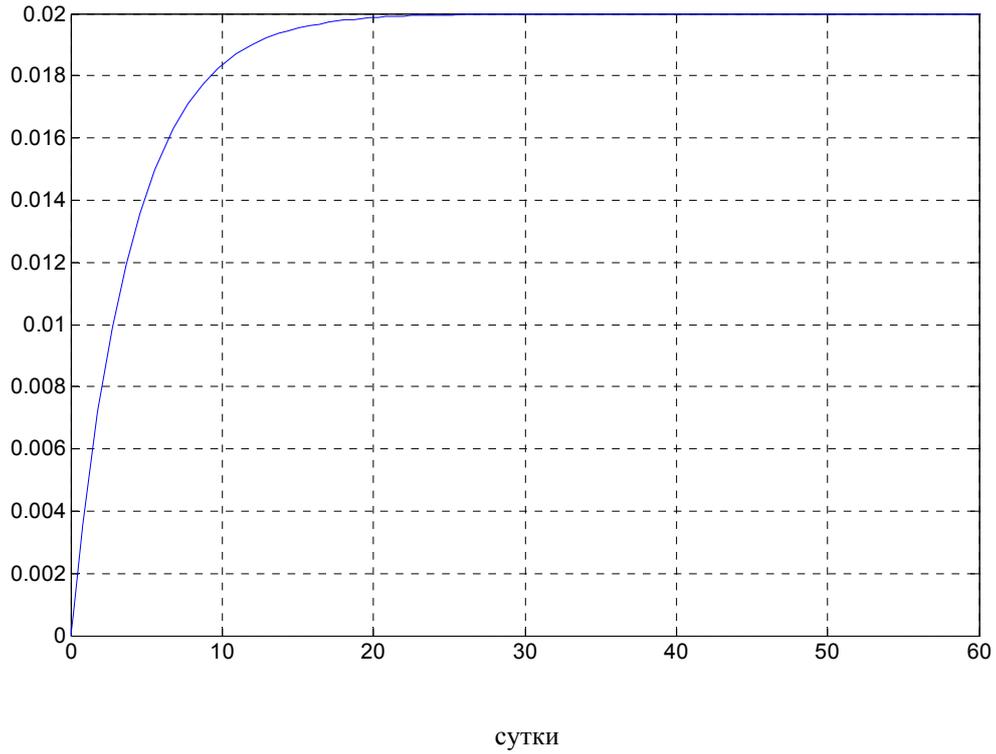
экз./дм²

Рис. 8. Динамика плотности *P. minutus*.

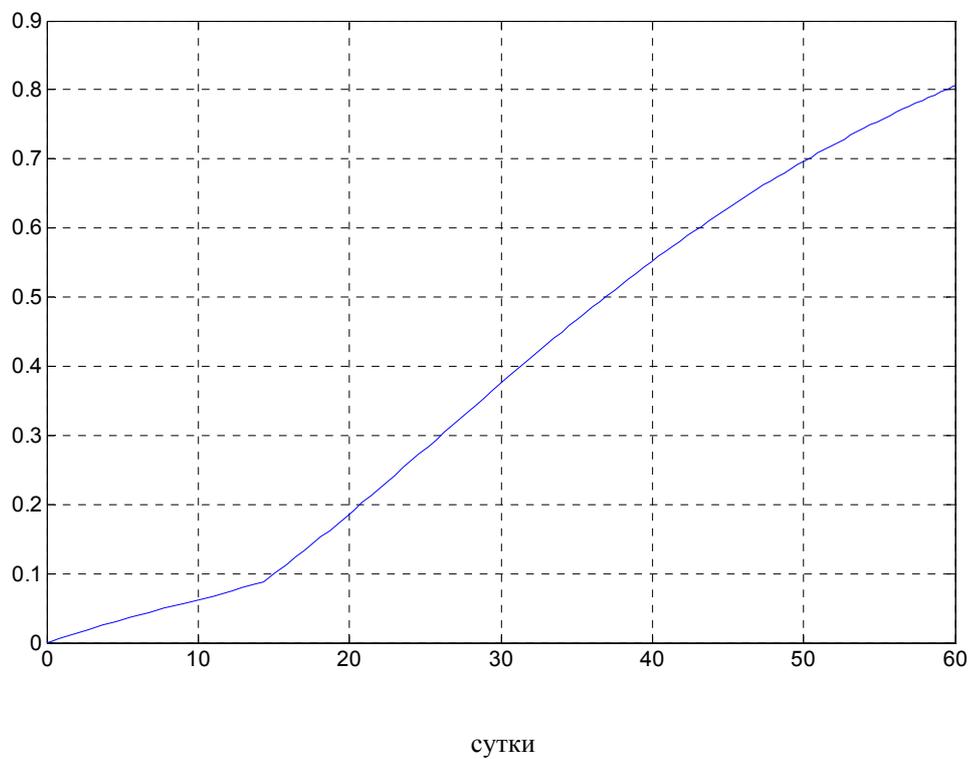
экз./дм²

Рис. 9. Динамика плотности рыб.

Таблица 2. Параметры математических моделей, определённые вычислительными экспериментами на моделях

$a_{1,1}=1$	$a_{1,6}=0.0025$	$a_{2,2}=0.01$	$a_{3,2}=0.001$	$a_{3,7}=0.01$	$a_{4,2}=0.01$	$a_{5,1}=0.005$
$a_{1,2}=0.07$	$a_{1,7}=0.0025$	$a_{2,3}=7$	$a_{3,3}=0.01$	$a_{3,8}=0.07$	$a_{4,3}=0.8$	$a_{5,2}=50$
$a_{1,3}=0.01$	$a_{1,8}=0.0025$	$a_{3,1}=2$	$a_{3,4}=0.01$	$a_{3,9}=0.01$	$a_{4,4}=8$	$a_{6,1}=0$
$a_{1,4}=0.07$	$a_{1,9}=0.0025$		$a_{3,5}=0.01$	$a_{3,10}=0.01$	$a_{4,5}=8$	$a_{6,2}=0.001$
$a_{1,5}=0.01$	$a_{1,10}=0.01$		$a_{3,6}=0.07$			$a_{6,3}=0.3$

Вычислительные эксперименты показали, что скорость изменения плотности в разных возрастных группах лепасов и конходерм заметно отличается. В частности, если плотность первой возрастной группы лепасов значительно выше и, главным образом, определяется конкуренцией между обрастателями, то плотность второй группы лепасов, в основном, определяется прессом крабов. Другая картина наблюдается у конходерм. Из рисунков 10 и 11 видно, что графики плотности конходерм имеют унимодальную форму. Причём максимальное значение плотности для первой и второй возрастных групп достигается через 6 и 8 дней соответственно. Влияние пресса хищников на конходерм значительно выше, чем на лепасов, поэтому через 2–3 недели наблюдается полное уничтожение первых. Подобное наблюдали и в природе. Важнейшее значение для динамики плотности обрастателей имеет их привлекающее влияние на оседающих на субстрат циприсов и хищников в воде вблизи него.

Заключение

Проведённые модельные исследования сообществ океанического обрастания показали приемлемое соответствие показателей разработанных нами концептуальных и математических моделей взаимодействия хищников и жертв количественным закономерностям организационно-функциональной структуры изученных биоценозов, наблюдаемым в природе.

Разработанные нами модели показали, что крабы и особенно рыбы –

сильнейшие модификаторы биоценозов океанического обрастания, значительно сдерживающие рост количества обрастателей. При «исключении» рыб наблюдаемая в вычислительных экспериментах картина заметно меняется. Количество конходерм резко увеличивается и становится близким по величине к количеству лепасов.

Использование математических моделей для описания динамики численности рассматриваемых видов является важной составляющей прогнозных оценок инвазии обрастателей и дальнейшего развития их биоценозов. Эти оценки могут быть использованы для управления возникновением и развитием рассматриваемых сообществ. Полученные результаты могут быть также применены для анализа инвазионных процессов иных видов и в других условиях обитания.

Аналогичные модели могут быть разработаны на данных по другим сообществам и для иных целей: анализа теоретических построений, исследований частных и общеэкологических закономерностей, мониторинга, биоиндикации вод, обучения методологии моделирования и др. Например, весьма перспективна разработка модельной системы для биологической индикации глобального потепления климата с помощью данных об инвазиях некоторых морских гидробионтов. Так, один из важных регионов для проведения подобных исследований – Баренцево море, где уникальным биоиндикатором температуры воды являются инвазии древоточца *Psiloteredo megotara* (Mollusca, Teredinidae) [Ильин, 1992a].

Необходимо отметить также, что данные о предполагаемых изменениях условий среды (в первую очередь, температуры и солёности воды) могут быть применены в моделях, подобных нашим, для прогнозирования инвазий гидробионтов в водоёмы России.

Поддержано Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» («Экологические предпосылки и последствия биологических инвазий чужеродных видов») и Соглашением № 8051 между МинОбрНауки, РАН и ИПЭЭ РАН (Разработка технологий оценки рисков и экологических способов контроля инвазий чужеродных видов организмов на территорию Европейской части России).

Литература

Александров Б.Г. Проблема переноса водных организмов судами и некоторые подходы к оценке риска новых инвазий // Морской экологичный журнал. 2004. Т. III, № 1. С. 4–17.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Мусаева Э.И., Сорокин П.Ю. Новый вселенец в Черное море – гребневик *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora, Lobata) // Океанология. 1989. Т. 29, № 2. С. 293–299.

Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам. Борок, 2003. С. 26–34.

Дгебуадзе Ю.Ю., Панов В.Е., Шестаков В.С., Дианов М.Б. Принципы создания национальной системы раннего предупреждения по чужеродным видам // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). 2-й Международный симпозиум по изучению инвазийных видов:

Тезисы докладов. Рыбинск; Борок, 2005. С. 18–19.

Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Бессонов С.А., Дергунова Н.Н., Ижевский С.С., Масляков В.Ю., Морозова О.В., Царевская И.Г. Общая концепция создания проблемно-ориентированного Интернет-портала по инвазиям чужеродных видов в Российской Федерации // РЖБИ. 2008. № 2. С. 9–21.

Ильин И.Н. Концептуальные основы моделирования океанического обрастания // Мониторинг океана. М.: ИОАН, 1986. С. 130–158.

Ильин И.Н. Морские древоточцы и меры борьбы с ними // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. М.: Наука, 1992а. С. 21–56.

Ильин И.Н. Пелагическое обрастание в тропических и субтропических водах океана // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. М.: Наука, 1992б. С. 77–111.

Ильин И.Н. Сообщества океанического обрастания и их взаимодействие с окружающей средой // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Четвертые Люблинские чтения. Тольятти, 2005. С. 85–95.

Ильин И.Н. Известные и возможные инвазии морских моллюсков семейств Teredinidae и Pholadidae (Bivalvia) в водах России и сопредельных стран // РЖБИ. 2008а. № 2. С. 38–46.

Ильин И.Н. Экология океанического обрастания в пелагиали. М.: Товарищество научных изданий КПК, 2008б. 242 с.

Ильин И.Н., Алещенко Г.М. Первая версия модели биоценоза пелагического обрастания в тропиках // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. М.: Наука, 1992. С. 192–196.

Ильин И.Н., Петросян В.Г. Проблемы и перспективы международного сотрудничества в изучении пелагического обрастания в Мировом океане // Тр. ВНИРО. 2010. Т. 149. С. 78–85.

- Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi tridentatus*: Crustacea, Brachyura) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. М., 1967. Т. 85. С. 136–177.
- Фенева И.Ю., Будаев С.В. Моделирование инвазионных процессов в условиях эксплуатационной конкуренции // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам. Борок, 2003. С. 35–48.
- Фенева И.Ю., Зилитинкевич Н.С. Зависимость демографических параметров и исхода конкуренции у ветвистых ракообразных от температуры // Экология. 2012. № 2. С. 112–117.
- Чухчин В.Д. Рапана (*Rapana bezoar*) на Гадаутской устричной банке // Тр. Севастопольской биологич. станции. Севастополь, 1961. Т. 14. С. 180–189.
- Alexandrov B., Zaitsev Yu. Chronicle of exotic species introduction into the Black Sea // The Black Sea ecological problems: Mat. Intern. Symp. OCNTI. Odessa, Ukraine, 2000. P. 14–19.
- Carlton J. T., Geller J. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms // Science. 1993. V. 261. P. 78–82.
- Dergunova N.N., Petrosyan V.G., Dgebuadze Y.Y. Priority targets for alien species control in Russia // J. Ecology and safety. 2012. V.6. P. 372–389.
- Evans F. Growth and maturity of the barnacles *Lepas hillii* and *Lepas anatifera* // Nature. 1958. V. 182, N 4644. P. 1245–1246.
- IMO Bulletin. To put an end to invasion of alien organisms as a result of their transportation with ballast water. October 1998. 21 p.
- Ruiz G.M., Carlton J.T., Grosholz E.D., Hines A.H. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent and consequences // American Zoologist. 1997. V. 37. P. 621–632.

MODELING OF INVASION AND FORMATION OF PELAGIC COMMUNITIES OF FOULING ORGANISMS IN THE OCEAN

© 2013 Iljin I.N., Petrosyan V.G., Bessonov S.A., Dergunova N.N.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
119071, Moscow, Russia, e-mail: iniljin2@gmail.com

The modeling results of the ocean fouling biocenoses origin and development in pelagic zone are presented. The developed models take into account the most important interactions of the main organisms of fouling (the dominants are crustaceans Lepadidae) in typical for invasion regions and depths and at favorable and permanent enough abiotic environmental factors. The interaction of planktonic, settling down to substrate larvae of *Lepas* and *Conchoderma* (Lepadidae), biofouling organisms *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, most widespread predators – crabs *Planes minutus* and fishes is modeled in the form of differential equations. Computing experiments have shown that the rate of the density change in the different age groups of the *Lepas* и *Conchoderma* differs markedly. The influence of the predators on the *Conchoderma* is markedly higher than that on the *Lepas*. The greatest importance for biofouling organism density dynamics has their attractive influence on cyprids and predators in the water near the substrate. The models have shown that crabs and especially fishes are the strongest modifiers of biocenoses of ocean biofouling, restraining greatly an increase of the fouling organisms' number. Upon "expulsion" of the fishes in computing experiments the quantity of *Conchoderma* increases sharply and becomes similar in the value to the quantity of *Lepas*. Numerical experiments have demonstrated that most important factors limiting ocean fouling are the rate of Lepadidae larvae settling down to the substrate, "attractiveness" of the fouling organisms for predators, eating up of these animals by predators. The models are in good correlation with experimental data of oceanographic buoy polygons.

The use of mathematical models for the forecasting evaluations of biofouling organisms' invasion and further development of their biocenoses is very promising and can't be replaced by other methods of research. Analogical models can be developed for other communities and sea areas, for example, for the forecasting of hydrobiont invasions into the sea and freshwater waterbodies of Russia.

Kew words: ocean fouling, modeling, invasion, biocenose, Lepadidae.

КОЛОНОК *MUSTELA SIBIRICA* В СРЕДНЕМ ПРИИРТЫШЬЕ

© 2013 Кассал Б.Ю.

ФГБОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет»,
Омск, Россия, 644099 (Омск, наб. Тухачевского, 14), BYKassal@mail.ru

Поступила в редакцию 12.01.2013

С 1830-х гг. колонок заселял Среднее Прииртышье с востока на запад по зоне лесов и с севера на юг из зоны лесов в зоны лесостепей и степей. Сначала происходило медленное нарастание численности, затем её подъём с 1.5–2-кратным превышением биотической ёмкости территории, затем спад численности и формирование циклических двукратных изменений численности с периодичностью в среднем 22.5 лет. Современная наибольшая плотность населения колонка отмечена в северной и центральной лесостепи, менее – в лесной зоне, наименьшая – в южной лесостепи и степи. При этом биотические связи колонка характеризуются как нейтраллизм, дополняемый элементами сотрапезничества (с барсуком, лаской, хорём степным, горностаем, норкой американской); антибиоз (аменсализм с куницей лесной, лисицей, корсаком, собакой енотовидной; конкуренция с соболем; хищничество со стороны росомахи); в ряде биотопов отношения с соболем и куницей лесной носят антагонистический характер. Для понимания причин циклических изменений численности сформировавшейся среднеиртышской популяции колонка необходимо проведение дополнительных исследований.

Ключевые слова: Среднее Прииртышье, ареал, численность и плотность населения, биотические связи, колонок *Mustela sibirica*.

Введение

На территории Омской области известно обитание 17 видов зверей отряда Хищные – Carnivore Bowdich, 1821. Из них семейству Куньи – Musteliadae Fischer von Waldheim, 1817 – принадлежит 11 видов, среди которых – Колонок *Mustela sibirica* Pallas, 1773 [Богданов и др., 1998; Сидоров и др., 2001, 2005; Малькова и др., 2003].

Известно, что в России колонок обитает на Урале, в южной и средней Сибири, на юге Дальнего Востока, на запад доходит до Предуралья и Волги. В Сибири северная граница ареала колонка проходит от 63° с. ш. на Урале, пересекая Обь, идёт на верховья Пура, а затем резко поднимается к северу в низовья Таза, почти доходя здесь до Северного полярного круга или немного выходя за него. К югу от этой границы колонок живёт по всей Сибири до Южного Алтая, где ареал выходит

за пределы страны; южная граница от Алтая идёт по Иртышу и северным областям Казахстана. За последние десятилетия ареал колонка расширился в Якутии, вдоль Охотского побережья, вид расселяется в Предуралье [Гептнер и др., 1967; Соколов, 1979; Флинт и др., 1970; Колонок..., 1977; Павлинов, 1999]. Однако констатационное описание границ распространения колонка не объясняет особенностей формирования его ареала в историческое время.

В процессе инвазии колонка в Среднее Прииртышье и его расселения по территории Омской области этот вид оказался интродуцентом в ранее сложившихся топических и трофических связях существующих биоценозов, в формировании которых наибольший интерес представляют аборигенные представители семейства куньих: горностаи, ласка, соболь, куница лесная, хорь степной, росомаха; представители

семейства псовых: лисица и корсак обыкновенный, а также расселившиеся сюда позже норка американская и собака енотовидная.

Интерес к колонку, как к инвазивному для Среднего Прииртышья биологическому виду, обусловлен наличием двух основных позиций. Первая из них: на территорию Среднего Прииртышья колонки проник в результате саморасселения с востока относительно недавно. Вторая: в процессе формирования популяции в Среднем Прииртышье этот вид вступал в биотические отношения с другими зверями, занимающими сходные экологические ниши, что не могло не влиять на их местные популяции. Ни та, ни другая позиции, несмотря на имеющиеся оценки и описания с нашим участием [Сидоров и др., 2007, 2009; Кассал, 2010-а, 2010-б], необходимому анализу не подвергались.

В связи с этим была сформулирована **цель** настоящей работы: оценить особенности формирования популяции колонка (*Mustela sibirica*) в Среднем Прииртышье на территории Омской области. Цель определила **задачи**:

- изучить особенности расселения колонка на территории Среднего Прииртышья;
- оценить трофический и топический компоненты экологической ниши, динамику численности и пространственное распределение колонка на территории Омской области;
- оценить биотические связи колонка и некоторых представителей семейств куньих и псовых в Среднем Прииртышье на территории Омской области;
- выявить особенности формирования популяции колонка на территории Омской области.

Материалы и методы

Настоящая работа охватывает полевыми наблюдениями период в 20 лет (с 1994 по 2012 г.). Исходные материалы получены во время экологических экспедиций по Омской области и при анализе биологического материала и архивных данных Омского областного

управления охотничьего хозяйства, а также при библиографическом исследовании. Картографический материал оформлен по методике Н.В. Тупиковой [1969], Н.В. Тупиковой, Л.В. Комаровой [1979]. Статистические оценки выполнены общепринятыми методами [Лакин, 1980].

Работа была проведена в Омской области, занимающей обширную территорию в пределах степной, лесостепной и лесной природных зон юго-западной части Западно-Сибирской равнины. Территория области простирается с севера на юг почти на 600 км (53–58° с. ш.) и с запада на восток – более чем на 300 км (70–76° в. д.). Она охватывает северную часть Ишим-Иртышского междуречья и довольно широкой полосой заходит на междуречье Иртыша и Оби. Географическое положение области определяет разнообразие её природных условий. Распределение растительности подчинено широтной зональности, отчётливо выраженной на равнинной территории. В южной части Омской области в степной и лесостепной зонах основная часть территории была подвержена длительному антропогенному воздействию, заметно трансформировавшему природные экосистемы. Но здесь и до настоящего времени сохранились ограниченные по площади участки с естественной степной, луговой и лесной растительностью. Северная часть области в лесной зоне занята преимущественно вторичными и отчасти первичными лесными сообществами, обширными болотами на водоразделах, пойменными и лесными лугами [Географический атлас..., 1981].

Основные результаты

Колонка является азиатским видом, его экологический оптимум располагается преимущественно в зоне маньчжурских и северокитайских дубовых и дубово-сосновых лесов, восточноазиатских смешанных вечнозелёных лесов из сосны и листопадных пород в предгорьях и на равнине Юго-Восточной, Восточной и Центральной Азии

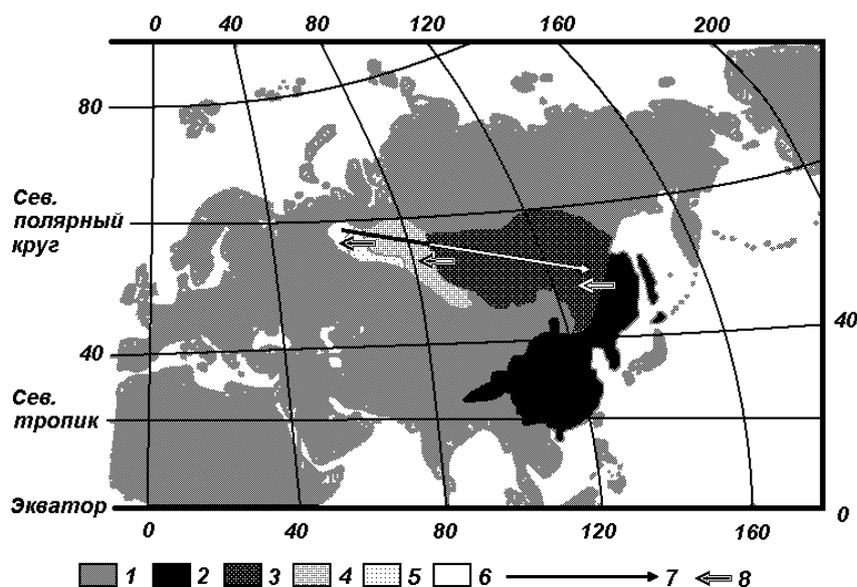


Рис. 1. Современный ареал колонка, обусловленный антропогенными воздействиями на природную среду: 1 – отсутствие колонка; 2 – изначальный исторический ареал в Юго-Восточной Азии и Приморье; 3 – расширение ареала в Восточную Сибирь; 4 – расширение ареала в Западную Сибирь; 5 – расширение ареала в Зауралье и на Урал; 6 – расширение ареала в Предуралье; 7 – направление последовательного хищнического освоения запасов соболя в XVII–XIX вв., с разрежением и уничтожением его местных популяций; 8 – направление расселения колонка на относительно свободные от соболя территории (авт.).

[Гептнер и др., 1967; Соколов, 1979; Павлинов, 1999]. Расселение колонка с востока на запад сначала по южной границе ангаридских лиственничных лесов и редколесью, а затем и уралосибирских таёжных и осиновоберёзовых лесов Северной Азии [Географический атлас..., 1981] началось с конца XVII – начала XVIII в. после последовательного присоединения участков Сибири к России и хищнического освоения имевшихся в ней запасов пушнины. Происходившее с запада на восток разрежение, а затем и полное уничтожение в ряде местообитаний местных популяций соболя, естественного конкурента колонка, освободило пространства для его саморасселения. Вследствие этого современный ареал колонка принял довольно странную форму, во многом обусловленную антропогенными воздействиями на природную среду (рис. 1).

Документального подтверждения темпов расселения колонка в направлении с востока на запад отследить не удалось, и, видимо, не удастся, по-

скольку оно происходило в те времена, когда описаний фауны, даже качественных, на этих территориях ещё не делалось. Однако ко времени расселения колонка в Среднем Прииртышье уже появились письменные источники сведений об этом виде, хотя и очень скудные.

О.В. Гончарова [Гончарова и др., 2001; Гончарова, 2003, 2004] провела исследование стоимостного состояния пушнины в 1830-е гг., особо отмечая, что во всей Тобольской губернии цена на шкурки колонка устанавливалась только в Тобольском округе. В Тюменском, Томском и Туринском округах в изученных ценовых документах (Табелях и Ведомостях) колонок не фигурировал [ГАОО, ф. 3, оп. 1, д. 1113, ч. 1, 2; Гончарова, Кассал, 2008]. Это же было характерно и для Берёзовского уезда [ГАОО, ф. 3, оп. 1, д. 620; Гончарова, Кассал, 2008]. Несмотря на отсутствие закупочных цен, в Томской губернии в 1830-е гг. шкурки колонка принимались в Томском, Канском, Кузнецком, Колывановском и Нарымском округах. Это является косвенным свидетельством

того, что расселение колонка на территории Обь-Иртышского бассейна началось в 1830-е гг. и происходило в широтном направлении с севера на юг, а в долготном – с востока на запад. Подтверждением является то, что в ясачных сборах с волостных крещёных и некрещёных татар, а также с остяков, после Большой переписи ясачных людей в 1863 г. в угодьях, отошедших из Тобольской в Томскую губернию, колонок отсутствует или упоминается единично в числе «других зверей» [ГАОО, ф. 3, оп. 1, д. 620, лл. 495–506; Кузнецов-Красноярский, 1893; Патков, 1893; Гончарова, Кассал, 2008]. Вместе с тем, в Нарымском крае в 1880-е гг. добывалось около 1000 колонок в год [Шостакович, 1882; Кириков, 1966].

Во второй половине XIX в., по собранным сведениям и личным наблюдениям И.Я. Словцова [1892], «...в пределах пространства между Омском, Петропавловском, Акмолинском и Атбасаром, количество обитающих в настоящее время млекопитающих животных весьма невелико». При этом отмечалось: «...колонка мы не встретили» [Словцов, 1892], что является подтверждением медленного расселения колонка в Среднем Прииртышье, к середине 2-й половины XIX в. ещё не достигшего в своём распространении на юг территорий южной лесостепи и степи.

Поскольку объёмный и детальный анализ пушного промысла в Западной Сибири был осуществлён с первой половины XVII в. [Гончарова и др., 2001; Гончарова, 2003, 2004; Гончарова, Кассал, 2008], а упоминание о добыче колонка на этой территории встречается только с середины 1-й половины XIX в., мы соглашаемся с известным мнением [Бобринский и др., 1946] о том, что до этого времени колонок встречался преимущественно к востоку от р. Енисей; только в середине XIX в. колонок стал широко расселяться в Западной Сибири, а приуральские области Европы заселил лишь к концу XIX в. [Бобринский и др., 1946]. Несогласие с этим мнением И.П. Лаптева [1958] и П.Б. Юргенсона,

составивших раздел о колонке в монографии «Млекопитающие Советского Союза» [Гептнер и др., 1967] и придерживавшихся мнения о том, что колонок населял Западную Сибирь и ранее, не является обоснованным и документально подтверждаемым.

На рубеже XIX–XX вв. колонок в лесостепи Обь-Иртышского бассейна стал многочисленным видом, демонстрируя популяционный пик численности. Известно, что колонок являлся объектом пушной охоты барабинских татар во второй половине XIX – первой трети XX в., занимавшим второе место в объёме добычи после горностая [Бараба..., 1893]. Колонка добывали зимой на озёрах, устанавливая плашки с приманкой в сооружённое из камыша подобие норы. Была распространена установка на тропах колонка деревянных ловушек давящего типа: черканов, кляпцев, пастей, плашек, петель из конского волоса или проволоки. Для поиска звериных троп и нор повсеместно использовались специально обученные собаки, при помощи которых практиковали загон колонка на дерево или в нору. Чтобы достать загнанного зверя, норы раскапывали специальными лопатами, а с дерева колонка снимали с помощью деревянного шеста с прикреплённой металлической петлёй. В верховьях рек Тартаса и Тары в загонной охоте с собаками применялось ружьё [Степанов, 1886]. В первой половине XX в. для ловли колонок местные охотники использовали железные капканы [Мягков, 2008]. Доходность звериного промысла в конце XIX в. была достаточно высокой: на деньги, вырученные за продажу одной шкурки колонка (1.00 руб.), инородец Тунужской волости мог купить овцу, или 2.85 пуда ржаной муки, или 4.55 фунта сахара, или 7.14 аршина холста, или 2.85 бутылки водки [Гончарова, Кассал, 2008; рассчитано по: ГАТО, ф. 234, оп. 1, д. 135, л. 234]. Поэтому продукция пушного промысла барабинских татар в основном имела товарное значение: шкурки добытых зверей обрабатывались и сдавались заготови-

телям в обмен на муку, крупу, сахар, масло, ткани [Мягков, 2008].

Сокращение размеров добычи звериного промысла сибирского населения – барабинских татар – во второй половине XIX в. было связано, прежде всего, с уменьшением численности промыслеваемого зверя, в первую очередь – соболя, уже немногочисленного в то время. К концу XIX в. «...в Барабинской волости звероловство, вследствие вырубки леса, падает с каждым годом всё более и более... Также и в Чойской волости добыча зверя значительно уменьшилась в сравнении с самым даже недалёким прошлым» [Бараба..., 1893]. Эти сведения иллюстрируют общую тенденцию сокращения пушных зверей и размеров их добычи в XIX в. Основными факторами уменьшения численности пушных зверей были приток пришлого населения, частые пожары и вырубка леса [Миддендорф, 1869; Ядринцев, 1880; Бараба..., 1893]. Сложившаяся ситуация способствовала распространению колонка и увеличению численности его популяции с расширением ареала в южную лесостепь и степь.

Одновременно происходило увеличение плотности населения колонка в лесной зоне Среднего Прииртышья [Шухов, 1928]. В Тарском округе в начале 1920-х гг. цены на шкурки колонка и объёмы его добычи росли каждый месяц. В 1920-е гг. заготовки горностаев и колонков по Тарскому, Тюменскому и Омскому уездам достигали 20 тысяч [Земля..., 2002]. В 1923 г., по данным Чановской торгово-заготовительной комиссии, цена на шкурки колонка 14 января 1923 г. была 5.00–7.00 руб. (в советских знаках образца 1923 г. она соответствовала 500–700 руб.), 16 января 1923 г. – 15.00 руб., 11 февраля 1923 г. – 25.00 руб., 21 марта 1923 г. – 30.00 руб., 25 марта 1923 г. – 40.00 руб., 28 марта 1923 г. – 50.00 руб. [ГАОО, ф. 27, оп. 1, д. 274; Гончарова, Кассал, 2008]. Только в феврале 1923 г. в Тарском р-не округа было учтено 1067 шкурок колонка по среднезаготовительной цене

10.00 руб. При этом 42% заготовок (447 шт.) было выполнено Тарским РО потребкооперации [ГАОО, ф. 27, оп. 1, д. 275; Гончарова, Кассал, 2008]. В 1923/1924 охотничье-промысловом сезоне было заготовлено 2455 шкурок колонка. Максимальное количество их было сдано Омсоюзу – 876 шкурок, на втором месте по заготовкам – Сибторг (527 шкурок), на третьем – Госторг (408 шкурок). Цены на пушнину в течение полугодия 1923/1924 г. с ноября по апрель постоянно росли. На бирже цена за шкурку колонка 1.11.1923 г. и 1.12.1923 г. была 2.00 руб./шт., 1.01.1924 г. – 2.25 руб., 1.02.1924 г. – 3.50 руб., 1.03.1924 г. – 4.00 руб. [ГАОО, ф. 27, оп. 1, д. 624; Гончарова, Кассал, 2008]. Наивысшая закупочная цена одной шкурки колонка в 1924 г. была характерна для Госторга, занявшего третье место в их заготовках, – 4.03 руб., наименьшая – для Госсельсклада, занявшего пятое место – 2.17 руб. [ГАОО, ф. 27, оп. 1, д. 624; Гончарова, Кассал, 2008]. В Томском округе с площади охотугодий в 321 501 км² добывалось в 1923/1924 г. – 29 048, в 1924/1925 г. – 15 155, в 1925/1926 г. – 35 349 шкурок колонка [Андреев, 1927]; только в одном Чулымском охотничьем хозяйстве Томского округа в 1920-е гг. ежегодно добывали 4000 шкурок колонка [Жаров, 1931]. В пушных заготовках Тарского округа в 1924/1925 г. указано 3354 шкурки, в 1925/1926 г. – 7430 шкурок; принимались они по средним синдицированным ценам 2.00 руб./шт. [Ушаков, 1925, 1926], что было ниже цены на шкурку горностаев на 11%. Сибторг Тарского отделения на 16.01.1915 г. закупил 181 шкурку колонка в среднем по цене 2.60 руб./шт. (ГАОО, ф. 27, оп. 1, д. 623; Гончарова, Кассал, 2008). К концу 1930-х гг. объёмы заготовок шкурок колонка сократились [Земля..., 2002].

По данным И.П.Лаптева [1958], южная граница ареала колонка в Среднем Прииртышье уже в 1950-х гг. проходила по Казахстану за пределами Омской обл., и на картограмме его распространения в южной степной части области

указана низкая плотность населения колонка, в подзоне лесостепи – средняя и в тайге – высокая [Лаптев, 1958]. По материалам заготовок шкур 1950–1955 гг. установлено, что в Омской обл. колонок добывался почти исключительно в лесной зоне в подзонах тайги и смешанных лесов, а также в северной лесостепи [Кадастр..., 2001]; его коллекционные сборы проводились в окрестностях г. Тары и в долине р. Иртыш [Строганов, 1962]. В течение 1950–1955 гг. больше всего колонка добывали в тайге Усть-Ишимского р-на – до 659 экз./год; очень много – в Тюкалинском (включая бывш. Солдатский) – 449 экз., Тарском (включая бывш. Васисский) – 418 экз., Тевризском – 386 экз., Большеуковском – 361 экз., Крутинском – 328 экз., Седельниковском р-нах – до 217 экз. Много шкурок колонка заготавливали в Знаменском, Колосовском и Саргатском р-нах – до 136–183 экз./год. В северных лесостепных р-нах области (Нижнеомский, Муромцевский, Называевский, Омский, Горьковский), добыча колонка в отдельные годы составляла до 18–76 особей. На территории р-нов, расположенных в южной лесостепи (Исилькульский, Калачинский, Любинский, Марьяновский, Москаленский, Оконешниковский), в 1-й половине 1950-х гг. сдавалось от 1 до 7 шкурок [Сидоров и др., 2007, 2009]. Южнее колонок обнаруживался очень редко, проникая местами в степь по поросшим кустарником берегам рек [Строганов, 1962].

После депрессии численности колонка в 1-й половине 1960-х гг., с середины 1960-х гг. началось медленное увеличение его численности, обусловленное освоением колонком новых для него угодий – поднятой целины и залежных земель, обильно заселяемых грызунами – его основными пищевыми объектами. К тому же «...в процессе вживания в местные биоценозы ондатра стала объектом питания ряда наземных хищников, в том числе колонка» [Чесноков, 1989], вследствие чего численность колонка также увеличилась.

Об этом свидетельствовали охотники и натуралисты: «...в Калачинском р-не возросло число колонка» [А.Д. Сулимов, устное сообщ., 1977]; «...в окрестностях с. Баслы есть следы... колонка» [А.Д. Сулимов, устное сообщ., 1979]; «...не случайно на оз. Кривом Большереченского и оз. Осинном Крутинского р-нов за истекший год... больше стало колонка» [Я.Н. Никитенко, устное сообщ., 1981]. Однако при этом было замечено, что «...росту их численности мешает перепромысел и недостаточная кормовая база», из-за чего численность «...колонка осталась на прежнем уровне – немногим более 10 000 особей» [А.Д. Сулимов, устное сообщ., 1977]. Это было началом очередной депрессии численности колонка на территории Омской области, пришедшейся на конец 1970-х – начало 1980-х гг. «...Сейчас я невольно сравниваю записки учёных об охотничьих богатствах тайги со сводками добычи пушного зверя последних лет и с грустью отмечаю, что колонка... у нас сегодня почти не видно. А ведь раньше они добывались, и причём в немалых количествах» [А.С. Петров, устное сообщ., 1979].

В 1980–2003 гг. начали появляться данные как о заготовках шкурок, так и о зимних учётах колонка в подзоне южной лесостепи и в зоне степи на территории Омской области, свидетельствуя о расширении ареала вида не только в восточном, но и в южном направлении [Сидоров и др., 2007, 2009]. По данным областного управления охотничьего хозяйства, численность заготавливаемых шкурок колонка на протяжении 1984–1988 гг. составляла 1170, 1095, 1492, 1533, 1686 штук, соответственно [Коршунов, 1990]. Однако прохождение пика численности колонка на территории Омской области в конце 1980-х гг., которое стимулировало увеличение добычи колонка, к началу 1990-х гг. превратилось в начало очередного уменьшения его численности. «По данным управления охотничьего хозяйства администрации области, за 1992 г. численность колонка составила 6.5 тыс.

особей» [В.А. Ратниченко, устное сообщ., 1993], уменьшившись почти на 40% по сравнению с пиковой. Объёмы добычи также уменьшились: «...Ежегодно управлением охотничьего хозяйства и его подведомственными госпромхозами заготавливаются ценные виды пушных зверей, в т.ч. 400 колонков» [В.А. Ратниченко, устное сообщ., 1993]; «Наша пушнина идёт и на аукционы: мех... колонка высоко ценится специалистами. Мы восстанавливаем, поддерживаем, охраняем многочисленных и разнообразных представителей сибирской фауны» [Г.Н. Мамонов, устное сообщ., 1992]; «Наше охотничье хозяйство... сдало в этом году 40 шкурок колонка» [Г.Н. Мамонов, устное сообщ., 1993].

В период 1960–2004 гг. единичные случаи заготовки шкурок колонка имели место почти во всех южных р-нах Омской обл., и присутствие вида в них было подтверждено данными зимних маршрутных учётов 1990–2004 гг. и информацией респондентов. В степных районах области, несмотря на указания в картограммах И.П. Лаптева [1958], колонок появился только в 1980–1990 гг. В Русско-Полянском р-не он и до настоящего времени очень редок и встречается лишь по отдельным болотам, заселённым ондатрой. На полях его нет совсем: здесь колонка добывают всегда случайно, по первому льду. В степных и южных лесостепных болотах Полтавского р-на колонка уже относительно много. В Нововаршавском и Черлакском р-нах он заселяет пойму р. Иртыш, озёра, скотомогильники; здесь колонок посещает курятники и сараи, где охотится за мышами и крысами; зимой в этих районах его регулярно отлавливают в хатках ондатры. В степной части Павлоградского р-на (на оз. Алабота) колонка стали встречать только с 1990 г., после массовых пожаров в зоне лесов на более северных территориях. В южной лесостепи в Таврическом р-не колонок живёт в пойме р. Иртыш и в окрестностях озёр, но встречается в лесополосах и берёзо-

вых колках. В Оконешниковском р-не численность колонка постепенно нарастает, чаще всего он встречается на озёрах и болотах и, гораздо реже, – в лесах. В Омском, Марьяновском, Москаленском и Исилькульском р-нах колонок довольно часто встречается по всему Камышловскому логу. В центральной лесостепи в Горьковском и Саргатском р-нах колонок обычен в пойме р. Иртыш, где часто селится по пойменным озёрам, протокам и прудам: здесь его добывают по первому снегу и в конце зимы [Сидоров и др., 2007, 2009]. К середине-концу 1990-х гг. отмечалось, что в Омской области «...наблюдается рост численности колонка, особенно заметный в зоне северной лесостепи и в Большеуковском р-не в очагах массового размножения водяной крысы» [Состояние численности..., 1996].

К концу XX в. сформировался территориальный оптимум колонка в северной лесостепи Среднего Прииртышья в Крутинском, Большереченском, Тюкалинском, Колосовском р-нах Омской области, где его биотопами были леса, поля, болота, но наиболее предпочтительные – берега рек и озёр. Здесь колонок живёт оседло, и из этих районов происходило его расселение в направлении на юг, в южную лесостепь и степь. При этом в Муромцевском р-не были отмечены миграции колонка в южном и западном направлениях, что полностью согласуется с общей тенденцией расселения вида [Сидоров и др., 2007, 2009]. В подтаёжных и таёжных биотопах колонок встречается повсеместно, но распространён неравномерно, преимущественно в долинах небольших рек, проток, ключей, на берегах озёр, болот и в сенокосных угодьях. Вглубь тайги колонок часто проникает на территории поселений человека и в сельскохозяйственные угодья [Сидоров и др., 2005].

При 200-летней длительности существования колонка в Среднем Прииртышье этот вид достиг численности, сопоставимой с численностью некоторых других кунных: лишь в лесной зоне она меньше, чем у соболя, горноста и хоря

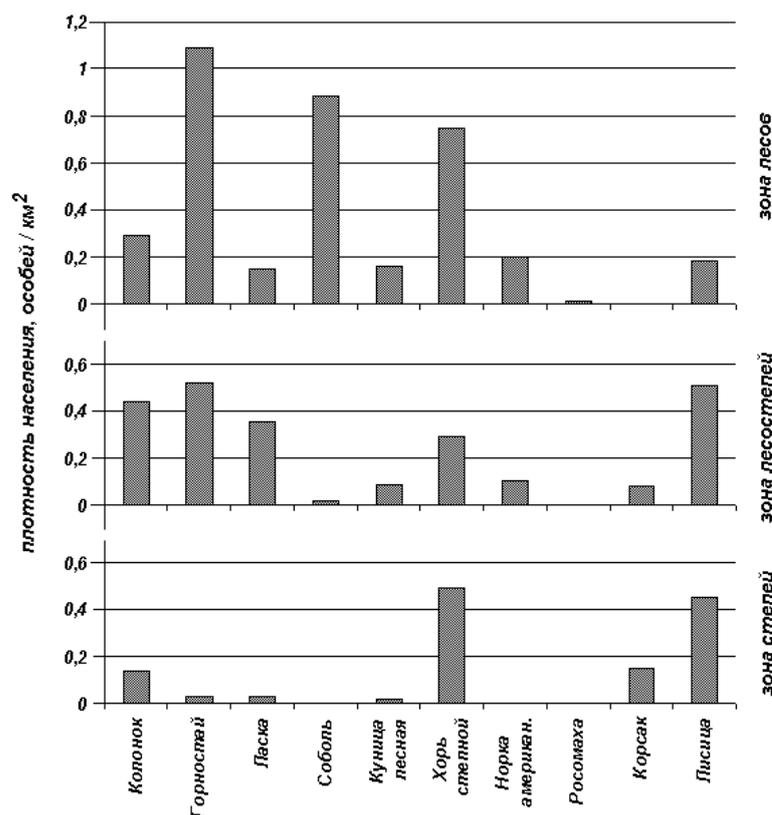


Рис. 2. Соотношение плотностей населения некоторых представителей куньих и псовых на территории Омской области, среднемноголетние данные зимних маршрутных учётов 1994–2012 гг.

степного; в лесостепной зоне (в северной и центральной лесостепи) – меньше, чем у горностая и лисицы; в южной лесостепи и в степной зоне – меньше, чем у хоря степного, лисицы и корсака (рис. 2).

Имеющаяся информация позволила не только анализировать показатели плотности населения колонка в различных р-нах Омской области в пределах природных зон, но и выстроить динамику численности колонка в Среднем Прииртышье на территории Омской области в 1830–2012 гг. (рис. 3).

Поскольку до 1949 г. количественные показатели для построения динамики численности отсутствовали, нами на основании качественных данных построена статистическая модель, для которой известно время инвазии вида в Среднее Прииртышье на современную территорию Омской области в течение десятилетия 1830-х гг. Последовавшее за этим начало расселения на территории происходило с 1860-х гг., и к концу XIX в. колонок заселил территории леса

и северной и центральной лесостепи, а к началу XX в. начал освоение территории южной лесостепи и степи. К середине XX в. произошло окончательное распределение колонка в Среднем Прииртышье на территории Омской области, и его численность пришла в соответствие с биотической ёмкостью биотопов, в результате чего начали происходить циклические двукратные изменения численности вида в составе сформировавшейся среднеиртышской популяции. В 1950-х гг. наблюдалась первая депрессия численности; в конце 1960-х гг. – восстановление численности до соответствия максимальной ёмкости биотопов; на рубеже 1970–1980-х гг. – вторая депрессия численности; в 1990-х гг. произошло очередное восстановление соответствия численности популяции и биотической ёмкости биотопов; в середине 2000-х гг. очередная депрессия численности приобрела затяжной характер и продолжается до настоящего времени. Сложившаяся

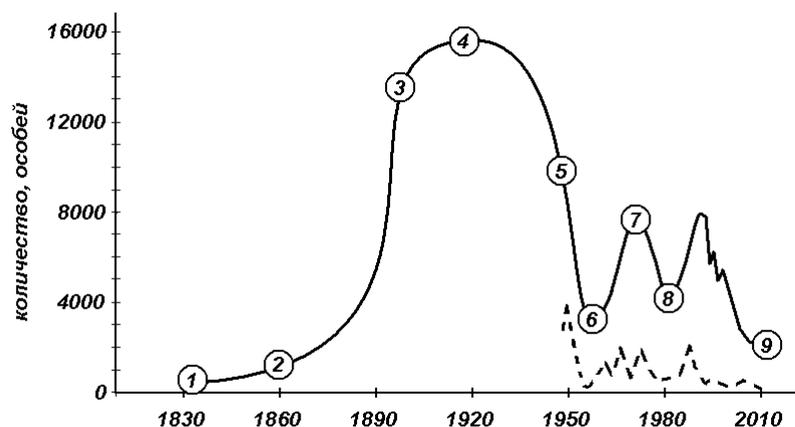


Рис. 3. Изменение численности колонка в Среднем Прииртышье на территории Омской области в 1830–2012 гг.: до 1949 г. – статистическая модель; пунктиром указаны объёмы официальной добычи; 1 – инвазия вида на территорию; 2 – начало расселения на территории; 3 – полное освоение территории леса и северной и центральной лесостепи; 4 – освоение территории южной лесостепи и степи; 5 – приведение численности в соответствие с биотической ёмкостью биотопов; 6 – первая депрессия численности и начало формирования её циклических изменений; 7 – восстановление соответствия численности популяции и биотической ёмкости биотопов; 8 – вторая депрессия численности, обусловленная естественными причинами и усугублённая перепромыслом; 9 – последняя депрессия численности, обусловленная климатическими и биотическими причинами.

динамическая картина изменения численности популяции колонка на территории Омской области характерна для инвазивного вида, попавшего в благоприятные условия существования. Она демонстрирует медленное нарастание численности непосредственно после инвазии, затем характерный подъём численности с 1.5–2-кратным превышением биотической ёмкости территории, затем неизбежный спад численности и формирование «волн жизни» – циклических изменений – от максимальных показателей численности, соответствующих наибольшей биотической ёмкости среды, до минимальных.

Современная максимальная ёмкость биотопов колонка составляет около 8 тыс. особей, минимальная – около 4 тыс. особей, преимущественно за счёт местообитаний северной и центральной лесостепи. Периодичность изменений численности популяции колонка в Среднем Прииртышье в период 1949–2012 гг. составила 20–25 лет (в среднем 22.5 года). Это свидетельствует об успешности освоения имеющегося на территории Среднего Прииртышья спектра кормов колонка.

Колонок поедает в сутки пищи примерно от 20 до 40% общей массы тела [Терновский, 1977], всего 100–120 г [Гептнер и др., 1967]. По типу питания колонок принадлежит к группе, переходной от типичных хищников мышеедов (ласка) к многоядным хищникам (настоящие куницы) [Гептнер и др., 1967]. Основу его питания во все сезоны года составляют полёвки, мыши, хомяки, мелкие воробьиные; замещающие корма – лягушки, яйца и птенцы, зайцы, ондатра, рыба. Основа питания колонка на территории Омской обл. – млекопитающие (80±2.6% по просмотру желудков и 92±5.4% по данным тропления); птицы составляют 5±2.8% по просмотру желудков и 8±5.4% по материалам тропления [Елфимова и др., 2005]. При добыче животного, которого достаточно для утоления голода, он заканчивает охотиться [Терновский, Терновская, 1994]. Но ему свойственно делать запасы пищи, которые иногда бывают значительными – до 16 мышей и более [Фетисов, 1942; Сасов, 1965].

Наиболее сильно спектр кормов перекрывается у колонка с хорём степным ($r=0.99$; $p=0.001$) за счёт совместного

освоения ресурсов мелких мышевидных грызунов разных видов, включая полёвку водяную, а также сусликов, хомяка обыкновенного, ондатру и птиц разных видов, преимущественно воробьинообразных. Столь же сильно перекрывается спектр кормов у колонка с горностаем ($r=0.98$; $p=0.001$) и лаской ($r=0.94$; $p=0.001$) за счёт конкурентного освоения мелких мышевидных грызунов разных видов, птиц разных видов, преимущественно воробьинообразных, и их яиц. Сильно перекрывается спектр кормов у колонка с корсаком ($r=0.97$; $p=0.001$) и лисой обыкновенной ($r=0.93$; $p=0.001$) за счёт конкурентного освоения мелких мышевидных грызунов разных видов, включая полёвку водяную, а также сусликов, хомяка обыкновенного, ондатру и птиц разных видов, преимущественно воробьинообразных. При этом совпадение спектра кормов у колонка с лисой обыкновенной летом ($r=0.99$; $p=0.001$) значительно сильнее, чем зимой ($r=0.62$; $p=0.001$), за счёт снижения в зимнем рационе лисы почти наполовину доли мелких мышевидных грызунов и птиц разных видов, преимущественно курообразных, и возрастанию долей зайца-беляка и других кормов, в том числе падали. Совпадение спектра кормов у колонка и соболя ($r=0.92$; $p=0.001$) выше, чем у колонка и куницы лесной ($r=0.85$; $p=0.001$) как за счёт мелких мышевидных грызунов, так и за счёт птиц разных видов, преимущественно курообразных, и их яиц, что во многом связано с преимущественно наземным добыванием корма колонком и соболем, и древесным – куницей лесной. При этом совпадение спектра кормов у колонка с куницей лесной летом ($r=0.90$; $p=0.001$) значительно сильнее, чем зимой ($r=0.62$; $p=0.001$), за счёт повышения в зимнем рационе куницы лесной долей белки обыкновенной, зайца-беляка и кедровых орехов. У колонка с барсуком обыкновенным спектр кормов совпадает лишь частично ($r=0.51$; $p=0.001$) за счёт совместного освоения ресурсов мелких мышевидных грызунов в весенне-летний период и птиц разных

видов – в летне-осенний период. С росомарой колонок за корма фактически не конкурирует: их спектры питания почти не совпадают ($r=-0.05$; $p=0.001$). Таким образом, вследствие преобладания в пищевом рационе колонка мелких мышевидных грызунов, включая полёвку водяную, а также сусликов и хомяка обыкновенного, его основными конкурентами являются куницы миофаги, с которыми имеется наибольшее перекрытие экологических ниш по трофическому компоненту.

После того как колонок расселился по Среднему Прииртышью, на эту территорию вселилась сначала норка американская, а затем – собака енотовидная, составившие трофическую конкуренцию колонку. Норка европейская на территории СП вымерла, памятником чему является её занесение в Красную книгу Омской области [2005] со статусом 0 – вероятно исчезнувший вид, нахождение которого в природе не подтверждено более 20 лет, который при переиздании этого природоохранного документа в 2015 г. логически должен быть заменён на статус 00 – вымерший вид. Совпадение спектра питания у колонка и норки американской достаточно велико ($r=0.82$; $p=0.001$) в основном за счёт совместного освоения не только ресурсов мелких мышевидных грызунов и птиц разных видов, но и полёвки водяной, ондатры и бурузубок. Совпадение спектра питания у колонка и собаки енотовидной ещё больше ($r=0.85$; $p=0.001$) за счёт совместного освоения ресурсов мелких мышевидных грызунов, птиц разных видов и разнообразной падали (рис. 4).

К настоящему времени на территории Среднего Прииртышья колонок распространился не только в лесной зоне, но и в лесостепной, и даже степной. При этом наибольшая плотность населения колонка наблюдается в лесостепных районах Омской области с высоким уровнем обводнённости территории: Крутинском, Саргатском, Тюкалинском, Называевском, Большереченском, Колосовском (более 0.40 особи/10 км²).

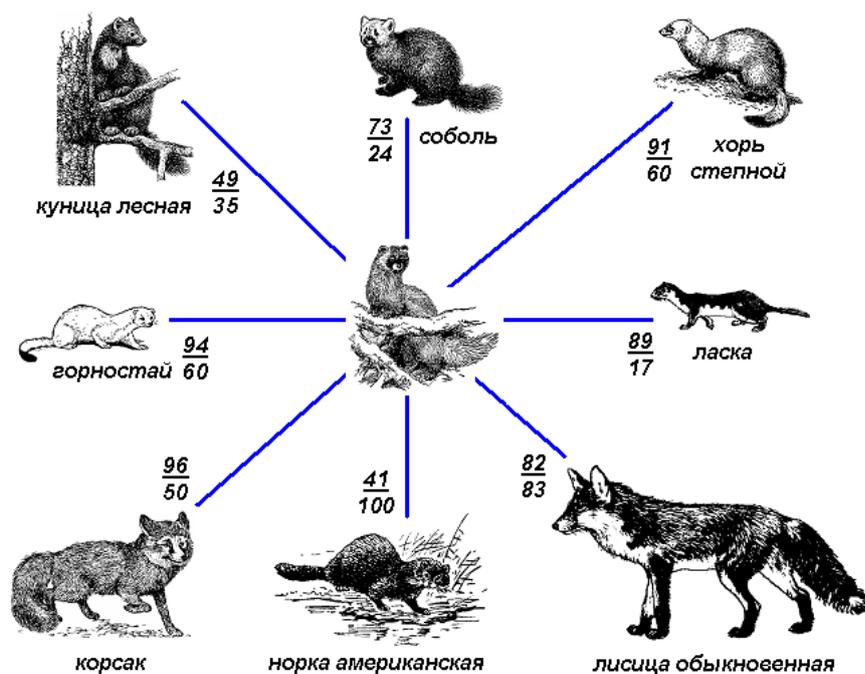


Рис. 4. Совмещение экологических ниш колонка и некоторых мелких хищников в Среднем Прииртышье по трофическому компоненту: в числителе – совместная доля (%%) для мелких мышевидных грызунов; в знаменателе – для птиц разных видов, их яиц и птенцов (авт.).

Совместного использования колонком территории с норкой американской в этой зоне не происходит, и биотопы заселяются видами независимо ($r=0.05$; $p=0.001$), как и с лаской ($r=0.06$; $p=0.001$). С барсуком обыкновенным колонок использует биотопы совместно в слабой степени ($r=0.27$; $p=0.001$), с лисицей обыкновенной – в средней степени ($r=0.41$; $p=0.001$), как и с куницей лесной ($r=0.48$; $p=0.001$) и хорьком степным ($r=0.64$; $p=0.001$). В сильной степени колонок совместно использует биотопы этой зоны лишь с расселяющимся на эту территорию в период увеличения численности корсаком ($r=0.75$; $p=0.001$) и постоянно обитающим здесь горностаем ($r=0.78$; $p=0.001$). С проникающим в отдельные биотопы северной лесостепи в периоды сильного увеличения численности соболем колонок вступает в антагонистические отношения, и эти виды, хотя и в очень слабой степени, но конкурируют за территорию ($r=-0.03$; $p=0.001$) (рис. 5).

Наименьшая плотность населения колонка наблюдается в южных лесостепных и степных районах Омской

области (менее 0.2 особи/10 км²). Совместного использования колонком территории с хорьком степным в этой зоне не происходит, и биотопы заселяются видами независимо ($r=0.02$; $p=0.001$), как и с лаской ($r=0.01$; $p=0.001$). С барсуком обыкновенным колонок использует биотопы совместно в слабой степени ($r=0.25$; $p=0.001$), с лисицей обыкновенной – в средней степени ($r=0.68$; $p=0.001$). Колонок вступает в антагонистические отношения с постоянно обитающим на этой территории корсаком ($r=-0.18$; $p=0.001$) и горностаем ($r=-0.30$; $p=0.001$). С проникающей в отдельные биотопы южной лесостепи в периоды значительного увеличения численности куницей лесной колонок также вступает в антагонистические отношения из-за территории ($r=-0.23$; $p=0.001$).

В лесных районах Омской области плотность населения колонка средняя (0.21–0.40 особи/10 км²); при этом следует отметить, что полученные показатели высокой плотности населения колонка в Усть-Ишимском, Знаменском и Седельниковском р-нах Омской области весьма сомнительны в своей

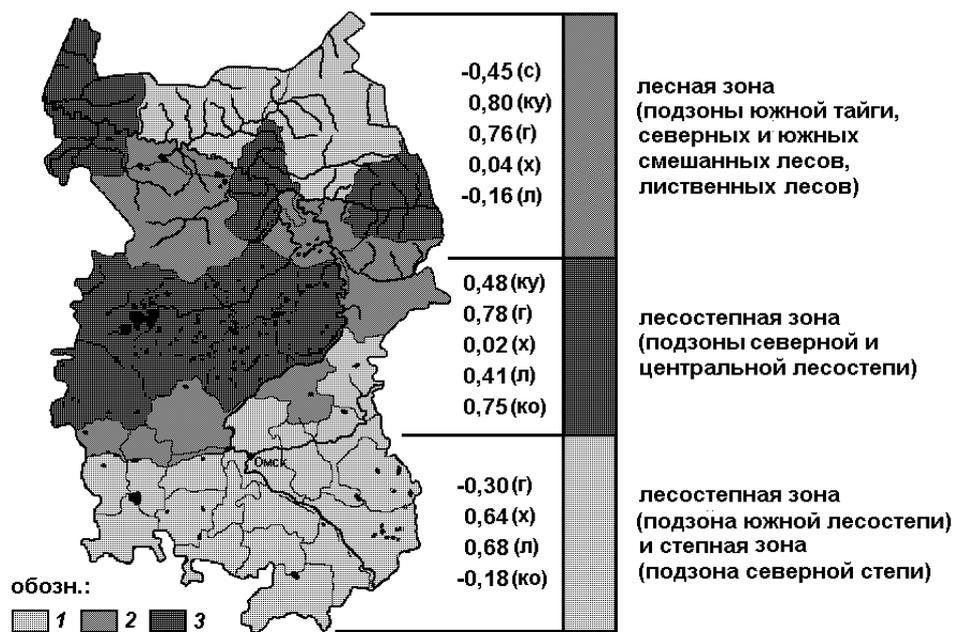


Рис. 5. Распределение колонка на территории Омской области в 1994–2012 гг., в том числе в среднем в природных зонах (столбцы справа), среднегодовые данные зимних маршрутных учётов: 1 – низкая плотность населения (менее 0.2 особи/10 км²); 2 – средняя плотность (0.21–0.40 особи/10 км²); 3 – высокая плотность (более 0.40 особи/10 км²); в том числе в зависимости от присутствия основных трофических и топических конкурентов с различным сопряжением плотности распределения в разных природно-климатических зонах ($-0.45 < r < 0.80$; $p = 0.001$): с – соболя; ку – куницы лесной; г – горностая; х – хоря степного; л – лисицы обыкновенной; ко – корсака.

достоверности из-за недостаточного уровня профессионализма людей, проводивших в них зимние маршрутные учёты. Совместного использования колонком территории с барсуком в этой зоне не происходит, и биотопы заселяются видами независимо ($r=0.001$; $p=0.001$), как и с хорём степным ($r=0.04$; $p=0.001$) и с росмахой ($r=0.15$; $p=0.001$). С норкой американской колонки использует биотопы совместно в слабой степени ($r=0.32$; $p=0.001$), с горностаем – в сильной степени ($r=0.76$; $p=0.001$), как и с куницей лесной ($r=0.80$; $p=0.001$) и с лаской ($r=0.96$; $p=0.001$). С постоянно обитающей в этой зоне лисицей колонки вступает в антагонистические отношения, и эти виды, хотя и в слабой степени, но конкурируют за территорию ($r=-0.16$; $p=0.001$). В средней степени выражена конкуренция колонки при совместном освоении территории с соболем, отношения с которым в ряде биотопов приобретают антагонистический характер ($r=-0.45$; $p=0.001$).

Биотопические отношения колонки с собакой енотовидной ни в одной из природных зон охарактеризовать пока не удаётся из-за недостатка информации, вследствие относительно недавнего её расселения на территорию Среднего Прииртышья.

Обратная динамика численности в противофазе её изменений наблюдается для всей популяции на территории лесной зоны области у колонки относительно соболя ($r=-0.52$; $p=0.001$), что подтверждается и обратными показателями распределения плотности населения, слабо выраженными для занимаемой территории ($r=-0.08$; $p=0.001$), в том числе и в северной лесостепи ($r=-0.03$; $p=0.001$), где колонки обитает постоянно, и куда соболь расселяется только в периоды значительного увеличения своей численности. Но на территории лесной зоны области, в местах постоянного обитания соболя, противофазные изменения показателей плотности населения этих видов приобретают значимые величины ($r=-0.45$; $p=0.001$).

Наиболее выраженные противофазные изменения численности для всей популяции на территории области у колонка проявляются относительно куницы лесной ($r=-0.83$; $p=0.001$), причём через изменение плотностей этот антагонизм не выражается на совместно обитаемых территориях нигде, кроме южной лесостепи ($r=-0.23$; $p=0.001$), где условия обитания для обоих видов не оптимальны.

Выраженные противофазные изменения численности для всей популяции на территории области у колонка проявляются относительно лисицы ($r=-0.64$; $p=0.001$) и корсака ($r=-0.51$; $p=0.001$). Причём через изменение плотностей этот антагонизм не выражается на совместно обитаемых территориях нигде, кроме совместного обитания с лисицей в лесной зоне ($r=-0.16$; $p=0.001$), а с корсаком – в степной ($r=-0.18$; $p=0.001$).

У колонка и горноста я наблюдаются фазные изменения численности для популяций в целом на территории всей Омской области, происходящие с высокой синхронностью ($r=0.86$; $p=0.001$), что наиболее вероятно объясняется сходными реакциями на изменение численности их основного корма – мелких мышевидных грызунов. В зонах леса и лесостепи эти изменения плотности населения тоже носят фазный характер ($r=0.76-0.78$; $p=0.001$), но в зоне степи она приобретает противофазный характер ($r=-0.30$; $p=0.001$), являясь свидетельством в определенной степени антагонизма между этими видами.

Со всеми другими видами мелких хищников (хорь степной, ласка, норка американская, барсук) у колонка наблюдаются относительно синхронные фазные изменения численности как на уровне всей популяции, так и в распределении плотностей населения в области в целом, и в ее отдельных природно-климатических зонах – лесной, лесостепной и степной. При этом наиболее независимые показатели изменения численности и распределения плотности населения наблюдаются у колонка и

барсука обыкновенного. Для сопоставления показателей численности и плотности населения колонка и росوماхи отсутствует репрезентативная выборка для росوماхи ввиду её малочисленности и редкости [Красная книга..., 2005]; для колонка и собаки енотовидной отсутствует репрезентативная выборка ввиду начавшегося лишь в недавнее время и продолжающегося расселения собаки енотовидной по территории области [Сидоров и др., 2007, 2009].

Биотические связи колонка и некоторых мелких хищников семейств куньих и псовых в Среднем Прииртышье с момента его вселения на территорию Омской области можно охарактеризовать следующим образом (табл. 1).

С рядом видов у колонка сформировались отношения нейтралитета, дополняемого элементами сотрапезничества: с барсуком – во всех зонах; с лаской – с резко ослабевающим сотрапезничеством за пределами лесной зоны, а с хорьком степным – за пределами лесостепной зоны. У колонка с горностаем нейтралитет с элементами сотрапезничества в лесной и лесостепной зонах переходит в антибиоз в форме аменсализма в степной зоне.

С рядом видов у колонка сформировались отношения антибиоза в различных формах: аменсализма с куницей лесной и с лисицей, слабо выраженного в степной зоне, но усиливающегося по мере облесённости территории; аменсализма с корсаком, слабо выраженного в лесостепной зоне, но усиливающегося по мере остепнения территории; конкуренции с соболем, наиболее выраженной в лесной зоне; хищничества со стороны росوماхи, наиболее сильно проявляющегося в лесостепной зоне.

После вселения в Среднее Прииртышье норки американской у колонка сформировались с ней отношения нейтралитета с элементами сотрапезничества в лесной зоне и с частичным комменсализмом в форме нахлебничества в ближайших окрестностях водоёмов лесостепной и степной зон; после вселения собаки енотовидной – отношения

Таблица 1. Виды биотических связей колонка и некоторых мелких хищников семейств куньих и псовых в Среднем Прииртышье на территории Омской области (авт.)

Вид	Форма биотической связи
Барсук	Нейтрализм с элементами сотрапезничества во всех зонах
Норка американская	Нейтрализм с элементами сотрапезничества в лесной зоне и с частичным комменсализмом в форме нахлебничества в ближайших окрестностях водоёмов лесостепной и степной зон
Ласка	Нейтрализм с элементами сотрапезничества, резко ослабевающего за пределами лесной зоны
Хорь степной	Нейтрализм с элементами сотрапезничества, резко ослабевающего за пределами лесостепной зоны
Горностай	Нейтрализм с элементами сотрапезничества, в степной зоне переходящий в антибиоз в форме аменсализма
Собака енотовидная	Антибиоз в форме аменсализма, характеристика которого пока невозможна из-за недостатка данных
Лисица	Антибиоз в форме аменсализма, слабо выраженного в степной зоне, усиливающегося по мере облесённости территории
Корсак	Антибиоз в форме аменсализма, слабо выраженного в лесостепной зоне, усиливающегося по мере остепнения территории
Куница лесная	Антибиоз в форме аменсализма, слабо выраженного в лесной зоне, усиливающегося по мере остепнения территории
Соболь	Антибиоз в форме конкуренции, наиболее выраженной в лесной зоне
Росомаха	Антибиоз в форме хищничества, наиболее сильно проявляющегося в лесостепной зоне

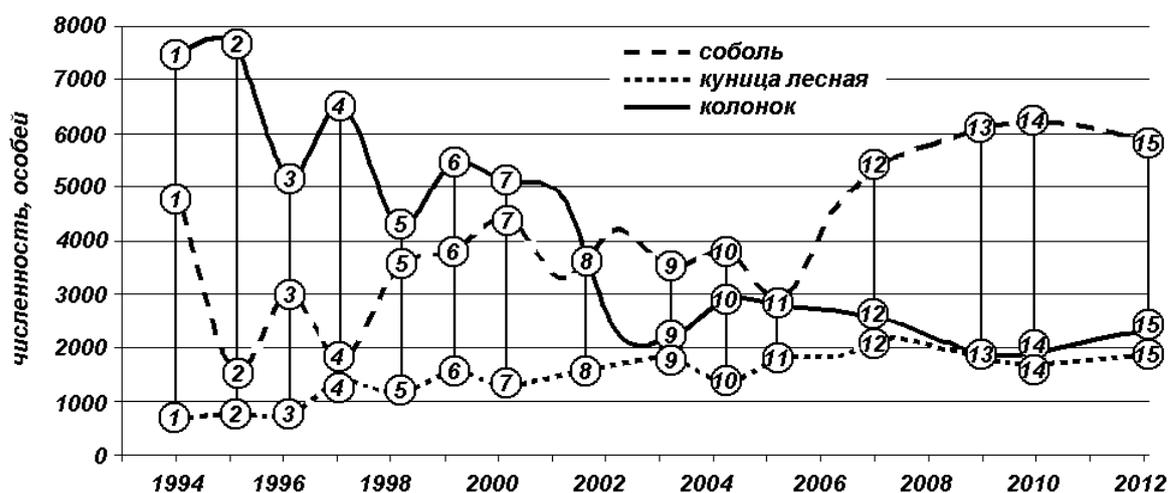


Рис. 6. Сопряжённая динамика численности колонка, соболя и куницы лесной в Среднем Прииртышье на территории Омской области в 1994–2012 гг.: ф-1...ф-15 – показатели численности, комментарии в тексте.

антибиоза в форме аменсализма, характеристика которого пока невозможна из-за недостатка данных.

Обсуждение

Для понимания процессов, обуславливающих изменения численности колонка в Среднем Прииртышье на терри-

тории Омской области, нами была рассмотрена сопряжённая динамика численности колонка и тех видов куньих, от которых он зависит в наибольшей степени, за последние 20 лет (рис. 6).

При том, что в 1994 г. общая численность колонка на территории Омской области была в 1.5 раза больше,

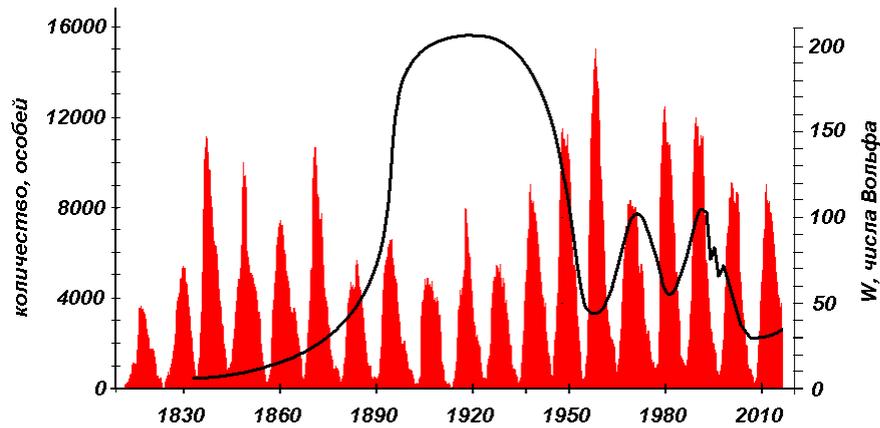


Рис. 7. Сопоставление показателей численности колонка в Среднем Прииртышье на территории Омской области и солнечной активности в 1800–2012 гг. (авт.).

чем соболя, и в 10 раз больше, чем куницы лесной (здесь и далее по абзацу: рис. 1; ф-1), в зоне лесов – в основном месте обитания соболя – численность колонка была в 3 раза меньше численности соболя. Поэтому, с резким снижением численности соболя, численность колонка в этой зоне увеличилась, отразившись на общей динамике численности этого вида (ф-2). С увеличением численности соболя в лесной зоне, при стабильных показателях численности куницы лесной в северной лесостепи, численность колонка уменьшилась в 1.5 раза (ф-3). В последующие годы ситуация со спадом и подъёмом численности соболя повторилась (ф-4... ф-5), но теперь это вызвало некоторое увеличение численности куницы лесной в северной лесостепи. Дальнейший рост численности куницы и её активное проникновение в лесную зону, при незначительно увеличившейся там численности соболя, вначале не сказалось на подъёме численности колонка (ф-6), но в последующие годы, при мало меняющейся численности соболя и некотором увеличении численности куницы лесной (ф-7), привело не только к снижению численности колонка (ф-8), но и к резкому снижению его численности в лесной зоне, что отразилось на общих показателях его численности (ф-9). В последующем, при сохранении показателей численности соболя, численность колонка частично восстанавливалась только с некоторым уменьшением

численности куницы лесной (ф-10... ф-11), а с ростом численности соболя, при сохранении численности куницы лесной, сохранялась на уровне невысоких показателей (ф-12...ф-13...ф-14). Однако, с незначительным снижением численности соболя в 2012 г., колонок так же незначительно увеличил свою численность (ф-15).

При этом нами замечено, что с 1949 по 2009 г. подъёмы и спады численности колонка удивительно точно совпадают с пиками солнечной активности, выраженной числами Вольфа (рис. 7), как в фазе, так и в противофазе изменений, что соответствует сдвоенному периоду солнечной активности.

Наиболее вероятно, это связано с циклическими изменениями численности мелких мышевидных грызунов разных видов, являющихся основным кормом для колонка, зависимость циклических изменений численности которых от солнечной активности известна [Теплов, 1960; Терновский, Данилов, 1965]. При совпадении пиков численности грызунов возникает изобилие пищи для колонка, и его популяционный ответ проявляется в увеличении численности, формируя динамический пик. В результате количество активных самцов колонка становится велико, количество прохлостовавших самок минимально или вовсе отсутствует, их оплодотворяемость высокая, щенность проходит без осложнений, щенки развиваются нормально и их выживаемость большая.

Таблица 2. Основные сценарии изменения численности колонка в зависимости от изменения численности грызунов – основных пищевых объектов в Среднем Прииртышье на территории Омской области (авт.)

Сценарий №	Грызуны – первостепенные пищевые объекты		Количественное потребление колонком	Отношения с трофическими конкурентами за потребление		Численность колонка
	Виды-А*	Виды-Б*		Видов-А	Видов-Б	
1	Увеличение численности	Увеличение численности	Пропорциональное потребление видов-А и видов-Б	Отсутствие напряжённости	Отсутствие напряжённости	Увеличение, наибольшая
2	Увеличение численности	Уменьшение численности	Преимущественное потребление видов-А	Отсутствие напряжённости	Возрастание напряжённости	Изменение, обычно в сторону увеличения
3	Уменьшение численности	Увеличение численности	Преимуществование видов-Б	Возрастание напряжённости	Отсутствие напряжённости	Изменение, обычно в сторону уменьшения
4	Уменьшение численности	Уменьшение численности	Переключение на второстепенные пищевые объекты	Возрастание напряжённости	Возрастание напряжённости	Уменьшение, наименьшая

* Примечание: виды-А реагируют на повышение солнечной активности фазным изменением численности, виды-Б – противофазным.

При этом на пики солнечной активности приходится как спады, так и подъёмы численности колонка. В соответствии с этим, изменения численности колонка в зависимости от изменения численности грызунов, основных пищевых объектов в Среднем Прииртышье на территории Омской области, происходит по четырём основным сценариям (табл. 2).

Если у большинства видов грызунов, пищевых объектов колонка, происходит одновременное увеличение численности, это приводит к отсутствию напряжённости трофической конкуренции с другими их потребителями, пропорциональному, в соответствии с возросшей численностью, потреблению грызунов колонком, и увеличению его численности, в соответствии с наибольшими показателями биотопической ёмкости.

При увеличении численности одних видов грызунов, с уменьшением численности других видов грызунов, пищевых объектов колонка, происходит изменение спектра потребляемых кормов колонка, и возрастание напряжённости трофической конкуренции с хищниками – потребителями видов грызунов с уменьшившейся численностью. В случае, если происходит увеличение численности тех видов грызунов, которые являются доминирующими в спектре питания колонка, его численность увеличивается; в случае, если эти виды грызунов численно уменьшаются, численность колонка тоже уменьшается.

Если у большинства видов грызунов, пищевых объектов колонка, происходит одновременное уменьшение численности, это приводит к возрастанию напряжённости трофической конкуренции с другими их потребителями, пропорциональному, в соответствии с сократившейся численностью, потреблению грызунов колонком, с переключением его на второстепенные корма, и уменьшению его численности, в соответствии с наименьшими показателями биотопической ёмкости.

В Среднем Прииртышье на территории Омской области все четыре основных

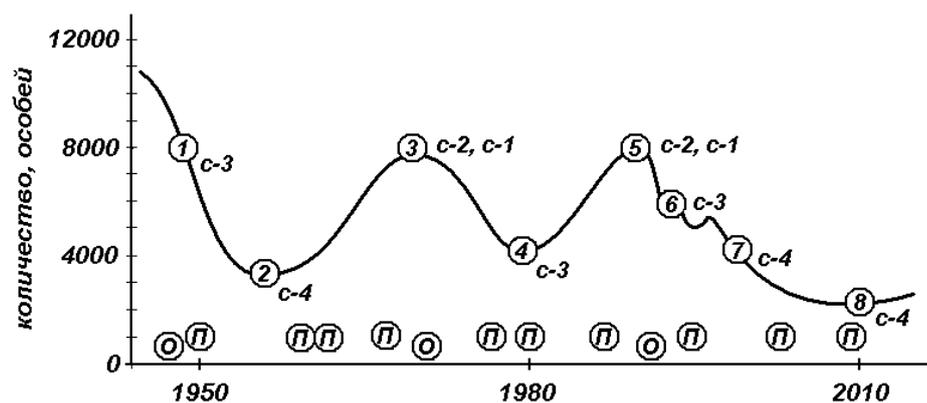


Рис. 8. Реализация основных сценариев изменения численности колонка в зависимости от изменения численности грызунов – основных пищевых объектов, в Среднем Прииртышье на территории Омской области в 1949–2012 гг.: 1...8 – ключевые точки оценки; с-1...с-4 – сценарии (см. табл. 1); установленные подъёмы численности грызунов (О – ондатры; П – полёвки водяной).

сценария изменения численности колонка в зависимости от изменения численности грызунов – основных пищевых объектов, реализованы в следующем порядке (рис. 8).

В конце 1940-х гг., когда численность колонка в Среднем Прииртышье на территории Омской области пришла в соответствие с ёмкостью биотопов, имело место уменьшение численности тех видов грызунов, которые являются доминирующими в спектре питания колонка, в результате чего произошло изменение спектра потребляемых кормов и возрастание напряжённости трофической конкуренции колонка с хищниками – потребителями этих видов, в результате чего численность колонка стала уменьшаться. Последовавшее за этим снижение численности видов грызунов, не являющихся доминирующими в спектре питания колонка, на фоне низкой численности доминирующих видов, привело к сильному возрастанию напряжённости трофической конкуренции с другими их потребителями, переключению колонка на второстепенные корма и депрессии его численности. В последующем, с увеличением численности большинства видов грызунов, пищевых объектов колонка, напряжённость трофической конкуренции с другими их потребителями все более уменьшалась, и произошло увеличение численности колонка, в соответствии с

наибольшими показателями биотопической ёмкости территории. После этого произошло закономерное уменьшение численности тех видов грызунов, которые являются доминирующими в спектре питания колонка, повлекшее за собой изменение спектра потребляемых кормов и возрастание напряжённости трофической конкуренции колонка с другими их потребителями, с последующим уменьшением численности колонка. В дальнейшем, с увеличением численности большинства видов грызунов, напряжённость трофической конкуренции с другими их потребителями всё более уменьшалась, и произошло очередное увеличение численности колонка. Последовавшее за этим снижение численности видов грызунов, являющихся доминирующими в спектре питания колонка, привело к возрастанию напряжённости трофической конкуренции с другими их потребителями, и снижению численности колонка. Однако после этого восстановления численности доминирующих в питании колонка видов грызунов не произошло, а последовало дальнейшее снижение численности как доминирующих, так и не доминирующих в питании видов, что обусловило высокую напряжённость отношений с трофическими конкурентами колонка и развитием затяжной депрессии его численности. Однако за весь период 1949–2012 гг. взаимосвязи

динамики численности колонка с динамиками численностей ондатры и полёвки водяной на территории Омской области установить не удалось; возможно, такую связь удастся установить с динамикой численности мелких мышевидных грызунов разных видов, однако для этого необходимо проведение специальных исследований. При этом ожидать абсолютного совпадения в динамике численности мышевидных грызунов и колонка при наличии многих видов мелких млекопитающих, которыми питается колонка, влияния на популяцию колонка лимитирующих факторов (враги, конкуренты, антропогенные факторы) мало реально. При том, что основным лимитирующим фактором в динамике численности колонка является численность грызунов, как основного корма, причины изменений численности колонка часто остаются не ясны [Наумова, 2011].

Выводы

- Из исторического ареала в Юго-Восточной Азии и Приморье колонка расселился по южной границе смешанных лесов в направлении на запад. В Среднем Прииртышье он появился в 1830-х гг., и заселение этой территории происходило с востока на запад по зоне лесов, и с севера на юг из зоны лесов в зоны лесостепей и степей;
- с начала инвазии колонка в Среднее Прииртышье в 1830-х гг. на территории Омской области происходило сначала медленное нарастание численности, затем её подъём с 1.5–2-кратным превышением биотической ёмкости территории, затем спад численности и формирование циклических двукратных изменений численности с периодичностью в среднем 22.5 года;
- на территории Омской области в 1994–2012 гг. наибольшая плотность населения колонка (более 0.40 особи/10 км²) отмечена в северной и центральной лесостепи, менее – в лесной зоне (0.21–0.40 особи/10 км²), наименьшая – в южной лесостепи и степи (менее 0.2 особи/10 км²);
- биотические связи колонка и представителей семейств куньих и псовых в Среднем Прииртышье характеризуются, как нейтрализм, дополняемый элементами сотрапезничества (с барсуком, лаской, хорём степным, горностаем, норкой американской); антибиоз (аменсализм с куницей лесной, лисицей, корсаком, собакой енотовидной); конкуренция с соболем; хищничество со стороны росомахи); в ряде биотопов отношения с соболем и куницей лесной носят антагонистический характер;
- для понимания причин циклических изменений численности сформировавшейся среднеиртышской популяции колонка необходимо проведение дополнительных исследований.

Литература

Андреев С. Охотпромысел и охота в Томском округе // Охотник и пушник Сибири. 1927. № 2. С. 9–11.

Бараба: (Историко-статистические, этнографические и экономические очерки) // Сибирский вестник. 1893. 21 мая. № 57.

Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. География животных. М.: Советская наука, 1946. 220 с.

Богданов И. И., Малькова М. Г., Сидоров Г. Н. Млекопитающие Омской области: Учебное пособие. Омск: Изд-во ОмГПУ, 1998. 88 с.

Географический атлас / Отв. ред. Л.Н. Колосова. М.: ГУГиК при СМ СССР, 1981. С. 44.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Г., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Морские коровы и хищные. М.: Высшая школа, 1967. Т. 2. Ч. 1. 1002 с.

Гончарова О.В. Пушно-меховой рынок Западной Сибири времени правления Александра I // Сибирский экономический журнал. 2004. № 3. С. 63–64.

- Гончарова О.В. Экономическая специфика охотничьего промысла Западной Сибири в XVII–XX веках // Западно-Сибирское краеведение: Научно-информативный сборник. Ишим: Изд-во ИГПИ им. П.П. Ершова, 2003. Вып. 5. С. 62–68.
- Гончарова О.В., Сидоров Г.Н., Разумов В.И. Анализ пушно-мехового рынка на протяжении XVII–XX веков // Естественные науки и экология: Ежегодник. Межвузовский сб. науч. тр. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2001. Вып.6. С. 141–155.
- Гончарова О.В., Кассал Б.Ю. Добыча, стоимость и технические условия качества шкурок колонка в Западной Сибири в XIX–XXI вв. // Омская биологическая школа. Ежегодник. Межвуз. сб. науч. тр. / Под ред. Б.Ю. Кассала. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2008. Вып. 5. С. 74–81.
- Елфимова Ю.А., Сидоров Г.Н., Мишкин Б.И. Зимнее питание колонка в Омской области / Труды Зоологической Комиссии ОРО РГО. Ежегодник. Межвуз. сб. науч. тр. / Под ред. Б.Ю. Кассала. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2005. Вып. 2. С. 108–110.
- Земля, на которой мы живём. Природа и природопользование Омского Прииртышья / Под ред. В.Н. Русакова. Омск, 2002. 576 с.
- Кадастр охотничье-промысловых видов животных Омской области / Сост. В.Г. Телепнев, В.С.Крючков, Г.Н.Сидоров, Э.В.Кузнецов и др. Новосибирск: Зап. Сиб. филиал ВНИИОЗ, 2001. 195 с.
- Кассал Б.Ю. Животные Омской области: биологическое многообразие. Монография. Омск: Изд-во АМФОРА, 2010-а. 574 с.
- Кассал Б.Ю. Хищные // Энциклопедия Омской области: В 2-х т. / Под общей ред. В.Н. Русакова. Омск: Кн. изд-во, 2010-б. Т. 2. М–Я. С. 487.
- Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 366 с.
- Колонок, горностай, выдра. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Под ред. А.А. Насимовича. М.: Наука, 1977. С. 55–66.
- Коршунов В.Н. Ресурсы животного мира // Экологическая оценка природных ресурсов Омской области и их использование. Омск: Б.и., 1990. С. 75–76.
- Красная книга Омской области / Отв. ред. Г.Н. Сидоров, В.Н. Русаков. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2005. 460 с.
- Кузнецов-Красноярский И.П. Приходные окладные ясачные книги Тарского уезда 1706–1718 гг. Томск, 1893. 69 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Лаптев И.П. Млекопитающие таёжной зоны Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского университета, 1958. 284 с.
- Малькова М.Г., Сидоров Г.Н., Богданов И.И., Крючков В.С., Станковский А.П. Животные Омской области. Млекопитающие: Справочник-определитель. Омск: ООО «Издатель-Полиграфист», 2003. 227 с.
- Миддендорф А.Ф. Путешествие на Север и Восток Сибири: Север и Восток Сибири в естественно-историческом отношении. Ч. 2, отд. 5: Сибирская фауна. СПб.: Типография Императорской Академии наук, 1869. 280 с.
- Мягков Д.А. Очерки истории присваивающего хозяйства Барабинских татар. Омск: Изд-во ОмГПУ; изд. дом «Наука», 2008. 156 с.
- Наумова А.А. Колонок. Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг.: Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование). М.: Физическая культура, 2011. Выпуск 9. С. 18.
- Павлинов И.Я. Природа России: жизнь животных. Млекопитающие (Ч. I). М.: Изд-во АСТ, 1999. 608 с.

- Патков С. Экономический быт государственных крестьян и инородцев Тобольского округа Тобольской губернии. СПб., 1893. Ч. III. С. 78 с.
- Сасов Н.П. О зимних запасах колонка // Животный мир Барабы. Новосибирск: СО АН СССР, 1965. С. 130–132.
- Сидоров Г.Н., Елфимова Ю.А., Мишкин Б.И. Распределение колонка (*Mustela sibirica* L.) в Омской области // Омская биологическая школа. Ежегодник. Межвуз. сб. науч. тр. / Под ред. Б.Ю. Кассала. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2005. Вып. 2. С. 1–5.
- Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Фролов К.В. Териофауна Омской области. Хищные: Монография / СО РАСХН, ОмГПУ, ОРО РГО. Омск: ОмГПУ, 2007. С. 261–319.
- Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Фролов К.В., Гончарова О.В. Пушные звери Среднего Прииртышья (Териофауна Омской области): Монография / СО РАСХН, ОРО РГО. Омск: Изд-во «Наука»; Полиграфич. центр КАН, 2009. 808 с.
- Сидоров Г.Н., Крючков В.С., Мишкин Б.И. Емкость биотопов Омской области в отношении промысловых млекопитающих и их добыча в XX веке // Природа, природопользование и природообустройство Омского Прииртышья. Материалы 3 областной научно-практической конференции. Омск: Курьер, 2001. С. 246–251.
- Словцов И.Я. Позвоночные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоол. М., 1892. Вып. 1. С. 187–272.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Т.3. М.: Высшая школа, 1979. 528 с.
- Состояние численности основных охотничье-промысловых животных на территории области // Состояние окружающей природной среды Омской области в 1995 г. Омск, 1996. С. 5-1 – 5-2.
- Степанов П.В. Путевые заметки, веденные во время поездки летом 1885 года в верховьях рек Тартаса и Тары и зоогеографический очерк лесисто-болотистой полосы, лежащей между реками Омью, Тарой и Иртышом // Записки Зап.-Сиб. отд. Импер. Рос. географ. об-ва. Омск, 1886. Кн. VIII. Вып. 1. С. 1–38.
- Строганов С.У. Звери Сибири. Хищные. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 458 с.
- Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печёрской тайги // Труды Печёро-Ильчского государственного заповедника. Вып. 8. Сыктывкар, 1960. 222 с.
- Терновский Д.В. Биология куницеобразных (*Mustelidae*). Новосибирск: Наука СО, 1977. 280 с.
- Терновский Д.В., Данилов О.Н. Материалы по биологии кунных (*Mustelidae*) в очагах массового размножения водяной крысы // Животный мир Барабы. Новосибирск, 1965. С. 78–112.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология куницеобразных. Новосибирск: ВО Наука, 1994. 223 с.
- Тупикова Н.В. Зоологическое картографирование. М.: Изд-во Московского ун-та, 1969. 348 с.
- Тупикова Н.В., Комарова Л.В. Принципы и методы зоологического картографирования. М.: Изд-во Московского ун-та, 1979. 189 с.
- Ушаков В.Е. Пушные заготовки в Тарском уезде 1924–1925 гг. // Охотник и пушник Сибири. 1925. № 5–6. С. 31–32.
- Ушаков В.Е. Окончательные результаты пушных заготовок 1925–1926 годов в Тарском уезде // Охотник и пушник Сибири. 1926. № 8–9. С. 9–10.
- Фетисов А.С. Зимние кормовые объекты куницеобразных Забайкалья // Изв. Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те. Иркутск, 1942. Т. IX, вып. 3–4. С. 18–26.

Флинт В.Е., Чугунов Ю.Д., Смирин В.М. Млекопитающие СССР. Колонок. М.: Мысль, 1970. С. 126–128.

Чесноков Н.И. Дикие животные меняют адреса. Теория и практика акклиматизации. М.: Мысль, 1989. С. 136–138.

Шостакович Б. Промыслы Нарымского края. Омск: Зап.-Сиб. отд. РГО, 1882. Кн. 4. 40 с.

Шухов И.Н. Охотничий промысел северной части Тарского округа // Материалы к познанию охотничьего дела Западной Сибири. Омск, 1928. Вып. 2. С. 42–48.

Ядринцев Н.М. Привольные места в Сибири: Степи и море // Отеч. зап. 1880. № 4. С. 457–496.

***MUSTELA SIBIRICA* IN THE MIDDLE IRTYSH ZONE**

© 2013 **Kassal B.Yu.**

Omsk State pedagogical University, Omsk, Russia (644099, Omsk, Tukhachevsky's emb., 14),
BYKassal@mail.ru

Since the 1830s, average speaker populates Priirtyshe from east to west in the forest zone, and north to south from the area of the forest-steppe and steppe zones, initially there is a slow increase in the number, then its rise with a 1.5-2-fold biotic excess capacity of the territory, and then decrease in the number and the formation of cyclic changes in the number of double intervals on average 22.5 years, the highest population density of modern column featured in the northern and central forest-less – in the forest area, the lowest – in the southern steppe and steppe. In this regard, the biotic column characterized as neutralism be complemented elements sotrapeznichestva (the badger, weasel, horem steppe, ermine, mink American) antibiosis (amensalizm with marten, fox, Korsakov, raccoon dog, competition with a sable; predation by Wolverine) in a number of habitat relationships with sable and marten are antagonistic, to understand the causes of cyclical changes in the number formed sredneirtyshskoy population column is necessary to conduct additional studies.

Keywords: the Middle Irtysh zone, area, population size and density, biotic connection, *Mustela sibirica*.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В ПОПУЛЯЦИЯХ ИГЛЫ-РЫБЫ *SYNGNATHUS NIGROLINEATUS* EICHWALD 1831 И ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ В ВОДОЁМЫ БАССЕЙНА ВОЛГИ НА ОСНОВАНИИ АНАЛИЗА ПОСЛЕДОВА- ТЕЛЬНОСТЕЙ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК

© 2013 Кирюхина Н.А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова,
Москва 119071, nkiryukhina@gmail.com

Поступила в редакцию 20.06.2013

Изучены выборки из 5 популяций *S. nigrolineatus*: Куйбышевское вдхр., Волгоградское вдхр., дельта Волги, Каспийское море, Чёрное море. Получено 92 последовательности фрагмента гена цитохрома b мтДНК (507 п. н.). Найдены общие гаплотипы для популяций волжских водохранилищ, дельты Волги и Чёрного моря. Популяция из Каспийского моря не имеет общих гаплотипов с другими популяциями. Популяции Чёрного и Каспийского морей представляют собой генетически обособленные группы. Популяции волжских водохранилищ по происхождению являются черноморскими.

Ключевые слова: игла-рыба, *Syngnathus nigrolineatus*, цитохром b, мтДНК, понто-каспийский регион.

Введение

Стремительное распространение видов-вселенцев несёт в себе опасность как для экосистем, так и для общества. Изучение генетики видов-вселенцев, с одной стороны, может дать новые знания о ранних этапах дифференцировки популяций, о механизмах, лежащих в основе успеха колонизации, с другой стороны – помогает находить пути и источники инвазии, что имеет большое значение для прогнозирования и проведения превентивных мероприятий [Lee, 2002].

Одним из видов рыб, распространяющихся по водоёмам европейской части России, является черноморская пухлощёкая игла-рыба *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald 1831. До недавнего времени этот вид населял только прибрежные воды Чёрного, Азовского и Каспийского морей и устья впадающих в них рек. Выделяют каспийский и

черноморский подвиды этого вида (*S. nigrolineatus caspius* и *S. nigrolineatus nigrolineatus*), которые по морфологическим признакам различаются слабо [Берг, 1949]. После создания водохранилищ в бассейнах Днепра, Дона и Волги игла-рыба образовала в них устойчивые популяции [Кудерский, 1971; Евланов и др., 1998; Завьялов и др., 2007].

Существуют различные версии относительно путей проникновения пухлощёкой игла-рыбы в Волгу. Кудерский полагал, что поскольку каспийский подвид высоко в реки не поднимается, происходило саморасселение этого вида в волжские водохранилища из Чёрного моря, [Кудерский, 1971]. Абрамов с соавторами [2002] считали, что игла-рыба могла быть случайно завезена при интродукции беспозвоночных из Цимлянского водохранилища или же расселение каспий-

ского подвида происходило из низовьев Волги. Обозначенные ранее пути расширения ареала пухлощёкой иглы-рыбы основывались на сравнительном анализе морфологии материнских и инвазионных популяций и документированных случаях преднамеренной интродукции гидробионтов в бассейны Днепра, Дона и Волги. Однако ввиду незначительности морфологических отличий каспийского и черноморского подвидов и перекрываемости диагностических признаков, результаты морфологического анализа не могут трактоваться однозначно [Кирюхина, 2013]. В связи с этим представляется целесообразным использование молекулярно-генетических методов, обладающих большим разрешением и часто применяемых для выяснения путей инвазий рыб [Nelson, Stepien, 2011; Brown, Stepien, 2009].

Основной целью настоящего исследования является: оценка молекулярно-генетического разнообразия гена цитохрома *b* мтДНК в аборигенных и инвазионных популяциях пухлощёкой иглы-рыбы *Syngnathus nigrolineatus*, а также выяснение путей расселения этого вида.

Материалы и методы

При рассмотрении молекулярно-генетического разнообразия был использован материал из 3-х нативных популяций *S. nigrolineatus*: Каспийское море (бухта Сулак, устье Терека, 2008, 14 экз.), Чёрное море (Таманский залив, 2007, 29 экз.) и дельта Волги (р. Кривой Бузан, 2008, 11 экз.) и 2-х инвазионных популяций: Куйбышевское вдхр. (2010, 29 экз.) и Волгоградское вдхр. (в черте г. Саратова, 2006, 19 экз.). Кроме того, были собраны два экземпляра *S. typhle* (Таманский залив, 2007). Все образцы фиксировались в 96%-м спирте.

Экстракция ДНК проводилась из кусочка ткани туловищного отдела рыбы с помощью набора реагентов Diatom Prep (Изоген, Москва, Россия) согласно протоколу производителя.

Для амплификации гена цитохрома *b* мтДНК *S. nigrolineatus* были разработаны праймеры: (Fcytb 14295)

5' – СТТГАААААССАССГТТГТААТ – 3' и (Rcytb 15135) 5' – ААГААГТАТСАТТСТГГСТТААТАТГ – 3'.

Определение первичной последовательности ДНК в исследуемом фрагменте мтДНК проводили на автоматическом анализаторе ABI 310 с использованием соответствующих праймеров и набора ABI PRISM Big Dye Terminator Cycle sequencing kit v.3.1 (Applied Biosystems, США) в соответствии с протоколами фирмы изготовителя.

Сравнение с образцами рода *Syngnathus* из базы Genbank производилось с помощью программы «Blast» на сайте NCBI (National Center for Biotechnology Information) www.ncbi.nlm.nih.gov.

Лабораторная часть работы проведена в Кабинете методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН, а определение последовательности ДНК – в Межинститутском Центре коллективного пользования «ГЕНОМ» ИМБ РАН www.genome-centre.narod.ru.

Полученные последовательности были выравнены с помощью программы BioEdit 7.0.9.0. [Hall, 1999]. В программе DNASP v5 [Librado, Rozas, 2009] были реконструированы гаплотипы и посчитано нуклеотидное (π) и гаплотипическое разнообразие. Расчёт индексов F_{st} (бутстреп тест 5000 повторностей) и тест Рэймонда и Роуссета [Raymond, Rousset, 1995] (для проверки гипотезы о равенстве распределений гаплотипов между популяциями) проводились в программе Arlequin v.3.5.1.2 [Excoffier, Lischer, 2010]. Сети гаплотипов строились в программе TSC 1.21 [Clement et al., 2000]. С помощью программы Jmodel Test 2.0.2 [Guindon, Gascuel, 2003; Durrin et al., 2012] была выбрана модель нуклеотидных замен для фрагмента гена цитохрома *b* (TIM2+G). В программе MrBayes 3.1.2 [Ronquist, Huelsenbeck, 2003] был проведён байесовский филогенетический анализ с использованием приведённых выше моделей (2 запуска, 5 000 000 генераций алгоритма MCMCMC, 50 000 деревьев для расчёта достоверности).

Таблица 1. Генетическое разнообразие в различных популяциях *S. nigrolineatus*

Выборка	N	S	π	Nh	Hd
Куйбышевское водохранилище	22	1	0.0007 \pm 0.0002	2	0.368 \pm 0.100
Волгоградское водохранилище	19	6	0.0019 \pm 0.0005	5	0.620 \pm 0.099
Дельта Волги	11	1	0.0010 \pm 0.0002	2	0.509 \pm 0.101
Каспийское море	14	20	0.0079 \pm 0.0019	10	0.890 \pm 0.081
Чёрное море	26	11	0.0027 \pm 0.0005	11	0.797 \pm 0.070

Примечания: S – число полиморфных сайтов; π – нуклеотидное разнообразие; Nh – количество гаплотипов; Hd – гаплотипическое разнообразие.

Результаты

В результате проведённого исследования были получены последовательности фрагмента гена цитохрома b мтДНК (507 п. н.) *S. nigrolineatus* (N=92) и *S. typhle* (N=2). Всего для последовательностей *S. nigrolineatus* было обнаружено 39 полиморфных сайтов. В таблице 1 приведены данные по нуклеотидному и гаплотипическому разнообразию.

Наибольшим уровнем нуклеотидного разнообразия характеризуется выборка из Каспийского моря. На втором месте по этому показателю стоит выборка из Чёрного моря. В волжских популяциях (Куйбышевское и Волгоградское водохранилища, дельта Волги) наблюдается самый низкий уровень нуклеотидного разнообразия.

Нами было описано 25 гаплотипов. Среди них 21 гаплотип уникален, гаплотип a24 встречается у двух особей выборки из Чёрного моря, а гаплотип a7 – у пяти особей выборки из Каспийского моря. Гаплотипы (a1, a2) обнаружены во всех выборках за исключением выборки из Каспийского моря. В выборках из дельты Волги и Куйбышевского вдхр. были описаны только эти два гаплотипа, в выборках из Волгоградского вдхр. и Чёрного моря у большей части особей обнаружены гаплотип a1 или a2 (Волгоградское вдхр.: a1 – 26%, a2 – 53%; Чёрное море: a1 – 19%, a2 – 42%).

Гаплотипическое разнообразие более высокое в выборках Чёрного и Каспийского морей.

Для установления степени родства между гаплотипами были построены сети гаплотипов (рис. 1). На полученных сетях гаплотипов выделяются два кластера «каспийский» и «черноморский», отстоящие друг от друга на 7 нуклеотидных замен. К «каспийскому» кластеру принадлежат особи из каспийской популяции, а «черноморский» кластер включает в себя представителей оставшихся выборок. Оба кластера имеют звёздчатую структуру, в центре расположены общие гаплотипы, вокруг которых группируются все остальные.

Инвизионные популяции волжских водохранилищ на сетях оказываются родственными черноморским популяциям и даже имеют общие гаплотипы. Интересно, что популяция из дельты Волги также принадлежит к «черноморскому» кластеру. Возможно, она могла образоваться при вторичной инвазии из водохранилищ вниз по Волге. С другой стороны «черноморские» гаплотипы могли проникнуть в дельту Волги во время последнего контакта Чёрного и Каспийского морей около 9000 лет назад.

В качестве меры дифференциации популяций мы использовали парные индексы Fst, а для проверки гипотезы об идентичности распределений гаплотипов среди популяций использовался тест Рэймонда и Роуссета [Raymond, Rousset, 1995] (табл. 2). Этот тест показал значимые различия в распределении гаплотипов между каспийской и остальными выборками.

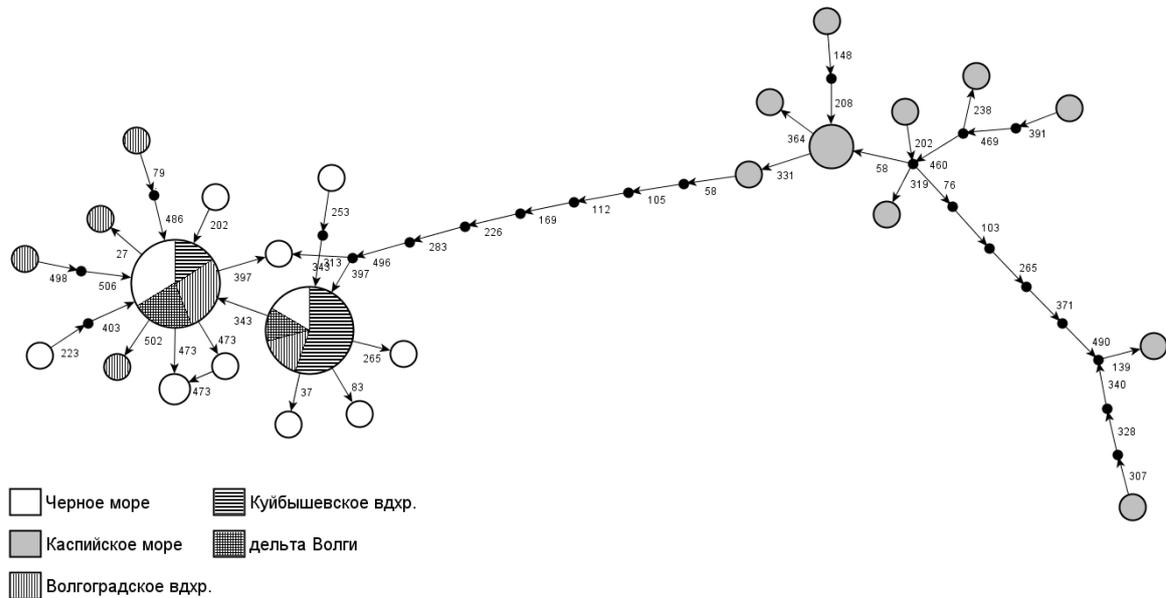


Рис. 1. Парсимониальная сеть гаплотипов *S. nigrolineatus* на основании фрагмента гена цитохрома b.

Таблица 2. Парные генетические расстояния между популяциями *S. nigrolineatus*

Выборка	Куйбышевское вдхр.	Волгоградское вдхр.	Волга	Каспийское море	Чёрное море
Куйбышевское водохранилище		+**	–	+***	+**
Волгоградское водохранилище	0.264***		–	+***	–
Волга	0.251	-0.042		+***	–
Каспийское море	0.816***	0.783***	0.764***		+***
Чёрное море	0.153**	-0.008	0.045	0.780***	

Примечания. В таблице под диагональю приведены индексы F_{st} , над диагональю – результаты теста Рэймонда и Роуссета (+ найдены значимые отличия в распределении гаплотипов, – нет значимых отличий), звёздочками указан уровень значимости: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$. Поправка на множественные сравнения не вводилась.

Выборка Каспийского моря наиболее «удалена» от остальных. Низкие и не достоверные значения F_{st} между выборками из Чёрного моря, Волги и Волгоградского вдхр. свидетельствуют о существовании ограниченного потока генов между этими популяциями. Сходство между выборками Волги и Волгоградского вдхр. говорит в пользу гипотезы о вторичном заселении дельты Волги из водохранилищ.

Для уточнения филогенетических отношений между каспийским и черноморским подвидами *S. nigrolineatus* мы построили дерево гаплотипов (рис. 2) на основании байесовского анализа (BI). В качестве внешней группы был взят другой вид рода *Syngnathus* – *S. typhle*. На дереве выделяются два кластера с

высокой степенью поддержки, соответствующие каспийским и черноморским гаплотипам *S. nigrolineatus*, что говорит о генетической обособленности подвигов иглы-рыбы. На дереве *S. typhle* также входит в один кластер с черноморскими *S. nigrolineatus*. Интересно, что в статье Санна с соавторами [Sanna et al., 2013] представлена аналогичная ситуация с *S. taenionotus*, которая на сетях и деревьях кластеризуется вместе с западно-средиземноморской группой *S. abaster*, что может говорить о полифилии *S. abaster*. Фанк и Омланд [Funk, Omland 2003], проанализировав литературу по построению филогений животных на основании мтДНК (584 п. н.), обнаружили 23% полифилий или парафилий на видовом уровне. Причинами

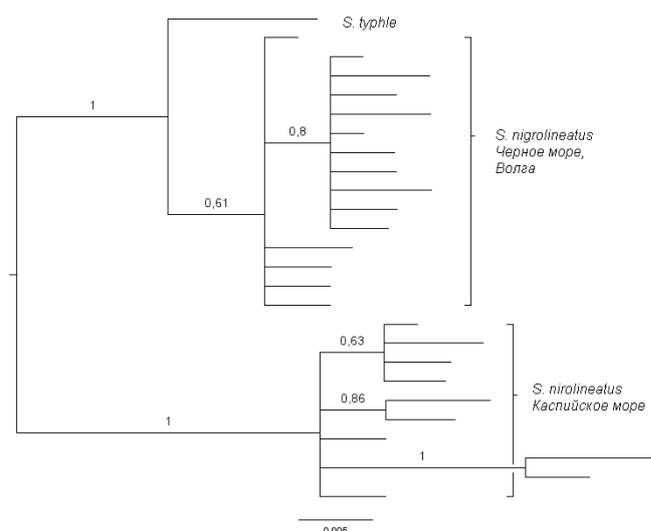


Рис. 2. Байесовское консенсусное дерево, основанное на анализе гаплотипов фрагмента гена цитохрома b мтДНК (507 п. н.) *S. nigrolineatus*.

поли- или парафилии может быть несовершенная таксономия, гибридизация, неполная сортировка линий во время видообразования (incomplete lineage sorting).

Обсуждение

В нашем исследовании мы обнаружили существование генетически обособленных групп *S. nigrolineatus* в Чёрном и Каспийском морях, ранее сходные данные получены нами для контрольного региона мтДНК [Кирюхина, Холодова, 2011]. Для других видов рода *Syngnathus* также выявлена сложная внутривидовая структура на ареале. В недавней статье Санна с соавторами [Sanna et al., 2013] для *S. abaster* в Средиземном море выявлено три генетически обособленных группировки (Тунисская, Итальянская (побережье Италии, Венеция), Западно-средиземноморская (побережье Франции, Испании)), которые, по мнению авторов, могут рассматриваться как отдельные виды. Для *S. typhle* на основании мтДНК выделяются черноморский и средиземно-атлантический кластеры, последний также подразделяется на более мелкие группировки [Wilson, Eigenmann, 2010]. Кроме того, этот факт согласуется с геологической историей понто-каспийского региона: бассейны Чёрного и Каспийского морей разделились в начале плиоцена (4–5 млн лет назад)

[Reid, Orlova, 2002]. Несмотря на существование периодической связи между морями, для ряда других видов также показано существование генетической дивергенции между черноморскими и каспийскими популяциями. Например, филогенетический анализ понто-каспийских ракообразных (*Cercopagis pengoi*, *Podonevadne trigona*, *Cornigerius maeoticus*, *Pontogammarus maeoticus*, *P. crassus*, *P. robustoides*) показал существование каспийской и черноморской клад у всех шести видов [Cristescu et al., 2003], аналогичный филогеографический паттерн показан для рыб *Neogobius melanostomus* [Brown, Stepien, 2009], *N. fluviatilis* [Nelson, Stepien, 2011], *Leuciscus cephalus* [Durand et al., 1999].

Проведённый нами филогенетический анализ подтверждает гипотезу о черноморском происхождении инвазивных популяций волжских водохранилищ. Собранные нами образцы из дельты Волги также вошли в «черноморский» кластер. Возможно иглы-рыбы «черноморского происхождения» проникли в дельту Волги в результате нисходящей инвазии из водохранилищ. Также известно, что до строительства водохранилищ каспийские пухлощёкие иглы-рыбы заходили в дельту Волги и поднимались до Астрахани [Берг, 1949], поэтому в настоящее время дельта Волги может являться зоной контакта

каспийского и черноморского подвидов. С другой стороны пухлощёкие иглы-рыбы могли проникнуть в дельту Волги во время последнего контакта Чёрного и Каспийского морей через Кумо-Манычскую впадину (~ 9000 лет назад) [Зенкевич, 1963]. Мэй с соавторами [May et al., 2006] предполагает аналогичный путь проникновения гаплотипов А и В моллюска *Dreissena polymorpha* в северо-западную часть Каспийского моря.

Интересно, что путь заселения Волги из Чёрного моря описан для ряда видов. Так, новообразованные популяции ракообразных *Cercopagis pengoi*, *Cornigerius maeoticus* Волгоградского вдхр. происходят из Чёрного моря [Cristescu et al., 2003]. Аналогичная ситуация наблюдается для моллюска *Lithoglyphus naticoides* [Яковлев и др., 2009]. Распространению черноморской фауны в Волге способствовало строительство Волго-Донского канала и преднамеренная, а также сопряжённая с ней случайная интродукция гидробионтов из дельты Дона и Днепра в волжские водохранилища. Кроме того, возможно существует некоторое сходство экологических условий лиманов и опреснённых участков Чёрного моря и волжских водохранилищ. Популяции, населяющие бассейны Чёрного и Каспийского морей, приспособлены к различным условиям. Например, для ряда видов ракообразных (распространённых в бассейнах обоих морей) известно, что черноморские популяции населяют опреснённые местообитания, а каспийские популяции обитают в местах с большей солёностью [Зенкевич, 1963].

Исследованные нами популяции волжских водохранилищ характеризовались сниженным генетическим разнообразием в сравнении с аборигенными популяциями. Снижение генетического разнообразия часто наблюдается в новообразованных популяциях, что может быть связано с небольшим числом основателей и различными случайными событиями. Так, например, в инвазионных популяциях рачка *Echinogammarus ischnus* описан только один гаплотип

[Cristescu et al., 2004]. Популяция *S. nigrolineatus* дельты Волги также характеризуется низким генетическим разнообразием, что может говорить о её недавнем происхождении.

Заключение

1. По данным, полученным на основании анализа последовательностей фрагмента гена цитохрома b мтДНК, популяции пухлощёкой иглы-рыбы *S. nigrolineatus* Каспийского и Чёрного морей представляют генетически обособленные группы.

2. Исследованные популяции *S. nigrolineatus* волжских водохранилищ генетически близки к популяциям бассейна Чёрного моря и происходят от них.

3. Выборки *S. nigrolineatus* из волжских водохранилищ и дельты Волги характеризуются сниженным гаплотипическим и нуклеотидным разнообразием. Вероятно, из водохранилищ произошло вторичное заселение низовьев Волги.

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.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов») и Соглашением № 8051 между МинобрНауки, РАН и ИПЭЭ РАН.

Литература

- Абрамов К.В., Зусмановский Г.С., Михеев В.А. О черноморской игле-рыбе *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald, 1831, в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // В сб.: Природа Симбирского Поволжья / Ред. О.Е. Бородин и др. Ульяновск, 2002. Вып. 3. С. 191–193.
- Берг Л.С. *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald. – Черноморская игла-рыба // В кн.: Рыбы пресных вод СССР и

- сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 3. С. 927–1382.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- 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.
- Зенкевич Л.А. Биология морей // М.: Изд-во АН СССР, 1963. 740 с.
- Кирюхина Н.А. Морфологическая изменчивость пухлощёкой иглы-рыбы *Syngnathus nigrolineatus* в связи с её инвазией в водоёмы бассейна Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 2. С. 149–155.
- 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. 436 № 6 С. 1–3.
- Кудерский Л.А. Ещё о саморасселении рыб // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоёмов. 1971. Сб. 6. С. 22–25.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики [Gastropoda: Hydrobiidae] в верхней части Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 50–64.
- Brown J.E., Stepien C.A. Invasion genetics of the Eurasian round goby in North America: tracing sources and spread patterns // *Molecular Ecology*. 2009. V. 18. P. 64–79.
- Clement M., Posada D., Crandall K. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // *Molecular Ecology*. 2000. V. 9[10]. P. 1657–1660.
- Cristescu M.E.A., Hebert P.D.N., Onciu T.M. Phylogeography of Ponto-Caspian crustaceans: a benthic-planktonic comparison // *Molecular Ecology*. 2003. V. 12. P. 985–996.
- Cristescu M.E.A., Witt J.D.S., Grigorovich I.A., Hebert P.D.N., MacIsaac H.J. Dispersal of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus ischnus*: invasion waves from the Pleistocene to the present // *Heredity*. 2004. V. 92. P. 197–203.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing // *Nature Methods*. 2012. 9[8].P. 772.
- Durand J.D., Persat H., Bouvet Y. Phylogeography and postglacial dispersion of the chub [*Leuciscus cephalus*] in Europe // *Molecular Ecology*. 1999. V. 8 P. 989–997.
- Excoffier L., Lischer H.E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Molecular Ecology Resources*. 2010. V. 10. P. 564–567.
- Funk D.J., Omland K.E. Species-Level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2003. V. 34. P. 397–423.
- Guindon S., Gascuel O. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood // *Systematic Biology*. 2003. V. 52. P. 696–704.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucl. Acids. Symp.* 1999. Ser. 41. P. 95–98.
- Lee C.E. Evolutionary genetics of invasive species // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. V. 17. №. 8. P. 386–391.
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. 2009. V. 25. P. 1451–1452.
- May G.E., Gelembiuk G.W., Panov V.E., Orlova M.I., Lee C.E. Molecular ecology of zebra mussel invasions // *Molecular Ecology*. 2006. V. 15. P. 1021–1031.

- Neilson, M.E., Stepien C.A. Historic speciation and recent colonization of Eurasian monkey gobies (*Neogobius fluviatilis* and *N. pallasii*) revealed by DNA sequences, microsatellites, and morphology // *Diversity and Distributions*. 2011. P. 1–15.
- Raymond M., Rousset F. An exact test for population differentiation // *Evolution*. 1995. V. 49. P. 1280–1283.
- Reid D.F., Orlova M.I. Geological and evolutionary underpinnings for success of Ponto-Caspian species invasions in Baltic Sea and North American Great Lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. V. 49. P. 1280–1283.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. 2003. V. 19[12]. P. 1572–1574.
- Sanna D., Biagi F., Alaya H.B., Maltagliati F., Addis A., Romero A., De Juan J., Quignard J-P., Castelli A., Franzoi P., Torricelli P., Casu M., Carcupino M., Francalacci P. Mitochondrial DNA variability of the pipefish *Syngnathus abaster* // *Journal of Fish Biology*. 2013. V. 82. P. 856–876.
- Wilson A.B., Eigenmann V.I. The impact of Pleistocene glaciation across the range of a widespread European coastal species // *Molecular Ecology*. 2010. V. 19. P. 4535–4553.

MOLECULAR AND GENETIC VARIABILITY IN POPULATIONS OF *SYNGNATHUS NIGROLINEATUS* EICHWALD 1831 AND THE WAYS OF SETTLING INTO THE VOLGA RIVER BASINS ON THE BASIS OF MITOCHONDRIAL DNA SEQUENCE ANALYSIS

© 2013 Kiryukhina N.A.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow
119071, nkiryukhina@gmail.com

The samplings from 5 populations of *S. nigrolineatus*: Kuibyshev Reservoir, Volgograd Reservoir, the Volga delta, the Caspian Sea, and the Black Sea are studied. Ninety two sequences of the gene cytochrome b mitochondrial DNA (507 b.p.) were obtained. The common haplotypes for the populations of the Volga reservoirs, delta of the Volga and the Black Sea are found. The population from the Caspian Sea has no common haplotypes with the other ones. The populations of the Black and Caspian seas represent genetically isolated groups. The populations of the Volga reservoirs are the Black Sea ones in their origin.

Key words: black-striped pipefish, *Syngnathus nigrolineatus*, cytochrome b, mitochondrial DNA, Ponto-Caspian Region.

РОЛЬ КАБАНА (*SUS SCROFA*) В ДИНАМИКЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЁМОВ ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2013 Панкова Н.Л.

Югорский государственный университет, г. Ханты-Мансийск, n.l.pankova@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2013

Кабан является исконным обитателем юго-восточной Мещёры, однако в результате деятельности человека, биоценозы долгое время развивались в отсутствие влияния этого вида. Когда, после продолжительного отсутствия, кабаны около 50 лет назад вновь появились на территории заповедника и начали быстро восстанавливать численность, деятельность этих животных стала новым фактором, нарушающим течение природных процессов. Роющая деятельность кабана оказывает влияние не только на наземные, но и на водные экосистемы. Однако её влияние на водные экосистемы изучено гораздо меньше. Мы попытались охарактеризовать (на примере Окского заповедника) особенности использования кабанами водоёмов различных типов и оценить влияние кабана на водную растительность в краткосрочном и долгосрочном аспектах.

Из всех водных и прибрежно-водных растений, в условиях заповедника, кабанов наиболее привлекал *Sagittaria sagittifolia*. Наиболее интенсивно кабаны нарушают растительность мелководных зарастающих пойменных водоёмов, не имеющих значительных илистых отложений, и рек Пра и Ока. Но, при этом, заметную роль в динамике растительности роющая деятельность кабана начинает играть только в водоёмах высокой части поймы, не регулярно заливаемых полыми водами. Влияние кабанов на растительность пересыхающих водоёмов высокой поймы заключается в сокращении и изреживании зарослей *Sagittaria sagittifolia*, увеличении гетерогенности и мозаичности растительности на местах пороев и образовании незарастающих участков в местах регулярных нарушений (купалки).

Сравнение наших данных с первыми описаниями растительности десяти стариц р. Пра, сделанными до вселения кабана, показало увеличение встречаемости *Sagittaria sagittifolia* на уровне растительных ассоциаций и водоёмов. Вероятно, это связано с тем, что нарушение кабанами густых зарослей доминантов прибрежно-водной зоны растительности создаёт благоприятные условия для вселения таких видов как *Sagittaria sagittifolia*.

Ключевые слова: *Sus scrofa*, динамика растительности, макрофиты, зоогенный фактор, экосистемный инженер, роющая деятельность.

Введение

Ареал кабана (*Sus scrofa*) неоднократно менял свои очертания, наиболее существенные изменения произошли во второй половине 2-го тысячелетия н. э. После максимальной депрессии, наблюдавшейся в XVII – начале XX в. произошла резкая трансформация его границ [Гептнер и др., 1961; Кириков, 1966]. С середины XX в. кабан начал быстро расселяться от западных и

южных окраин России на север и восток и не только восстановил свой видовой ареал, но и значительно расширил его [Фадеев, 1981]. Заселяя территорию, кабан начинает активно влиять на природные экосистемы в результате кормодобывания и оборудования участка обитания. В зарубежной научной литературе [Arrington et al., 1999; Crooks, 2002; Sandom et al., 2013] кабана, наряду с бобрами и гоферами, даже

относят к «экосистемным инженерам» – видам, деятельность которых напрямую и косвенно влияет на условия существования других организмов, изменяет, создаёт и поддерживает местообитания [Jones et al., 1994.]. Влиянию роющей деятельности кабана на лесные и луговые экосистемы посвящена обширная литература [Булахов, 1975; Козло, Ставровская, 1974; Антонец, 1998; Евстигнеев и др., 1999; и др.]. Но деятельность кабана по преобразованию окружающей среды не ограничивается наземными местообитаниями. Известно, что кабанов привлекают водоёмы и болота. В литературе часто встречаются указания на то, что в рацион кабанов входят водные и земноводные растения — *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Carex sp.*, *Comarum palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Iris pseudacorus*, *Nuphar htea*, *Nymphae sp.*, *Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus lacustris*, *Trapa natans*, *Typha sp.*, [Слудский, 1956; Дубына, 1982; Русаков, Тимофеева, 1984; Данилкин, 2002], а также, разнообразный животный корм. В Астраханском заповеднике основным кормом кабанов являются рогозы, чилим, тростник, лотос *Nehimbo sp.* сусак зонтичный [Русаков, Конечный, 1991], в дельте р. Или к основным кормам кабана относятся побеги и корневища тростника и рогоза узколистного [Слудский, 1956]. Внедрение наземных организмов в экосистемы водоёмов происходят, в основном, при обсыхании мелководий в результате естественных сезонных колебаний уровня воды [Doupe et al., 2010]. Но, по наблюдениям Х. Майнхардта, для кабанов не представляет проблемы и добывание растительной пищи, находящейся под водой. Он описывает, как кабаны на его глазах «за считанные часы опустошили один небольшой пруд, где росло много рогозов. Шлепая по грязи, а то и вплавь, они выдергивали растения из болота, тащили свою добычу на берег и тут же поедали корневища, не трогая зелёные стебли» [Майнхардт, 1983, с. 39]. По наблюдениям А.А. Слудского [1956],

роющая деятельность кабана возможна на мелководьях с глубиной воды до 30 см.

Однако, работы, посвящённые изучению влияния кабанов на водные экосистемы, довольно редки. Австралийские исследователи [Doupe et al., 2010], изучая воздействие кормовой активности диких свиней на различные параметры экосистем эфемерных пойменных лагун, отметили значительные сокращение зарастания водоёмов, на которых кормились свиньи, а также изменения рН, прозрачности и содержания растворённого кислорода в воде. Исследования, проведённые в Центральной Флориде [Arrington et al., 1999], показали увеличение видового богатства пойменных болот, подвергшихся воздействию этих животных. Несмотря на то, что в условиях России кабаны не менее активно используют обводнённые местообитания [Слудский, 1956; Данилкин, 2002], сведения о влиянии на них кабанов носят отрывочный характер. Например, некоторые указания на масштабы роющей деятельности кабана на берегах пойменных водоёмов рек Клязьма и Хопер, можно найти в статье Г.В. Хахина, И.В. Снеговой, Н.Н. Новиковой [2005]. Наблюдения, касающиеся питания кабанов водной растительностью в дельте р. Или (Казахстан), содержатся в работе А.А. Слудского [1956]. Отечественных работ, посвящённых детальному исследованию влияния деятельности этого активно расселяющегося крупного зверя на водные экосистемы, нам обнаружить не удалось. В нашей статье мы попытаемся отчасти восполнить этот пробел, охарактеризовав (на примере Окского заповедника) особенности использования кабаном водоёмов различных типов и оценить влияние деятельности кабана на важный компонент экосистемы водоёма – водную растительность.

Кабан является исконным обитателем юго-восточной Мещёры, [Слудский, 1956; Бородина, 1960; Данилкин, 2002], однако в результате деятельности человека, биоценозы долгое время

развивались в отсутствие влияния этого вида. Когда, после продолжительного отсутствия, кабаны в 1960-е гг. вновь появились на территории заповедника и начали быстро восстанавливать численность [Окский заповедник..., 2005], деятельность этих животных стала новым фактором, нарушающим течение природных процессов. Поскольку некоторые наблюдения за водной растительностью проводились до вселения кабанов [Чернов, 1940], мы имеем редкую возможность сравнения состава и распределения растительности водоёмов до и после вселения этих животных.

Материалы и методы

Окский биосферный государственный заповедник расположен в центральной части европейской территории России, в среднем течении р. Ока, в юго-восточной части Мещёрской низменности. Площадь его составляет 77 177 га. Из них территория полного заповедника («ядра») 22 900 га; биосферного полигона – 33 100 га, охранной зоны 21 177 га. Мещёрская низменность – типичное «полесье», для которого характерны развитые поймы рек и эоловые (дюнные) формы рельефа междуречий. Поверхность сложена водно-ледниковыми и речными песками и суглинками, лежащими на «перемытой» днепровской морене или на коренных породах (известняках и глинах карбона). Леса, в основном сосновые, в заболоченных низинах заменяются черноольшаниками и березняками, а вдоль рек и озёр – дубравами. Рельеф территории равнинный, плоскоравнинный с наличием террас и эоловых форм [Окский заповедник..., 2005]. По данным Летописи природы Окского заповедника [2006–2011], численность кабана на территории заповедника в 2006–2010 гг. составляла 144–600 особей в разные годы.

Территория заповедника и его охранной зоны включает участки пойм рек Ока и Пра с многочисленными разновозрастными старицами, а также водораздельные озёра ледникового про-

исхождения, что обеспечивает значительное разнообразие типов водоёмов. В работе используется ландшафтно-генетическая типология водоёмов заповедника, подробно описанная автором в одной из статей [Панкова, 2012а]. В исследование входили следующие типы водных объектов: реки Ока (РО) и Пра (РП) и затоны р. Пра (ЗП), затоны р. Ока (ЗО), молодые (СО1), средневозрастные (СО2), старые (СО3), древние (СО4) старицы р. Ока, молодые (СП1), средневозрастные (СП2), старые (СП3), древние (СП4) старицы р. Пра, а также старицы древней долины р. Пра в пойме р. Ока (СП4О); заливаемые понижения высокой (ПВПО) и низкой (ПНПО) поймы Оки, внепойменные озера (В). Мы не будем здесь останавливаться на описании растительности водоёмов заповедника, поскольку ее современному состоянию посвящена специальная работа [Панкова, 2012б].

В основу работы положены результаты полевых исследований, проведённых в 2006–2012 гг. Были проведены следующие работы по изучению влияния деятельности кабана.

1. Изучение растительного покрова 218 водоёмов путем маршрутного обследования со схематическим глазомерным картированием и описанием водных и прибрежно-водных фитоценозов, в соответствии с методикой В.Г. Папченкова [2003а], с последующим осенним (сентябрь–октябрь) фиксированием нарушений, произведённых кабаном (пороев, купалок, троп).

2. Мониторинг роющей деятельности кабанов на учётном маршруте, включающем 15 км русла р. Пра в приустьевой части и 20 пойменных водоёмов (2007–2010 гг.). Картирование нарушений в разные сезоны года.

3. Картирование растительности 4-х модельных водоёмов (в заливаемых понижениях высокой поймы Оки) до начала интенсивной роющей деятельности (июнь – начало июля) с последующим картированием и описанием пороев по мере появления. Слежение за использованием кабаном водоёмов в



Рис. 1. Порои кабана на оз. Харламово, август 2008 г.

течение разных сезонов года, описания площадок для слежения за восстановлением растительности на пороях (2006–2012 гг.).

При описании нарушений фиксировались площадь пороя, глубина, список видов и обилие растений в отвалах пороя (и в самом порое). Всего было описано 170 пороев. Порои кабана разделялись на 4 типа: сплошные, диффузные, точечные (покопки) и «купалки» (рис. 1) [Лебедева, 1956, с дополнениями]. Сплошные порои отличаются практически полным обнажением грунта и образованием отвалов, в то время как диффузные представляют собой множество небольших покопок, среди которых могут уцелеть отдельные растения. Купалки близки к сплошным пороям, но отличаются большей глубиной (до 45 см) и характерной формой, напоминающей ванну.

Растительные сообщества выделялись по доминантно-детерминантному принципу [Папченков, 2003б]. Для ра-

боты с пространственной информацией использовалась программа Quantum GIS [Quantum GIS Development Team, 2011].

Результаты и обсуждение

Особенности использования кабаном водных объектов разных типов.

В период нашего исследования в летнее время 96–98% всех водоёмов Окского заповедника имели следы присутствия кабанов (тропы, купалки, порои). Рассмотрим особенности использования кабаном водных объектов различных типов.

Растительность отмелей рек используется кабаном интенсивно, но в течение короткого времени. На р. Пре максимум роющей деятельности приходится на июль-август (период летней межени и время созревания клубней стрелолиста *Sagittaria sagittifolia* L. (табл. 1), а на р. Оке порои кабана появляются чуть позже – в сентябре. Это, вероятно, связано с действием антропогенного фактора – летом берега

Таблица 1. Динамика интенсивности роющей деятельности кабана на водных объектах разных типов в течение года (по данным 2007 г.)

Типы водоёмов/ мес-яцы года	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
р. Пра и ее затоны						■	■	■				
р. Ока и ее затоны							■	■	■			
Заливаемые понижения поймы Оки	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Старицы Пры							■	■	■			■
Старицы Оки							■	■	■			
	Высокая интенсивность роющей деятельности (сплошные и диффузные порои, более 50% от общей годовой площади нарушений)											
	Средняя интенсивность роющей деятельности (изредка появляются сплошные и диффузные порои, купалки)											
	Низкая интенсивность роющей деятельности (появляются отдельные точечные порои, купалки)											

Оки в пределах охранной зоны заповедника активно посещаются людьми. Громкая музыка и круглосуточное пребывание людей на отмелях, очевидно, отпугивают кабанов и обширные заросли стрелолиста остаются практически нетронутыми до сентября, когда погода начинает «портиться» и отдыхающие покидают берега реки. С началом осеннего подъёма воды кабаны теряют интерес к речным отмелям и до следующего лета используют реки только для переходов.

В августе 2007 г. на 10 км нижнего течения р. Пра было зафиксировано 50 пороев кабанов общей площадью 370 м². Из растений, произрастающих на отмелях реки, кабаны, несомненно, предпочитали *Sagittaria sagittifolia*. Жизненная форма этого растения – клубневой вегетативный однолетник. Кабаны выкапывают клубни, располагающиеся на столонах в земле, на глубине 5–10 см, а листья отбрасывают в сторону, лишь иногда скусывая основание розетки. Для стрелолиста характерно произрастание в условиях постепенного понижения уровня воды в течение вегетативного периода, вплоть до полного обсыхания грунта к концу лета [Кривохарченко, Жмылев, 1996]. Одна розетка стрелолиста производит до 10 клубней. На 0.25 м чистых стрелолистных зарослей на отмели Пры прихо-

дится 14 клубней общим весом 28 г (в затоне Оки – 27 клубней, весом 69 г). Кабаны раскапывали как чистые заросли стрелолиста (10% от общей площади пороев), так и любые растительные сообщества, в которых присутствует примесь этого вида. Чаще всего кабанам раскапывались стрелолисто-ежеголовковые и ежеголовково-стрелолистные группировки (вместе 43% от всех пороев), а также, хвощовые с участием стрелолиста. Глубина пороев колебалась в пределах 5–15 см. При том, что практически все растения в порое бывали выкопаны и отброшены в сторону, при внимательном рассмотрении оказывалось, что съедены лишь клубни стрелолиста, а все остальные растения пострадали «случайно». Порои в растительных сообществах, не содержащих стрелолист, встречались гораздо реже. В 2008 г. нами было обнаружено 15 пороев в зарослях рдеста злакового *Potamogeton gramineus* L. Кабаны выкапывали утолщённые клубнеобразные корневища рдеста, располагающиеся в почве на глубине до 20 см (на площади 0.25 м² – 13 г).

Степень нарушенности растительности рек Пра и Ока вследствие роющей деятельности кабанов (площадь пороев, отнесённая к площади растительности) – в 2007 г. составила соответственно 70 и 30% (табл. 2). Кабанами поедались следующие растения — стрелолист,

Таблица 2. Характеристика использования кабаном растительности водоёмов разных типов

Типы водоёмов	Степень нарушенности [% от площади растительности водоёма]	Число видов растений	Число видов растений, поедаемых кабаном	Типы пороев
р. Ока	30	67	4	точечные, диффузные, сплошные
р. Пра	70	58	4	точечные, диффузные, сплошные
СО1	0.1	29	4	точечные, купалки
СО2	0.1	42	3	точечные, купалки
СО3	0.5	50	3	точечные, купалки
СО4	0.1	55	2	точечные
ПВПО	от 10 до 70	76	15	точечные, диффузные, сплошные, купалки
ПНПО	от 0 до 30	37	11	точечные, диффузные, сплошные, купалки
СП1	от 0.1 до 1	47	11	точечные, купалки
СП2	от 0.5 до 1.7 [20]	70	15	точечные, купалки
СП3	от 1 до 50	89	15	точечные, купалки
СП4	от 1 до 50	40	12	точечные, диффузные, сплошные, купалки
СП4-О	от 1 до 10	59	13	точечные, диффузные, сплошные, купалки
В	от 0 до 1	63	9	точечные

рдест злаковый, поручейник широколистный *Sium latifolium*. L (листья) и частуха подорожниковая *Alisma plantago-aquatica* L. (листья).

Старицы р. Пра, располагающиеся среди дубрав и имеющие хорошие защитные условия, также интенсивно посещаются кабаном. Практически все старицы р. Пра в той или иной степени используются ими для водопоя и купания (принятия грязевых ванн). На их берегах стада кабанов и одиночные животные часто устраивают лёжки, но в кормовом отношении для них наиболее привлекательны хорошо заросшие мелководные водоёмы (СП3, СП4 и некоторые старицы из группы СП2, табл. 2). Такие водоёмы используются кабаном в течение всего года. Степень нарушенности растительности колеблется от 11–12% в наиболее глубоководных из них (оз. Харламово) до 70% в мелководных (оз. Глушица № 4, Кабанье). Основны-

ми растительными сообществами, нарушаемыми кабаном в водоёмах этого типа являются *Equiseto fluviatilis-Sagittarietum sagittifoliae*, *Sagittarietum Caricetum acutae*, *Sagittarietum-Nupharetum luteae*, *Sagittarietum-Sparganietum erecti*, *Sagittarietum sagittifoliae*. Порои отмечались с июля по март. Порои, отмеченные с ноября по март, после того, как было раскопано большинство растительных группировок с участием стрелолиста, носили преимущественно диффузный характер, располагались в сообществах *Equisetetum fluviatilis*, *Rorippeto-Equisetetum fluviatilis*, *Sparganietum erecti-Equisetetum fluviatilis*, *Sagittarietum-Sparganietum erecti*. Кабанов интересовали корневища хвоща приречного *Equisetum fluviatile* L., ежеголовников *Sparganium emersum* Rehmman и *S. erectum* L., молодые побеги омежника водного *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., корневища частухи и побеги

жерушника земноводного *Rorippa amphibia* (L.) Besser.

На слабозаросших старицах (СП1 или промывных СП2) летом кабаны раскапывали сообщества с присутствием стрелолиста (преимущественно *Sagittarieto-Caricetum acutae*). Но из-за незначительного распространения стрелолиста, большого урона растительности кабаны не наносили (степень нарушенности до 1.7%). Зимой на оз. Кривое, Рогастое и Малое Попово были обнаружены неглубокие поковки в полосе осоки и сабельника. На оз. Санкина Лука в конце декабря 2007 г. кабан проделал около 20 «лунок» во льду (толщина льда до 9 см, площадь лунки 0.2–1 м²) на участке, где летом было описано сообщество *Trarpeto-Sparganietum erecti*. Глубина воды в этих местах не превышала 25–30 см. Вероятно, причиной такого поведения послужил замор рыбы. Тем не менее, вокруг лунок было обнаружено немало вынутых из воды корневищ и листьев ежеголовки прямой, обрывков побегов жерушника земноводного, а также, осколков плодов чилима. Подобное поведение кабанов было отмечено в конце декабря и на других водоёмах, подверженных зимнему замору рыбы, но лишь на оз. Санкина Лука кабан продолжал регулярно делать лунки до начала таяния льда.

Еще охотнее, чем старицы р. Пра, кабаны используют заливаемые понижения высокой поймы (ПВПО). Несколько таких понижений располагаются в совмещенной пойме рек Ока и Пра, в окрестностях кордона «Липовая гора». Эти водоёмы отличаются богатством флористического состава и непостоянством уровня воды. Ниже, при рассмотрении роли кабанов в динамике растительности, мы подробно остановимся на водоёмах этого типа.

Водоёмы поймы р. Ока представляют для кабанов меньший интерес. Это связано, отчасти, с их расположением вне заповедника (в охранной зоне). Заливаемые понижения низкой поймы (ПНПО), расположенные в окрестно-

стях села Лакаш (как и оз. Лакаш) вообще не имели следов посещения кабанями, несмотря на обширные заросли стрелолиста и других кормовых растений. Сенокосение, а затем и охота на водоплавающую дичь, очевидно, отпугивают кабанов от этих водоёмов. Старицы Оки (СО1, СО2, СО3, табл.2), находящиеся вдали от населённых пунктов, посещаются кабанями довольно часто, однако зоогенные нарушения составляют не более 0.5% от площади растительности, несмотря на наличие на некоторых из них больших зарослей стрелолиста (оз. Травное, Ватажное). Эти водоёмы сильно заилены, а стрелолист произрастает далеко от берега. Очевидно, кабаны не могут перемещаться по вязкому илу даже при значительном его обсыхании, и вынуждены довольствоваться раскапыванием берегов, незначительно повреждая прибрежно-водную растительность.

Следы посещения кабанями внепойменных озёр отмечались только в наиболее «сухие» годы. Несмотря на твёрдость дна и наличие кормовых растений, эти озёра не пользуются у кабанов популярностью. Возможно, это связано с их расположением среди ольховых и ивовых болот, тогда как летом и осенью наибольшая плотность населения кабанов наблюдалась в пойменных дубравах. На водораздельных озёрах ни разу не было отмечено купалок, что, вероятно, связано с особенностями грунта. Основными кормовыми растениями на водоёмах этого типа были молодые побеги и корневища тростника и рогоза широколистного. Следы пребывания кабанов ни разу не были обнаружены на оз. Святое Лубяницкое, несмотря на наличие кормовых растений – камыша озёрного *Scirpus lacustris* L., рогоза *Typha latifolia* L., стрелолиста.

Таким образом, по интенсивности использования кабанями, водные объекты Окского заповедника можно разделить на несколько групп:

1) Водоёмы, посещаемые кабанями круглогодично, зоогенные нарушения растительного покрова составляют до

50–70% от площади, занятой водной и прибрежно-водной растительностью (ПВПО, ПНПО, СПЗ, СП4).

2) Водоёмы (водотоки), привлекающие кабанов на непродолжительное время (лето-осень), зоогенные нарушения растительного покрова составляют до 50–70% от площади, занятой водной и прибрежно-водной растительностью (реки Пра и Ока).

3) Водоёмы, посещаемые кабаном круглогодично (по берегам имеются тропы и купалки), но нарушения составляют не более 1–2% от площади растительности (СП1, СП2, некоторые старицы Оки).

4) Водоёмы, посещаемые кабаном эпизодически, нарушения составляют менее 1% от площади растительности (внепойменные озёра).

5) Водоёмы, практически не посещаемые кабаном, тропы, купалки и порою отсутствуют (водоёмы в окрестностях п. Лакаш, окружённые сенокосными лугами, оз. Святое Лубяницкое).

Из всех водных и прибрежно-водных растений, в условиях заповедника, при хорошей обеспеченности прочими кормами (урожай желудей 4–5 баллов), кабанов наиболее привлекал стрелолист (клубни). Помимо стрелолиста, кабан поедает манник большой (корневища, листья), чилим (плоды), частуху подорожниковую (листья, корневища), омежник водный (листья), рдесты (*Potamogeton sarmaticus*, *P. x angustifolius*, *P. gramineus*) (корневища), хвощ приречный (побеги, корневища), чистец болотный (корневища), ежеголовку прямую (корневища, почки), тростник (корневища, молодые побеги), рогозы, ирис водный (корневища), поручейник широколистный (листья), сабельник болотный, осоку острую, жерушник земноводный (надземную часть растений). Но все эти растения (кроме стрелолиста, рдестов и чистеца) имели небольшое значение в питании кабана, и, несмотря на хорошую распространённость, употреб-

лялись, в основном, зимой и весной, то есть, после того, как все клубни стрелолиста уже выкопаны. Чистец болотный, в отсутствие стрелолиста, стал в 2008 г. основным кормовым растением на некоторых водоёмах высокой поймы. По данным Д.В. Дубыны в Украине кабан охотно и в большом количестве поедает корневища и почки кувшинки белой и чистобелой, режы, кубышки жёлтой [Дубына, 1982]. Нами не было отмечено ни одного достоверного случая поедания кабаном нимфейных. Также не было отмечено и интереса кабанов к сусаку и камышу озёрному, которые приводятся в литературе в качестве кормовых растений кабанов [Данилкин, 2002].

Роль деятельности кабана в динамике растительности водоёмов.

Далее рассмотрим роющую деятельность кабана в контексте краткосрочной (2006–2012 гг.) динамики растительности озёр в понижениях высокой части совмещённой поймы рек Ока и Пра (ПВПО, наливные озёра: оз. Большие и Малые Сады, Большая Толпега и Дубовое).

Ежегодно, в течение всего ряда наблюдений, лёжки кабанов располагались в непосредственной близости от этих водоёмов или непосредственно на их обсыхающих мелководьях. Тропы, порою и купалки отмечались круглогодично, поскольку весенние и осенние паводки в некоторые годы практически не касались водоёмов высокой поймы. Расположение среди дубрав (что особо привлекает кабанов в годы, урожайные на желуди), заповедность территории, а также отсутствие заливания в половодье приводят к тому, что окрестности кордона «Липовая гора» не пустуют даже в годы депрессии численности кабанов. Так в период наблюдений поголовье кабанов в заповеднике по данным «Летописи природы» изменялось с 114 до 612 особей, но в ближайших окрестностях изучаемых водоёмов практически постоянно держались 1–3 одиноч-

ных секача и стадо, численностью от 5 до 30 особей.

Шестилетние наблюдения за роющей деятельностью кабанов в заливаемых понижениях показали, что её масштабы зависят от уровня весеннего половодья. Не все из изучаемых понижений находятся на одном высотном уровне. Для заполнения водой озёр Большие Сады и Голубые требуется более высокий уровень половодья, чем для озёр Малые Сады и Большая Толпега, поэтому развитие растительности этих водоёмов в один и тот же год может происходить не одинаково. Для примера понижения, заливаемого при наиболее высоких паводках, рассмотрим оз. Большие Сады. Весной 2006 г. водоём соединился с рекой, благодаря чему, водная и прибрежно-водная растительность были хорошо развиты. Летом кабаны устроили лёжки в зарослях тростника и проложили тропы по мелководью. В растительности преобладали такие виды, как *Phragmites australis*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Potamogeton lucens*, *P. x angustifolius*, *P. gramineus*, *P. sarmaticus* и другие. Максимальная глубина водоёма в летнее время составляла 70 см. К осени водоём значительно обмелел, по его периметру появились многочисленные тропы, купалки и порои. По мере схода воды кабанов осваивались всё новые и новые участки понижения. В первую очередь, кабаны перекапывали сообщества, содержащие стрелолист. Также, кабанов интересовали подземные части рдестов и, вероятно, разнообразный животный корм, содержащийся в иле. В октябре 2006 г. озеро обсохло на 70% (и было перекопано кабанов на 50%), но в декабре-январе, до установления снегового покрова, вода прибыла. Весной 2007 г. заливаемые понижения высокой поймы вообще не соединялись с рекой, и, уровень воды в них поднялся лишь за счёт таяния снега. Очень быстро вода стала убывать. Оз. Б. Сады полностью

пересохло уже к середине июня: к этому времени уже нельзя было обнаружить большинства рдестовых сообществ, на их местах виднелся лишь сухой потрескавшийся грунт. Дольше всего вода сохранялась в глубоких прошлогодних пороях и купалках, заросших *Callitriche palustris*. Прибрежно-водные растения (манник большой, ежеголовники, частуха, тростник) были сильно угнетены и пожелтели. После того как прошли дожди, обсохшие участки водоёмов стали интенсивно зарастать частухой, чередой *Bidens tripartita*, омежником и другими растениями. Заросли стрелолиста и рдестов сильно сократились по сравнению с предыдущим годом и располагались на тех 30% площади озера, где осенью 2006 г. оставалась вода, и которые остались нетронуты кабанов. В середине июля 2007 г. и они были выкопаны. Кроме стрелолистных сообществ, были повреждены также густые заросли частухи (*Alismatetum plantago-aquaticae*). К осени растительность оз. Б. Сады уже не привлекала кабанов в пищевом отношении, но до морозов секач использовал для купания лужу, сохранившуюся в центральной части водоёма. Весной 2008 г. кабаны вновь принялись перекапывать обсохшее дно водоёма, но уже в поисках подземных частей манника и обильно разросшегося чистеца болотного *Stachys palustris* L. В последующие годы на дне высохшего оз. Б. Сады сохранялись тропы, ведущие к лёжкам, пороям и купалкам, функционирующим в наиболее низких местах. Даже полностью утратив водное зеркало, оз. Б. Сады сохранило свое значение для кабанов, но уже в качестве сырого луга.

Оз. М. Сады расположено на более низком гипсометрическом уровне, чем предыдущий водоём. В 2006 г. озеро было наполнено водой до краёв и зарастало ряской *Lemna minor* L. и рдестом плавающим, прибрежно-водная зона была практически не развита. К осени уровень воды стал падать, однако кабаны, подходя к воде, не интересовались растительностью. В 2007 г. этот водоём, так же, как и предыдущий, не

Условные обозначения

граница уреза воды (минимальный уровень)



порои кабана



Растительные сообщества

*Butometum umbellati**Caricetum acutae**Glycerietum maximae*

с преобладанием гигро-и мезофитов



с преобладанием гидрофитов (с примесью стрелолиста)

*Sparganietum erecti**Eleocharietum acicularis**Glycerietum maximae*

Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae

*Rorippetum amphibiae**Salvinietum natantis*

Alismateto-Oenanthetum aquaticae



Alismateto-Sparganietum emersi



Alismatetum plantago-aquaticae



Hydroherboso-Sparganietum emersi

*Oenanthetum aquaticae*

Potameto-Alismatetum plantago-aquaticae



Potameto-Sparganietum emersi

*Sagittarietum sagittifoliae*

Hydroherboso-Potametum natantis

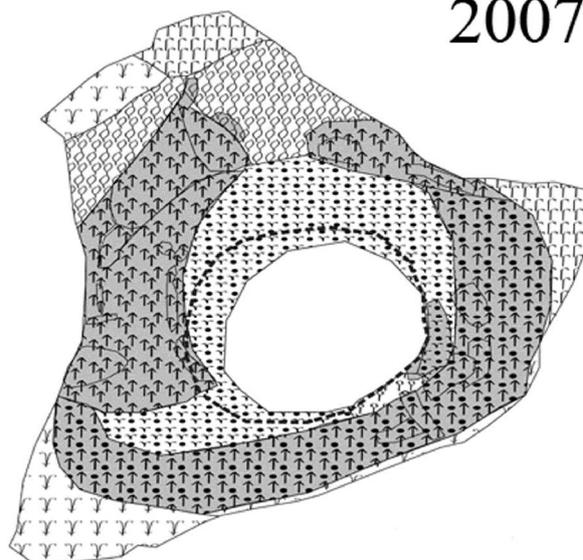


вода, свободная от растительности



вода, свободная от растительности

2007



2008

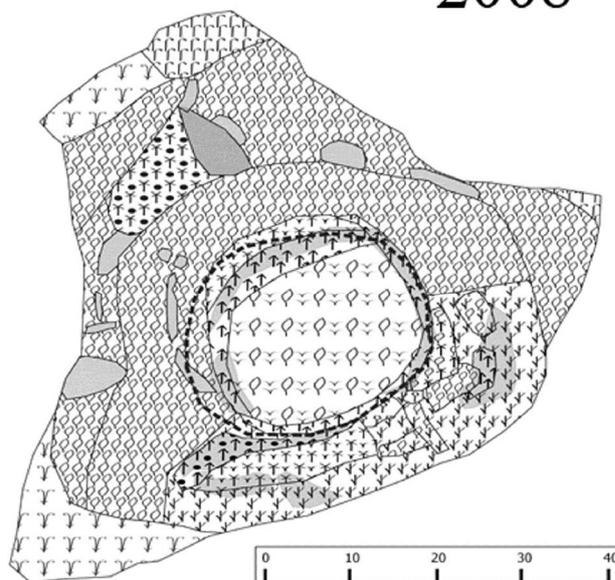


Рис. 2. Схема размещения растительных сообществ и пороюв кабана на оз. Малые Сады в 2007 и 2008 гг.

соединялся с разливом, благодаря чему уровень воды всё лето был очень низким. Облик водоёма резко изменился – появились обширные заросли частухи и стрелолиста (рис. 2). С начала лета кабаны активно посещали водоём. Отдельные поеди стрелолиста наблюдались еще в июне: кабаны заходили в воду и выдирали розетки стрелолиста с недоразвитыми клубнями. Однако максимум роющей деятельности пришёлся

на август. В этот год площадь пороюв совпала с площадью, занятой сообществами с преобладанием стрелолиста. Пороюв, в основном, имели диффузный характер, однако были и глубокие пороюв (глубиной 15–30 см), создающие выраженный зоогенный микрорельеф. До глубокой осени секач использовал купалку в северной части водоёма.

В 2008 г. водоём также не соединялся с рекой, и уровень воды в нём был

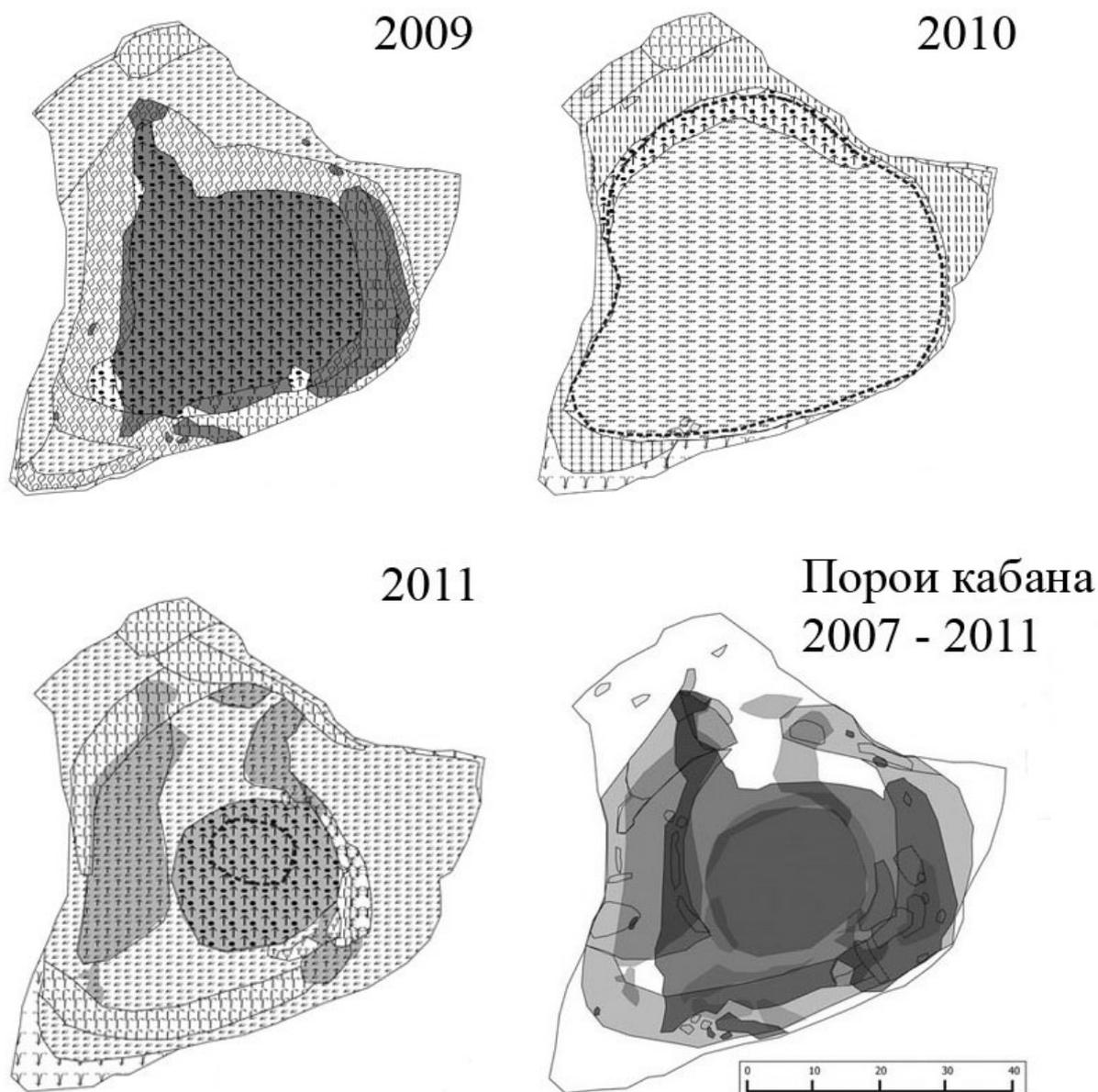


Рис. 3. Схема размещения растительных сообществ и пороев кабана на оз. Малые Сады в 2009, 2010 и 2011 гг. (условные обозначения см. рис. 2).

ещё ниже. Площадь зарослей стрелолиста значительно сократилась, в местах диффузных пороев прошлого года развились густые заросли *Alisma plantago-aquatica*, *Oenanthe aquatica* и *Alopecurus aequalis*, на некоторых участках сплошных пороев растительность не сформировалась. Стрелолиственные сообщества протянулись узкой полосой в центре водоёма (где в предыдущий год стояла вода), также стрелолист кое-где возобновился на отвалах старых пороев. Порои 2008 г. снова примерно соответствовали по площади зарослям стрелолиста, и частично совпадали с

прошлогодними пороями, в прежнем месте располагалась и купалка (рис. 2).

В 2009 г. озеро также не соединялось с разливом, однако уровень воды понижался медленно, что дало возможность развиваться сообществу *Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae* с проективным покрытием стрелолиста 20–30% (рис.3). Порои 2007 г. уже не выделялись по растительности и были заняты, в основном, зарослями частухи и гигрофитов, хотя и сохранили характерный для пороев микрорельеф. К осени водоём обсох полностью, и диффузными пороями оказалась

охвачена площадь, занятая сообществом с присутствием стрелолиста и заросли манника. Купалка в северной части озера использовалась в первую половину лета, пока не высохла и не заросла частухой.

Весной 2010 г. уровень половодья был достаточно высоким и водоём до краёв наполнился водой, которая сходилась медленно. Кабаны посещали водоём, однако не находили на нём ничего интересного – преобладающими видами в этот год были *Eleocharis acicularis* и *Salvinia natans* (рис. 3). Было отмечено несколько точечных пороев и купалок в незатопленной части водоёма. Небольшие заросли гидрофитов с примесью стрелолиста развились в северной части озера, но, вероятно, они остались неосвоенными кабанами из-за высокого уровня воды.

В 2011 г. водоём вновь не соединялся с разливом, и уровень воды был очень низким. Заросли гидрофитов сменились гигрофитами, только в центре озера развились заросли *Hydroherbosa-Sagittarietum sagittifoliae*, с проективным покрытием стрелолиста 20% (рис. 3). Также небольшая (около 5%) примесь стрелолиста отмечалась в сообществах гигрофитов в западной части озера. Заросли манника не возобновились на месте, где были вырыты в 2009 г., но зато заняли прошлогодние местообитания *Eleocharis acicularis*. Также манник в начале лета «затянул» многолетнюю купалку в северной части озера, однако, она вновь была разрыта и углублена во второй половине лета. Порои были отмечены всюду, где наблюдалась хоть малейшая примесь стрелолиста, и имели большей частью диффузный характер.

Таким образом, с 2007 по 2011 г. кабаны перекопали около 70% площади заливаемого понижения (рис. 3). Можно выделить участки наиболее «любимые» кабанами, перекапываемые по много раз, а также – участки вовсе не тронутые роющей деятельностью. К нетронутым участкам мы можем отнести наиболее «сухие» окраины водоёма, заливаемые только в многоводные годы.

Они заняты манниковым и осоковыми сообществами, а в «сухие» годы зарастают гигро- и гигромезофитами. Растительность этих участков наиболее стабильна и её флуктуации зависят, в основном, от уровня воды в водоёме.

Самая глубокая, центральная часть подвергалась воздействию кабанов лишь в наиболее маловодные годы. Практически ежегодно (за исключением лет с высоким уровнем воды) перекапывалось дно юго-восточной и западной частей водоёма. Особо следует отметить консерватизм кабанов в отношении расположения глубоких, многоразовых грязевых ванн (купалок), ежегодно отмечавшихся в одном и том же месте в северной части озера. Сплошные порои имели наибольшую площадь в 2007 г., когда проективное покрытие зарослей стрелолиста было высоким (70%). При более редком расположении розеток порои были, в основном, диффузными. Однако, на количество, площадь и глубину пороев могут влиять и поведенческие факторы: большое стадо кабанов, кормясь и купаясь на озере производит гораздо большее нарушение, чем одиночный секач. Так, на оз. Большая Толпега кабаны из большой семейной группы (около 30 особей) соорудили несколько купалок рядом, при их неоднократном использовании перемесив грунт и разрушив растительный покров на 20% площади водоёма. Оз. М. Сады, в основном, посещалось одиночными особями, что, вероятно, объясняется близостью водоёма к кордону заповедника.

Как мы видим из карто-схем, площадь пороев на водоёме напрямую зависела от площади мелководий, обсохших к концу лета. Более всего наливные водоёмы оказались повреждены кабанами в сухом 2009 г., менее всего – в многоводном 2010 г. (рис. 3). Также, некоторая корреляция прослеживается между площадью нарушений и площадью, занятой стрелолистом ($r=0.64$, $p<0.05$). Однако, первая всегда была значительно больше второй, поскольку растительные группировки с

Таблица 3. Динамика растительности трёх площадок (2 х 2 м) на мелководье оз. Харламово в 2008–2010 гг. Глубина воды летом до 30 см, осенью площадки полностью перекапывались кабаном.

Виды	2008	2009	2010	2008	2009	2010	2008	2009	2010
	Площадка №1			Площадка №2			Площадка №3		
	Проективное покрытие, %								
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	50	70	70	50	50	50	40	30	30
<i>Nuphar lutea</i>	20	–	–	–	–	–	10	10	10
<i>Sparganium emersum</i>	–	–	–	–	–	–	5	–	–

незначительной примесью стрелолиста временами перекапывались кабаном полностью, а также повреждались заросли других кормовых растений – частухи, чистеца болотного, жерушника земноводного. Кроме того, нарушения зарослей не кормовых растений происходило при устройстве купалок и поисках животного корма.

Следует отметить, что заросли стрелолиста в период наблюдений ни разу не возобновлялись в полной мере на прежнем месте на следующий год после перекапывания, несмотря на то, что в отвалах пороев сохранялись семена и некоторое количество клубней растений. Заросли сокращались, и стрелолист входил как примесь в растительные сообщества, располагающиеся на ненарушенных участках. Сомкнутые чистые заросли стрелолиста образовывались только на следующий год после высокого разлива. Совсем иначе реагирует на подобные нарушения растительность регулярно заливаемых пойменных водоёмов и речных отмелей. На следующий год после перекапывания места расположения обширных пороев и купалок уже не выделяются на фоне ненарушенных участков, поскольку во время половодья происходит сглаживание зоогенного микрорельефа дна. Также сохраняет относительную однородность и растительность; заросли возобновляются ежегодно на прежних местах, стрелолист сохраняет доминирующую позицию, несмотря на ежегодное перекапывание. Для примера приведены описания растительности трёх регулярно перекапываемых кабаном площадок, расположенных

на мелководье одной из стариц низкой поймы р. Пра (табл. 3).

Вероятно, положение водоёма в низкой пойме нивелирует влияние роющей деятельности кабана на прибрежно-водную растительность, благодаря стабильной работе полых вод и, соответственно, свободному перемещению диаспор.

Поскольку зоогенный фактор, особенно, в случае водоёмов высокой поймы, действует совместно с гидрологическим (степень зоогенного нарушения зависит от того, заливался ли водоём полыми водами, и, соответственно, от площади обсыхания), трудно отделить действие одного фактора от другого и однозначно оценить степень влияния кабана на динамику растительности наливных водоёмов. Можно лишь констатировать сокращение и изреживание зарослей стрелолиста в местах пороев, возникновение участков, лишённых растительности и изменение микрорельефа дна. Чтобы проиллюстрировать процессы восстановления растительности на пороях, приведём ряд описаний двух наиболее типичных площадок, заложенных на месте зарослей стрелолиста, разрытых кабаном в начале августа 2007 г. (табл. 4.)

В 2008 г. площадка №1 (на сплошном порое глубиной 15–20 см, размером 2 х 2 м) была окружена практически чистыми зарослями частухи, образовавшимися на месте обширного диффузного пороя прошлого года. Площадка имела выраженный зоогенный микрорельеф – пониженная часть, где грунт был снят на глубину 10–20 см, и повышенная часть,

Таблица 4. Динамика растительности двух площадок (2 x 2 м), заложенных на пороях 2007 г.

Виды	2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011
	Площадка №1					Площадка №2				
	Проективное покрытие, %									
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	–	10	30	–	5	–	20	5	–	5
<i>Alopecurus aequalis</i>	–	10	10	–	50	–	–	25	–	20
<i>Bidens cernua</i>	–	–	–	–	30	–	–	–	–	50
<i>Bidens tripartita</i>	–	–	+	–	15	–	–	–	–	30
<i>Butomus umbellatus</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Callitriche palustris</i>	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Carex bohemica</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+
<i>Elatine alsinastrum</i>	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Glyceria maxima</i>	–	–	–	–	+	–	–	50	–	+
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	–	–	+	+	–	–	–	–	1	–
<i>Lemna minor</i>	10	10	20	+	–	10	–	10	+	–
<i>Myosotis palustris</i>	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–
<i>Oenanthe aquatica</i>	–	–	–	–	–	–	50	–	–	–
<i>Potamogeton natans</i>	10	–	5	–	–	10	–	5	–	–
<i>Rorippa amphibia</i>	–	10	–	–	+	–	–	–	–	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	70	5	+	–	+	70	–	–	–	–
<i>Salvinia natans</i>	–	–	–	90	–	–	–	–	90	–
<i>Sparganium emersum</i>	–	10	10	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sparganium erectum</i>	–	–	5	–	–	–	–	–	–	5
<i>Utricularia vulgaris</i>	–	–	–	50	–	–	–	–	50	–

представленная отвалами грунта. В наиболее глубокой части площадки произрастали *Callitriche palustris*, *Elatine alsinastrum* и *Sparganium emersum*, а отвалы занимали такие виды, как *Alisma plantago-aquatica*, появившийся там уже осенью прошлого года *Alopecurus aequalis*, а также несколько розеток *Sagittaria sagittifolia*, развившихся из оставленных кабанами прошлогодних клубней. Стрелолист был вновь выкопан кабанами к середине лета 2008 г. Площадка № 2 располагалась несколько выше по профилю и в 2008 г. густо заросла *Oenanthe aquatica* с примесью *Alisma plantago-aquatica*, в окружении чистых зарослей омежника.

Сплошные порои и купалки (участки полностью очищенные от растительности), в отличие от диффузных пороев и ненарушенных участков, характеризовались большей гетерогенностью растительного состава. Но уже спустя два года порои перестали чётко читаться на фоне окружающей растительности, хотя их ещё можно было обнаружить по обилию *Alopecurus aequalis*, вида, характерного для нарушенных участков. В многоводный 2010 г. все порои оказались под водой и заросли гидрофитами, после чего в «сухом» 2011 г. их растительность уже практически не отличалась от таковой на ненарушенных кабанами обсохших мелководьях.

Поскольку, как мы выяснили, кабаны ежегодно истребляют большую часть зарослей стрелолиста на водоёмах, логично было предположить, что встречаемость и обилие этого вида в настоящее время и в период до повторного вселения кабанов могут различаться. Для выяснения этого вопроса мы воспользовались данными по динамике растительности 10 водоёмов поймы р. Пра, обследованных В.Н. Черновым в 1935–1939 гг. [Чернов, 1940], задолго до появления кабанов на территории заповедника. Для сравнения использовались наши данные по этим же водоёмам за 2004–2010 гг. (к тому времени водоёмы использовались кабаном более 40 лет). Старицы расположены в разных частях поймы и различаются по возрасту и режиму промывания в половодье [Панкова, 2010]. Некоторые из них за прошедшие более чем 70 лет обмелели и заросли (Харламово), другие же – напротив, подверглись «омоложению», благодаря интенсивному промыванию полыми водами (Санкина Лука, Белое).

Анализ встречаемости стрелолиста в разные годы дал неожиданные результаты. Из 10 изученных водоёмов в 1930-е гг. этот вид был обнаружен только в трёх, в виде незначительной примеси в ассоциациях *Glycerietum maximae*, *Hydroherboso-Stratiotetum aloides*, *Sparganietum erecti*, *Lemno-Salvinietum natantis*, а также в виде небольших моновидовых зарослей (табл. 5).

Со времени первого исследования стрелолист широко расселился по водоёмам и в 2004–2010 гг. встречался уже в 9 из 10 стариц (кроме оз. Белого, подвергшегося размыву, приведшему к редукции растительности).

Число ассоциаций, в которых был отмечен этот вид, достигло 10. Если раньше стрелолист отмечался как примесь в сообществах, сложенных гидрофитами и гелофитами, то теперь он активно внедряется в сообщества длиннокорневищных гигрогелофитов, таких, как осока острая и сабельник болотный. Такие изменения могут быть связаны с нарушениями береговой зоны расти-

тельности, производимыми кабаном. Делая многочисленные поковки в густых зарослях осоки, животные создают микроместообитания, благоприятные для поселения таких видов, как стрелолист, без «поддержки» кабаном, не способных конкурировать с осокой на урезе воды.

Заключение

Из всех водных и прибрежно-водных растений, в условиях заповедника, при хорошей обеспеченности прочими кормами (урожай желудей 4–5 баллов), кабаном более всего привлекал стрелолист (клубни).

Наиболее интенсивно кабаны нарушают растительность мелководных зарастающих пойменных водоёмов, не имеющих значительных илистых отложений (СПЗ, СП4, ПНПО, ПВПО), и рек Пра и Ока. Но, при этом, заметную роль в динамике растительности роющая деятельность кабана начинает играть только в водоёмах высокой поймы, не регулярно заливаемых полыми водами. Порои кабана мало влияют на растительность регулярно заливаемых водоёмов, поскольку воды половодья в изобилии переносят диаспоры растений и выравнивают зоогенный рельеф грунта. Влияние кабанов на растительность пересыхающих водоёмов высокой поймы заключается в сокращении и изреживании зарослей стрелолиста, увеличении гетерогенности и мозаичности растительности на местах пороев и образовании незарастающих участков в местах регулярных нарушений (купалки).

Сравнение наших данных с первыми описаниями растительности водоёмов поймы р. Пра [Чернов, 1940] показали, что с появлением кабанов, стрелолист, несмотря на ежегодное выедание его клубней, не только не исчез, но и, наоборот, шире распространился по старицам р. Пра, увеличив встречаемость на уровне водоёмов и растительных ассоциаций. Вероятно, это связано с тем, что нарушение кабаном сомкнутых зарослей доминантов

Таблица 5. Встречаемость стрелолиста в 10 старицах р. Пра в 1935–1938 и 2004–2010 гг.

Название водоёма	Растительные ассоциации	1935–1938	2004–2010
Большое Попово	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	sp	0
	<i>Comaretum palustris</i>	0	sol
Глушица	<i>Caricetum acutae</i>	0	sol
	<i>Eleocharietum palustris</i>	0	cop2
Рогастое	<i>Comaretum palustris</i>	0	sp
	<i>Caricetum acutae</i>	0	sp
	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop3
	<i>Sagittarieto-Sparganietum erecti</i>	0	cop2-3
	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop1
Санкина Лука	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop2
	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop2-3
	<i>Hydroherboso-Stratiotetum aloides</i>	0	sp
Харламово	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop3
	<i>Sagittarieto-Sparganietum emersi</i>	0	cop2
	<i>Sagittarieto-Nupharetum luteae</i>	0	cop2
Белое	<i>Glycerietum maximae</i>	sol	-
Олений Надел	<i>Hydroherboso-Stratiotetum aloides</i>	sol	-
	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop1
Смолянка	<i>Sagittarieto-Comaretum palustris</i>	0	cop1
	<i>Hydroherboso-Nupharetum lutea</i>	0	sp
Сундрица	<i>Sparganietum erecti</i>	sol	-
	<i>Lemno-Salvinietum natantis</i>	sol	-
	<i>Caricetum acutae</i>	0	sol-sp
	<i>Comaretum palustris</i>	0	sol-sp
	<i>Sagittarieto-Comaretum palustris</i>	0	cop1
	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop2-3
Кривое	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop1
	<i>Comaretum palustris</i>	0	sp
Число водоёмов со стрелолистом		3	9
Число ассоциаций со стрелолистом		5	10

Примечание: «-» – ассоциация на водоёме не отмечена.

прибрежно-водной зоны растительности создаёт благоприятные условия для внедрения в сообщества таких видов, как *Sagittaria sagittifolia*. В этом случае кабан в результате средообразующей деятельности способствует увеличению численности своего кормового растения, снабжая его подходящими местобитаниями.

К сожалению, по причине доступности для кабанов всех водоёмов заповед-

ника мы не имели возможности сравнивать динамику растительности экологически сходных водоёмов, подверженных и не подверженных зоогенным нарушениям. Для того, чтобы в полной мере оценить роль кабана в динамике водной растительности, очевидно, необходимо проведение опытов с огораживанием водоёмов, по примеру австралийских исследователей [Doupe et al., 2010].

Автор выражает благодарность старшему научному сотруднику Окского заповедника А.Б. Панкову за техническую поддержку при проведении полевых исследований.

Литература

- Антонец Н.В. Особенности роющей деятельности дикого кабана в поемных дубравах лесостепной и степной зон // Заповідна справа в Україні. 1998. Т. 4. Вып. 2. С. 18–24.
- Бородина М.Н. Млекопитающие Окского заповедника: эколого-фаунистический очерк // Труды Окского гос. заповедника. Вологда: Вологодское книжное изд-во. 1960. Вып. 3. С. 3–40.
- Булахов В.Л. Влияние роющей деятельности кабана на физико-химические свойства почв лесных биоценозов // Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана. М.: Наука, 1975. С. 159–161.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа, 1961. Т. 1. 776 с.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Свиные (Suidae). М.: ГЕОС, 2002. 309 с.
- Дубына Д.В. Кувшинковые Украины. Киев: Наук Думка, 1982. 226 с.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Браславская Т.Ю., Чупаченко В.Г. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов (на примере Нерусско-Деснянского Полесья) // Бюлл. МОИП. 1999. Т. 104. Вып. 6. С. 3–8.
- Козло П.Г., Ставровская Л.А. Влияние роющей деятельности кабана (*Sus scrofa* L.) на травяную растительность // Заповедники Белоруссии. Минск. 1974. Вып. 3. С. 91–99.
- Кириков С.С. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 347 с.
- Кривохарченко И.С., Жмылев П.Ю. Стрелолист стрелолистный // Биологическая флора Московской области. М.: Аргус, 1996. Вып. 12. С. 4–21.
- Лебедева Л.С. Экологические особенности кабана Беловежской пуши. // Учёные записки Моск. пед. ин-та им. В.П. Потёмкина. 1936. С. 105–271.
- Летопись природы Окского биосферного государственного заповедника. 2006–2011 гг.
- Майнхардт Х. Моя жизнь среди кабанов / Пер. с нем. М.: Лесная промышленность, 1983. 128 с.
- Окский заповедник: история, люди, природа / Ред. В. П. Иванчев. Рязань, 2005. 449 с.
- Панкова Н.Л. Динамика растительности водоёмов поймы р. Пра // Материалы I(VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010». Ярославль: Принт Хаус, 2010. С. 242–245.
- Панкова Н.Л. Типология водоёмов Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2012а. Вып. 27. С. 285–314.
- Панкова Н.Л. Характеристика и синтаксономический состав высшей водной растительности Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2012б. Вып. 27. С. 265–280.
- Папченков В.Г. Картирование растительности водоёмов и водотоков // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003а. С. 132–137.
- Папченков В.Г. Доминантно-детерминантная классификация водной растительности // Гидрботаника: методология, методы. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2003б. С. 126–131.

- Русаков Г.В., Конечный А.Г., Косова А.А. Астраханский заповедник. М: Агропромиздат, 1991. 191 с.
- Русаков О.С., Тимофеева Е.К. Кабан. Л.: ЛГУ, 1984. 206 с.
- Слудский А.А. Кабан: морфология, экология, хозяйственное и эпизоотологическое значение, промысел. Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1956. 219 с.
- Фадеев Е.В. О динамике северной границы ареала кабана в Восточной Европе // Биологические науки. 1981. № 9. С. 56–64.
- Хахин Г.В., Снеговая И.В., Новикова Н.Н. Воздействие дикого кабана на биоценозы // Фундаментальные исследования. Пенза, 2005. № 10. С. 90–91.
- Чернов В.Н. Геоботанический очерк Окского государственного заповедника // Тр. Окского заповедника. М., 1940. Вып. 1. С. 59–120.
- Arrington D.A., Toth L.A., Koebel J.W. Effects of rooting by feral hogs *Sus scrofa* L. on the structure of a floodplain vegetation assemblage // Wetlands. 1999. 19 (3). P. 535–544.
- Crooks J.A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers // Oikos. 2002. 97. P. 153–166.
- Doupe R.G., Mitchell J., Knott M.J., Davis A.M., Lymbery A.J. Efficacy of exclusion fencing to protect ephemeral floodplain lagoon habitats from feral pigs (*Sus scrofa*) // Wetlands Ecology and Management. 2010. 18 (1). P. 69–78.
- Jones, C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. 69. P. 373–386.
- Sandom C.J., Hughes J., Macdonald D.W. Rooting for rewilding: quantifying wild boar's *Sus scrofa* rooting rate in the Scottish Highlands // Restoration Ecology. 2013. 21. P. 329–335.
- Quantum GIS Development Team (2011) Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project // (<http://qgis.osgeo.org>). Проверено 18.02.2013.

WILD BOAR'S (*SUS SCROFA*) ROLE IN THE VEGETATION DYNAMICS OF WATER BODIES OF OKSKY STATE RESERVE

© 2013 Pankova N.L.

Yugra State University, Khanty-Mansiysk, n.l.pankova@mail.ru

Wild boar (*Sus scrofa*) is a native inhabitant of the southeastern Meschera lowland. However, as a result of human activity, biotic communities evolved for a long time in the absence of this species. When, after a long absence, wild boars reappeared in the Oksky reserve nearly 50 years ago and began to restore a population quickly, the activity of these animals has become a new factor of disturbances. Rooting by wild boar can strongly affect wetland and aquatic vegetation, although the effect of wild boar on freshwater ecosystems has seldom been studied.

We characterized the use of different types of water bodies by wild boars and assessed long-term and short-term changes in vegetation of water reservoirs under the influence of a wild boar at the example of Oksky reserve.

Sagittaria sagittifolia was a species that was most attractive for wild boars of any water and wetland vegetation. A vegetation is most intensively disturbed by the animal at floodplain water bodies without significant muddy sediments and at the Pra and Oka rivers. However, a vegetation dynamics begins to be influenced by wild boar activity only in the waters of the high flood plain that are not regularly flooded by spring waters. This influence is expressed as a reduction and thinning of *Sagittaria sagittifolia* patches, an increase in heterogeneity and patchiness of vegetation on disturbed plots and a formation of naked sites lacking vegetation (in wallows made by the animals).

Comparison of our data with initial descriptions of vegetation in 10 oxbows of the Pra that were made before wild boar introduction showed an increase in the occurrence of *Sagittaria sagittifolia* at the plant associations and water bodies. It is probably due to the fact that a violation of dense thickets of coast dominant plants by boars provides favorable conditions for the invasion of the species such as *Sagittaria sagittifolia*.

Key words: *Sus scrofa*, vegetation dynamics, macrophytes, zoogenic factor, ecosystem engineer, wild boar rooting, wetland disturbance.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ АМФИПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA) В БАССЕЙНЕ РЕКИ ДНЕПР (БЕЛАРУСЬ)

© 2013 Семенченко В.П., Вежновец В.В., Липинская Т.П.

Научно-практический центр по биоресурсам НАН Беларуси, Минск, 220072,
e-mail: zoo231@biobel.bas-net.by

Поступила в редакцию 30.05.2012

Представлены результаты исследований современного распространения, величин численности и структуры сообщества чужеродных понто-каспийских амфипод, а также их удельной роли в макрозообентосе на разных створах рек Днепр и Припять на территории Беларуси. Наиболее распространёнными видами в бассейне Днепра являются *Dikerogammarus vilosus* и *D. haemobaphes*, которые встречаются на всех исследованных створах. Максимальная численность этих видов по сравнению с другими амфиподами отмечена в речных портах. Сравнительный анализ сообщества амфипод показывает, что *D. haemobaphes* доминирует как в Днепре, так и в Припяти и является наиболее успешным инвайдером. На различных створах исследованных рек удельная роль понто-каспийских амфипод в общей численности макрозообентоса может достигать 15–20%.

Ключевые слова: чужеродные виды, Amphipoda, распространение, бассейн р. Днепр, Беларусь.

Введение

Понто-каспийские амфиподы являются наиболее распространёнными чужеродными видами в бассейнах крупных рек Европы [Jazdzewski, 1980; Dick, 1996]. Они образовали устойчивые популяции в бассейнах рек Дунай [Muller et al., 2002], Висла [Grabowski et al., 2007], Рейн [Van der Velde et al., 2002], а также в западной и южной части Европы [Devin et al., 2004; Tricarico et al., 2010].

Экспансия понто-каспийских видов амфипод осуществляется по так называемым инвазивным коридорам, один из которых (центральный) проходит через территорию Беларуси. Он включает в себя реки Днепр, Припять, Буг, Висла, Одер, Эльба и Рейн [Vij de Vaate et al., 2002]. Принято считать, что центральный коридор как путь проникновения понто-каспийской фауны в Центральную и Западную Европу в настоящее время утратил своё значение, а основным является южный коридор по

р. Дунай [Karataev et al., 2007]. Однако, быстрое заселение понто-каспийскими амфиподами р. Висла и её эстуария [Jazdzewski et al., 2002], а также продвижение ряда новых понто-каспийских видов по р. Припять [Semenchenko, Vezhnovetz, 2009], позволяют предполагать, что центральный коридор по-прежнему является важным путём новых инвазий [Semenchenko et al., 2009].

Основные факторы, способствующие распространению понто-каспийских амфипод, также как и других чужеродных видов, связаны с хозяйственной деятельностью человека. Строительство ряда водохранилищ на р. Днепр в XX столетии и судоходство привели к быстрой экспансии этих видов в бассейн р. Днепр. Так после строительства Днепропетровского водохранилища два вида амфипод *Pontogammarus robustoides* и *Dikerogammarus haemobaphes* образовали устойчивые популяции и стали доминантными видами, хотя ранее они



Рис. 1. Речные створы отбора проб в бассейне р. Днепр.

встречались очень редко на этом участке Днепра [Определитель..., 1969].

К настоящему времени в бассейне р. Днепр на территории Беларуси обнаружено восемь понто-каспийских видов амфипод [Mastitsky, Makarevich, 2007; Semenchenko et al., 2009]. Однако закономерности их распространения по бассейну и удельная роль в общей структуре макрозообентоса слабо изучены. В связи с этим, основной целью работы было оценить современное распространение, величины численности и структуру сообщества амфипод, а также их удельную роль в макрозообентосе на разных участках бассейна р. Днепр на основании данных полевых исследований в 2011 г., а также провести сравнение результатов с таковыми по р. Припять, полученными ранее в 2007 г.

Материал и методы

В течение августа 2011 г. были проведены сборы проб макрозообентоса на 11 створах белорусской части бассейна р. Днепр (рис. 1).

При отборе проб использовали международные и европейские стандарты. Пробы макрозообентоса отбирали гидробиологическим ручным сачком (ISO 7828, AQEM Protocol), протягивая его на расстояние 5 м. На каждом створе отбирали 4–5 проб на глубине от 0.3 до 0.5 м в биотопах с различным типом донных отложений и водной растительности. Пробы фиксировали 70%-м раствором этилового спирта. Для описания створа использовали модифицированный AQEM Protocol [AQEM Consortium..., 2002]. Величины гидрохимических показателей определяли с помощью оборудования HANNA Instruments. Для анализа структуры сообщества понто-каспийских амфипод использовали относительную численность, которая позволяет уменьшить некоторые методические расхождения. Например, если при отборе проб не было возможности обследовать все возможные типы биотопов. В добавок, это позволяет уменьшить расхождения в численности между отдельными годами, которые могут быть вызваны

уровнем воды в реках и различным уровнем развития водной растительности (см. ниже).

Следует отметить, что использованный метод отбора проб не является строго количественным. В то же время он позволяет более точно учитывать подвижные формы макрозообентоса, так как захватывает гораздо большую площадь облова по сравнению с традиционными дночерпателями. В связи с этим, приведённые величины численности и соответствующие расчёты являются средними для отобранных проб.

Определение видовой принадлежности амфипод проводили по S. Carausu [1943], Ф.Д. Мордухай-Болтовскому [Определитель..., 1969], Т.О. Eggers and A. Martens [2001].

Результаты и обсуждение

В таблице 1 приведены данные по характеристике изученных створов в бассейне р. Днепр в 2011 г. Содержание растворённого кислорода и величина рН изменялись в пределах от 6.5 и 10.3 мг л⁻¹ и от 4.8 до 10.4 соответственно. Электропроводность не превышала 327 µS. Вследствие низкого уровня воды, который наблюдался в момент отбора проб, водная растительность была в основном представлена осокой и роголистником.

Низкие величины рН на створе 2, речной порт г. Микашевичи, вызваны тем, что данный порт интенсивно используется для погрузки щебня и гравия на речные баржи. Вследствие этого акватория порта сильно загрязнена. Остаются неясными причины высоких

значений рН на створе 10. Данный створ находится в месте впадения р. Сож (см. рис. 1). Это вызывает перемешивание водных масс и возрастание количества взвеси в водной толще, что и могло отразиться на значениях рН.

В целом следует отметить, что для р. Днепр в её нижнем течении и р. Припять характерны достаточно широкие колебания гидрохимических показателей, которые вызваны, с одной стороны, наличием большого количества речных портов и, соответственно, поступлением разного рода загрязнителей, с другой – поступлением значительного количества болотных вод с водосбора, вызывающих снижение величин рН.

Аборигенные амфиподы в бассейне р. Днепр включают три вида: *Gammarus lacustris* Sars 1861, *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski 1975, и *Synurella ambulans* (Muller 1846). Два первых вида найдены только в верхней части р. Припять (створ 1), а *S. ambulans* обнаружена только в верхней части р. Березина (см. рис. 1).

Семь видов понто-каспийских амфипод отмечены в бассейне р. Днепр в 2011 г. (табл. 2). Это *Chelicorophium curvispinum* (Sars. 1895), *Dikerogammarus vilosus* (Martynov. 1925), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald. 1841), *Obesogammarus crassus* (Sars. 1894), *Obesogammarus obesus* (Sars. 1894), *Chaetogammarus ischnus* (Stabbing. 1898) и *Pontogammarus robustoides* (Sars. 1894). Еще один вид *Chelicorophium robustum* (Sars. 1895), который был ранее найден на створе 11 [Semenchenko et al., 2009], в 2011 г. не был обнаружен.

Таблица 1. Характеристика изученных створов бассейна р. Днепр (август 2011)

Site	Река, населенный пункт	Координаты: широта, °N, долгота, °E	t, °C	pH	O ₂ , мг/л	Электропроводность, µS	Тип донных отложений, водная растительность, процент покрытия
1	Припять. Пинск, речной порт	52°06.36'' 26°06.14''	21.8	6.8	7.774	205	Галька и песок. Potamogeton sp., Sagittaria sp., Stratiotes aloides 60%

2	Припять. Микашевичи, речной порт	52°09.48'' 27°20.32''	23.3	4.8	7.77	184	Песок. Carex sp., Cera- tophýllum sp. 50%
3	Припять. Переровский Млынок	52°02.99'' 26°09.82''	23.3	6.7	7.49	154	Песок. Carex sp., Ceratophýllum sp., Polygonum amphibium 70%
4	Припять. Костюковичи	52°07.33'' 28°32.43''	23.2	7.2	7.59	144	Заиленный песок. Carex sp., Buto- mus umbellatus, Spirogira sp. 60%
5	Припять. Мозырь, реч- ной порт	52°07.01'' 28°32.43''	24.3	5.6	7.47	142	Песок. Carex sp., Potamogéton sp. 60%
6	Припять. Наровля	51°51.52'' 29°29.07''	24.2	7.2	7.48	137	Заиленный песок. Butomus umbella- tus, Carex sp., Ceratophýllum sp. 70%
7	Днепр. Смычок	52°32.19'' 30°14.09''	21.0	8.3	6.50	190	Sand. Polygonum amphibium 80%
8	Днепр. Речица	52°19.50'' 30°31.07''	20.8	8.4	10.30	195	Заиленный песок. Carex sp. Pota- mogéton sp., 40%
9	Сож. Гомель	52°18.57'' 30°56.55''	19.0	6.8	7.84	327	Ил. Carex sp., Elodea canadiens 60%
10	Днепр. Лоев	51°57.38'' 30°48.18''	20.5	10.4	7.78	276	Заиленный песок. Carex sp., Cera- tophýllum sp. 60%
11	Днепр. Нижние Жары	51°17.23'' 30°34.36''	21.7	8.5	9.20	285	Заиленный песок. Ceratophýllum sp. 70%

Достоверных корреляционных связей между числом видов и численностью амфипод, с одной стороны, и гидрoхимическими показателями, с другой,

не было выявлено. В то же время наблюдаются различия в числе видов и структуре сообщества амфипод с ранее полученными данными для р. Припять в

Таблица 2. Величины численности понто-каспийских амфипод на створах рек Припять (2007 и 2011 гг.) и Днепр (2011 г.)

№ створа	Виды	числ., экз./пробу 2011	числ., экз./пробу 2007	№ створа	Виды	числ., экз./пробу 2011
1	<i>D. haemobaphes</i>	105	2	7	<i>D. villosus</i>	4
	<i>D. villosus</i>	10	0		<i>D. haemobaphes</i>	11
	<i>Ch. ischnus</i>	0	1			
2	<i>Ch. ischnus</i>	5	0	8	<i>D. villosus</i>	1
	<i>D. haemobaphes</i>	30	8		<i>D. haemobaphes</i>	9
	<i>D. villosus</i>	15	17		<i>Ch. ischnus</i>	1
	<i>Ch. curvispinum</i>	0	15			
	<i>O. crassus</i>	0	3			
3	<i>D. haemobaphes</i>	2	4	9	<i>D. villosus</i>	4
	<i>D. villosus</i>	3	3		<i>D. haemobaphes</i>	1
	<i>Ch. curvispinum</i>	0	8			
	<i>O. crassus</i>	0	3			
	<i>Ch. ischnus</i>	0	2			
4	<i>Ch. curvispinum</i>	11	0	10	<i>D. villosus</i>	5
	<i>D. villosus</i>	1	0		<i>P. robustoides</i>	1
	<i>D. haemobaphes</i>	17	0		<i>O. crassus</i>	6
	<i>Ch. ischnus</i>	1	0		<i>D. haemobaphes</i>	37
	<i>O. crassus</i>	0	5		<i>Ch. ischnus</i>	6
					<i>O. obesus</i>	4
5	<i>D. haemobaphes</i>	37	1	11	<i>D. villosus</i>	1
	<i>D. villosus</i>	4	0		<i>P. robustoides</i>	2
	<i>O. crassus</i>	0	2		<i>O. crassus</i>	6
	<i>Ch. ischnus</i>	0	2		<i>D. haemobaphes</i>	8
					<i>O. obesus</i>	1
6	<i>Ch. ischnus</i>	3	0			
	<i>D. haemobaphes</i>	45	15			
	<i>D. villosus</i>	3	6			
	<i>Ch. curvispinum</i>	0	1			
	<i>O. crassus</i>	0	37			

2007 г. [Semenchenko et al., 2009] (табл. 2), которые, видимо, вызваны различным уровнем воды в реках и, соответственно, разной шириной зоны и уровня развития водной растительности в прибрежной части рек. Так в 2007 г. на отдельных створах вода выходила на пойму р. Припять, что не наблюдалось в 2011 г. Известно, что понто-каспийские амфиподы в своём большинстве предпочитают биотопы с погружённой водной

растительностью и классифицируются как фитофильные виды [Дедю, 1967].

Низкий уровень воды в реках в 2011 г. привёл к снижению развития погружённой растительности, в основном *Potamogeton sp.*, и ширины зоны зарослей в прибрежье, которая не превышала 1.0 м. Доминирующим видом в 2011 г. была воздушно-водная растительность (*Carex sp.*, *Butomus umbellatus*) (табл. 1). В 2007 г. погружённая водная расти-

тельность была представлена рдестами и роголистником, а воздушно-водная – небольшим количеством осоки.

В связи с этим можно предполагать, что уменьшение числа видов и изменение структуры сообщества амфипод в 2011 г. по отношению к 2007 г. вызвано низким уровнем воды. Так по сравнению с 2007 г. на ряде створов не обнаружены *Ch. ischnus* и *O. obesus*, численность которых, как правило, невысока в сравнении с другими видами.

Следует также отметить, что максимальная численность понто-каспийских амфипод приурочена к речным портам: Пинск, Микашевичи и Мозырь (створы 1, 2 и 5). Данный факт является ещё одним доказательством главной роли судоходства в распространении этих видов в бассейне р. Припять.

В целом, видовой состав амфипод на створах р. Припять оказался более богатым по сравнению с р. Днепр. Можно предполагать, что это связано с различиями в скорости течения, которая в р. Днепр (от 0.3 до 1.2 м/с) гораздо выше по сравнению с р. Припять (от 0.1 до 0.5 м/с). Припять практически является равнинной рекой за исключением отдельных участков. Несмотря на способность амфипод прикрепляться к высшей водной растительности или зарываться в грунт, массовое их развитие, как правило, приурочено к участкам рек с небольшой скоростью течения (Дедю, 1967). Максимум числа видов амфипод отмечается на створах в нижнем течении исследованных рек, которые примыкают к Киевскому водохранилищу, служащему водоёмом-донором для понто-каспийской фауны.

Наиболее распространёнными видами в бассейне Днепра являются *D. villosus* и *D. haemobaphes*, которые встречаются на всех исследованных створах (табл. 2). Максимальная численность этих видов по сравнению с другими видами амфипод отмечена в речных портах (см. табл. 2).

В тоже время удельная роль *D. haemobaphes* в общей численности амфипод в р. Днепр была ниже по срав-

нению с таковой в р. Припять (рис. 2). Другие виды, такие как *Ch. ischnus* и *O. obesus*, имели низкую относительную численность, но первый из них встречался на большинстве створов, тогда как второй – только в нижней части бассейна. По данным Jazdzewski, Koporacka [2002], в бассейне р. Висла *Ch. ischnus*, несмотря на достаточно широкое распространение, не образует популяций с высокой численностью.

Сравнительный анализ сообщества амфипод в реках Днепр и Припять показывает, что *D. haemobaphes* доминирует как в Днепре, так и в Припяти (рис. 2). *D. haemobaphes* является одним из наиболее успешных понто-каспийских видов амфипод по освоению новых местообитаний [Muller et al., 2002]. В южной части Германии (р. Дунай) он был первым представителем рода *Dikerogammarus*, который проник в этот регион [Kinzler et al., 2009]. Этот вид был одним из первых, достигших р. Висла и часто является наиболее многочисленным [Jazdzewski et al., 2002] по сравнению с другими видами амфипод. Он также доминирует в верхней части р. Днепр [Mastitski, Makarevich, 2007]. В реках Припять и Днепр его удельная роль в общей численности амфипод имеет тенденцию к увеличению по направлению к верхнему течению реки (рис. 3).

Grabowski et al. [2007], основываясь на анализе жизненного цикла различных понто-каспийских амфипод, приходит к выводу, что *D. haemobaphes* и *P. robustoides* являются наиболее успешными видами. В то же время *P. robustoides* вытесняет *D. haemobaphes* в условиях отсутствия течения, но при наличии течения *D. haemobaphes* восстанавливает своё доминирование [Jazdzewski et al., 2002].

Понто-каспийские виды амфипод – важная часть в общей численности макрозообентоса. На различных створах исследованных рек их удельная роль может достигать 15–20% (рис. 4) в основном за счёт массового развития *D. haemobaphes*.

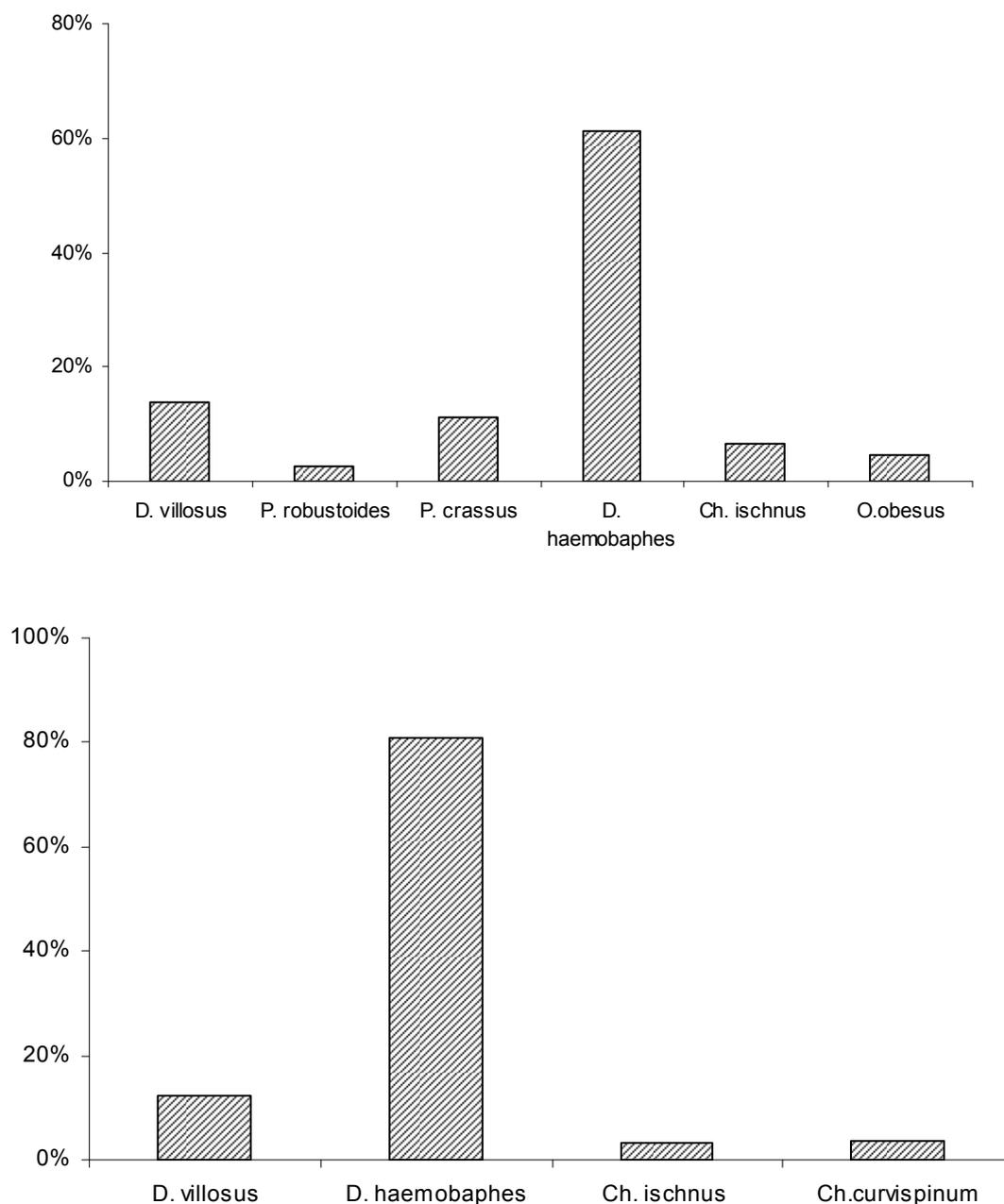


Рис. 2. Процент различных видов в общей численности понто-каспийских амфипод в реках Днепр (верху) и Припять (внизу) по данным 2011 г.

Распределение амфипод вдоль рек Днепр и Припять, их максимальная численность и видовое разнообразие в нижнем течении рек являются косвенным доказательством недавней колонизации белорусской части днепровского бассейна. Так первое появление понто-каспийских гаммарид в р. Висла отмечено в конце XX в. [Jazdzewski et al., 2002]. В связи с этим можно ожидать,

что ряд видов (*O. obesus* и *O. crassus*) будут распространяться в верхнюю часть рек Днепр и Припять в ближайшем будущем.

Авторы благодарны Татьяне Рыбкиной за проведение гидрохимического анализа. Работа поддержана проектом enviroGRIDS (7-я Рамочная программа ЕС).

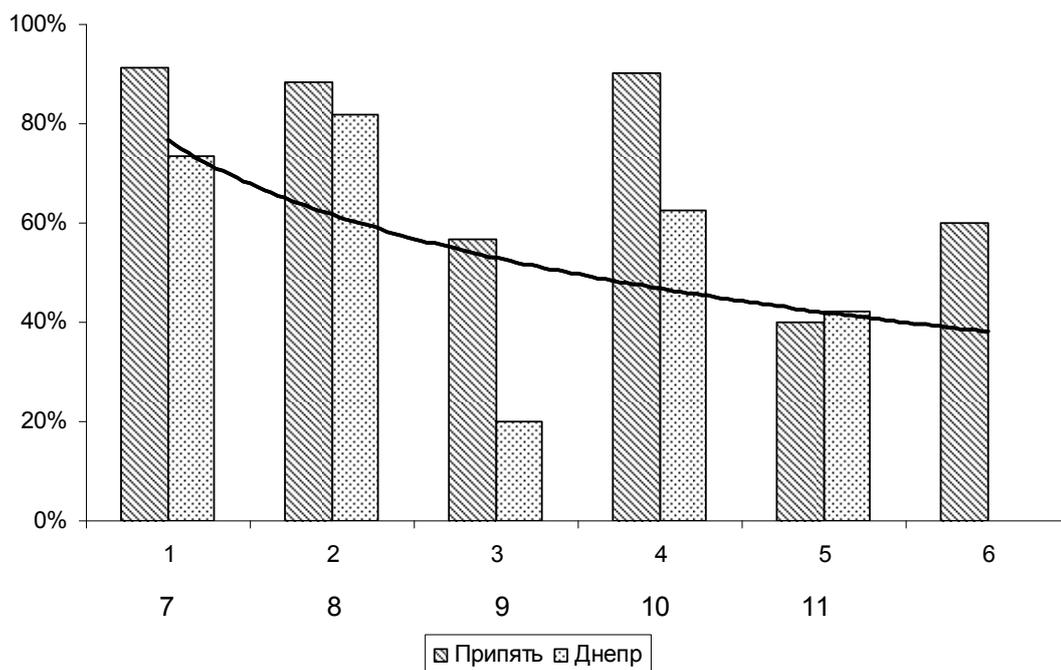


Рис. 3. Процент *D. haemobaphes* в общей численности понто-каспийских видов амфипод на различных створах рек Припять и Днепр (2011 г.)
Здесь и на рис. 4 по оси абсцисс – номера створов.

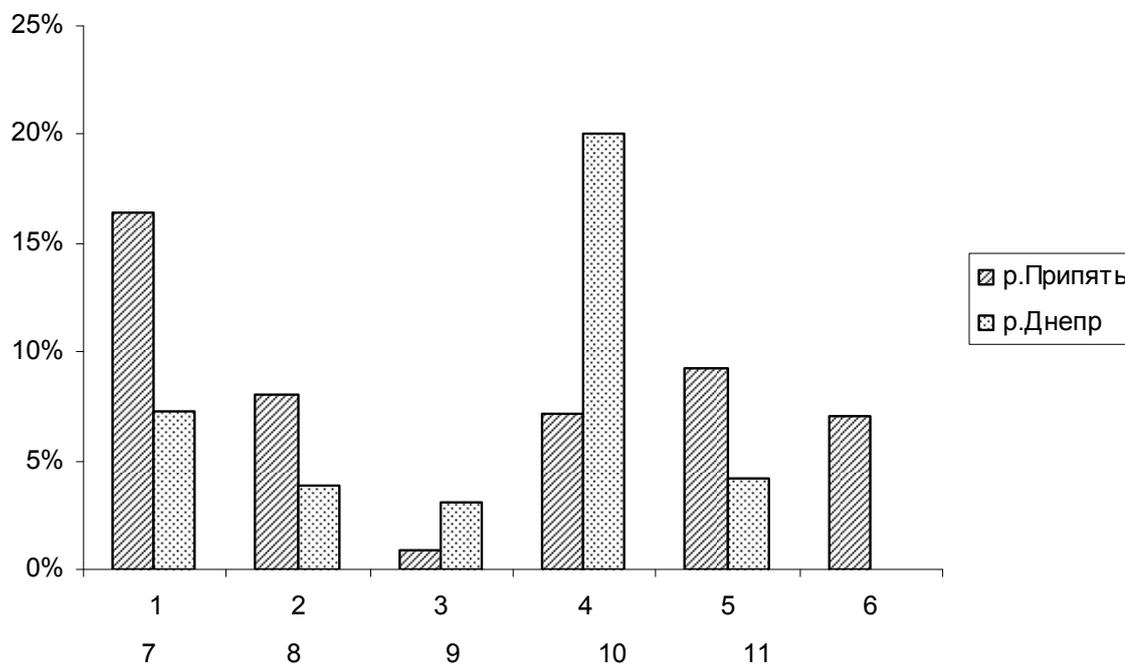


Рис. 4. Процент понто-каспийских амфипод в общей численности макрозообентоса на различных створах рек Припять и Днепр.

Литература

- Дедю И.И. Амфиподы и мизиды бассейнов рек Днестра и Прута. М.: Наука, 1967. 88 с.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. Киев: Наукова думка, 1969. 536 с.
- AQEM Consortium Manual for the application of the AQEM system. A comprehensive method to assess European streams using benthic macroinvertebrates, developed for the purpose of the Framework Directive. 2002. Version 1.0.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. 59. P. 1159–1174.
- Carausu S. Amphipodes de Romanie // *Monogr. Inst. Cerc. pisc. Roumanieni.* 1943. 1. P. 1–293.
- Dick J.T.A. Post invasion amphipod communities of Lough Neagh, N. Ireland: influences of habitat selection and differential predation // *Journal of Animal Ecology.* 1996. 65. P. 756–767.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N., Moreteau J.C. Life History Traits of the Invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France // *International Review of Hydrobiology.* 2004. 89. P. 21–34.
- Eggers T.O., Martens A. Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. // *Lauterbornia.* 2001. P. 42–68.
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // *Aquatic Invasions.* 2007. 2. P. 25–38.
- Jazdzewski K. Range extensions of some gammaridean species in European inland waters caused by human activity // *Crustaceana.* 1980. 6. P. 84–107.
- Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski M. Four Ponto-Caspian and one American gammarid species (Crustacea. Amphipoda) recently invading Polish water // *Contributions to Zoology.* 2002. 71. P. 115–122.
- Karatayev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E., Olenin S. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus // *Biol. Invasions.* 2007. 10. P. 215–232.
- Kinzler W., Kley A., Mayer G., Waloszek D., Maier G. Mutual predation between and cannibalism within several freshwater gammarids: *Dikerogammarus villosus* versus one native and three invasives // *Aquat. Ecol.* 2009. 43. P. 457–464.
- Mastitsky S.E., Makarevich O.A. Distribution and abundance of Ponto-Caspian amphipods in the Belarusian section of the Dnieper River // *Aquatic Invasions.* 2007. 2. P. 39–44.
- Müller J.C., Schramm S., Seitz A. Genetic and morphological differentiation of *Dikerogammarus* invaders and their invasion history in Central Europe // *Freshwater Biology.* 2002. 47. P. 2039–2048.
- Semenchenko V., Vezhnovets V. Two new invasive Ponto-Caspian amphipods reached the Pripyat River, Belarus // *Aquatic Invasions.* 2009. 3. P. 457–459.
- Semenchenko V., Rizevsky V., Mastitsky S., Vezhnovets V., Pluta M., Razlutsky V., Laenko T. Checklist of aquatic alien species established in large river basins of Belarus // *Aquatic Invasions.* 2009. 4. P. 337–347.
- Tricarico E., Mazza G., Orioli G., Rossano C., Scapini F., Gherardi F. The killer shrimp, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), is spreading in Italy // *Aquatic Invasions.* 2010. 5: 2. P. 211–214.
- Van der Velde G., Nagelkerken I., Rajagopal S., bij de Vaate A. Invasions by alien species in inland freshwater bodies in Western Europe: The Rhine Delta // In: *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management* / Eds. E. Leppakoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 360–372.

ALIEN SPECIES OF PONTO-CASPIAN AMPHIPODS (CRUSTACEA, AMPHIPODA) IN THE DNIEPER RIVER BASIN (BELARUS)

© 2013 Semenchenko V.P., Vezhnovets V.V., Lipinskaya T.P.

Research and Practice Center on Bioresources of the NAN of Belarus, Minsk, 220072,
e-mail: zoo231@biobel.bas-net.by

Research results on modern distribution, number and structure of communities of alien Ponto-Caspian amphipods and also their specific role in macrozoobenthos on different alignments of the rivers Dnieper and Pripyat in the territory of Belarus are presented. The most widespread species in the Dnieper basin are *Dikerogammarus vilosus* and *D. haemobaphes*, which are found on all studied alignments. Comparative analysis of amphipod community shows that *D. haemobaphes* is dominating in Dnieper as well as in Pripyat and it is the most successful invader. On different alignments of studied rivers the specific role of Ponto-Caspian amphipods in the total number of macrozoobenthos can reach 15–20%.

Key words: alien species, Amphipoda, distribution, Dnieper River basin, Belarus.

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ЧУЖЕРОДНЫЕ РАСТЕНИЯ В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

© 2013 Сенатор С.А., Раков Н.С., Саксонов С.В.,
Васюков В.М., Иванова А.В.

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Тольятти 445003 stsenator@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.04.2013

Сообщается о находках новых и редких чужеродных видов во флоре Среднего Поволжья (Самарская и Ульяновская области, Республика Татарстан). Большинство растений было обнаружено на железнодорожных насыпях, в цветниках и на газонах, а также на побережье Куйбышевского и Саратовского водохранилищ.

Ключевые слова: флора, чужеродные виды, Среднее Поволжье.

Введение

Исключительно большое внимание как в зарубежной [Pyšek, Richardson, 2006; Chytrý et al., 2009; Vilà et al., 2011; Pyšek et al., 2012; и др.], так и в отечественной литературе [Березуцкий, 1999; Морозова, 2003; Морозова и др., 2008; Нотов, Нотов, 2009; Тохтарь, Мазур, 2010; и др.] уделяется проблеме антропогенной трансформации флоры. Это определяется значительными темпами деградации природных фитоценозов, постоянным пополнением региональных флор новыми чужеродными видами, инвазией отдельных видов в природные сообщества. Изучение инвазий чужеродных видов является одним из важных направлений фундаментальных и прикладных работ [Richardson, 2004; Дгебуадзе и др., 2008 и др.]. Особенно актуальны исследования чужеродных, в том числе инвазионных, или потенциально инвазионных видов в индустриально развитых и урбанизированных районах, к числу которых относится Среднее Поволжье. Всего во флоре региона насчитывается 31 инвазионный вид, что составляет 6.5% от общего количества адвентивных видов, среди них 5 видов, которые освоили естественные местообитания, вытесняют местные виды и зачастую образуют одновидовые заросли (*Acer negundo* L.,

Bidens frondosa L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, *Elaeagnus angustifolia* L., *Elodea canadensis* Michx.).

Материал и методика

В отечественной научной литературе в последнее время наряду с работами по чужеродной флоре административных субъектов Российской Федерации, таких как Тульская [Хорун, 1998], Воронежская [Григорьевская и др., 2004], Тверская [Маркелова, 2004], Самарская [Бобкина и др., 2011], Ульяновская [Раков, 2012] области, республика Мордовия [Бармин, 2000] и пр., появляются работы, выполненные в границах крупных природных выделов – южная часть Приволжской возвышенности [Березуцкий, 2000], Верхневолжский регион [Борисова, 2008]. Нами в течение ряда лет изучается чужеродный компонент флоры Среднего Поволжья [Раков, 2008; Сенатор, 2008; Сенатор и др., 2010; Раков и др., 2011а, 2011б].

Территория Среднего Поволжья густо заселена и испытывает большую антропогенную нагрузку [Розенберг, 2009]. Площадь региона составляет 90.8 тыс. км², население – 4496 тыс. чел. Положение Среднего Поволжья на пересечении крупных транспортных магистралей, лежащих в широтном и долготном направлениях, его особенности,

как одного из ведущих регионов страны по уровню развития промышленности и хозяйственно-экономической инфраструктуры, значительная плотность населения определяют высокий уровень видового богатства чужеродной флоры и высокие темпы её динамики. В настоящее время в Среднем Поволжье зафиксировано 472 чужеродных вида сосудистых растений, относящихся к 260 родам и 63 семействам. Степень адвентизации флоры Самарской области составляет 24.6%, Ульяновской области – 25.3% [Раков и др., 2011б].

В настоящей статье представлены результаты исследований флоры Среднего Поволжья и прилегающих территорий в 2006–2012 гг. Материал собран как на территории населённых пунктов (города Димитровград, Самара, Сенгилей, Сызрань, Тольятти, Ульяновск, пгт Суходол, с. Сергиевск), так и на участках действующих (национальный парк «Самарская Лука») или проектируемых (урочище Шиловская стрелка) ООПТ. Особое внимание было уделено таким экотопам, как обочины дорог и придорожные насыпи, цветники и газоны, берега водоёмов, пустыри. Обследование различных экотопов сопровождалось составлением флористических списков с указанием названия сообщества и частоты встречаемости каждого вида.

Полученные результаты

Ниже приведён перечень новых и редких чужеродных растений, собранных в 2006–2011 гг. на территории Среднего Поволжья. Гербарные образцы хранятся в PVB (Гербарий Института экологии Волжского бассейна РАН), MW (Гербарий им. Д.П. Сырейщикова Московского государственного университета), LE (Гербарий Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова) и UPSU (Гербарий им. В.В. Благовещенского Ульяновского государственного педагогического университета).

После латинского наименования растения указывается административный субъект, на территории которого оно было найдено (Самар. – Самарская

обл., Ульянов. – Ульяновская обл., РТ – Республика Татарстан), экотоп, дата сбора, коллекторы (Н.С.Р. – Н.С. Раков, С.В.С. – С.В. Саксонов, В.М.В. – В.М. Васюков, А.В.И. – А.В. Иванова, С.А.С. – С.А. Сенатор, Е.М.Б. – Е.М. Бобкина, А.Н.Г. – А.Н. Голюшева, Н.А.Н. – Н.А. Никитин) и место хранения гербарного листа.

Acalypha australis L.: Ульянов., г. Ульяновск (Новый город), цветник на проспекте Филатова, 16.IX.2011, Н.С.Р. (MW, PVB). – Новый вид для области.

Bromus arvensis L.: Ульянов., г. Сенгилей, песчаный берег р. Волга, 05.VI.2011, Н.С.Р., В.М.В., А.В.И. (MW, PVB).

Chenopodium aristatum L.: 1) Самар., Шенталинский р-н, окр. с. Нов. Кувак, карьер, 16.VII.2005, С.В.С., А.В.И., опр. Т.Б. Силаева (PVB); 2) Самар., Шенталинский р-н, в 3 км к сев. от с. Карабикулово, поле подсолнечника, 21.VIII.2012, Н.С.Р., С.В.С., С.А.С., А.В.И. (PVB).

Cicer arietinum L.: РТ, Спасский р-н, окр. с. Иске-Рязап, поле, дичает, 8.VIII.2011, Н.С.Р., А.Н.Г. (PVB). – Новый вид для РТ.

Collomia linearis Nutt.: 1) Самар., Камышлинский р-н, верховья р. Байтуган, склоны балки, 14.VII.2005, С.В.С., А.В.И., опр. Т.Б. Силаева (PVB); 2) Самар., Ставропольский р-н, Узюковский бор, старовозрастные сосновые посадки, 6.VI.2012, Н.С.Р., С.В.С., В.М.В. (PVB). – Новый вид для области.

Crataegus monogyna Jacq.: Самар., г. Сызрань, Сердовинский бор, у обочины дороги, одичавшее, 29.VII.2009, С.В.С., С.А.С. (PVB).

Digitaria ciliaris (Retz.) Koel.: Ульянов., г. Ульяновск (Новый город), проспект Ульяновский, цветник, VII.2009, Н.С.Р., опр. Н.Н. Цвелёв (LE), повторные сборы в тех же и др. цветниках с петунией гибридной 05.IX.2011 (PVB). – Вид отличается от габитуально похожего и широко распространённого в южной части Европейской России *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. присутствием на цветковых чешуях двух рядов

длинных жёстких оттопыренных ресничек. Не исключено, что *D. ciliaris* просматривается.

Echinochloa occidentalis (Wiegand.) Rydb.: Ульянов., г. Ульяновск, на привозном песке в северной части города, 19.VI.2006, Н.С.Р. – Новый заносный для Среднего Поволжья вид, проникший с рисовых плантаций юга России [Раков, 2008]. По-видимому, является преимущественно субтропической и тропической расой широко распространённого *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., едва заходящей в более северные страны [Цвелёв, 1976].

Euphorbia helioscopia L.: Самар., Сергиевский р-н, п. Сергиевск, в цветниках на центральной площади, 10.VII.2011, С.В.С., Н.С.Р., В.М.В., А.В.И., С.А.С. (PVB).

Isatis praecox Kit. et Tratt.: Ульянов., граница Сенгилеевского и Ульяновского р-нов, южн. с. Криуши, урочище Шиловская стрелка, 08.VI.2011, Н.С.Р., В.М.В., А.В.И. (PVB). – Новый вид для области.

Leymus akmolinensis (Drob.) Tzvel.: Самар., сев.-вост. часть г. Сызрань, ж.-д. насыпь, 12.VI.2009, Н.С.Р., С.А.С., В.М.В., А.В.И., Е.М.Б., опр. Н.Н. Цвелёв (LE, PVB). – Новый вид для области и Средней России. Близок к *Leymus raboanus* (Claus) Pilg., от которого отличается голыми на спинке нижними цветковыми чешуями [Цвелёв, 1976].

Nicandra physaloides (L.) Gaertn.: Самар., г. Тольятти, дендрарий ИЭВБ РАН, сорное, 1.X.2011, Н.С.Р. (PVB). Новый заносный вид для области.

Panicum barvipulvinatum Nash.: Самар., Безенчукский р-н, ж.-д. ст. Звезда, ж.-д. насыпь, 14.VII.2007, В.М.В., С.А.С. (PVB). – Новый вид для области, нередко рассматривается в ранге подвида *Panicum capillare* L., от которого отличается более крупными (2.3–3.2, а не 1.8–2.3 мм длины) колосками и просматривается коллекторами [Цвелёв, 1968]. – В 2007 г. заносным по ж.-д. насыпи в г. Самара найден также *P. dichotomiflorum* Michx., 14.VII.2007, В.М.В., С.А.С., опр. Н.Н. Цвелёв (PVB).

По мнению Н.Н. Цвелёва [1968, с. 18], занос этого растения происходит преимущественно из более южных областей европейской части России.

Papaver rhoeas L.: 1) Самар., г. Тольятти, окр. элеватора, ж.-д. насыпь, 18.VI.2011, Н.С.Р., С.А.С. (PVB); в данном пункте найдены *Isatis tinctoria* L., *Lamium paczoskianum* Worosch., *Acinos villosus* Pers.; 2) Самар., Сергиевский р-н, пгт Суходол, ж.-д. насыпь, 11.VII.2011, Н.С.Р., С.В.С., С.А.С., Н.А.Н. (PVB).

Sambucus sibirica Nakai: Ульянов., г. Димитровград, старовозрастные посадки леса, X.2010, С.П. Корнилов, опр. Н.С. Раков (PVB). – Новый вид для Ульянов. В 2011 г. найден Н.С. Раковым ещё в ряде пунктов Ульянов.: г. Сенгилей, г. Ульяновск (Новый город), р.ц. Чердаклы, р.ц. Павлово и Самар.: г. Тольятти. Расселяется орнитохорно. Восточноевропейско-азиатский вид, по-видимому, нередкий на востоке Средней России, но просматривающийся коллекторами, так как принимается за близкий западноевропейский *Sambucus racemosa* L., от которого отличается короткими жестковатыми волосками на черешках, оси, листочках [Маевский, 2006 и др.].

Sclerochloa dura (L.) Beauv.: Самар., Самарская Лука, Молодецкий курган, 24.V.2007, Н.С.Р., В.М.В., С.А.С., опр. Н.Н. Цвелёв (LE, PVB, UPSU). – Новый вид для Среднего Поволжья.

Solanum schultesii Opiz: Самар., г. Тольятти, близ ж.-д. ст. Жигулёвское море, 6.X.2011, Н.С.Р., В.М.В. (PVB). – Новый заносный вид для области. В Среднем Поволжье последние находки известны в р.ц. Базарный Сызган Ульянов. [Раков, 2003, 2008] и г. Хвалынский Саратовской обл. [Саксонов и др., 2007; PVB]; нередок южнее, в Нижнем Поволжье – на севере Волго-Ахтубинской поймы (набл. и сборы В.М.В.; PVB). От близкого вида *Solanum nigrum* L. отличается густым опушением и преимущественно выемчато-зубчатыми листьями, приурочен к более южным регионам [Цвелёв, 2000].

Urtica cannabina L.: Самар., г. Тольятти, Комсомольский р-н, у забора на стройплощадке на месте быв. кинотеатра «Маяк», 8.IX.2009, А.В.И. (PVB). Повторно в этом же месте вид был обнаружен в 2012 г.

Интересен факт дичания *Glandularia pulchella* (Sweet) Troncoso: г. Самара, сорное на газоне СамГУ, 01.IX.2008, Е.С. Корчиков, опр. А.Н. Сенников; *Hyssopus officinalis* L.: Самар., г. Тольятти, Портпосёлок, обочина дороги на береговых укреплениях, 27.IX.2009, С.В.С., Н.С.Р., С.А.С. (набл.) и *Thladiantha dubua* Bunge: Самар., Волжский р-н, пос. Прибрежный, лесной массив, 19.08.2012, Н.С.Р., С.В.С., С.А.С., В.М.В., А.В.И. (PVB).

Кроме того, на территории изучаемого региона нами зарегистрированы виды, расширяющие свой ареал к северу – *Centaurea majorovii* Dumb.: г. Ульяновск (Заволжье), промзона на Нижней террасе, близ нового моста через р. Волга, 3.VII.2011, Н.С.Р. (PVB). – Новый вид для области и *Glycyrrhiza glabra* L.: Ульянов., Радищевский р-н, между ж.-д. ст. Рябина и Калиновка, ж.-д. насыпь, популяция 2 м², 14.IX.2011, В.М.В. (набл.). – Вид ранее был указан для Ульянов. [Маевский, 1964 и др.], но длительное время не обнаруживался.

Заключение

В результате проведённых исследований впервые для флоры Среднего Поволжья (в границах Пензенской, Самарской и Ульяновской областей, республик Татарстан и Мордовия) выявлено 3 новых чужеродных вида (*Digitaria ciliaris* (Retz.) Koel., *Echinochloa occidentalis* (Wiegand.) Rydb., *Sclerochloa dura* (L.) Beauv.), для Самарской области – 6 (*Collomia linearis* Nutt., *Leymus akmolinensis* (Drob.) Tzvel., *Nicandra physaloides* (L.) Gaertn., *Panicum barvipulvinatum* Nash., *P. dichotomiflorum* Michx., *Solanum schultesii* Opiz), для Ульяновской области – 4 (*Acalypha australis* L., *Centaurea majorovii* Dumb., *Isatis praecox* Kit. et Tratt., *Sambucus sibirica*

Nakai), для Республики Татарстан – 1 (*Cicer arietinum* L.).

Большая часть видов была обнаружена на железнодорожных насыпях, в цветниках и на газонах, а также на побережье Куйбышевского и Саратовского водохранилищ и связана с непреднамеренным заносом, тогда как 6 видов дичают из мест культивирования. Это преимущественно одно- или двулетние растения (за исключением кустарников *Crataegus monogyna* Jacq. и *Sambucus sibirica* Nakai и длиннокорневищного поликарпика *Urtica cannabina* L.). Первичный ареал большинства перечисленных видов охватывает Южную Европу и Средиземноморье, а также Среднюю и Южную Азию. Южноамериканскими по происхождению являются *Acalypha australis* L. и *Nicandra physaloides* (L.) Gaertn., североамериканским – *Panicum barvipulvinatum* Nash.

По степени натурализации найденные растения относятся к эфемерофитам, за исключением *Collomia linearis* Nutt., *Leymus akmolinensis* (Drob.) Tzvel., *Urtica cannabina* L. (колонофиты), *Bromus arvensis* L. и *Crataegus monogyna* Jacq. (эпекофиты) и *Sambucus sibirica* Nakai (агриофит).

Благодарности

Авторы благодарят Н.Н. Цвелёва, Д.В. Гельтмана, М.С. Князева, В.Г. Папченкова, А.Н. Сенникова, Т.Б. Силаеву и А.П. Сухорукова за консультации и помощь в определении растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ №12-04-31248 мол_a.

Литература

Бармин Н.А. Адвентивная флора Рес-публики Мордовия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 18 с.

Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация флоры // Ботан. журн., 1999. Т. 84. № 6. С. 8–19.

- Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация флоры южной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Воронеж, 2000. 36 с.
- Бобкина Е.М., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Раков Н.С., Иванова А.В. Адвентивный компонент во флоре Самарской области // В сб.: Изучение и охрана флоры Средней России: Материалы VII науч. совещ. по флоре Средней России (Курск, 29–30 января 2011 г.) / Под ред. В.С. Новикова, С.Р. Майорова, А.В. Щербакова. М.: Изд. Ботанического сада МГУ, 2011. С. 23–26.
- Борисова Е.А. Адвентивная флора Верхневолжского региона (современное состояние, динамические тенденции, направленность процессов формирования): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2008. 40 с.
- Григорьевская А.Я., Стародубцева Е.А., Агафонов В.А., Хлызова Н.Ю. Адвентивная флора Воронежской области: Исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. 320 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Бессонов С.А., Дергунова Н.Н., Ижевский С.С., Масляков В.Ю., Морозова О.В., Царевская Н.Г. Общая концепция создания проблемно-ориентированного интернет-портала по инвазиям чужеродных видов в Российской Федерации // Рос. журн. биол. инвазий. 2008. № 2. С. 9–21.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л., 1964. 880 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с.
- Маркелова Н.Р. Динамика состава и структуры адвентивной флоры Тверской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 28 с.
- Морозова О.В. Участие адвентивных видов в формировании разнообразия и структуры флор Восточной Европы // Изв. РАН. Сер. географическая. 2003. № 3. С. 63–71.
- Морозова О.В., Стародубцева Е.А., Царевская Н.Г. Адвентивная флора Европейской России: итоги инвентаризации // Изв. РАН. Сер. географическая. 2008. № 5. С. 85–94.
- Нотов А.А., Нотов В.А. Основные направления изучения генезиса адвентивного компонента флор // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 14. С. 127–141.
- Раков Н.С. Флора города Ульяновска и его окрестностей. Ульяновск, 2003. 216 с.
- Раков Н.С. Об урбанофлоре Ульяновска и распространении адвентивных растений на Средней Волге в связи с их диссеминацией // В сб.: Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: Материалы междунар. конф., посвящ. памяти Р.Е. Левиной. Ульяновск, 2008. С. 294–304.
- Раков Н.С. Состав, структура и динамика адвентивной флоры Ульяновской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2012. 19 с.
- Раков Н.С., Сенатор С.А., Саксонов С.В. Антропохория адвентивных растений Среднего Поволжья // Изв. СамНЦ РАН. 2011а. Т. 13. № 5(2). С. 203–208.
- Раков Н.С., Сенатор С.А., Саксонов С.В. Чужеродные виды – источник сорных растений в Самарско-Ульяновском Поволжье // В сб.: Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции: Материалы I Международ. науч. конф. Санкт-Петербург, 6–8 декабря 2011 г. СПб.: ВИР, 2011б. С. 272–277.
- Розенберг Г.С. Волжский бассейн на пути к устойчивому развитию. Тольятти: Кассандра, 2009. 478 с.
- Саксонов С.В., Раков Н.С., Васюков В.М., Иванова А.В., Савенко О.В., Сенатор С.А. Экспедиция-конференция,

- посвящённая памяти профессора В.В. Благовещенского (25 июня – 7 июля 2007 г.) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2007. № 3. С. 206–214.
- Сенатор С.А. Адвентивный компонент во флоре Волго-Иргизского ландшафтного района // Изв. Сам. НЦ РАН. 2008. Т. 10. № 2. С. 362–366.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С. Некоторые особенности адвентивной флоры Тольятти и её натурализация // Изв. СамНЦ РАН. 2010. Т. 12. № 1(9). С. 2334–2340.
- Тохтарь В.К., Мазур Н.В. Анализ инвазионных видов Средней России // Науч. ведомости. Сер. Естественные науки. 2010. № 21(92). Вып. 13. С. 20–23.
- Хорун Л.В. Адвентивная флора Тульской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 18 с.
- Цвелёв Н.Н. Заметки о злаках флоры СССР, 5 // Новости систематики высших растений. Л., 1968. С. 15–30.
- Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.
- Chytrý M., Pyšek P., Wild J., Pino J., Maskell L.C., Vilà M. European map of alien plant invasions based on the quantitative assessment across habitats // Diversity and Distributions. 2009. Vol. 15. Issue 1. P. 98–107.
- Pyšek P., Richardson D.M. The biogeography of naturalization in alien plants // Journ. of Biogeography. 2006. Vol. 33. Issue 12. P. 2040–2050.
- Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Pergl J., Hejda M., Schaffner U., Vilà M. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment // Global Change Biology. 2012. Vol. 18. Issue 5. P. 1725–1737.
- Richardson D.M. Plant invasion ecology – dispatches from the front line // Diversity and Distributions. 2004. Vol. 10. Issue 5–6. P. 315–319.
- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., Maron J.L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y., Pyšek P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // Ecology Letters. 2011. Vol. 14. Issue 7. P. 702–708.

NEW AND RARE ALIEN PLANTS IN THE MIDDLE VOLGA

© 2013 **Senator S.A., Rakov N.S., Saxonov S.V.,
Vasjukov V.M., Ivanova A.V.**

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS,
Togliatti 445003 stsenator@yandex.ru

The findings of new and rare invasive species in the flora of the Middle Volga Region (Samara and Ulyanovsk regions, and Tatarstan) are presented. Most of the plants were found on railway embankments, in flower beds and lawns, as well as on the coast of the Kuibyshev and Saratov reservoirs.

Key words: flora, alien species, the Middle Volga.