

INSS 1996–1499

2014 №2



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

Российской академии наук
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН)

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN – 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

Главный редактор
академик РАН Дгебуадзе Юрий Юлианович

Заместитель главного редактора
д.б.н., Петросян Варос Гарегинович

Ответственный секретарь
к.б.н., Дергунова Наталья Николаевна

Редакционная коллегия
к.б.н., В.В. Бобров, д.б.н., Ю.К. Виноградова, д.б.н., А.Ю. Звягинцев,
д.б.н., С.С. Ижевский, д.б.н., И.Н. Ильин, д.б.н., Крылов А.В.,
к.б.н., В.Ю. Масляков, к.б.н., О.В. Морозова, академик РАН, Д.С. Павлов,
д.б.н., А.Н. Пельгунов, д.б.н., Н.М. Пронин, к.б.н., Ю.В. Слынько,
д.б.н., И.В. Телеш, к.б.н., И.Ю. Фенева, к.б.н., Л.А. Хляп, д.б.н., Шиганова Т.А.,
д.б.н., Г.Х. Щербина

Тематика журнала

Теоретические вопросы биологических инвазий (теория, моделирование, результаты наблюдений и экспериментов): инвазионные коридоры, векторы инвазий, адаптации видов-вселенцев, уязвимость аборигенных экосистем, оценка риска инвазий, генетические, экологические, биологические, биогеографические и эволюционные аспекты влияния чужеродных видов на биологическое разнообразие биосистем различных уровней организации.

Мониторинг инвазионного процесса (сообщения о нахождении организмов за пределами естественного ареала, динамике расселения, темпах натурализации).

Методы, средства накопления, обработки и представления данных прикладных исследований (новые разработки, моделирование, результаты исследований) с применением фактографических и геоинформационных систем.

Использование результатов исследований биологических инвазий (методы и новые фундаментальные результаты) при изучении морских, пресноводных и наземных видов, популяций, сообществ и экосистем.

Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.

Индексирование журнала – SCOPUS, РИНЦ, Google Scholar, Academic OneFile,
Summon by Serial Solutions, OCLC, CAB International, Global Health

Адрес: Россия, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.
тел. (495) 954-75-53; факс (495) 954-55-34;

Е-mail: invasjour@sevin.ru
<http://www.sevin.ru/invasjour/>

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Алексеева Я.И., Андреева А.П., Груздева М.А., Дворянкин Г.А., Кузищин К.В., Махров А.А., Новосёлов А.П., Попов И.Ю.</i> Пресноводная ихтиофауна Соловецких островов (Белое море, европейский Север России): история формирования и современное состояние	2
<i>Башинский И.В.</i> Оценка последствий реинтродукции речного бобра для амфибий малых рек	15
<i>Ерёменко Ю.А.</i> Аллелопатическая активность инвазионных древесных видов	33
<i>Иванчева Е.Ю., Иванчев В.П., Сарычев В.С.</i> Распространение амурского чебачка <i>Pseudorasbora parva</i> в бассейне Верхнего Дона	40
<i>Ивин В.В., Звягинцев А.Ю., Кашин И.А.</i> Мониторинг и контроль чужеродных видов в морских и островных особо охраняемых природных территориях на примере Дальневосточного морского государственного природного биосферного заповедника	47
<i>Керчев И.А.</i> Экология полиграфа уссурийского <i>Polygraphus proximus</i> Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии	80
<i>Логинов В.В., Клевакин А.А., Морева О.А., Тарбеев М.Л., Баянов Н.Г., Дарсия Н.А.</i> Морфологическая характеристика и питание девятииглой колюшки (<i>Pungitius pungitius</i> Linnaeus, 1758) бассейна Чебоксарского водохранилища	96
<i>Махров А.А., Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В.</i> Генетические методы борьбы с чужеродными видами	110
<i>Панасенко Н.Н.</i> Чёрный список флоры Брянской области	127
<i>Стародубцева Е.А., Морозова О.В., Григорьевская А.Я.</i> Материалы к «чёрной книге Воронежской области»	133
<i>Murat Yabanli, Aykut Yozukmaz, Fatma Sel</i> Bioaccumulation of heavy metals in tissues of the gibel carp <i>Carassius gibelio</i>: example of Marmara Lake, Turkey	150

ПРЕСНОВОДНАЯ ИХТИОФАУНА СОЛОВЕЦКИХ ОСТРОВОВ (БЕЛОЕ МОРЕ, ЕВРОПЕЙСКИЙ СЕВЕР РОССИИ): ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

© 2014 Алексеева Я.И.¹, Андреева А.П.², Груздева М.А.²,
Дворянкин Г.А.³, Кузищин К.В.², Махров А.А.⁴,
Новосёлов А.П.⁶, Попов И.Ю.⁵

¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 117997; e-mail: a-ja@list.ru

² Московский Государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991;
e-mail: kk_office@mail.ru

³ Северный филиал ФГУП «ПИНРО», Архангельск, 16300; e-mail: novoselov@pinro.ru

⁴ ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071;
e-mail: makhrov12@mail.ru

⁵ С.-Петербургский Государственный университет, г. С.-Петербург, 199034;
e-mail: igorioshapopov@mail.ru

⁶ Архангельский научный центр УрО РАН, Архангельск, 163000;
Северный филиал ФГУП «ПИНРО», Архангельск, 163000

Поступила в редакцию 30.09.2013

Изучен современный состав ихтиофауны озёр двух крупнейших островов Соловецкого архипелага (Большого Соловецкого и Анзерского), в разной степени затронутых хозяйственной деятельностью. Исследования проводились в 1989–2012 гг., всего изучено 40 водоёмов. Анализ полученных результатов и исторических данных позволяет выделить две группы рыб: аборигенные и вселённые человеком. К первой относятся азиатская зубатая корюшка, окунь, щука, налим, ёрш, плотва, золотой карась, девятиглая и трёхглая колюшки. Во вторую входят стерлядь, кумжа (ручьевая форель), европейская ряпушка, линь и серебряный карась. Неясно происхождение язя и сига.

Ключевые слова: Север, приполярные экосистемы, акклиматизация, рыбы, чужеродные виды, антропогенное влияние, послеледниковое заселение.

Введение

Соловецкий архипелаг включает шесть относительно крупных (общей площадью 295.23 км²) и свыше 110 мелких островов. Острова отличаются высокой озёрностью – 12–15%, число озёр до сих пор точно неизвестно, но их более 500 [Грицевская и др., 1972; Природная среда..., 2007]. По насыщенности территории водоёмами архипелаг превосходит даже Карелию, и имеет весьма своеобразную гидрографическую сеть. Она лишена рек и представляет собой скопление малых и очень малых озёр площадью от 1 до 230 га, соединённых между собой и

с морем ручьями, протоками или каналами в единую систему. Озёра различаются по генезису, глубине, форме очертания котловин, рельефу дна, цвету воды, прозрачности, гидрохимии и гидробиологии [Грицевская и др., 1972; Дворянкин, 2005]. Некоторые из них не имеют видимого стока [Дворянкин, Новосёлов, 2006].

История Соловков неразрывно связана с освоением пресных водоёмов архипелага. Именно на берегу озера, позже названного Святым, в середине XV в. был заложен Соловецкий монастырь. В последующие годы

побережья озёр служили местом основания многих монастырских поселений – скитов, пустыней, рыболовных тонн. С XV–XVI вв. Соловецкий монастырь вёл ирригационные работы на островах. Во второй половине XVI в. монахами была проведена система питьевых каналов, объединившая 52 озера и снабжавшая монастырь проточной водой. В целом более сотни озёр были соединены каналами, проводилось строительство дамб и водорегулирующих плотин. В результате первоначальный облик многих озёр, их гидрологические характеристики и ихтиофауна были изменены [Досифей, 1836; Grimm, 1886]. В то же время, улучшение условий существования рыб в озёрах явилось скорее побочным следствием ирригационных работ, имевших целью улучшение снабжения монастыря питьевой водой, улучшения сообщения, осушения болот и т. д. [Алексеева, 1997]. Конец XIX – начало XX в. ознаменовались продолжением строительства и совершенствованием уникальной сети озёрно-канальной системы. Она обеспечивала монастырь гидроресурсами (мельницы, гидроэлектростанция), а также транспортными путями (перевозка людей и грузов, сплав леса) и дополнительным постоянным притоком свежей питьевой воды [Захаров, 2006].

Фауна Соловецких островов крайне интересна с зоогеографической точки зрения. Соловки, с одной стороны, являются достаточно хорошо изолированным участком суши, который может быть полезен для изучения процесса послеледниковой колонизации животными севера Европы. С другой стороны, экосистемы Соловецких островов уже сотни лет подвергаются интенсивному воздействию человека. Это позволяет использовать их для моделирования такого воздействия и понимания механизмов перестройки естественных сообществ под влиянием человека [Природная среда..., 2007]. К

сожалению, в цитируемой монографии не анализируются данные о такой экологически и хозяйственно важной группе пресноводных гидробионтов, как рыбы. Между тем, в литературе накопились обширные и интересные данные об ихтиофауне внутренних водоёмов Соловецких островов.

Первые сведения о рыбах Соловков приведены в книге А. Фомина [1797, с. 86]. Он побывал на островах в 1789 г. и описал соловецкие рыбные промыслы так: «Рыб достают монастыряне в море селдей, и иногда наваг, в озёрах щук, окуней, лещов, плотву, ершов, налимов и проч.». П.И. Челищев [1886], посетивший Соловки двумя годами позже, со слов местных жителей указывал для озёр островов лещей, щук, окуней и «плотиц». В книге архимандрита Досифея [1836, с. 31] для этих озёр указаны «щуки, окуни, сиги, плотва и налимы», а в книге П.Ф. Федорова [1889] к этому списку добавлены «ерши». В работе [Исследования..., 1862, с. 156] в озёрах Соловков отмечены «сороги, язи, щуки, сиги и другие». О. Grimm [1886] приводит следующий список рыб, обитающих в Соловецких озёрах в конце XIX в.: «окунь, щука, налим, ёрш, плотва, карась и колюшка». Кроме того, по данным этого автора, в водоёмы островов к этому времени были вселены ряпушка, линь, лещ, хариус, стерлядь. По сведениям, полученным от монахов А.А. Захваткиным [1927], в конце XIX или начале XX в. в озёра канальной системы был выпущен сиг. Есть сведения об открытии на Соловках в 1912 г. рыбоводной станции для разведения стерляди [Аноним, 1912].

В XX в. начались научные исследования рыб Соловецких островов [Чуднов, 1925; Захваткин, 1927; Правдин, 1951; Мухомедияров, 1963; Анухина, 1972; Новосельцева, Новосельцев, 1972; Русакова, 1972; Новосёлов, 1990; Алексеева, 1997]. Полная история этих исследований описана в работе Л.А. Кудерского [2007]. Во второй половине XX в.

Таблица 1. Ихтиофауна внутренних водоёмов Соловецких островов

Виды рыб	Большой Соловецкий остров			Остров Анзерский
Стерлядь (<i>Acipenser ruthenus</i>)	–	–	*	–
Кумжа (<i>Salmo trutta</i>)	+	+	*	–
Европейская ряпушка (<i>Coregonus albula</i>)	+	+	+	–
Сиг (<i>Coregonus sp.</i>)	*	–	*	–
Корюшка (<i>Osmerus mordax</i>)	заходит на нерест			–
Плотва (<i>Rutilus rutilus</i>)	+	+	+	+
Золотой карась (<i>Carassius carassius</i>)	+	+	+	–
Язь (<i>Leuciscus idus</i>)	*	+	+	–
Линь (<i>Tinca tinca</i>)	–	+	–	–
Щука (<i>Esox lucius</i>)	+	+	+	–
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i>)	+	+	+	+
Ёрш (<i>Gymnocephalus cernuus</i>)	+	+	+	+
Девятииглая колюшка (<i>Pungitius pungitius</i>)	+	–	+	+
Трёхиглая колюшка (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	+	–	+	–
Налим (<i>Lota lota</i>)	+	+	+	*
Источник	[Захваткин, 1927]	[Анухина, 1972]	наши данные	

Обозначения: «+» – вид отмечен исследователями, «*» – вид указан по опросным данным, «–» – сведения по виду отсутствуют.

продолжилось вселение в пресные водоёмы Соловецких островов чужеродных видов рыб – серебряного карася [Анухина, 1972] и пеляди [Козьмин, 2011]. Видовой состав пресноводной ихтиофауны Соловецких островов представлен в таблице 1.

Материал и методика

В основу работы положены ихтиологические материалы, собранные в озёрах Соловецкого архипелага в 1989–1990 и 1995–2012 гг. Задачей наших исследований явилось обобщение имеющихся публикаций и изучение современного состояния ихтиофауны пресноводных водоёмов Большого Соловецкого острова. Кроме того, нами впервые была описана ихтиофауна озёр и ручьёв острова Анзерский (Анзер). Его водоёмы интересны тем, что населены только

аборигенными видами; сведений о вселении в них чужеродных видов рыб нет.

Контрольный лов рыбы производился разноячейными ставными сетями с размером ячеи от 20 до 40 мм. В 2005 г. на озёрах Б. Кривое и Лесное (Исаковское) сотрудниками СевПИПРО использовались наборы сетей с размером ячеи от 18 до 45 мм. На большинстве озёр лов проводился в летний период по открытой воде (апрель – сентябрь). Лов подо льдом проводился в оз. С. Перт (ноябрь – декабрь 1995 г.), Н. Перт (октябрь – ноябрь 1995 г.) и в оз. Вениаминово (февраль 1995 г.). Номенклатура видов приведена по Атласу пресноводных рыб ... [2003]. Встречаемость основных видов рыб в озёрах представлена в таблице 2. Места сбора материала указаны на рисунке 1.

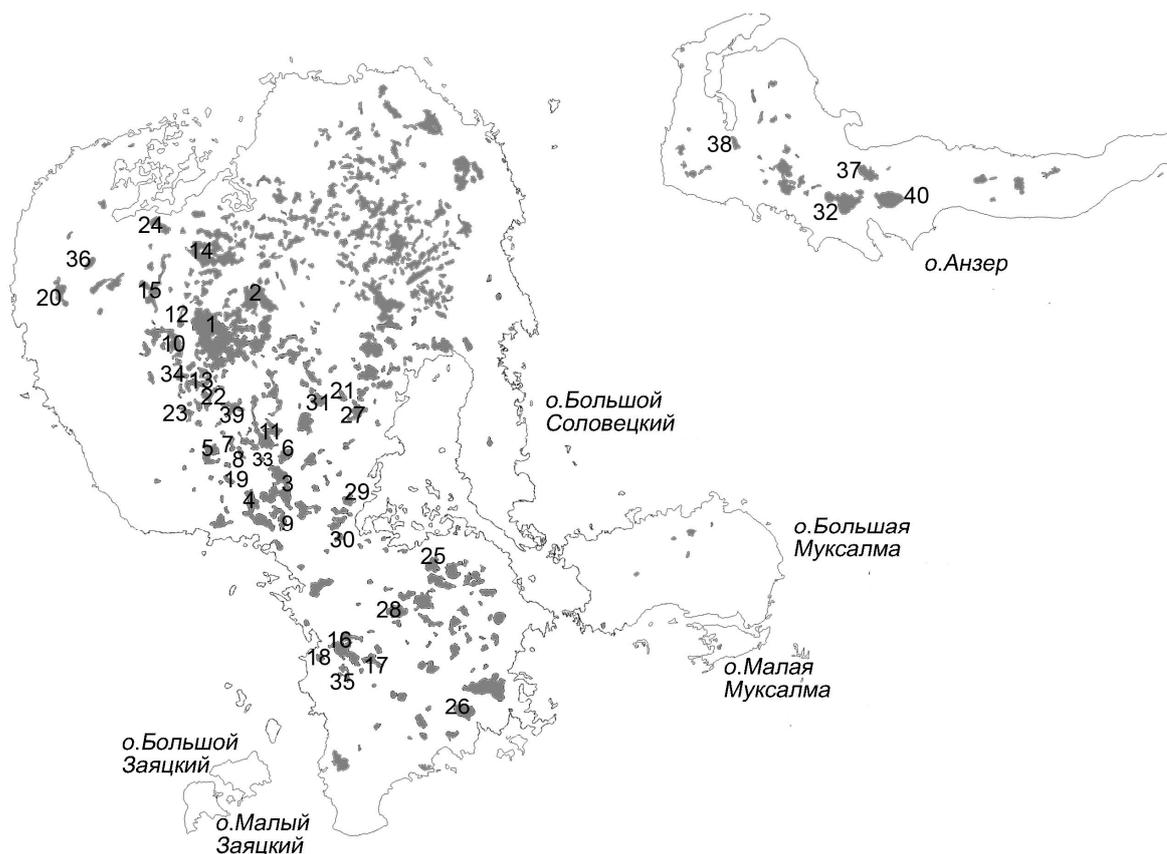


Рисунок 1. Расположение изученных озёр. Нумерация как в таблице 2.

Результаты и обсуждение

Распределение видов рыб во внутренних водоёмах Соловецкого архипелага и определяющие его факторы.

Анализ состава ихтиофауны изученных нами водоёмов (табл. 2) показал, что наиболее распространённым видом на всём архипелаге является окунь, обитающий во всех без исключения исследованных озёрах. Достаточно широко распространены плотва (обнаружена в 16 озёрах), ёрш (населяет 14 озёр), щука и налим (пойманы в 9 озёрах). Возможно, налим встречается более широко, но его распространение требует дальнейшего уточнения и проведения контрольных ловов в зимний период.

Вероятно, что неравномерное распределение видов по пресноводным водоёмам архипелага в определённой степени связано с деятельностью человека. Так, вселения чужеродных

видов осуществлялись в основном в водоёмы Большого Соловецкого острова, на котором разворачивалась основная хозяйственная деятельность монастыря, и прежде всего в водоёмы канальной системы, которые были наиболее доступны.

Сопоставление ихтиофауны озёр Большого Соловецкого острова и острова Анзерский позволяет предположить, что при формировании естественной ихтиофауны определённую роль может играть фактор случайности. Так, в составе ихтиофауны Анзерского острова отсутствует щука, которая является обычным видом в озёрах Большого Соловецкого острова. По всей вероятности, этот вид просто не имел возможности попасть на отдалённый и относительно небольшой о. Анзерский, и высока вероятность того, что в случае направленной акклиматизации или расселения он там успешно приживётся.

Таблица 2. Встречаемость рыб в уловах из озёр Соловецкого архипелага. Обозначения: +++++ – очень высокая; ++++ – высокая; +++ – высокая; ++ – средняя; + – низкая; ед. – единичен; * – указан на основе опросных данных. **Жирным** шрифтом выделены озёра, расположенные на о. Анзер

Название озера, год лова	окунь	плотва	язь	щука	налим	ёрш	ряпушка	стерлядь	золотой карась	девятиглая колюшка	трёхиглая колюшка	сиг	корюшка
1) Б.Красное (1989, 1995-1997, 2006, 2008)	+++	++	+*	+	+*	++	+++						
2) Б.Г.Гремячье (1996, 1997, 2008, 2012)	++			ед.	+		+						
3) С. Перт (1995)	++	++			ед.	++	++						
4) Н. Перт (Хуторское) (1995-1997, 2008, 2012)	++	+	ед.*			+	+						
5) Б.Карзино (1995-1997, 2012)	++	++	ед.	++		++							
6) Круглое Орлово (1996)	++				ед.								
7) Плотичье (1995-1997, 2012)	++	++	++	++	ед.	ед.							
8) Плотичье (1995-1997)	++									++			
9) Питъевое (1996)	++	++		+				+*					
10) Исаково (2005)	+++	++			ед.	++							
11) Щучье (1995)	++	++			ед.								
12) Карасевое (1995-1997)	++	++		++	+				++				
13) Б.Кривое (1997, 2005, 2012)	++++	++		+	+	+++	+						
14) Остречье (Горелое) (1989, 2010, 2012)	+++	++				+++	++++						
15) Долгое (1995)	++			+*		++			+*				
16) Б.Лобское (1995)	++					++							
17) В.Лобское (1995)	++					ед.							

Еще одним, и, по всей видимости, наиболее важным фактором, определяющим состав ихтиофауны конкретных водоёмов архипелага, являются гидрологические и гидрохимические особенности этих водоёмов. Так, озёра острова Анзерский, где обнаружены окунь, плотва и налим, характеризуются значительной кислотностью воды (рН воды озера Святое – 4.33, Кирилловского – 4.94). Считается, что при рН 4.0–4.5 окунь, а также плотва и лещ, в отличие от щуки, не способны размножаться [Алабастр, Ллойд, 1984]. По всей видимости, популяция окуня озера Святого обитает в экстремальных по химическому составу воды условиях.

Чужеродные виды в ихтиофауне Соловецких островов. Сведения, полученные первыми путешественниками, позволяют выделить группу видов, обитавших на Соловках в XVIII и XIX вв., включающую окуня, щуку, налима, ерша, плотву, язя, сига, леща, золотого карася и два вида колюшек. Большинство этих видов широко распространены в бассейне Белого моря [Рыбы Мурманской области, 1966; Первозванский, 1986; Козьмин, 2011] и вполне могли входить в состав нативной ихтиофауны Соловецких островов. Два вида рыб, а именно лещ и сиг, называемые в числе аборигенных рыб, также упоминаются и среди вселенцев [Гримм, 1886, Захваткин, 1927]. Возможно, что эти рыбы изначально обитали в некоторых озёрно-ручьевых системах Большого Соловецкого острова, а в конце XIX – начале XX в. их вселили в канальную систему, которая в этот период перестраивалась и сильно расширялась [Захаров, 2006].

Издавна заходила на нерест в ручьи побережья Соловецких островов и азиатская корюшка, но она не была отмечена исследователями XVIII и XIX вв., поскольку они были сосредоточены на описании озёрных рыб. Остальные виды, не упомянутые первыми исследователями ихтиофауны – скорее

всего, вселенцы. Об этом свидетельствует анализ ареалов и биологии этих видов.

Так, изначально естественный ареал стерляди, по всей видимости, не включал бассейн Белого моря. Хотя её останки и были обнаружены в бассейне р. Онега при раскопках неолитической стоянки, датируемой суббореальным периодом – примерно концом второго и началом третьего тысячелетия до нашей эры [Никольский, 1943], ни в более ранних, ни в более поздних слоях она не отмечена, и, видимо, вымерла в результате похолодания в субатлантическом периоде [Цепкин, 1999]. Вторичное появление стерляди в бассейне Белого моря произошло только в XIX в., после постройки канала, соединившего бассейны Волги и Северной Двины [Максимов, 1890] и ухода рыб из садка в Кубенское озеро [Исследования..., 1862, с. 77]. В 1961–1968 гг. северодвинскую стерлядь перевезли в р. Онега, где она также успешно прижилась [Новосёлов, 1999]. На Соловках распространение стерляди было ограничено канальной системой, поэтому она, видимо, не могла жить на островах до сооружения каналов.

Кумжа, широко распространённая в бассейне Белого моря, нагуливается в солёной воде прибрежий, и её проходная форма легко переходит в пресноводную жилую [обзор: Махров, 1999]. Однако, на о. Анзерском кумжа не обнаружена, а её основными местообитаниями (и, видимо, местами нереста) на Большом Соловецком острове могли служить искусственные каналы. В литературе есть отрывочные сведения о вселении кумжи в водоёмы Соловков [Гульельми, 1888; Анухина, 1972]. Но нельзя полностью исключить, что кумжа могла жить в тех озёрно-ручьевых системах Соловков, которые были, согласно Ю.С. Захарову [2006], более водными до постройки канальной системы – это Куможья и Савватиевская.

Ряпушка широко распространена в озёрах Большого Соловецкого острова,

как и во всём бассейне Белого моря [Боровикова, Махров, 2012]. В то же время, имеется прямое указание О. Гримма [1886] на вселение этого вида на Соловки. Косвенным образом о недавнем возникновении соловецких популяций ряпушки свидетельствует их низкое генетическое разнообразие [Borovikova et al., 2013].

В работе О. Гримма [1886] также сообщается о вселении на Соловки линя. Существование естественной популяции этого вида в водоёмах архипелага маловероятно. Кости линя возрастом 8–4 тыс. лет до н. э. были обнаружены при археологических раскопках в бассейне р. Онега, причем указано, что линь обитает «здесь и поныне» [Цепкин, 1999, с. 117]. Однако, по данным других исследователей [Новосёлов, 2000; Козьмин, 2011], в настоящее время линь не входит в состав пресноводной ихтиофауны континентальных водоёмов европейского Севера России.

Вселение пеляди и серебряного карася в озёра Соловков проводилось уже в XX в. и чётко документировано: в 1961 г. в озеро Карасевое вселили серебряного карася [Анухина, 1972], в 1975 г. в озеро Большое Красное завезено 2 млн личинок пеляди [Козьмин, 2011].

Достаточно широкое распространение чужеродных видов в водоёмах Соловков показывает, что в северных водоёмах натурализация вселенцев вполне возможна. Закреплению вселенцев в новых местообитаниях способствует создание искусственных водных систем, таких, как канальная система Большого Соловецкого острова – она одновременно служит подходящим для чужеродных видов биотопом и даёт им возможность расселяться.

Формирование естественной ихтиофауны архипелага. Анализ палеогеографических данных позволил заключить, что 10–9 тыс. лет назад уровень Белого моря был примерно на 20 м ниже современного и Большой

Соловецкий остров соединялся с Онежским полуостровом. Ряд биогеографических данных свидетельствует о том, что как раз в этот период в основном и происходило заселение Соловецкого архипелага растениями и животными [Природная среда..., 2007].

В этот период акватория Онежского залива была значительно меньше современной и, по всей видимости, интенсивно опреснялась Палео-Онегой и Палео-Выгом. Через этот залив (фактически – эстуарий) могли вселиться в пресные водоёмы современного Большого Соловецкого острова рыбы, которых мы считаем аборигенами, а именно окунь, щука, налим, ёрш, плотва, золотой карась, колюшки, и, возможно, язь и сиг. В то же время, палеогеографическая реконструкция свидетельствует о том, что прямого контакта пресноводных систем Соловецких островов и материка не было.

Быстрое повышение уровня океана 9–8 тыс. лет назад привело к обособлению архипелага от материка, причём уровень моря был выше современного, и, соответственно, площадь островов существенно меньше. Однако некоторые озёра Большого Соловецкого острова и в этот период оставались пресноводными [Субетто и др., 2012], и, очевидно, в них смогли выжить многие рыбы. В последующие тысячелетия шел постепенный подъем Соловецких островов и увеличение их площади [Субетто, 2010; Субетто и др., 2012].

Отдалённый от других островов архипелага о. Анзерский, видимо, никогда не соединялся ни с ними, ни с материком. Согласно М. Рейнеке [1883, с. 279], минимальная глубина пролива между о. Анзерским и другими островами 10 саженей = 21.34 м, то есть больше предполагаемого падения уровня моря (20 м). Кроме того, площадь острова сильно сократилась в период повышения уровня моря [Субетто, 2010]. Поэтому этот остров смогли заселить (и/или выжить на нём)

только наиболее многочисленные и эврибионтные виды – окунь, плотва, налим и ёрш. Наиболее вероятный путь заселения – перенос икры и/или молоди рыб птицами.

Предполагаемый сценарий заселения Соловков хорошо согласуется с данными об ихтиофауне других островов и некоторых участков побережья Белого моря. Так, в озере Святом на о. Великий не обнаружено типично пресноводных рыб. В небольших озёрах побережья пролива Великая Салма (Карельский берег), находящихся на небольшой высоте над уровнем моря и не соединяющихся с крупными речными системами, отмечены окунь, щука и налим, но нет плотвы [Кузищин и др., 1998]. Видимо, ихтиофауна этих озёр формировалась, как и ихтиофауна о. Анзерский, после падения уровня моря, только в эти озёра случайно попала щука, а не плотва и ёрш, как в озёра Анзера.

В монографии Л.А. Жакова [1984] высказано предположение о том, что современная ихтиофауна Соловецких островов может в целом отражать начальную стадию послеледниковой сукцессии рыбной части сообщества озёр европейского Севера России (она, по образному выражению этого автора, «сукцессионно молода»). Однако, климат архипелага относительно мягок [Природная среда..., 2007] и не соответствует условиям послеледниковых водоёмов. Кроме того, как показано выше, ихтиофауна Соловков включает значительное число искусственно вселённых видов. По нашему мнению, ихтиофауну, соответствующую начальной стадии сукцессии, лучше сохранили некоторые предгорные озёра севера Карелии [Махров, Ильмаст, 1995; Стерлигова, Китаев, 2003].

Для более детального освещения вопросов, связанных с происхождением пресноводных рыб Соловецкого архипелага важно продолжение историко-архивных исследований, остеологическое изучение костей рыб,

обнаруженных при археологических раскопках [Буров, 2011], анализ паразитофауны и генетического разнообразия обитающих здесь рыб.

С точки зрения рыбного хозяйства Соловков весьма важно состояние водных систем архипелага, которое длительное время регулировалось за счёт создания искусственных каналов. В настоящее время канальная система деградирует; в частности, на Анзерском острове интенсивно идёт процесс зарастания дренажных систем [Натытник, 1990].

Благодарности

Мы очень признательны за помощь в ходе выполнения работы сотрудникам Соловецкого государственного историко-архитектурного и природного музея-заповедника, а также И.Н. Болотову (ИЭПС УрО РАН), Н.Н. Черенковой (МГУ) и Е.А. Боровиковой (ИБВВ РАН). Работа выполнена в рамках программы «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов») и гранта РФФИ № 14-04-00213-а.

Литература

- Алабастер Дж., Ллойд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 344 с.
- Алексеева Я.И. Современное состояние ихтиофауны Соловецких островов и её использование // Первый Конгресс ихтиологов России. Москва. Изд-во ВНИРО, 1997. С. 101–102.
- Аноним. Открытие рыбоводной станции на Соловецких островах // Изв. Архангельского общ-ва изучения Русского Севера. 1912. № 21. С. 1001.
- Анухина А.М. Ихтиофауна Соловецких озёр // Тр. СевНИОРХ. 1972. Т. 6. Соловецкие озёра. С. 94–110.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. М.: Наука, 2003. Т. 1. 379 с.

- Боровикова Е.А., Махров А.А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. Т. 1. № 4. С. 5–18. (<http://ecopri.ru/journal/article.php?id=1761>)
- Буров В.А. Хронология археологических раскопок на территории Соловецкого монастыря, 1924–2008 гг. // Соловецкий сборник. Вып. 7. Архангельск: Соловецкий государственный историко-архитектурный и природный музей-заповедник. 2011. С. 29–58.
- Гримм О. О китобойном промысле на Мурмане. СПб.: Тип. В. Демакова, 1886. 41 с.
- Грицевская Г.Л., Кябилева Г.К., Николаева Л.А., Семёнов В.Н. Гидрология и гидрохимия Соловецких озёр // Тр. СевНИОРХ. 1972. Т. 6. С. 5–44.
- Гульельми М. Озеро Гокча и производимое в нём рыболовство // Вестник рыбопром. 1888. № 4. С. 105–118.
- Дворянкин Г.А. Озёра Соловецкого архипелага: особенности ихтиофауны и состояние промысла // Материалы отчётной сессии Северного отделения ПИНРО по итогам НИР 2002–2003 гг. Архангельск. Изд-во АГТУ, 2005. С. 239–247.
- Дворянкин Г.А. Новосёлов А.П. Ихтиофауна и перспективы рыбохозяйственного использования озёр Соловецкого архипелага // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2006. № 9. С. 52–54.
- Досифей. Географическое, историческое и статистическое описание ставропигиального первоклассного Соловецкого монастыря. Ч. 1. М.: Университетская типография, 1836. 446 с.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озёр Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
- Захаров Ю.С. Озёрно-канальные системы и гидротехнические сооружения Соловецких островов // Соловецкие острова. Духовное, культурное и природное наследие. М.: Российский НИИ природного и культурного наследия, 2006. С. 488–516.
- Захваткин А.А. Соловецкие озёра. Соловки: Соловецкое общ-во краеведения, 1927. 142 с.
- Исследования о состоянии рыболовства в России. Т. 6. Рыбные и звериные промыслы на Белом и Ледовитом морях. СПб.: Типография В. Безобразова и компания, 1862. 257 с.
- Козьмин А.К. Рыбные ресурсы рек и озёр европейского Северо-Востока России: их сохранение и использование. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2011. 314 с.
- Кудерский Л.А. История гидробиологических исследований озёр и морской акватории Соловецкого архипелага // Матер. IX научн. семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». СПб.: Каф. ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, 2007. С. 5–26.
- Кузищин К.В., Новиков Г.Г., Махров А.А. Обзор ихтиофауны пресноводных водоёмов бассейна Великой Салмы // Матер. юбилейной научн. конф., посвящ. 60-летию Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ имени М.В. Ломоносова. 12–13 августа 1998 г. М.: ББС МГУ, 1998. С. 52–54.
- Максимов С.В. Год на Севере. 4-е доп. изд. М.: Изд. П.К. Прянишникова, 1890. 698 с.
- Махров А.А. Кумжа *Salmo trutta* L. бассейнов Белого и Баренцева морей // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 1999. С. 110–120.
- Махров А.А., Ильмаст Н.В. Ихтиофауна озера Нижний Нерис в национальном парке «Паанаярви» // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних

- водоёмов Европейского Севера. Тез. докл. междунар. конф. 19–23 ноября 1995 г. Петрозаводск, 1995. С. 54–56.
- Мухомедияров Ф.Б. Ряпушка соловецкая (бассейн Белого моря) // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоёмов Карелии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып.1. С. 206–210.
- Натытник А.А. Каналы на острове Анзер // Мелиоратор. 1990. № 3. С. 32–55.
- Никольский Г.В. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря // Зоол. журн. 1943. Т. 22. Вып. 1. С. 27–32.
- Новосёлов А.П. О целенаправленном формировании ихтиофауны Соловецких озёр // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря (Тез. докл. IV регион. конф.). Архангельск, сентябрь 1990 г. Архангельск. 1990. С. 175–177.
- Новосёлов А.П. К вопросу о распространении стерляди на Европейском Северо-Востоке и перспективах её искусственного воспроизводства в бассейне р. Северной Двины // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера. Матер. II (XXV) Межд. конф. 22–26 ноября 1999 г. Петрозаводск, 1999. С. 263–266.
- Новосёлов А.П. Современное состояние рыбной части сообществ в водоёмах Европейского Северо-Востока России: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 2000. 50 с.
- Новосельцева Р.И., Новосельцев Г.Е. Питание золотого карася, акклиматизированного в оз. Карасевом (Большой Соловецкий остров) // Тр. СевНИОРХ. 1972. Т. 6. Соловецкие озера. С. 90–93.
- Первозванский В.Я. Рыбы водоёмов района Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск: «Карелия», 1986. 216 с.
- Правдин И.Ф. Плотва соловецкая *Rutilus rutilus* (Linne) varietas Э nova // Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 27–35.
- Природная среда Соловецкого архипелага в условиях меняющегося климата / Ред. Ю.Г. Шварцман, И.Н. Болотов. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 184 с.
- Рейнеке М. Гидрографическое описание северного берега России. Часть 1. Белое море. СПб.: Издание Гидрографического департамента, 1883. 239 с.
- Русакова С.А. Питание ряпушки озёр Горелого и Красного Большого // Тр. СевНИОРХ. Т. 6. Соловецкие озёра. 1972. С. 85–89.
- Рыбы Мурманской области: Условия обитания, жизнь и промысел. Мурманск: Кн. изд-во, 1966. 336 с.
- Стерлигова О.П., Китаев С.П. Особенности ихтиофауны малых водоёмов национального парка «Паанаярви» (Карелия) // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоёмов Европейского Севера. Тез. докл. межд. конф. Сыктывкар, 11–15 февраля 2003 г. Сыктывкар, 2003. С. 85–86.
- Субетто Д.А. Палеолимнологические реконструкции в бассейне Белого моря // Система Белого моря. Т. 1. Природная среда водосбора Белого моря. М.: Научный мир, 2010. С. 247–265.
- Субетто Д.А., Шевченко В.П., Лудикова А.В., Кузнецов Д.Д., Сапелко Т.В., Лисицын А.П., Евзеров В.Я., ван Беек П., Суо М., Субетто Г.Д. Хронология изоляции озёр Соловецкого архипелага и скорости современного озёрного осадконакопления // Докл. РАН. 2012. Т. 446. № 2. С. 183–190.
- Фёдоров П.Ф. Соловки. Кронштадт: Кронштадтский вестник, 1889. 344 с.
- Фомин А. Описание Белого моря с его берегами и островами. СПб.: Имп. Акад. Наук, 1797. 197 с.

Цепкин Е.А. Ихтиофауна бассейна реки Онеги – чёткий индикатор изменений климата в голоцене // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 117–119.

Челищев П.И. Путешествие по Северу России в 1791 году. СПб.: Тип. В.С. Балашева, 1886. 315 с.

Чуднов К. Краткий обзор фауны Соловецких островов (из предварительного отчёта) // Соловецкие острова. 1925. № 6. С. 9–13.

Borovikova E.A., Alekseeva Ya.I., Schreider M.J., Artamonova V.S., Makhrov A.A. Morphology and genetics of the ciscoes vendace (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus albula*) from the Solovetsky Archipelago (White Sea) as a key to determination of the taxonomic position of ciscoes in Northeastern Europe // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2013 (accepted).

FRESHWATER FISH FAUNA OF SOLOVETSKY ISLANDS (WHITE SEA): NATURAL COLONIZATION AND RECENT INTRODUCTIONS

© 2014 Alekseeva Ja.A.¹, Andreeva A.P.², Gruzdeva M.A.²,
Dvoryankin G.A.³, Kuzishchin K.V.², Makhrov A.A.⁴,
Novoselov A.P.³, Popov I.Yu.⁵

¹ P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
Nakhimovsky prosp., 36, Moscow, 117997, Russia, a-ja@list.ru

² M.V. Lomonosov Moscow State University, GSP-1, Leninskie Gory, Moscow, 119991, Russia

³ Northern Branch of Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography,
Uritsky str., 17, Arkhangelsk, 163002, Russia

⁴ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Leninskij prosp., 33, Moscow, 119071, Russia, valar99@mail.ru

⁵ Saint Petersburg State University, 7-9, Universitetskaya nab., Saint Petersburg, 199034, Russia

Solovetsky islands are located in the central part of the White Sea (Arctic Ocean). The modern status of freshwater fish fauna (species composition and distribution) in various watersheds of two biggest islands of the Solovetsky Archipelago, Bolshoy Solovetsky and Anzer ones, was studied. The research was conducted in the period from 1989 to 2012, altogether 40 lakes were studied. On the basis of data analysis including historic sources, two main groups of species were defined: 1) aborigine and 2) introduced. rainbow smelt (*Osmerus mordax*), yellow perch (*Perca fluviatilis*), pike (*Esox lucius*), roach (*Rutilus rutilus*), burbot (*Lota lota*), crucian carp (*Carassius carassius*), sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*), ruff (*Gymnocephalus cernuus*) are aborigine while starlet (*Acipenser ruthenus*), brown trout (*Salmo trutta*), European cisco (*Coregonus albula*), tench (*Tinca tinca*), Prussian silver carp (*Carassius auratus*) are introduced. The origin of whitefish (*Coregonus lavaretus*) and ide (*Leuciscus idus*) is unknown. The present day distribution of all species is mosaic and vary dramatically between lakes, the origin of particular species should be found out individually for each lake.

Key words: the North, water ecosystems, naturalization, fish, alien species, islands, post-glacial colonization.

ОЦЕНКА ПОСЛЕДСТВИЙ РЕИНТРОДУКЦИИ РЕЧНОГО БОБРА ДЛЯ АМФИБИЙ МАЛЫХ РЕК

© 2014 Башинский И.В.

Институт проблем экологии и эволюции им А.Н.Северцова РАН,
Москва 119071, ivbash@mail.ru

Поступила в редакцию 24.10.2013

Проведено исследование последствий реинтродукции бобров в долины малых рек для амфибий. Работа проходила на базе заповедников Рдейский, Приокско-Тerrasный и Приволжская лесостепь. Малые реки районов исследования были заселены бобрами в разные годы, в результате чего степень преобразования бобрами долин различалась. Это позволило рассмотреть реакцию амфибий на вселение бобров в разных условиях. Главными факторами воздействия бобров являются изменения ими водного режима и режима освещённости. В результате кормодобывающей и строительной деятельности бобров появляются новые водные объекты, повышается разнообразие местообитаний, улучшается прогрев водоёмов весной во время нереста амфибий. В первую очередь это благоприятно сказывается на успешности размножения массовых видов амфибий – бурых лягушек (*Rana* spp.), серой жабы (*Bufo bufo*). В результате продолжительных бобровых воздействий на долины рек, подавляющее большинство местообитаний, пригодных для размножения амфибий, становится связанным с деятельностью бобров, происходит увеличение видового разнообразия амфибий в пределах долин рек – могут появляться зелёные лягушки (*Pelophylax* spp.), тритоны. Если бобровые популяции молодые или нестабильные, эффект вселения бобров на амфибий остаётся несущественным, в некоторых случаях могут наблюдаться негативные последствия. Фактор изменения водного режима играет положительную роль в основном в крупных прудах, уровень воды которых бобры постоянно поддерживают. Когда же бобры покидают пруды, особенно в весеннее время, – пруды становятся местами массовой гибели икры или личинок.

Ключевые слова: речной бобр, малые реки, амфибии, реинтродукция.

Введение

Исследования воздействия деятельности бобров на водные экосистемы последнее время являются заметным направлением экологической науки. Это обусловлено обширной реинтродукцией речного бобра (*Castor fiber*), проведённой в середине XX в., повсеместным ростом численности данного вида и освоением им множества новых местообитаний. Строительная и кормодобывающая деятельность бобра, который является типичным «ключевым видом» [Paine, 1969; Mills et al., 1993], приводит к существенным изменениям в экосистемах. Образуются новые

ландшафтные единицы (бобровые пруды), меняется состав растительных сообществ, меняется водный режим водоёмов, повышается гетерогенность среды, меняется состав сообществ гидробионтов [Синицын, Русанов, 1989; Woo, Waddington, 1990; Завьялов, 1997; Завьялов, Бобров, 1997; Завьялов, Зуева, 1998; Крылов, Завьялов, 1998; Жгарева, 2001; Крылов, 2002; Завьялов и др., 2005; Копылов и др., 2007; Ulevičius, Janulaitis, 2007; Кацман, 2012]. В свою очередь, из-за долгого отсутствия речного бобра в естественных местообитаниях, а также из-за существенных изменений, произошедших в экосистемах под климатическими

и антропогенными воздействиями, современное восстановление численности речного бобра в пределах родного ареала фактически является новыми инвазиями [Дгебуадзе, 2000].

Амфибии составляют важную часть водных экосистем – значительная часть их жизненного цикла проходит в водоёмах, развитие икры и личинок напрямую зависит от качества и стабильности водоёмов. Таким образом, они одними из первых сталкиваются с последствиями вселения бобров. В целом, немногочисленные исследования этой темы свидетельствуют о том, что деятельность бобров благоприятно влияет на амфибий. В результате запруживания водотоков увеличивается разнообразие местообитаний, образуются пригодные для размножения амфибий стоячие и малопроточные водоёмы. Увеличивается видовое богатство амфибий, биомасса, а также повышается продукция. Наиболее серьёзные исследования по данной теме [Russel et al., 1999; Stevens et al., 2006; Cunningham et al., 2007; Karraker, Gibbs, 2009] проходили в Северной Америке и были посвящены канадскому бобру (*Castor canadensis*) и североамериканским видам амфибий. Однако восстановление численности канадского бобра происходило на фоне остаточных популяций, поэтому экологические эффекты данного процесса совершенно другие.

Из европейских работ стоит отметить немецких исследователей [Dalbeck et al., 2007; Dalbeck, Weinberg, 2009] и работы, проведённые в Литве [Balčiauskas et al., 2001]. Однако, несмотря на схожесть многих выводов, подобные исследования остаются довольно разрозненными и несравнимыми. Не выработаны общие методики и подходы к практическим исследованиям, не сформировался общий взгляд на процесс воздействия бобров на амфибий, поскольку каждая работа, по сути, рассматривает частный случай – некоторые работы ограничиваются одним годом

исследований либо одной конкретной территорией. Кроме того, из-за существенной антропогенной освоенности европейских стран, у западных исследователей мало возможностей сравнивать бобровые местообитания с естественными, незапруженными реками.

В России изучение амфибий в бобровых местообитаниях начато нами [Башинский, 2009, 2012] в 2004 г. в условиях особо охраняемых природных территорий, где сохранилась возможность оценки последствий вселения бобров в естественные местообитания. Помимо основной цели – изучения экологических механизмов воздействия бобров и оценки последствий подобных воздействий для амфибий, перед нашими исследованиями стоят задачи поиска и унификации подходящих методик (изучение трёх стадий размножения, сравнение участков долины), а также географического расширения области исследований. В данной работе мы делаем упор на сравнении разных типов бобровых местообитаний в плане их влияния на видовой состав и успешность размножения амфибий.

Материалы и методы исследований

Результаты нашей работы охватывают исследования в период с 2004 по 2013 г. Исследования проводились в долинах малых рек на территории и в окрестностях государственных заповедников Рдейский (Холмский и Поддорский районы Новгородской области), Приокско-Тerrasный (Серпуховской район Московской области) и Приволжская лесостепь (Колышлейский и Кузнецкий районы Пензенской области) (рис. 1).

В Новгородской области мы исследовали притоки р. Ловать (Невский бассейн), в Московской области – долину притока р. Оки (Волжский бассейн), в Пензенской – верховья р. Суры (Волжский бассейн) и безымянные водотоки долины р. Хопра

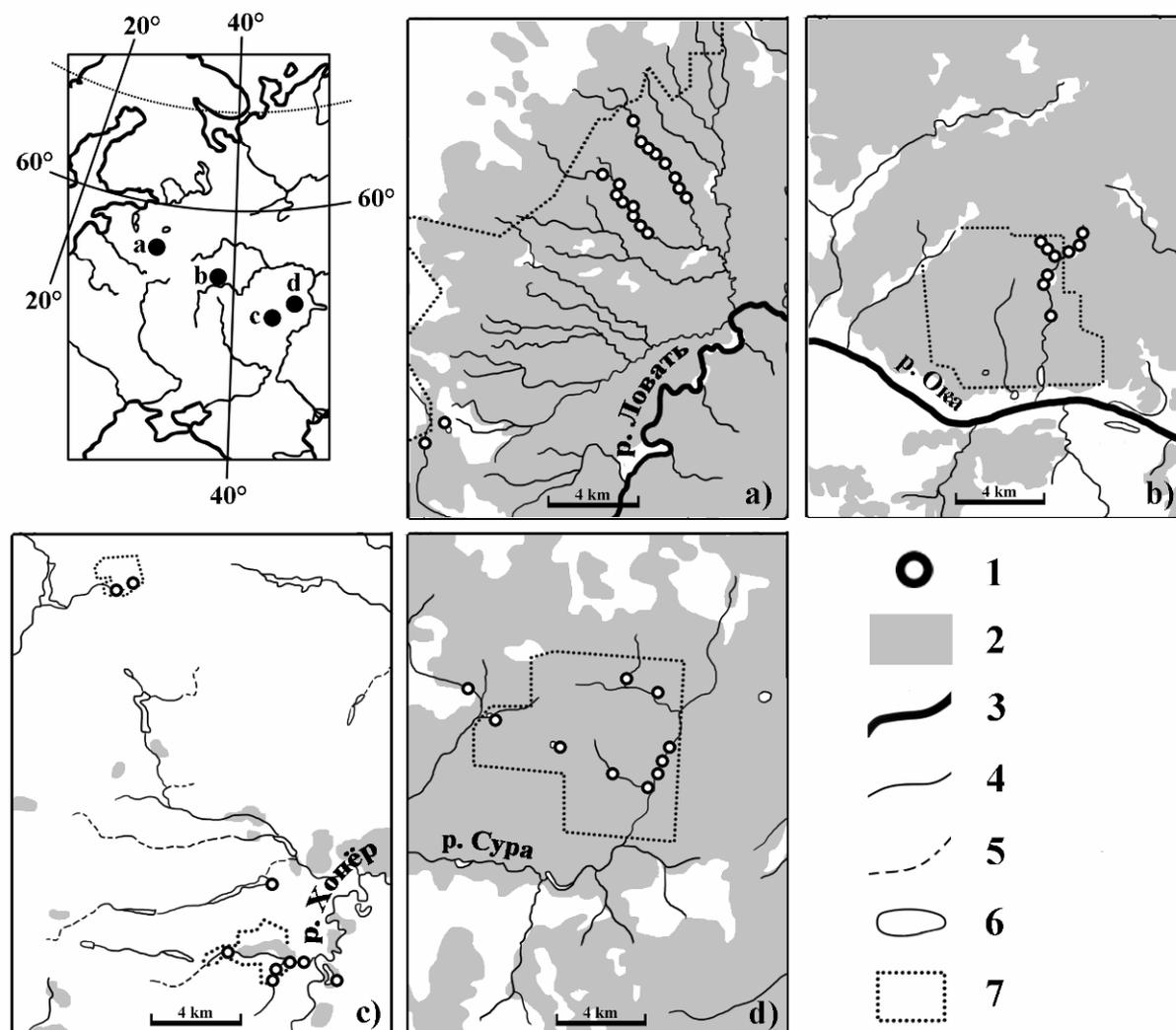


Рис. 1. Места проведения исследований. Условные обозначения: а) Рдейский заповедник, б) Приокско-Террасный заповедник, в) участки «Попереченская степь» (вверху) и «Островцовская лесостепь» (внизу) заповедника Приволжская лесостепь, д) участок «Верховья Суры» заповедника Приволжская лесостепь; 1 – точки проведения исследований, 2 – лесные ландшафты, 3 – крупные реки, 4 – малые реки, 5 – временные водотоки, 6 – стоячие водоёмы, 7 – границы заповедников.

(Донской бассейн). Ширина речных пойм колеблется от 10–15 до 100–150 м, ширина русла – от 0.5 до 15 м, глубина – от 0.1 до 2 м. Долины рек в районе Рдейского заповедника заняты преимущественно елово-липовыми лесами с березой и осинкой. В Приокско-Террасном заповеднике изначальная растительность долины представляла собой осинники с ивняком, на данный момент растительные сообщества поймы представлены в основном черноольшанниками [Андреева,

Онипченко, 2012; Завьялов и др., 2012]. На лесном участке «Верховья Суры» заповедника Приволжская лесостепь преобладают также черноольшанники, кроме этого широко представлены заросли черёмухи, на лесостепных участках «Попереченская степь» и «Островцовская лесостепь» – черноольшанники с осинкой, ивняки, а также кустарниковые остепнённые луга [Добролюбова и др., 2002].

Бобры заселяли данные территории в разные периоды: в конце 1940-х –

Приокско-Террасный заповедник, в 1970-е – Рдейский заповедник и Приволжскую лесостепь. Некоторые степные водотоки в Пензенской области начали заселяться бобрами лишь в последние годы.

Нами обследовано в общей сложности 46 модельных территорий в долинах 14 малых рек. Модельные территории описывались в долинах малых рек, в пределах бобровых прудов, как действующих, так и брошенных. Кроме этого, для контроля мы обследовали участки малых рек без влияния бобров, некоторые естественные стоячие водоёмы (озёра, старицы крупных рек), водоёмы антропогенного происхождения (искусственные пруды, копани, заболоченные дороги) или с заметным влиянием деятельности человека (водоёмы рядом с полями и населёнными пунктами).

Для наших исследований мы рассматривали не только водные объекты в пределах русла, но и весь пойменный комплекс (старицы, пойменные лужи, временные водоёмы в пределах долины), который в случае заселения бобрами мог превращаться в пруды. Для этого мы выделяли 50-метровые отрезки долины, в пределах которых проводили обследование подходящих для размножения и обитания амфибий местообитаний. Под «местообитанием» понимался водоём или его часть, однородный по абиотическим условиям и обладающий всеми необходимыми условиями для размножения и обитания амфибий [Снакин, 2000]. Это дало возможность сравнения разных участков долины, проведения анализа и построения предположений о характере изменений долин с точки зрения пригодности для амфибий.

Для характеристики каждого местообитания измерялись его размеры, глубина, измерялась температура воды, оценивалась затенённость местообитаний по балльной системе (где 1 – полностью освещённое в

течение дня местообитания, а 5 – полностью затенённое местообитание), давалась краткая характеристика растительного состава, измерялась кислотность воды (рН) и содержание растворённого кислорода (мг/л).

В связи с тем, что бобровые пруды являются нестабильной средой, а также с учётом образа жизни амфибий, исследования проводились несколько раз в год – весной, в период нереста амфибий, летом, в период развития головастиков, а также в период выхода сеголетков на сушу после метаморфоза. Для исследований наиболее массовых видов амфибий (*Rana* spp., *Bufo bufo*), обитающих в долинах малых рек, мы сконцентрировались на изучении характера размножения этих видов. В весеннее время во всех описанных местообитаниях проводился подсчёт кладок икры амфибий, сразу после окончания нереста. Интенсивность размножения оценивалась в баллах (0 – местообитание не используется для нереста, 1 – менее 10 кладок, 2 – 10–20 кладок, 3 – 20–40 кладок, 4 – более 40 кладок). В июне, в середине периода развития головастиков проводились учёты личинок по стандартной методике облова сачком [Хейер и др., 2003]. В каждом местообитании облавливался 1 м² площади водной поверхности. В зависимости от размеров водного местообитания, количество и длина проходов сачка варьировалась. Все головастики после проведения учётов выпускались обратно в водоём.

Результаты учётов головастиков при анализе данных пересчитывались в следующие параметры оценки численности:

1. Плотность – количество головастиков на 1 м² площади местообитания;
2. Численность на местообитание – плотность головастиков, умноженная на площадь местообитания.

Для определения близкородственных видов бурых лягушек (*Rana temporaria* и *Rana arvalis*) часть личинок

отбиралась для последующего определения в камеральных условиях. Определение проводилось по количеству рядов губных зубов [Кузьмин, 1999] с помощью микроскопа. Однако последние исследования изменчивости личинок амфибий [Писанец, Ткаченко, 2005] показывают, что многие диагностические признаки ротового аппарата головастика (форма и количество губных зубов) характеризуются сильной возрастной и, возможно, популяционной изменчивостью. Таким образом, во избежание некорректных оценок характера распределения личинок, в нашей работе приводятся количественные данные на уровне рода *Rana*, а соотношение двух видов даётся отдельной цифрой. Кроме этого, видоспецифичность личиночной стадии остромордой и травяной лягушек оставалась недостаточно изученной до последнего времени, и лишь совсем недавние исследования [Трубецкая, 2013] показали, что личинки двух видов имеют различия в экологических нишах, поведении и механизмах регуляции численности. Тем не менее, на данном этапе наших исследований – оценка и выявление основных факторов воздействий деятельности бобров на амфибий – данные различия не играют существенной роли.

Также было апробирована методика учёта сеголетков после выхода из водоёмов по завершении метаморфоза в бобровых местообитаниях. Для этого были сооружены 12 ловчих линий вдоль основания склона долины малой реки Копейница (Рдейский заповедник), в разных типах местообитаний. Каждая линия представляла собой полиэтиленовый заборчик длиной 6 м и высотой 0.25 м. Заборчик устанавливался с небольшим наклоном в сторону долины реки. Вдоль забора с интервалом 1 м были закопаны 5 ведёрок ёмкостью 1 литр. Проверка ловчих линий проводилась один раз в сутки. Учёты численности выходящих на сушу сеголетков начинали проводить

через 2–3 дня после их первых единичных выходов. Учёты проводились в первой половине июля в 2007–2008 и 2010 гг. Все пойманные сеголетки отпускались. Важно отметить, что данный метод отличался от общепринятых способов подсчёта численности сеголетков амфибий, прежде всего из-за невозможности полностью окружить бобровый пруд заборчиком (из-за плотины, большого количества нор, упавших стволов и общей захламлённости бобровых местообитаний). Таким образом, наш метод позволил сделать лишь качественные оценки успешности метаморфоза. Схожая методика применялась в работе зарубежных коллег [Karraker, Gibbs, 2009], которые также использовали незамкнутые ловчие линии для изучения амфибий в бобровых местообитаниях.

Для исследования остальных видов амфибий мы отмечали наличие/отсутствие вида и наличие/отсутствие размножения в разных местообитаниях. Для учёта взрослых особей зелёных лягушек (*Pelophylax* spp.) нами применялись стандартные методики учёта численности [Динесман, Калецкая, 1952; Гаранин, Панченко, 1987; Хейер и др., 2003] – маршрутные учёты, учёты на точках и на учётных площадках. Данные виды лягушек образуют гибридогенный комплекс (*P. ridibundus*, *P. lessonae* и *P. esculentus*), систематический статус гибридных форм остаётся дискуссионным вопросом [Кузьмин, 2012]. При определении видовой принадлежности мы руководствовались внешними определительными признаками [Кузьмин, 1999] и литературными данными о распространении видов в районах исследований [Закс и др., 2011; Кузьмин, 2012].

Статистическая обработка результатов исследования проводилась при помощи пакетов компьютерных программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 7.0.

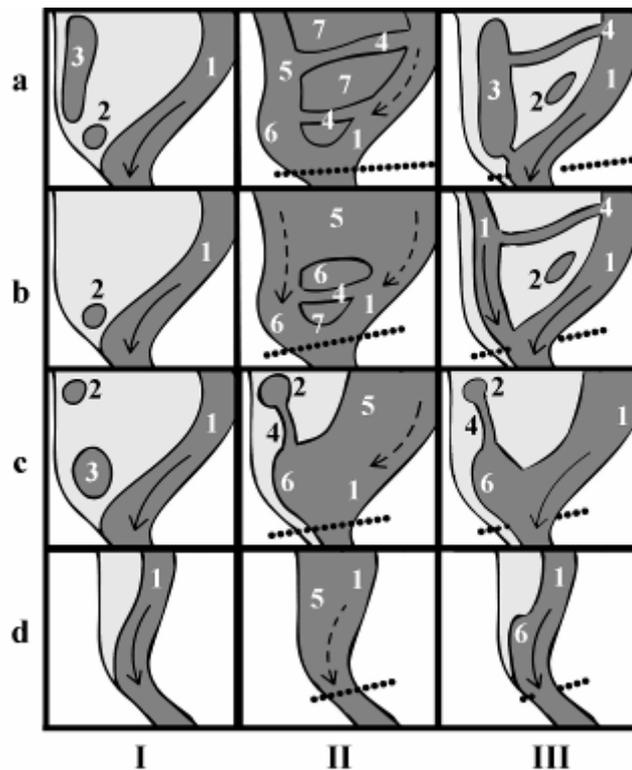


Рис. 2. Схемы расположения местообитаний в пределах 50-метровых участков долин малых рек. Условные обозначения: I – участки долин без следов воздействия бобров, II – бобровые пруды, III – спущенные пруды; а) Рдейский заповедник, б) Приокско-Террасный заповедник, с) Приволжская лесостепь (лесной участок), d) Приволжская лесостепь (лесостепные участки); 1 – русло и водотоки, 2 – мелкие пойменные объекты (менее 20 м²), 3 – крупные пойменные объекты (более 20 м²), 4 – бобровые каналы, 5 – глубоководные части прудов (глубже 30 см), 6 – мелководья и заводи, 7 – затопленные луговины. Пунктирными линиями обозначены бобровые плотины, стрелками – наличие течения (прерывистость означает сезонную проточность).

Результаты и их обсуждение

Все бобровые местообитания в долинах малых рек условно делятся на три типа:

1) затопленные пруды, в которых бобры регулярно ремонтируют плотины, что позволяет сохраняться стабильному уровню воды;

2) спущенные пруды, покинутые бобрами, где плотина размывается паводками, а вода сохраняется лишь в русле и в небольших пойменных водоёмах;

3) местообитания, где деятельность бобров отсутствует или не оказывает никакого воздействия на экосистемы (рис. 2).

В пределах пятидесятиметровых отрезков долин малых рек представлено до 16 подходящих для размножения

амфибий местообитаний в бобровых прудах (сам пруд, заводи, затопленные луговины, бобровые каналы), до 20 – в спущенных прудах (пойменные лужи, углублённые бобрами старицы, бобровые каналы, русловые заводи), и до 10 – на участках без бобров (старицы, русловые заводи). Важно отметить, что количество местообитаний в целом по долине зависит от изначального рельефа, но во всех обследованных долинах малых рек воздействие бобров повышало разнообразие местообитаний.

Большое значение для наших исследований имела продолжительность существования популяций бобров в водных экосистемах, степень изменения ими долин и связанной с этим стабильности местообитаний. Так,

в Приокско-Террасном заповеднике, бобровая популяция достигла полного насыщения ёмкости среды, став по сути «климаксной» популяцией, и численность поселений стабилизировалась [Завьялов и др., 2010]. Вся долина малой реки Таденки представляет собой бобровые местообитания разной степени сохранности, пойма реки изрыта многочисленными каналами, сохранилось большое количество валов старых плотин. Это позволяет сохраняться большому количеству пойменных водоёмов даже после ухода бобров. Каскады плотин не дают размываться в паводки брошенным крупным прудам. На территории Рдейского заповедника бобровая популяция моложе, и в связи с тем, что бобровая популяция не достигла стабильности, бобры постоянно перемещаются в пределах долины, срок жизни поселений не превышает трёх лет, наблюдаются негативные сукцессионные изменения [Завьялов, Лецко, 2011]. В пределах долины сохраняются значительные участки, не затронутые средообразующей деятельностью бобров, широко распространены пойменные водоёмы естественного происхождения. Схожая ситуация наблюдается и в лесной части заповедника Приволжская лесостепь. На степных и лесостепных участках этого заповедника бобры начали заселять водотоки сравнительно недавно, местообитания в большинстве своём недостаточно пригодны для бобров. Пруды имеют небольшие размеры, поселения насчитывают небольшое количество особей бобров, или же заселены молодыми одиночками. Бобры каждую весну покидают пруды, плотины промываются паводками, долины малых рек в весеннее время представляют собой водотоки, непригодные для нереста амфибий. Все эти особенности имеют большое значение для распределения и размножения амфибий.

За время исследований в бобровых прудах обнаружено 7 видов амфибий (табл. 1). Ещё два вида обнаружены

в естественных стоячих водоёмах заповедников.

Активное использование бобровых прудов для размножения обнаружено для трёх видов амфибий – остромордой (*Rana arvalis*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек и серой жабы (*Bufo bufo*). Главным преимуществом бобровых местообитаний для данных видов амфибий является лучший прогрев весной в период нереста (рис. 3), что связано со снятием древесного покрова из-за кормодобывающей и строительной деятельности бобров.

Основными местами размножения бурых лягушек являются мелководья затопленных прудов (затопленные луговины, массивы плавающей растительности). Также лягушки массово нерестятся в крупных старицах на участках без влияния деятельности бобров (до 30–40 кладок) и в спущенных бобровых прудах (более 100 кладок). Серая жаба в основном предпочитает для нереста крупные затопленные пруды, а также широкие старицы и рукава рек в спущенных прудах, где высокий уровень воды сохраняется даже после ухода бобров. В целом, доля нерестилищ среди всех местообитаний после вселения бобров увеличивается (рис. 4).

Обращают на себя внимание различия между долинами рек в разных заповедниках. В долине р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник), где бобровая популяция имеет возраст более 50 лет, отмечен наиболее существенный эффект деятельности бобров на размножение амфибий. Амфибии в долине реки размножаются исключительно в бобровых местообитаниях, в спущенных прудах кладки икры единичны. В Рдейском заповеднике, заселённом бобрами позже, амфибии используют местообитания разных типов, массовое размножение (более 40 кладок) отмечено как в бобровых прудах, так и на незапруженных участках долины.

Различия между бобровыми реками проявляется и при дальнейшем развитии головастиков (рис. 5).

Таблица 1. Виды амфибий, обнаруженные в районах исследований

Местообитания	Район	<i>L. v.</i>	<i>T. c.</i>	<i>B. b.</i>	<i>P. f.</i>	<i>Bf. bf</i>	<i>Bf. v.</i>	<i>R. t.</i>	<i>R. a.</i>	<i>P. e-c</i>
Затопленные бобровые пруды	Рд	–	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	–
	ПТЗ	+	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПЛ-л	–	–	–	–	–	–	–	(+)	(+) ²
	ПЛ-лс	–	–	–	–	–	–	–	+	+ ¹
Спущенные бобровые пруды	Рд	(+)	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	–
	ПТЗ	+	+	–	–	–	–	(+)	(+)	+ ¹
	ПЛ-л	–	–	–	–	–	–	–	(+)	–
	ПЛ-лс	–	–	–	–	–	–	–	–	+ ¹
Участки долин малых рек без воздействия бобров	Рд	–	–	–	–	–	–	(+)	(+)	–
	ПТЗ	–	–	–	–	–	–	+	+	+ ¹
	ПЛ-л	–	–	–	–	–	–	–	+	–
	ПЛ-лс	–	–	–	–	–	–	–	+	+ ¹
Естественные стоячие водоёмы	Рд	–	(+)	–	–	–	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПТЗ	–	–	(+)	–	(+)	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПЛ-л	(+)	–	–	–	–	–	–	(+)	+ ²
	ПЛ-лс	–	–	(+)	(+)	–	–	–	(+)	(+) ¹
Антропогенные водоёмы	Рд	–	–	–	–	–	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПТЗ	–	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПЛ-л	–	–	–	–	–	–	–	(+)	(+) ¹
	ПЛ-лс	–	–	–	–	–	(+)	–	(+)	(+) ¹

Примечания: Рд – Рдейский заповедник, ПТЗ – Приокско-Террасный, ПЛ-л – лесные участки заповедника Приволжская лесостепь, ПЛ-лс – лесостепные участки заповедника Приволжская лесостепь; виды амфибий: *L.v.* – *Lissotriton vulgaris*, *T.c.* – *Triturus cristatus*, *B.b.* – *Bombina bombina*, *P.f.* – *Pelobates fuscus*, *Bf.bf* – *Bufo bufo*, *Bf.v.* – *Bufo viridis*, *R.t.* – *Rana temporaria*, *R.a.* – *Rana arvalis*, *P.e-c.* – *Pelophylax esculentus-complex*: ¹ – *P. lessonae*, ² – *P. ridibundus*; скобками обозначены размножающиеся виды.

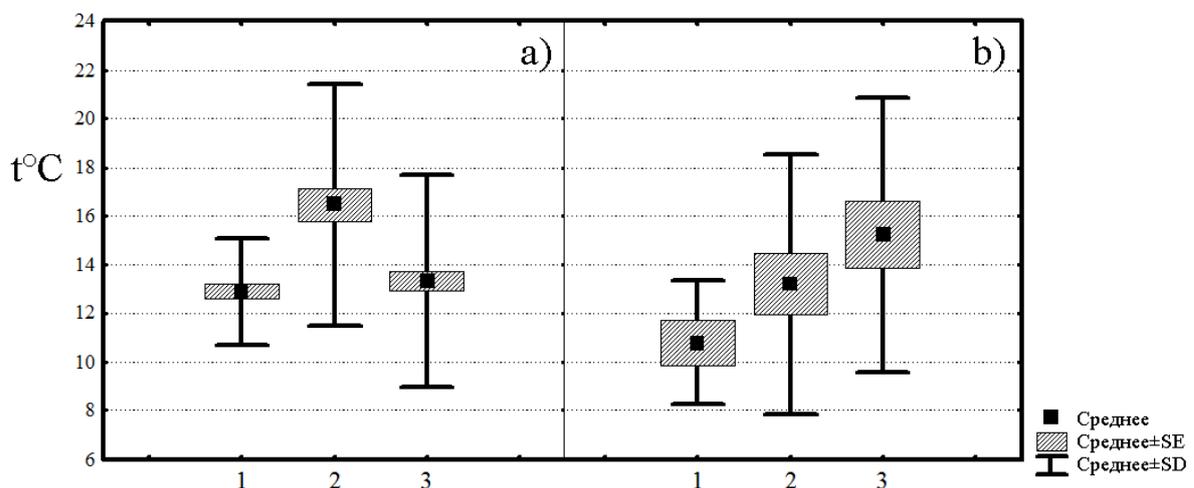


Рис. 3. Температура воды весной в период размножения амфибий в долинах малых рек в окрестностях Рдейского заповедника (а) и в Приокско-Террасном заповеднике (б); 1 – участки без влияния деятельности бобров, незапруженные водотоки, 2 – бобровые пруды, 3 – спущенные бобровые пруды.

Численность головастика бурых лягушек в Рдейском заповеднике максимальна в спущенных бобровых прудах и в старицах на участках без

влияния бобров. Головастики серой жабы распространены по долине относительно равномерно, с преобладанием в бобровых местообитаниях.

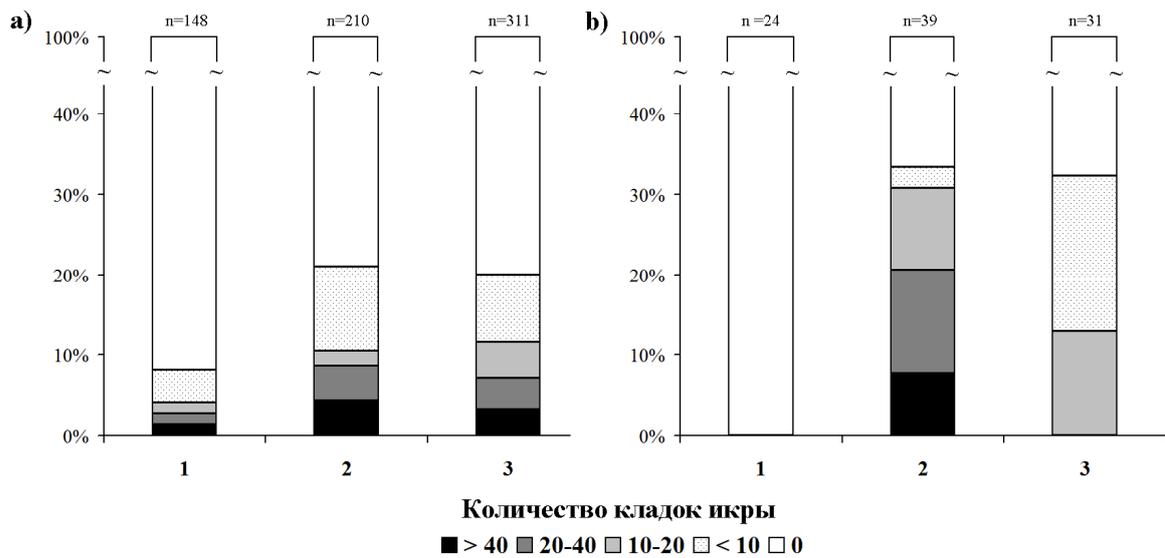


Рис. 4. Доля местообитаний, использовавшихся для размножения амфибиями в долинах малых рек (условные обозначения см. рис. 3).

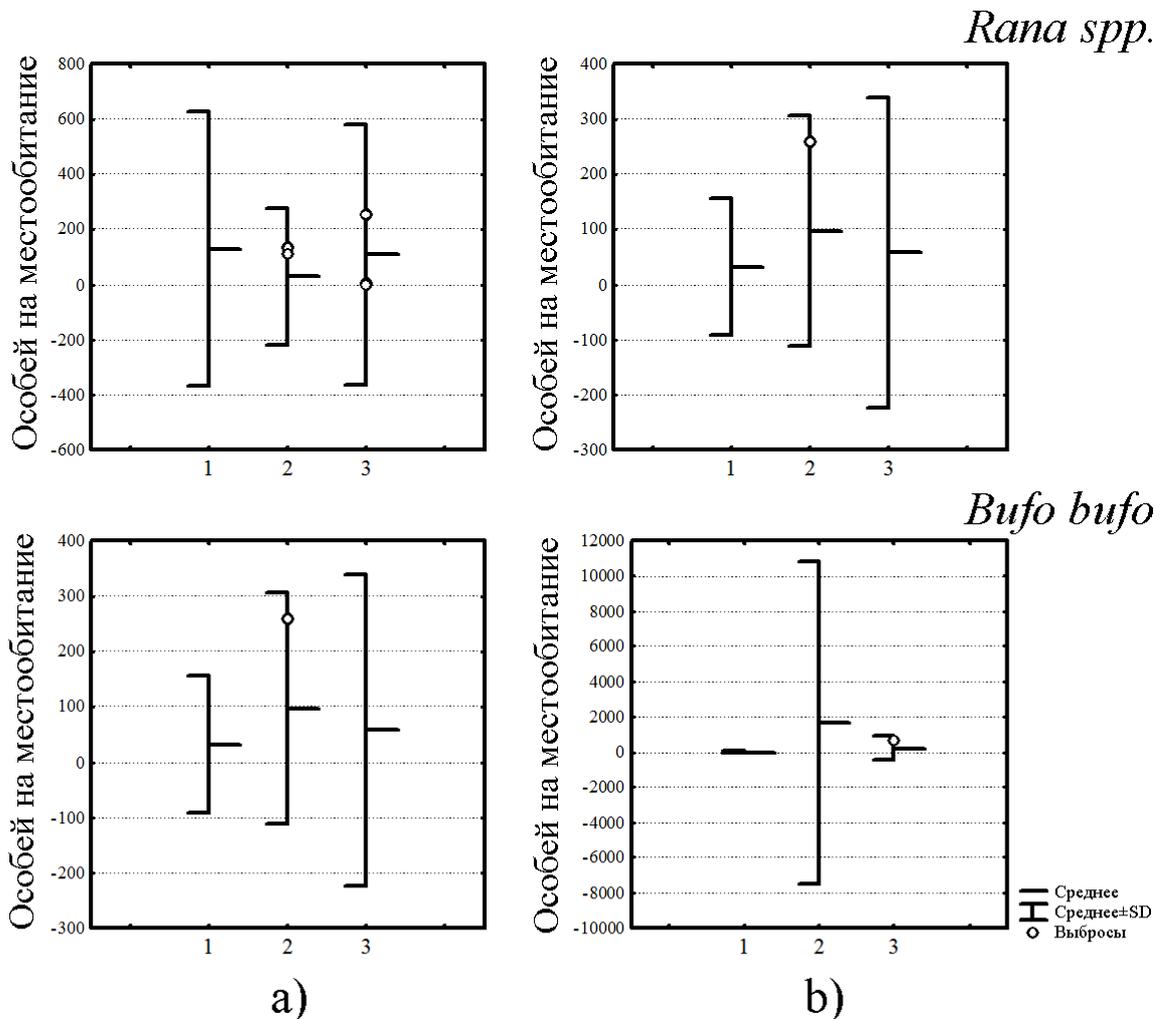


Рис. 5. Численность головастиков амфибий в долинах малых рек (отношение количества головастиков травяной лягушки к количеству головастиков остромордой составляло в Рдейском заповеднике – 5.5, в Приокско-Тerrasном – 0.6). Условные обозначения см. на рис. 3.

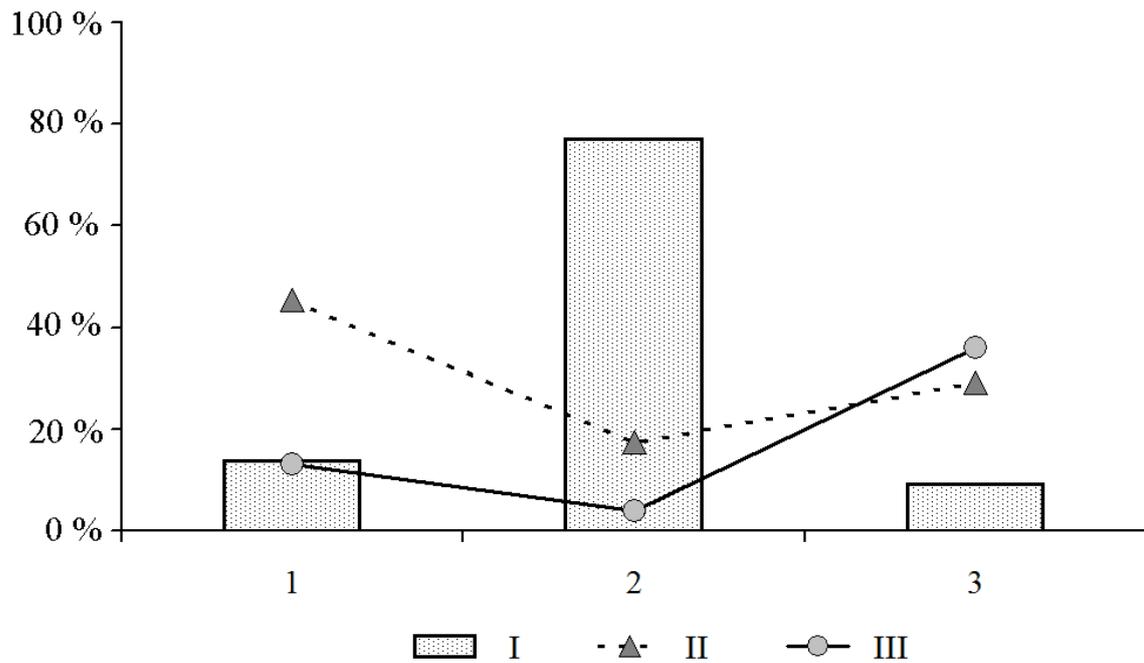


Рис. 6. Факторы успешности метаморфоза амфибий в долинах малых рек. I – доля сеголетков бурых лягушек, выходящих на сушу после окончания метаморфоза (на линию в сутки), от общего числа пойманных сеголетков, II – доля местообитаний, полностью высыхающих в период с конца мая до начала июля, III – доля погибших кладок икры; 1–3 как на рис. 3.

В Приокско-Террасном заповеднике распределение головастиков соответствует распределению нерестилищ – основными местообитаниями для метаморфоза амфибий являются бобровые пруды, в случае с серой жабой – преимущественно затопленные пруды. В данном случае играет роль не столько фактор освещённости, сколько фактор водного режима. Запруживание бобрами водотоков приводит к возникновению новых водных объектов и повышению разнообразия местообитаний, благодаря чему головастики имеют больший выбор подходящих и безопасных местообитаний. Как уже упоминалось выше, в Приокско-Террасном заповеднике из-за большого количества остаточных бобровых местообитаний и валов старых плотин высыхание местообитаний в период после весенних паводков и в летнее время незначительно. Крупные пруды после ухода бобров могут сохранять высокий уровень воды, благодаря каскадам более

мелких прудов. Кроме этого, заросшая черноольшанниками пойма имеет более высокую степень затенённости (2–3 балла). В Рдейском же заповеднике уход бобров может вызывать более серьёзные последствия для размножения амфибий. Значительная часть местообитаний может высыхать в весеннее и летнее время, приводя к гибели икры и головастиков, что сказывается на успешности метаморфоза (рис. 6).

Несмотря на то, что численность головастиков в спущенных прудах и на участках без влияния бобров была больше, чем в затопленных прудах (рис. 5), количество сеголетков максимально именно в затопленных прудах (до 64 особей на ловчую линию в сутки). Стабильный уровень воды, который поддерживается деятельностью бобров, предотвращает высыхание местообитаний летом, также как и промывание в паводки весной, тем самым, предотвращая гибель личинок и икры амфибий. Таким образом, затопленные

бобровые пруды являются важнейшими местами размножения бурых лягушек и серой жабы в долинах малых рек Рдейского и Приокско-Тerrasного заповедников.

На лесном участке заповедника Приволжская лесостепь остромордые лягушки также размножаются в бобровых прудах, где численность их личинок составляет до 18 особей/м², а в старицах спущенных бобровых прудов и на участках без влияния бобров не превышает 2 особей/м². В степных и лесостепных районах остромордая лягушка распространена вдоль водотоков, однако размножение было отмечено только в крупных старицах, численность головастиков низкая – 1–2 особи/м². В бобровых местообитаниях данный вид встречен лишь в остепнённой балке (участок Попереченская степь), где в затопленной луговине на месте брошенного бобрового пруда были найдены головастики (4 особи/м²). В этом же местообитании был обнаружен нерест зелёной жабы (*Bufo viridis*). Согласно литературным сведениям [Павлов, 1999; Закс и др., 2011], на данном участке заповедника зелёная жаба не отмечалась ранее. Таким образом, можно предположить, что именно созданные бобром местообитания способствовали заселению зелёной жабы и остромордой лягушки. Сам водоток на дне степной балки не является постоянным, других естественных водоёмов в пределах участка не имеется [Добролюбова и др., 2002], что делает территорию в целом непригодной для обитания амфибий. Однако бобры при запруживании данного водотока возводили плотину с помощью имеющейся уже дорожной насыпи, таким образом, заболачивание и образование остаточных водоёмов происходило, в том числе, и благодаря антропогенному воздействию. Учитывая недостаток кормов в степных ландшафтах, а также размеры прудов, можно утверждать, что данные территории заселяются, прежде всего,

молодыми одиночками или небольшими бобровыми семьями. Таким образом, образование крупных и стабильных бобровых поселений в таких условиях невозможно. Соответственно и изменения в населении амфибий после вселения бобров будут происходить лишь благодаря дополнительным факторам – прежде всего, антропогенным.

Активное использование бобровых местообитаний для обитания и нереста, обнаружено также и для комплекса зелёных лягушек *Pelophylax esculentus*. В подавляющем большинстве обследованных бобровых местообитаний данный комплекс представлен прудовой лягушкой (*Pelophylax lessonae*). Озёрная лягушка (*Pelophylax ridibundus*) в районах исследований обитает в основном в антропогенных водоёмах и крупных реках, а также в районе участка «Верховья Суры» заповедника Приволжская лесостепь [Закс и др., 2011]. Прудовые лягушки встречаются в основном в крупных бобровых прудах, предпочитая наиболее освещённые местообитания, зачастую на окраинах лугов, которые имеют антропогенное происхождение. Численность их достигает 6 особей/м² в прибрежной части водоёмов, наиболее многочисленны они в старых бобровых прудах в Приокско-Тerrasном заповеднике. Важно отметить, что до вселения бобров прудовая лягушка отсутствовала в долине малых рек на этой территории [Перешкольник, Леонтьева, 1989], а с появлением большого количества бобровых прудов широко распространилась по долине.

Размножение зелёных лягушек в бобровых прудах отмечается и для лесного участка «Верховья Суры» заповедника Приволжская лесостепь. Отсутствие размножения данных видов на участках долины, незапруженной бобрами, также может свидетельствовать о том, что бобры оказали влияние на распространение этих амфибий. Об этом также свидетельствует отсутствие зелёных

лягушек в естественных озёрах на прилегающей территории. Однако в районе Рдейского заповедника в долинах большинства малых рек зелёные лягушки не встречаются. Отсутствие этих видов на участках без воздействия бобров связано с общей малопригодностью подобных местообитаний – прежде всего из-за большой затенённости (4–5 баллов). Хорошо освещённые затопленные пруды могли бы стать местами размножений зелёных лягушек, но их отсутствие там может быть связано как с нестабильностью бобровых местообитаний, так и с отдалённостью прудов от основной части популяции (в основном антропогенных водоёмов). Зелёные лягушки размножаются позже бурых, развитие головастика происходит в июле, когда большинство водных местообитаний в долинах уже высыхает.

В долинах степных и лесостепных рек, зелёные лягушки обитают (представлены видом *Pelophylax lessonae*), однако размножаться предпочитают в антропогенных прудах или в крупных старицах. Бобровые пруды слишком нестабильны на данной территории, и в весеннее время, как правило, промываются паводками, что не позволяет амфибиям нереститься. Поэтому и в данном случае, для благоприятного эффекта вселения бобров на амфибий необходимы либо дополнительные факторы, в том числе антропогенные (открытые луга, дорожные насыпи и каналы), либо бобровая популяция должна существовать продолжительное время, чтобы произошло существенное преобразование долины.

Из остальных видов амфибий, в бобровых местообитаниях обнаружено размножение обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris*) – найдены личинки в углублённой бобрами старице реки Горелка, Рдейский заповедник. Однако особенностью малых рек на данной территории является повышенная кислотность воды (рН 5.3–6), так как

все они питаются крупной болотной системой. Из-за этого, размножение тритона на данной территории приурочено к водоёмам, несвязанным с речной сетью (придорожные каналы, копани), так как вид чувствителен к фактору кислотности [Beebe, 1981, 1983]. Кроме этого, заселение бобров может оказывать негативное воздействие на тритонов из-за снижения уровня растворённого кислорода [Кузьмин, 2012] в крупных затопленных прудах (менее 3 мг/л). Однако, поскольку русловые местообитания изначально непригодны для размножения тритонов, то снижение уровня растворённого кислорода не является существенным фактором для распространения вида по долине.

Обыкновенный и гребенчатый тритоны (*Triturus cristatus*) могут размножаться и в бобровых местообитаниях Приокско-Террасного заповедника, так как взрослые особи этих видов единично встречались в русле, мелководьях и бобровых каналах брошенных прудов. Однако достоверных следов размножения на данный момент не найдено. В долине реки Суры в заповеднике Приволжская лесостепь гребенчатый тритон отсутствует в бобровых прудах, однако активно размножается в лесных озёрах (до 5 личинок/м²). Отсутствие тритонов в р. Суре, также как в долинах рек Рдейского заповедника, может быть связано с распространением хищных видов рыб – в частности щуки и окуня, которые отсутствуют в малых реках Приокско-Террасного заповедника. Воздействие бобров на данные виды рыб незначительно [Дгебуадзе и др., 2009; Осипов, 2011], поэтому и в этом случае вселение бобров для тритонов не будет играть существенной роли.

Ещё два вида амфибий – обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus*) и краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina*) – не встречаются в бобровых местообитаниях, но активно размножаются на прилегающих территориях. Таким образом, в пределах

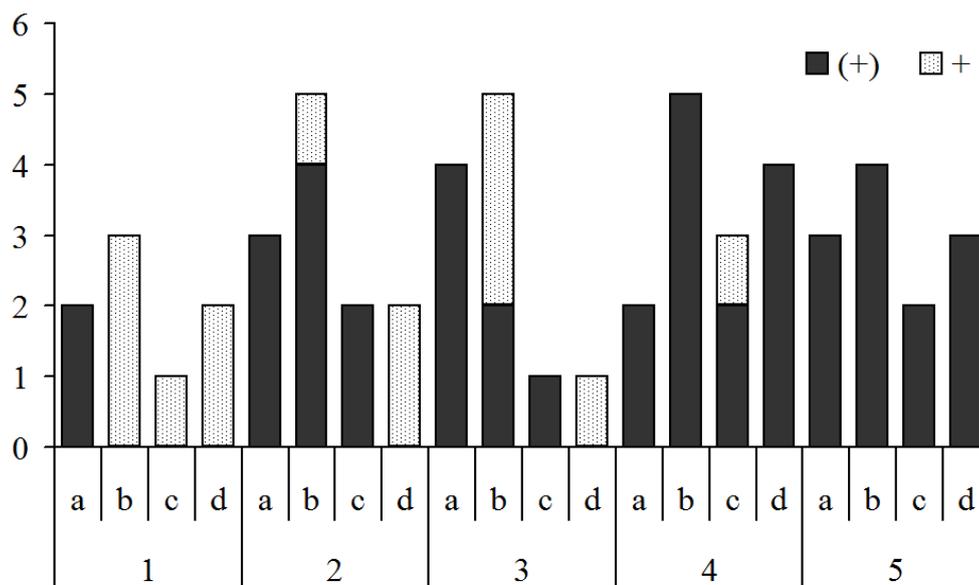


Рис. 7. Количество видов амфибий в разных типах местообитаний. Условные обозначения: 1 – участки без влияния деятельности бобров в пределах долин малых рек, незапруженные водотоки; 2 – бобровые пруды, 3 – спущенные бобровые пруды; 4 – естественные стоячие водоёмы; 5 – антропогенные водоёмы. Заповедники: а) Рдейский, б) Приокско-Тerrasный, с) Приволжская лесостепь (лесной участок), д) Приволжская лесостепь (лесостепные участки); (+) – виды амфибий, размножающиеся в данных местообитаниях; + – обитающие виды, нерест которых происходит в других местообитаниях.

исследованных районов большинство видов амфибий предпочитает размножаться в естественных водоёмах и водоёмах антропогенного происхождения, что в первую очередь связано с их стабильностью. Таким образом, можно констатировать, что вселение бобров влияет в основном на видовое разнообразие в пределах долин малых рек (рис. 7).

Несмотря на то, что вселение бобров в экосистемы приводит к образованию большого количества новых стоячих и малопроточных водоёмов и повышению гетерогенности среды, в целом это не приводит к изменениям в видовом составе амфибий. Если на прилегающих к долинам рек территориях уже имеется сложившийся выбор кормовых и нерестовых водоёмов, то бобровые местообитания могут привлечь лишь наиболее массовые виды амфибий. В первую очередь бурые лягушки и жабы начинают активно проникать в долины малых рек вслед за появлением новых

бобровых поселений. Быстрое заселение прудов травяной лягушкой наблюдается и в Германии [Dalbeck et al., 2007], где также отмечается наиболее быстрая реакция вида на появление новых местообитаний. Однако появление других видов амфибий в бобровых прудах может происходить лишь после длительного существования бобровых популяций, что соответствует и выводам европейских исследователей [Dalbeck, Weinberg, 2009], показавшим различия видового состава старых и новых бобровых поселений. Ситуацию существенного изменения населения амфибий можно наблюдать в Приокско-Тerrasном заповеднике, где воздействие средообразующей деятельности бобров имеет многолетнюю историю. Длительное преобразование долин малых рек может в итоге приводить к тому, что бобровые пруды становятся основными местами обитания и воспроизводства амфибий, а также наиболее разнообразными по видовому

составу амфибий, даже при наличии искусственных и антропогенных водоёмов, что наблюдается и подтверждается в Северной Америке [Cunningham et al., 2007; Karraker, Gibbs, 2009]. На начальных этапах вселения бобров появление в прудах редких и чувствительных к условиям среды видов амфибий практически невозможно. Кроме этого, в таких условиях сохраняется вероятность негативных последствий. Если бобры из-за скудности кормовой базы или антропогенных угроз покидают за короткое время территории, то резкое высыхание прудов может приводить к массовой гибели икры и личинок.

Заключение

Таким образом, можно сделать следующие выводы.

Вселение бобров приводит к появлению большого числа стоячих водоёмов, которые из-за выпадения деревьев хорошо освещены весной, что сразу же повышает привлекательность местообитаний для нереста. Фоновые виды лесных амфибий – бурые лягушки, серая жаба – начинают размножаться преимущественно в бобровых прудах, предпочитая мелководья и затопленные луговины. Если бобры поддерживают высокий уровень воды, то именно в прудах наблюдается наиболее успешное размножение – максимальное число кладок, головастиков и сеголетков, выходящих на сушу после окончания метаморфоза. Если же бобры покидают поселение, то может наблюдаться массовая гибель икры и личинок.

Из-за недостаточного количества кормов бобры могут часто менять свои поселения, плотины могут разрушаться весенними паводками, бобровые пруды будут переходить в разряд заброшенных. В таком случае будет ежегодно меняться и пригодность разных участков долины для успешного размножения амфибий. В некоторых случаях, когда после промывания прудов паводками не остаётся никаких стоячих пойменных водоёмов –

бобровые местообитания становятся абсолютно не подходящими местами для размножения амфибий.

При долговременном воздействии бобров на долины рек, когда бобровые пруды становятся многолетними, или долина почти полностью превращается в комплекс бобровых местообитаний, начинает происходить изменение в видовом составе амфибий, появляются зелёные лягушки, обыкновенный и гребенчатый тритоны. Однако в целом для территории видовое разнообразие амфибий после вселения бобров не меняется. Естественные и антропогенные стоячие водоёмы, благодаря большей стабильности, остаются наиболее предпочтительными местами для размножения и обитания большинства видов амфибий.

Благодарности

Автор выражает благодарность за большую помощь и поддержку в работе Завьялову Н.А., Дгебуадзе Ю.Ю., Осипову В.В., а также руководству заповедников Кроликову В.В. (Рдейский), Кочерге М.Н. (Приокско-Тerrasный), Добролюбову А.Н. (Приволжская лесостепь). Работа выполнена при финансовой поддержке Соглашения № 8051 между МинОбрНауки, РАН и ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН (Разработка технологий оценки рисков и экологических способов контроля инвазий чужеродных видов организмов на территорию Европейской части России) и грантом РФФИ №14-04-31458 мол_а "Оценка последствий реинтродукции речного бобра (*Castor fiber*) для водных экосистем степных рек в условиях особо охраняемых природных территорий".

Литература

Андреева М.В., Онипченко В.Г. Влияние деятельности бобров на динамику черноольшанника // В кн.: Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Тerrasного государственного биосферного

- природного заповедника) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 108–112.
- Башинский И.В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) на население амфибий малых рек // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Великий Новгород. 2009. Вып. 1. С. 135–156.
- Башинский И.В. Оценка влияния речного бобра на размножение амфибий в ПТЗ // В кн.: Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 100–108.
- Гаранин В.И., Панченко И.М. Методы изучения амфибий в заповедниках // В сб.: Амфибии и рептилии заповедных территорий. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1987. С. 8–25.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты, 2000. С. 35–50.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О., Завьялов Н.А. Предварительные материалы по рыбному населению малой «бобровой реки» Новгородской области // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Великий Новгород. 2009. Вып. 1. С. 173–186.
- Динесман Л.Г., Калецкая М.Л. Методы количественного учёта амфибий и рептилий // В сб.: Методы учёта численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 329–341.
- Добролюбова Т.В., Добролюбов А.Н., Кудрявцев А.Ю., Лебяжинская И.П. Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»: Физико-географическая характеристика и биологическое разнообразие природных комплексов. Пенза: Мин-во природ. ресурсов, 2002. 91 с.
- Жгарева Н.Н. Развитие фауны зарослей высших водных растений в бобровых прудах и их роль в поддержании биоразнообразия водных экосистем Дарвинского заповедника (Верхняя Волга) // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Казань, 2001. С. 152–157.
- Завьялов Н.А. О влиянии бобровых плотин на почвы Дарвинского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Материалы науч.-практ. конф. посвящённой 70-летию Воронежского гос. биосфер. Заповедника. Воронеж, 1997. С. 158–159.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горяйнова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 39–61.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Горяйнова З.И., Петросян В.Г. Детальное описание многолетней динамики численности бобра // В кн.: Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 26–28.
- Завьялов Н.А., Бобров А.А. Влияние жизнедеятельности бобра на организацию и динамику фитоценозов Дарвинского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Материалы науч.-практ. конф. посвящённой 70-летию Воронежского гос. биосфер. заповедника. Воронеж, 1997. С. 159–160.

- Завьялов Н.А., Зуева С.С. Влияние бобровых плотин на почвенный покров (на примере Дарвинского заповедника) // Лесоведение. 1998. № 5. С. 38–47.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Завьялов Н.А., Лецко И.В. Бобр в Рдейском заповеднике и на сопредельных территориях // В сб.: Исследования бобров в Евразии. Киров: ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М.Житкова РАСХН, 2011. Вып. 1. С. 109–114.
- Закс М.М., Симонов Е.П., Ермаков О.А. Распространение земноводных (Amphibia) на территории Пензенской области // Известия ППГУ им. В.Г.Белинского. 2011. № 25. С. 181–190.
- Кацман Е.А. Флора травянистых сосудистых растений местообитаний речного бобра на р. Таденка // В кн.: Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 117–127.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Мыльникова З.М., Минеева Н.М., Романенко А.В., Крылов А.В. Планктонные трофические сети основных биотопов реки // В кн.: Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Под ред. А.В. Крылова, А.А. Боброва. М.: Т-во научных изданий КМК., 2007. С. 173–178.
- Крылов А.В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. 2002. № 5. С. 350–357.
- Крылов А.В., Завьялов Н.А. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber*) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. С. 3–7.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во научных изданий КМК, 1999. 298 с.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 370 с.
- Осипов В.В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра *Castor fiber* на рыбные ассоциации малых рек заповедника «Приволжская лесостепь» // Поволжский экологический журнал. 2011. № 3. С. 278–286.
- Павлов П.В. Рыбы, земноводные и пресмыкающиеся // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». Труды государственного заповедника «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 99–101.
- Перешкольник С.Л., Леонтьева О.А. Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-Террасного государственного заповедника // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М.: Наука, 1989. С. 84–96.
- Писанец Е.М., Ткаченко О.В. Материалы по личиночному развитию травяной, *Rana (Rana) arvalis* и остромордой, *Rana (Rana) temporaria* лягушек (Amphibia: Anura) фауны Украины // Матеріали Першої Конференції Українського Герпетологічного Товариства (10–12 жовтня 2005 р.). Київ, 2005. С. 142–147.
- Синицын М.Г., Русанов А.В. Влияние деятельности речного бобра на рельеф долин и русел малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 5. С. 30–40.
- Снакин В.В. Экология и охрана природы. Словарь-справочник. М.: Academia, 2000. 384 с.
- Трубецкая Е.А. Видоспецифичные особенности личинок *Rana arvalis* и *Rana temporaria* при совместном

- обитании // Успехи современного естествознания. 2013. № 1. С. 46–50.
- Хейер В.Р., Доннелли М.А., Мак Дайермид Р.В., Хэйек Л.-ЭС., Фостер М.С. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Пер. с англ. М.: Т-во научных изданий КМК., 2003. 380 с.
- Balčiauskas L., Balčiauskiene L., Trakimus G. Beaver influence on amphibian breeding in the agrolandscape // The European Beaver in a new millennium. Proceedings of 2nd European Beaver Symposium, 2001. P. 105–112.
- Beebee T.J.C. Habitats of the British amphibians (II): agricultural lowlands and a general discussion of requirements // Biol. Conserv. 1981. V.21. № 2. P. 127–139.
- Beebee T.J.C. Habitat selections by amphibians across an agricultural land-heathland transect in Britain // Biol. Conserv. 1983. V. 27. № 2. P. 111–124.
- Cunningham J.M., Calhoun A.J.K., Glanz W.E. Pond-breeding amphibian species richness and habitat selection in a beaver-modified landscape // Journal of Wildlife Management. 2007. V. 71. P. 2517–2526.
- Dalbeck L., Luscher B., Ohlhof D. Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland // Amphibia-Reptilia. 2007. V. 28. P. 493–501.
- Dalbeck L., Weinberg K. Artificial ponds: a substitute for natural Beaver ponds in a Central European Highland (Eifel, Germany)? // Hydrobiologia. 2009. V. 630. P. 49–62.
- Karraker N.E., Gibbs J.P. Amphibian production in forested landscapes in relation to wetland hydroperiod: A case study of vernal pools and beaver ponds // Biological Conservation. 2009. V. 142. P. 2293–2302.
- Mills L.S., Soule M.E., Doak D.F. The keystone-species concept in ecology and conservation // BioScience. 1993. V. 43. № 4. P. 219–227.
- Paine R T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Naturalist. 1969. V. 103. P. 91–93
- Russel K.R., Moorman C.E., Edwards J.K., Metts B.S., and Guynn Jr D.C. Amphibian and reptile communities associated with beaver (*Castor canadensis*) ponds and unimpounded streams in the Piedmont of South Carolina // Journal of Freshwater Ecology. 1999. V. 14. P. 149–158.
- Stevens C.E., Paszkowski C.A., Scrimgeour G.J. Older is better: beaver ponds on boreal streams as breeding habitat for the wood frog // The Journal of Wildlife Management. 2006. V. 70. № 5. P. 1360–1371.
- Ulevičius A., Janulaitis M. Abundance and species diversity of small mammals on beaver lodges // Ekologija. 2007. V. 53. №. 4. P. 38–43.
- Woo M.K., Waddington J.M. Effect of beaver dams on subarctic wetland hydrology // Arctic. 1990. V. 43. № 3. P. 223–230.

IMPACT ASSESMENT OF BEAVER REINTRODUCTION ON AMPHIBIANS OF SMALL RIVERS

© 2014 Bashinskiy I.V.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, e-mail: ivbash@mail.ru

Study of impact assessment of beaver reintroduction in valleys of small rivers on amphibians was carried out. The work took place on the territories of the state nature reserves: Rdeyskiy, Prioksko-Terrasny and Privolzhskaya Lesostep. Small rivers of the area under study have been inhabited by beavers in different years, so degree of beavers' impact on valley ecosystems differed. This fact allowed us to study amphibians in different conditions. The main factors of beavers' impact on amphibians were modifications of lighting and water regimes. Loss of trees due to beaver activities had increased lighting that made water heating more intense in spring. Because of damming a lot of standing water bodies appeared and diversity of habitats increased. Those facts were beneficial to spawning and metamorphosis of widespread species of amphibians – *Rana* spp., *Bufo bufo*. After a long-term influence of beaver activities in river valleys, the vast majority of suitable habitats for amphibians became associated with beavers, so species diversity within river valleys was increased, for example *Pelophylax* spp. appeared in beaver ponds. If beaver populations were young or unstable, reintroduction of beavers had small influence on amphibians, and in some cases their impact was negative. Factor of water regime had importance only in large beaver ponds, where beaver dams maintained stable water level. When beavers left ponds, especially in spring – a mass death of eggs and larvae was observed.

Key words: beaver, amphibians, small rivers, reintroduction.

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ИНВАЗИОННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ

© 2014 Ерёменко Ю.А.

Донецкий ботанический сад НАН Украины
Украина, 83059, г. Донецк; er_yu_al@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.2013

В статье приведены результаты изучения аллелопатической активности инвазионных на юго-востоке Украины видов *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle и *Acer negundo* L. Полученные данные показывают, что физиологически активные вещества, содержащиеся в почве под кронами исследуемых древесных растений, действуют, в основном, как ингибиторы роста. Незначительное количество видов под их кронами можно объяснить не только недостатком освещённости, но и аллелопатическим влиянием.

Ключевые слова: аллелопатическая активность, инвазионные виды, юго-восток Украины, древесно-кустарниковые растения.

Введение

Изучение механизмов, посредством которых инвазионные виды влияют на природные сообщества, занимает значительное место в научных исследованиях, так как эти растения способны к успешной конкуренции с местными видами и внедряются в природные сообщества. Это создаёт реальную угрозу биологическому разнообразию и генетической целостности природной флоры, обостряет экологические проблемы региона [Бурда, 1991; Остапко и др., 2009].

Существует всё больше доказательств связи высокой конкурентной способности дичающих древесных интродуцентов с их аллелопатическими свойствами [Bais et al., 2003; Csiszar, 2009]. Так, одна из гипотез успешности инвазионных видов – «нового оружия» (Novel Weapon Hypothesis) основывается на аллелопатических и других биохимических взаимодействиях растений [Callaway, 2004].

Используя общепринятый метод биологических проб А.М. Гродзинского [Гродзинський, 1973], мы проводили изучение аллелопатических свойств различных концентраций водной

вытяжки листового опада *Acer negundo* L., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Clematis vitalba* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Padellus mahaleb* (L.) Vassilch, которые спонтанно распространяются на юго-востоке Украины и обладают высокой инвазионной активностью [Ерёменко, 2012]. Во всех исследуемых видах выявлено наличие аллелопатически активных веществ, которые действуют, в основном, как ингибиторы роста. К группе аллелопатически сильноактивных видов отнесены *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle и *Acer negundo* L. [Ерёменко, 2012], которые были выбраны для более детальных исследований. Вполне возможно, что активное распространение и успешное проникновение в природные сообщества инвазионных видов предопределено также и аллелопатическими свойствами этих растений.

По данным ряда исследователей [Гродзинський, 1973; Райс, 1978; Матвеев, 1994], почва является основным посредником аллелопатии. Водорастворимые колины, которые выщелачиваются из листьев, корневые выделения, физиологически-активные

вещества подстилки сначала попадают в грунт и только после этого в семена и корни других растений. Поэтому для более точной оценки фитоценотического значения аллелопатических свойств инвазионных видов необходимо непосредственное изучение этих параметров в среде природной жизнедеятельности растений.

Материал и методика

Нами обследовались древостои *A. altissima*, *A. negundo*, имеющие сходную сомкнутость крон и представленные особями, средний возраст которых составлял 30–50 лет. В пределах проекции крон исследуемых видов определялось общее проективное покрытие и видовой состав травостоя.

Аллелопатическую активность видов изучали по общепринятой методике биопроб [Гродзінський, 1973] с некоторыми модификациями: время проращивания семян редиса было увеличено на 5 часов, так как количество проросших семян редиса во всех вариантах подсчитывали, когда прорастало 50% семян в контроле. Также, кроме общепринятой концентрации вытяжки из испытуемых растений (1:10), исследовали вытяжки в соотношении 1:100, как наиболее близкие концентрации колинов, существующие в естественных условиях [Мороз, 1990]. Для определения аллелопатических свойств мы использовали почву, взятую с верхнего слоя непосредственно под исследуемыми растениями, а контролем служила почва за пределами кроны, то есть за пределами аллелопатического поля этого растения.

Среднюю всхожесть семян редиса выражали в процентах к соответствующей всхожести в контроле, которую принимали за 100%. Аллелопатическую активность исследуемых растворов выражали в условных кумариновых единицах (УКЕ) [Гродзинский, 1965].

Для использования биопроб на кронах кресс-салата семена предвари-

тельно проращивали до образования корней длиной 3–5 мм. Проростки увлажняли исследуемыми растворами. Через сутки контрольные и опытные проростки подвергали биометрическим исследованиям, измеряли длину корней и прирост, которые выражали в процентах к приросту контрольных проростков, которые принимали за 100%.

Для анализа исследуемых видов использовали индекс аллелопатической активности [Симагина, 2006].

Повторность опыта была трёхкратной. Анализ результатов проводили методами математической статистики [Шмидт, 1984].

Полученные результаты и их обсуждение

В результате проведённых исследований отмечено, что вытяжки из почвы, взятой под кронами исследованных древесных растений, обладают высокой аллелопатической активностью и содержат ингибиторы роста (рис 1.).

Высокие концентрации экстрактов изученных видов значительно тормозят рост тест-объектов, характеризуются большим значением условных кумариновых единиц и имеют высокий показатель индекса аллелопатической активности по отношению к контролю. Так, вытяжки из почвы под кроной *A. altissima* в концентрации 1:10 обладали наиболее сильным ингибирующим действием. Экстракты инвазионного вида практически полностью подавляли развитие тест-объектов по сравнению с контролем, имели высокие показатели содержания тормозителей роста (355 УКЕ) и индекса аллелопатической активности (0.89). Довольно высокой активностью обладают колины *A. negundo*, которые при высоких концентрациях вытяжки тормозили развитие проростков кресс-салата на 66.5%, всхожесть семян редиса на 58.8%. Вытяжки этого вида содержали 112 УКЕ и имели высокий показатель индекса аллелопатической активности (0.67).

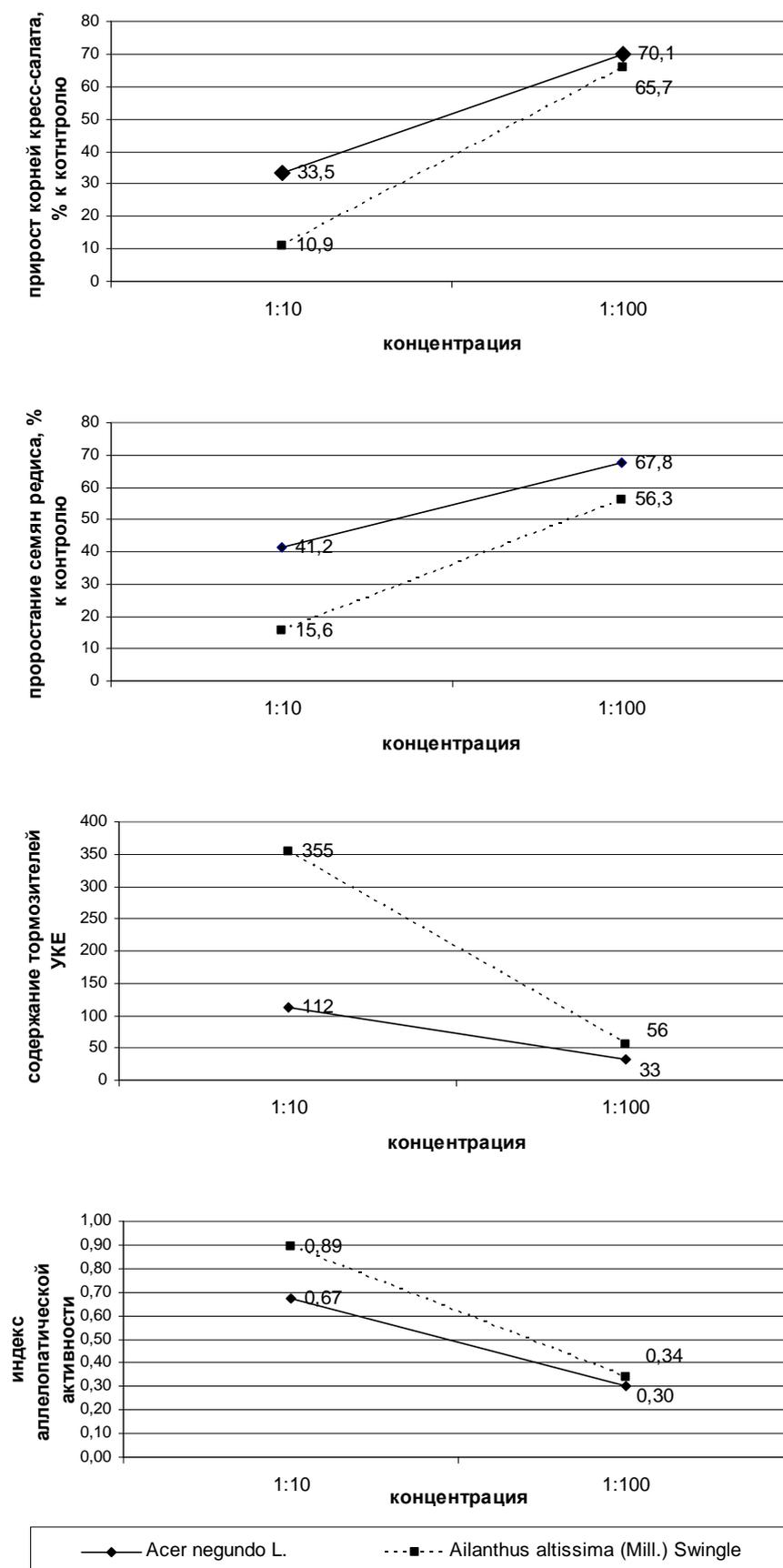


Рис. 1. Аллелопатическая активность водных вытяжек из почвы под кронами *Acer negundo L.* и *Ailanthus altissima (Mill.) Swingle* в зависимости от их концентрации.

Таблица 1. Изменение аллелопатической активности *Acer negundo* L. и *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle в зависимости от типа вытяжки: I – исследование водной вытяжки из листового опада (контроль – вода); II – исследование водной вытяжки из почвы под кроной растений (контроль – почва за пределами кроны)

Показатель активности	Концентрация	Тип вытяжки	Вид	
			<i>A. altissima</i>	<i>A. negundo</i>
прирост корней кресс-салата, % к контролю	1:10	I	4.8	6.1
		II	10.9	33.5
	1:100	I	36.5	44.7
		II	65.7	70.1
проращение семян редиса, % к контролю	1:10	I	0	4.7
		II	15.6	41.2
	1:100	I	36.1	58.2
		II	56.3	67.8
содержание тормозителей УКЕ	1:10	I	1360	840
		II	355	112
	1:100	I	140	51
		II	56	33
индекс аллелопатической активности	1:10	I	0.95	0.94
		II	0.89	0.67
	1:100	I	0.63	0.55
		II	0.34	0.3

Из рисунка видно, что при снижении концентраций аллелопатически активных веществ в растворе вытяжки почвы отмечено усиление ростовых процессов тест-объектов, но при этом также значительное ингибирующее действие. Так, экстракты почвы *A. negundo* снижали в среднем на 30% энергию проращения семян редиса и развитие проростков кресс-салата. Аллелопатическая активность *A. altissima* также изменялись в зависимости от концентрации, но даже в соотношении 1:100 содержали 56 УЕК, имели высокий показатель индекса аллелопатической активности (0.34) и угнетали ростовые процессы тест-объектов в среднем на 40%. Следовательно, снижение концентрации раствора существенно не уменьшало его токсичности для этих тест-культур.

Следует отметить, что аллелопатическая активность вытяжек из почвы, взятой с верхнего слоя под исследуемыми растениями, уступает активности водной вытяжки листового опада этих же видов (табл. 1). Вытяжки из листового опада *A. negundo* и

A. altissima в концентрации 1:10 практически полностью подавляли рост и развитие тест-объектов по сравнению с контролем и содержали более 800 УКЕ [Ерёменко, 2012]. Более низкие концентрации вытяжки листового опада также значительно сильнее угнетали тест-объекты по сравнению с исследованными вытяжками почв. Ослабление ингибирующего действия кобинов изученных видов на тест-объекты может свидетельствовать о снижении доли химически-активных веществ в почвенных вытяжках по сравнению с вытяжками из листового опада. Это может быть связано с поглощающими свойствами почвы, наличием микроорганизмов, особенностями биоценоза и другими факторами.

Подобное явление было отмечено А.М. Гродзинским при исследовании роли почв в химическом взаимодействии растений. Автор утверждал, что на почву без подстилки приходится от 66 до 99% суммарной активности кобинов, что совпадает с нашими исследованиями.



Рис. 2. Подкروновое пространство *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle в летний (слева) и в осенний период (справа).

При исследовании видового состава травостоя под кронами деревьев отмечено незначительное проективное покрытие растительности (до 20%), что значительно меньше, чем в проекции крон насаждений других древесных видов.

Так, под кронами *A. altissima* наблюдались участки с полным отсутствием травостоя. Видовой состав обеднён, представлен, в среднем, 10 синантропными видами. Под материнскими особями отмечено интенсивное возобновление этого вида (рис. 2). *A. altissima* размножается обильными корневыми отпрысками, создавая плотные колонии и заросли. Поэтому пространство под кронами этого вида на всех участках практически полностью было занято его порослью.

При изучении травостоя в пределах крон *A. negundo* было выявлено незначительное количество видов. Отдельные растения находились на большом расстоянии друг от друга и обладали низкой жизнеспособностью. Отмечено значительное количество разновозрастного самосева этого же вида. Под кронами *A. negundo* общее

проективное покрытие достигало в среднем 20% (рис. 3).

Таким образом, незначительное количество видов и низкое проективное покрытие под кронами *A. altissima*, *A. negundo* можно объяснить не только недостатком освещённости, но и их аллелопатическим влиянием.

Выводы

Выявлено, что вытяжки из почвы, взятой под кронами *A. altissima*, *A. negundo*, обладают высокой аллелопатической активностью и содержат ингибиторы роста во всех изученных концентрациях растворов.

Установлено, вытяжки из почвы под кроной *A. altissima* в концентрации 1:10 обладали наиболее сильным ингибирующим действием и практически полностью подавляли развитие тест-объектов по сравнению с контролем, имели высокие показатели содержания тормозителей роста и индекса аллелопатической активности.

Отмечено, что аллелопатическая активность вытяжек из почвы, взятой с верхнего слоя под исследуемыми растениями, уступает активности водной вытяжки листового опада этих же видов.



Рис. 3. Подкروновое пространство *Acer negundo* L.: единичное растение (слева), разновозрастные заросли (справа).

Следовательно, физиологически активные вещества, содержащиеся в почве под кронами исследуемых инвазионных видов, действуют, в основном, как ингибиторы роста, что может выступать одним из факторов, влияющих на формирование растительного покрова в подкroновом пространстве *A. altissima* и *A. negundo*.

Литература

Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры. Киев: Наук. думка, 1991. 168 с.

Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев: Наук. думка, 1965. 198 с.

Гродзінський А.М. Основи хімічної взаємодії рослин. Київ: Наук. думка, 1973. 206 с.

Ерёменко Ю.А. Аллелопатические свойства адвентивных видов древесно-кустарниковых растений // Промышленная ботаника. 2012. Вып. 12. С. 121–126.

Матвеев Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды. Самара: Самарское кн. изд-во, 1994. 206 с.

Мороз П.А. Аллелопатия в плодовых садах. Киев: Наук. думка, 1990. 208 с.

Остапко В.М. Бойко А.В., Муленкова Е.Г. Адвентивная фракция флоры юго-востока Украины // Промышленная ботаника. 2009. Вып. 9. С. 32–47.

Райс Э. Аллелопатия. М.: Мир, 1978. 392 с.

Симагина Н.О. Взаимодействия между растениями в сообществах галофитной растительности Крыма: аллелопатический аспект: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 2006. 20 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленинградск. гос. ун-та, 1984. 288 с.

Bais H.P. Vepachedu R., Callaway R.M. Allelopathy and exotic plants: from genes to invasion // Science. 2003. Vol. 301. P. 1377–1380.

Callaway R.M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // Front. Ecol. Environ. 2004. № 2. P. 419–426.

Csiszar A. Allelopathic effect of invasive woody plant species in Hungary // Acta Silv. Lign. Hung. 2009. P. 9–17.

ALLELOPATHIC ACTIVITY OF INVASIVE ARBOREAL SPECIES

© 2014 Yeryomenko Yu.A.

Donetsk Botanical Gardens of the NAS of Ukraine
Ukraine, 83059, Donetsk, e-mail: er_yu_al@mail.ru

The paper shows the study results of allelopathic activity of invasive in the south-east of Ukraine species *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle and *Acer negundo* L. The data obtained evidence that physiologically active substances, contained in the soil under the canopy of arboreal plants under study, act mainly as growth inhibitors. Insignificant amount of species under their crowns can be explained not only by the lack of light, but also the allelopathic influence.

Key words: allelopathic activity, invasive species, the south-east of Ukraine, arboreal-shrubby plants.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА *PSEUDORASBORA PARVA* В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕГО ДОНА

© 2014 Иванчева Е.Ю.¹, Иванчев В.П.¹, Сарычев В.С.²

¹ Окский государственный природный биосферный заповедник

Россия, 391072, Рязанская область, пос. Брыкин Бор, eivancheva@mail.ru

² Заповедник «Галичья Гора» Воронежского государственного университета
Россия, Липецкая область, с. Донское, yssar@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.10.2013

В работе обсуждается распространение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в бассейне Верхнего Дона. Высказано предположение, что его расселение может проходить двумя путями: из рыбопродуктивных прудов через р. Сосна и из низовий Дона. Условия обитания амурского чебачка в районе исследований пессималы, что подтверждается чрезвычайно низкой плодовитостью вида, низкой долей в рыбном населении рек и отсутствием его продвижения в соседние водотоки. В настоящее время северная граница приобретённого ареала этого инвазионного вида проходит по Липецкой области по бассейну р. Сосна.

Ключевые слова: амурский чебачок, *Pseudorasbora parva*, инвазионный вид, бассейн Верхнего Дона, граница ареала.

Введение

В настоящее время приобретённый ареал инвазионного вида амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae) занимает обширные территории в водоёмах Средней Азии, Кавказского региона, почти во всех странах Европы, в Иране, Алжире и Турции [Богущая и др., 2004; Карабанов и др., 2009, 2010]. В России он распространён на юге европейской части: в бассейне Дона, в Куме, Тереке, Кубани, в пойменных озёрах, каналах рисовых чеков Краснодарского края и в Азовском море [Подушка, 1999; Богущая и др., 2004; Пашков и др., 2004; Сарычев, 2007; Карабанов и др., 2009]. Такая широкомасштабная инвазия происходит во многом благодаря эврибионтности вида, его экологической пластичности. Амурский чебачок предпочитает пресноводные непроточные или слабопроточные биотопы, тем не менее он обнаружен как в озёрах, так и в быстротекущих

реках, а также в море. По типу питания он – зоофаг с широким спектром потребляемых организмов: различные группы личинок и имаго водных насекомых, падающие воздушные насекомые, планктонные ракообразные, икра рыб [Решетников и др., 2010; Пашков, 2012]. В связи с этим возникает необходимость прогноза дальнейшей инвазии амурского чебачка, определения границ приобретённого ареала, факторов, влияющих на них, а также выявления биологических параметров вида на границе нового ареала.

Цель исследования: определить особенности распространения амурского чебачка в бассейне Верхнего Дона и обозначить границы приобретённого ареала вида.

Материал и методика

Река Дон берёт своё начало в северной части Среднерусской возвышенности, на высоте 180 м над уровнем моря, у г. Новомосковск

Тулской области. Границы бассейна Верхнего Дона заканчиваются при впадении в него р. Воронеж и, таким образом, водосбор охватывает территории Тульской, Рязанской, Липецкой, Воронежской, Курской, Орловской и Тамбовской областей [Ковалёв, 1960; Долина Дона..., 1982].

Материал для изучения базируется на отловах рыб, выполненных в 200–2012 гг. на 98 станциях 37 малых рек бассейна Верхнего Дона. Отловы проводились мелкоячеистой волокушей (6.5 мм в крыльях и кутке) длиной 15 м, высотой 1.7 м и зоной захвата 10 м. Рыбы отбирались на 2–4 станциях каждой реки (в Дону – на 12 станциях), преимущественно в верхнем, среднем и нижнем течениях. При этом волокуша проводилась на расстоянии 300–500 м.

Вычислялись интегральные характеристики рыбного населения станций: индекс Шеннона и видовое богатство. Описание относительного обилия видов проводили с помощью логарифмической шкалы: редкие виды составляют менее 0.1% от общего числа пойманных рыб; малочисленные – 0.1–1.0%, обычные – 1.1–5.0%, многочисленные (субдоминанты) – 5.1–10.0%, доминанты – > 10% и супердоминанты – > 50%.

Для морфометрического анализа амурского чебачка использовали 15 признаков, в том числе 12 пластических и 3 меристических [Правдин, 1966].

Результаты и обсуждение

В верхнем течении Дона вид был впервые обнаружен в сентябре 1997 г. у заповедника «Галичья Гора» (Задонский район Липецкой области). Экземпляр хранится в лаборатории позвоночных заповедника [Сарычев, 2007].

Затем в 2003–2006 гг. амурский чебачок был встречен как в Дону, так и его правобережных притоках. По результатам отловов мальковой волокушей доля его в населении рыб невелика. Обычен амурский чебачок только в р. Сосна (2.1%), а во всех остальных реках он или малочислен –

в реках Дон (0.1%), Пальна (0.3%) и Олым (0.9%), или редок (менее 0.1%) – в реках Кшень и Воргол.

При отловах в 2010–2012 гг. теми же орудиями лова ситуация ни с распространением, ни с долей в рыбном населении практически не изменилась. По-прежнему вид обычен лишь в р. Сосна (1.6%), а в остальных малочислен (Дон, Пальна, Кшень, Олым) или редок (Воргол, Свишня) (табл. 1; рис.).

Таким образом, амурский чебачок распространён вверх по Дону до р. Сосна и далее вверх по её бассейну, где встречается почти во всех её притоках. При этом стоит отметить, что во всех биотопах, где был найден этот лимнофильный вид, наблюдалась достаточно высокая скорость течения – 0.3–0.6 м/сек. В р. Снова – правобережном притоке Дона, расположенной ниже устья Сосны, амурский чебачок отсутствовал, видимо, из-за высокой скорости течения (0.5–1.0 м/сек). В реках Сухая Лубна и Сквирня, также притоках Дона первого порядка, имеющих более подходящие биотопы для этого вида (скорость течения < 0.2 м/сек), он отсутствовал, видимо, из-за того, что они находятся на северной границе его приобретённого ареала.

Интегральные показатели рыбного населения станций с присутствием амурского чебачка и станций, где он не был обнаружен, представлены в таблице 2. Из этих данных следует, что амурский чебачок наиболее охотно вселяется на участки рек с более насыщенным видовым богатством и разнообразием, так как на этих станциях разнообразнее микроместообитания, шире диапазон микроклиматических условий, больше типов укрытий от хищников и т.д. [Лебедева и др., 2002]. Более широкий спектр биотопов имеет преимущество для вселения чужеродного вида.

В 2010–2012 гг. нами были получены сведения по плодовитости и морфологической характеристике амурского чебачка. Обследованные

Таблица 1. Обилие амурского чебачка в реках бассейна Верхнего Дона в различные периоды исследований

Реки	Доля амурского чебачка от общего числа отловленных рыб, %	
	2003–2006	2010–2012
Дон	0.1	0.4
Сосна	2.1	1.6
Пальна	0.3	0.4
Олым	0.9	0.1
Кшень	≤0.1	0.3
Воргол	≤0.1	≤0.1
Свишня	≤0.1	≤0.1

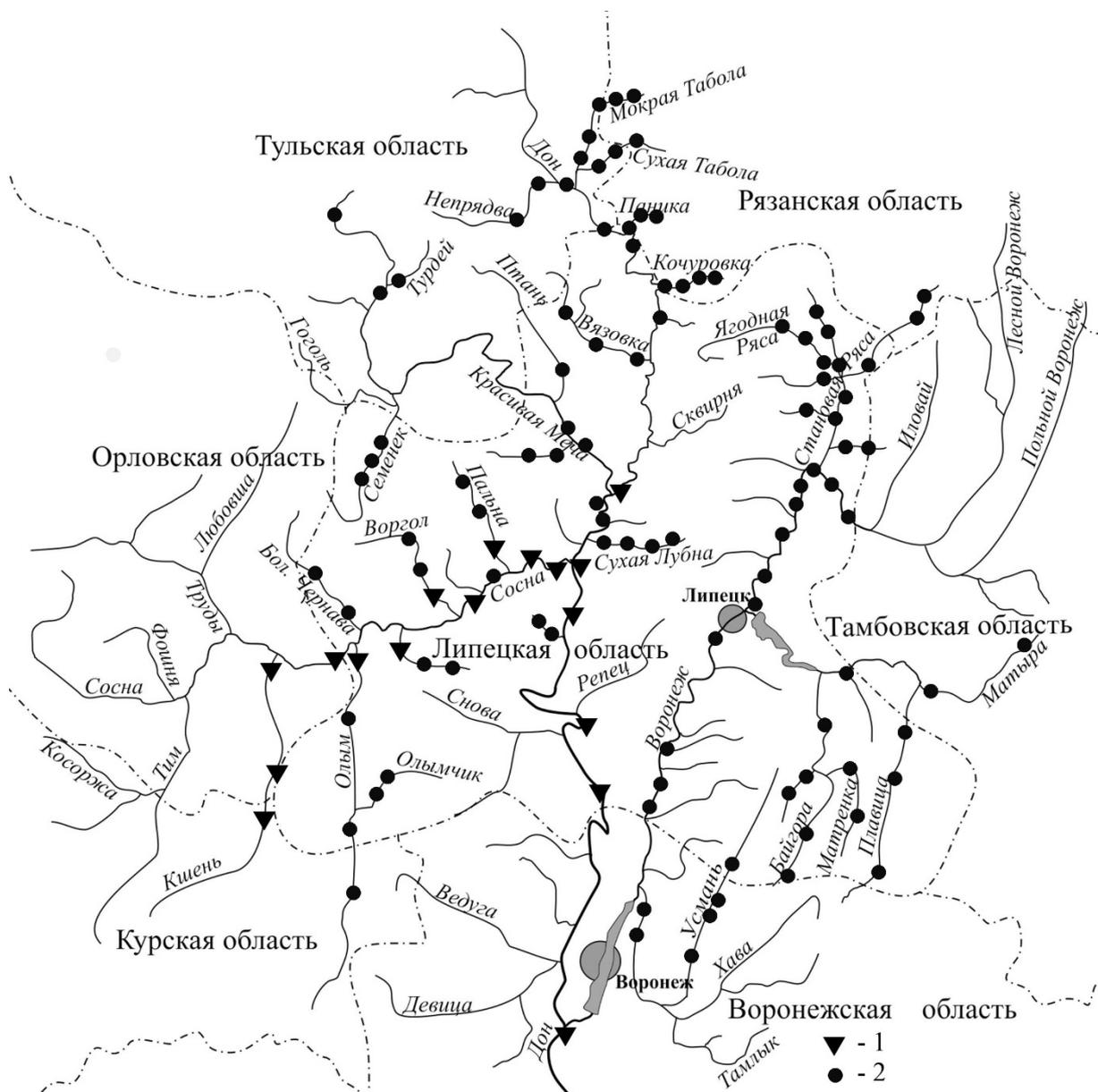


Рис. Распространение амурского чебачка в бассейне Верхнего Дона. 1 – станции, на которых вид отмечен, 2 – станции, на которых вид не отмечен.

Таблица 2. Сравнительная характеристика интегральных показателей рыбного населения станций рек бассейна Сосны

Станции рек	Видовое богатство (n)			Видовое разнообразие (H)		
	Lim	M±δ	CV	Lim	M±δ	CV
Присутствует инвазионный вид (n=10)	8–17	11.8±2.97	25.2	0.32–2.90	2.0±0.78	40.3
Отсутствует инвазионный вид (n=9)	1–10	5.3±3.20	60.0	0.08–2.84	1.0±0.87	90.8

Таблица 3. Морфологические признаки амурского чебачка разных популяций

Параметры	Бассейн Верхнего Дона (n=33)	Дельта Дона (основное русло) (n=140)	Амур (средние данные по бассейну) (n=220)
Длина l (мм)	60	62.55	57.5
Меристические признаки			
Число ветвистых лучей в спинном плавнике D	7	6.97	7
Число ветвистых лучей в анальном плавнике A	6	5.97	6
Число чешуй в боковой линии II	35.5	35.90	36.5
Пластические признаки, % с			
Диаметр глаза o	26.8	26.34	25.26
Заглазничное расстояние ро	46.3	42.60	43.63
Длина рыла со	38.1	34.17	32.15
Ширина лба ic	46.3	43.96	40.7
Пластические признаки, % l			
Длина головы с	22.1	23.72	23.95
Наибольшая высота тела H	24.2	24.39	22.25
Наименьшая высота тела h	11.6	11.93	10.65
Антедорсальное расстояние AD	49.6	51.5	48.35
Постдорсальное расстояние PD	42.5	37.0	
Длина грудного плавника IP	16.5	16.91	16.65
Длина основания спинного плавника ID	13.0	12.24	12.55
Длина основания анального плавника IA	9.8	9.52	8

экземпляры были добыты в р. Дон у заповедника «Галичья Гора». Абсолютная плодовитость самок длиной 72–87 мм варьировала от 130 до 400, составляя в среднем 250 икринок (n=12). Самки были отловлены в начале мая до нереста. Показатель плодовитости крайне низок, так как у рыб нативной популяции плодовитость колеблется от 390 до 3060, в среднем – 1400 икринок [Мухачева, 1950].

Морфологические признаки амурского чебачка из бассейна Верхнего Дона в сравнении с дельтой Дона и нативным ареалом приведены в таблице 3. Сравнение значений счётных признаков популяции амурского чебачка р. Дон с материнской популяцией показало, что по количеству чешуи в боковой линии, числу ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках акклиматизированная популяция не отличается от

материнской [Карабанов и др., 2009]. Анализ комплексов пластических признаков амурского чебачка показал достоверные отличия ($p < 0.05$) по критерию Вилкоксона обеих популяций Дона от нативной популяции Амура.

Таким образом, можно констатировать, что в отношении Верхнего Дона не приходится говорить об активной экспансии амурского чебачка, так как с момента его появления в течение последующих 10–15 лет область распространения практически не увеличилась. Вероятно, в верховьях Дона на территории Липецкой области для этого вида существуют достаточно пессимальные условия существования. Скорее всего, наибольшее значение имеют климатические условия, прежде всего температура, которая ограничивает появление урожайных поколений, необходимых для дальнейшего расселения вида. Установлено, что после морозных зим численность амурского чебачка в водотоках и прудах уменьшалась в 15–25 раз [Карабанов и др., 2010]. В настоящее время северная граница приобретённого ареала этого инвазионного вида проходит по Липецкой области по бассейну р. Сосна.

Кроме того, имеются все основания предполагать, что расселение амурского чебачка в бассейне Верхнего Дона идет двумя путями: из низовьев Дона и из р. Сосна, так как он обнаружен лишь в этой реке, её притоках и в Дону вблизи устья этой реки, а также ниже по течению. В р. Сосна амурский чебачок, также как и другие виды китайского фаунистического комплекса (белый *Hypophthalmichthys molitrix* и пёстрый *Aristichthys nobilis* толстолобики, белый амур *Stenopharyngodon idella*), вероятно, попал из рыбопроизводных прудов, расположенных в её бассейне.

Заключение

Таким образом, вероятны два пути проникновения амурского чебачка в бассейн Верхнего Дона: из рыбопроизводных прудов через р. Сосна

и из низовий Дона. Условия обитания для инвазионного вида в районе исследований пессимальны, что подтверждается чрезвычайно низкой плодовитостью вида, низкой долей в рыбном населении рек и отсутствием его продвижения в соседние водотоки. Амурский чебачок обнаружен на станциях рек, характеризующихся достаточно высоким видовым богатством и разнообразием, в связи с тем, что на них представлен широкий спектр биотопов. Популяция Верхнего Дона по морфологическим признакам не отличается от популяции дельты Дона, но обе популяции Дона имеют отличие от нативной по комплексу пластических признаков.

Литература

Богущая Н.Г., Кудерский Л.А., Насека А.М., Сподарева В.В. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 155–171.

Долина Дона: природа и ландшафты / Ред. Ф.Н. Мильков. Воронеж: Центрально-Чернозёмное кн. изд-во. 1982. 158 с.

Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Слынько Ю.В. Новые находки амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temm. et Schl., 1846) в европейской части России (Электронный журнал) // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 2–5. (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2009_1/Karabanov_09_1.pdf) Проверено 5.09.2013

Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Куцоконь Ю.К. Экспансия амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоёмы Евразии // Вестн. зоологии. 2010. Т. 44. №. 2. С. 115–124.

Ковалёв Я.К. Физико-географическая и гидрологическая характеристика

- естественных водоёмов Воронежской области // В кн.: Рыбы и рыбн. хоз-во Воронежской области. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1960. С. 12–36.
- Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А., Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Алещенко Г.М., Смуров А.В., Максимов В.Н., Тикунов В.С., Огуреева Г.Н., Котова Т.В. География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во научн. и учебно-методич. центра, 2002. 432 с.
- Мухачева В.А. К биологии амурского чебачка (*Pseudorasbora parva* Schlegel) // Тр. Амурской ихтиол. экспедиции, 1945–1949 гг. М.: МГУ, 1950. Т. 1. С. 365–374.
- Пашков А.Н. Распространение и особенности биологии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temm. et Schl., 1846) в водоёмах Северо-Западного Кавказа // Материалы VII международной конференции «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона». Керчь, 2012. Т. 2. С. 168–170.
- Пашков А.Н., Плотников Г.К., Шутов И.В. Новые данные о составе и распространении видов-акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоёмов Северо-Западного Кавказа // Изв. ВУЗов Сев.-Кавк. регион. 2004. №1 (13). С. 46–52.
- Подушка С.Б. Проникновение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в Азовское море // Науч.-техн. бюлл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО. СПб.: Тема, 1999. Вып. 1. С. 36–37.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И., Цепкин Е.А., Сиделева В.Г., Дорофеева Е.А., Черешнев И.А., Москалькова К.И., Дгебуадзе Ю.Ю., Королёв В.В., Рубан Г.И. Рыбы в заповедниках России. Пресноводные рыбы / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. Т. 1. 627 с.
- Сарычев В.С. Рыбы и миноги Липецкой области. Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 2007. 115 с.

DISTRIBUTION OF STONE MOROKO (*PSEUDORASBORA PARVA*) IN THE UPPER DON BASIN

© 2014 Ivancheva E.Yu.¹, Ivanchev V.P.¹, Sarychev V.S.²

¹ Oka State Reserve, Brykin Bor, Ryazan oblast, 391072 e-mail: eivancheva@mail.ru

² Reserve “Galichya gora” of Voronezh State University, Donskoe, Lipetsk oblast, 399240
e-mail: vssar@yandex.ru

Distribution of Stone Moroco (*Pseudorasbora parva*) in the basin of the Upper Don is discussed in the paper. It is suggested that the fish can settle in two ways: from piscines through the Sosna River and from the lower reaches of the Don. There are pessimal living conditions for the Stone Moroco in the study area that is proved by extremely low fertility of the species, a low share in fish population of the rivers and absence of its movement into the next waterways. At present the northern border of invasive range of the Stone Moroco goes across the Lipetsk Region along the basin of the Sosna River.

Key words: Stone Moroco, *Pseudorasbora parva*, invasive species, basin of the Upper Don, border of the invasive range.

МОНИТОРИНГ И КОНТРОЛЬ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ В МОРСКИХ И ОСТРОВНЫХ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ НА ПРИМЕРЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО МОРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2014 Ивин В.В., Звягинцев А.Ю., Кашин И.А.

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН
e-mail: ivin@hotmail.ru

Поступила в редакцию 5.10.2013

Чужеродные виды являются всё возрастающей проблемой по всему миру. Предполагается, что морские особо охраняемые природные территории (МООПТ) должны защищать морские экосистемы от вмешательства человека. Однако в морской среде отсутствуют физические барьеры, которые преграждали бы путь чужеродным видам. В Российских МООПТ нет действующей системы предотвращения вселения новых и мониторинга уже присутствующих на территории чужеродных видов. В настоящее время появилась острая необходимость разработки плана управления чужеродными видами на МООПТ. В качестве модельного объекта выбран Дальневосточный морской государственный природный биосферный заповедник ДВО РАН, биологическое разнообразие морской и островной биоты которого является наиболее полно изученным среди 19 российских заповедников с морскими акваториями. По результатам многолетних исследований здесь зарегистрировано более 5100 видов наземных и морских организмов. На примере Морского заповедника выполнен анализ наличия чужеродных видов и вероятных путей попадания их в пределы МООПТ. В ходе проведённых исследований показано, что, являясь эталоном природы залива Петра Великого Японского моря, заповедник подвержен вторжению чужеродных видов. Здесь обнаружено 137 новых для Морского заповедника и прилегающих к нему территорий и акваторий таксонов гидробионтов и насекомых; из них 131 определены до вида. Наибольшее число впервые обнаруженных видов отмечено среди фитопланктона (63 вида) и диатомовых водорослей перифитона (53 вида). Значительно меньше чужеродных видов отмечено в обрастании гидротехнических сооружений и бентосе (7 видов). Насекомые представлены 5 видами, ихтиофауна и меропланктон, соответственно, 2 и 1 видами.

Для установления вероятности статуса вселенца (ВСВ) ранее нами разработана шкала наличия/отсутствия признака вида. С использованием данной методики в пределах Морского заповедника и прилегающих к нему акваториях выявлено всего 194 чужеродных вида морских и наземных организмов. Почти половина исследованных видов-вселенцев здесь имеют минимальную ВСВ – 30%, стопроцентную ВСВ имеют 80 видов, которые можно считать натурализовавшимися. Значительную часть натурализовавшихся видов составляют высшие сосудистые растения – 72 вида. На основании полученных результатов становится очевидной необходимость мониторинга и контроля чужеродных видов во всех морских заповедниках России.

Ключевые слова: Дальневосточный морской государственный природный биосферный заповедник, залив Петра Великого, чужеродные виды, морские и островные ООПТ, мониторинг, морские экосистемы, наземные экосистемы.

Введение

Антропогенное расселение видов (биологические инвазии) за пределы исторического ареала происходит со времён неолита и вызвано (прямо или косвенно) деятельностью человека [Биологические инвазии..., 2004]. Научный и практический интерес к этому процессу определяется его заметным влиянием на современное состояние наземных и водных экосистем в планетарном масштабе. В разных странах число зарегистрированных чужеродных водных и наземных видов колеблется от 100 до 10 000 [Lodge, 1993]. Негативные последствия их вселения часто определяют как «биологическое загрязнение» и исчисляются многомиллионными экономическими потерями [Pimentel et al., 2005]. Современные объём и доступность информации позволяют перейти в исследовании инвазий от анализа отдельных случаев к обобщениям на примере крупных биогеографических выделов и таксонов [Орлова, 2010].

В России на 2004 г. существовали 31 ООПТ, включающие в себя морские акватории, из них 19 заповедников, 2 национальных парка и 10 заказников [Spiridonov, Mokievsky, 2004]. На юге Дальнего Востока Российской Федерации расположен Дальневосточный морской государственный природный биосферный заповедник (далее – Морской заповедник). Созданный 24 марта 1978 г., он является единственным в нашей стране настоящим морским заповедником, свыше 98% площади которого – это акватория (рис. 1). Биологическое разнообразие морской и островной биоты этого Морского заповедника является наиболее полно изученным среди 19 российских заповедников с морскими акваториями. В нём обитает более 5100 видов растений и животных, однако ряд таксономических групп требует более детального изучения, а некоторые группы по разным причинам вообще не описывались. Основная

задача Морского заповедника – сохранить уникальные природные комплексы зал. Петра Великого – самой южной, наиболее тепловодной и богатой по биологическому разнообразию прибрежной морской акватории России [Малютин, 2008].

У Морского заповедника есть несколько основных направлений деятельности:

- охрана заповедной территории и акватории с целью сохранения уникального биологического разнообразия растений и животных;
- сохранение культурного и исторического наследия;
- изучение морских и островных сообществ заповедника и их изменений в результате естественных процессов, а также из-за воздействия человека;
- разработка научных основ сохранения и восстановления морских и островных биогеоценозов, сохранение генофонда животных и растений;
- разработка научных рекомендаций для морского заповедного дела. Опыт морского заповедного дела явно недостаточен не только в России, но и в мире в целом. Сотрудникам Морского заповедника, опирающимся на почти 35-летнюю историю активной природоохранной деятельности, есть что рассказать и чем поделиться со своими коллегами;
- эколого-просветительская деятельность и познавательный природный экологический туризм как необходимый инструмент воспитания у людей бережного отношения к природе.

Дальневосточный морской государственный природный биосферный заповедник – эталон природы побережья, островов и шельфа зал. Петра Великого Японского моря. Хотя заповедник и является частью зал. Петра Великого и Приморского края, при его описании обязательно придётся «нарушить» географические границы и включить в эти описания прилегающие

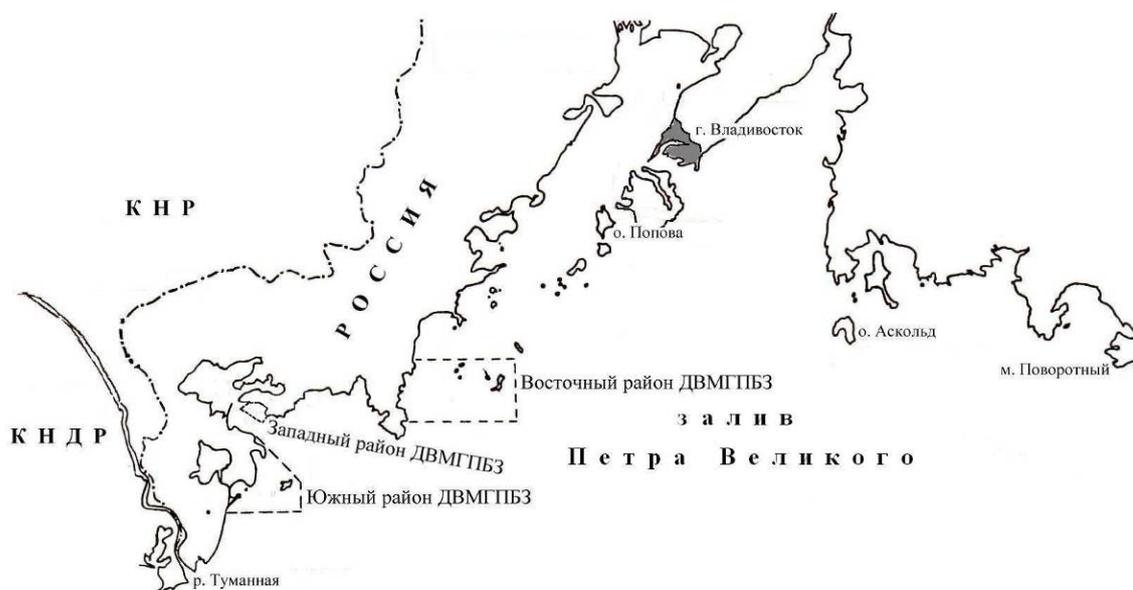


Рис. 1. Карта-схема расположения Дальневосточного морского государственного природного биосферного заповедника.

акватории. Это в какой-то степени символично: животные, растения, Природа в целом, как и наука, просто не знают каких-либо границ.

Использованные нами определения основных используемых терминов взяты из монографии «Биологические инвазии...» [2004]. Некоторые специальные термины используются специалистами-систематиками только в их работах.

Чужеродные виды являются всё возрастающей проблемой по всему миру. Предполагается, что морские особо охраняемые природные территории (МООПТ) должны защищать морские экосистемы от вмешательства человека. Однако, в морской среде нет физических барьеров, которые бы преграждали путь чужеродным видам. В Российских МООПТ нет действующей системы предотвращения вселения новых и мониторинга уже присутствующих на территории чужеродных видов [Залота, 2011]. В настоящее время появилась острая необходимость тщательного проработанного и успешно внедрённого плана управления чужеродными видами на МООПТ.

В 2012–2013 гг. Институтом биологии моря ДВО РАН с коллегами

из других научных организаций для изучения чужеродных видов в Морском заповеднике проведены комплексные работы по Договору с Санкт-Петербургской общественной организацией «Экология и бизнес» в рамках проекта ПРООН/ГЭФ «Укрепление морских и прибрежных ООПТ России». Целью настоящей работы является анализ опыта и потребностей мониторинга и контроля чужеродных видов в морских и островных ООПТ на примере Дальневосточного морского заповедника.

Оценка вероятных путей попадания чужеродных видов в пределы ДВМГПБЗ

До настоящего времени целенаправленного изучения биологических инвазий в пределах Морского заповедника не проводилось. Тем не менее, в ходе предыдущих исследований накоплен значительный объём данных по зал. Петра Великого [Багавеева и др., 1984; Чаплыгина, 1992; Zvyagintsev, 2000; Bagaveeva, Zvyagintsev, 2001; Звягинцев, 2003; Звягинцев и др., 2009; Zvyagintsev et al., 2011], на акватории которого расположен Морской заповедник.

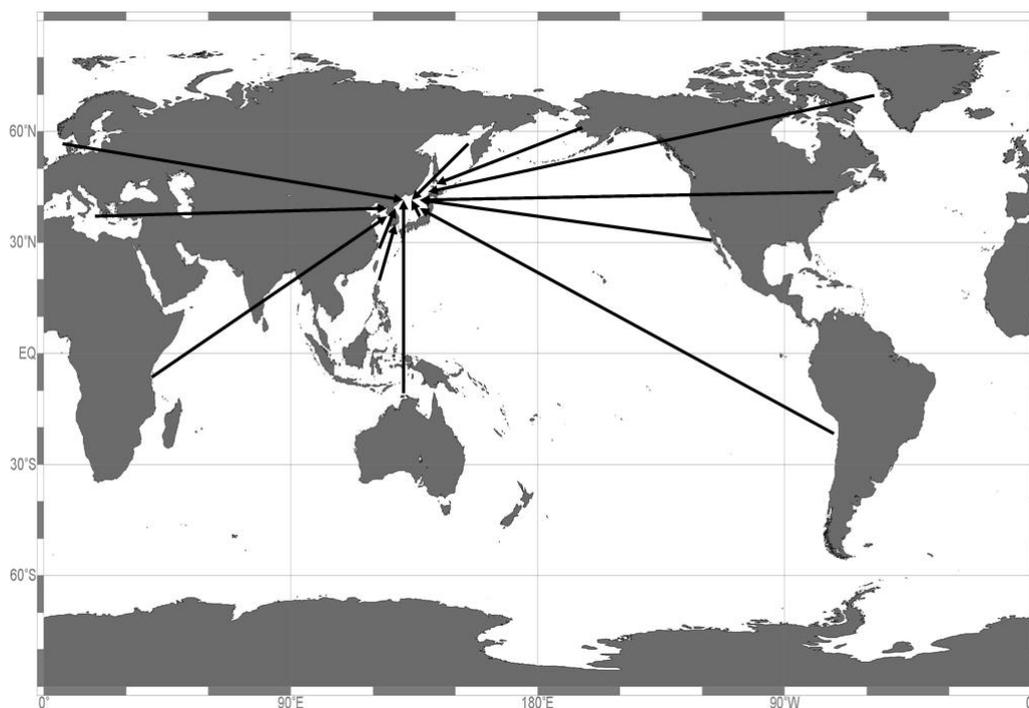


Рис. 2. Основные направления заноса инвазивных видов в результате деятельности морского транспорта из разных районов Мирового океана в зал. Петра Великого.

Залив Петра Великого, расположенный в северо-западной части Японского моря, находится недалеко от границы умеренной и субтропической зон и отличается большим разнообразием гидрологического режима и населяющих его организмов. В водах залива обитают широкобореальные, субтропическо-низкобореальные и субтропические виды [Кусакин, 1979; Кафанов, Кудряшов, 2000]. Географическое положение залива также способствовало развитию на его акватории крупных морских портов, обеспечивающих экономические связи России не только с соседними странами Азиатско-Тихоокеанского региона, но практически со всеми морскими державами мира. Увеличение морских перевозок в последние годы и особенно использование крупнотоннажных сухогрузов и супертанкеров несомненно способствует антропогенному переносу на акваторию залива и Японского моря в целом разнообразных чужеродных организмов [Звягинцев, Гук, 2006]. На рисунке 2 представлены основные направления биоинвазий чужеродных

видов, связанных с деятельностью морского транспорта, из различных районов Мирового океана.

Находясь на границе умеренной и субтропической зон, зал. Петра Великого испытывает постоянное влияние субтропических вод, представленных двумя потоками – Цусимским и Восточно-Корейским течениями. Течениями в район Морского заповедника приносится большое количество морского мусора, который часто служит субстратом для поселения ряда организмов, в том числе и чужеродных. Постоянный подток субтропических вод способствует появлению здесь южных мигрантов, а также заносу личинок чужеродных видов. В условиях глобальных климатических изменений и термального загрязнения, сопровождающихся повышением температурного фона ряда акваторий, возможно создание благоприятных условий для их вселения [Раков, Архипов, 2004].

Анализ нахождения чужеродных видов в Морском заповеднике (рис. 3–4) показывает, что основная часть этих

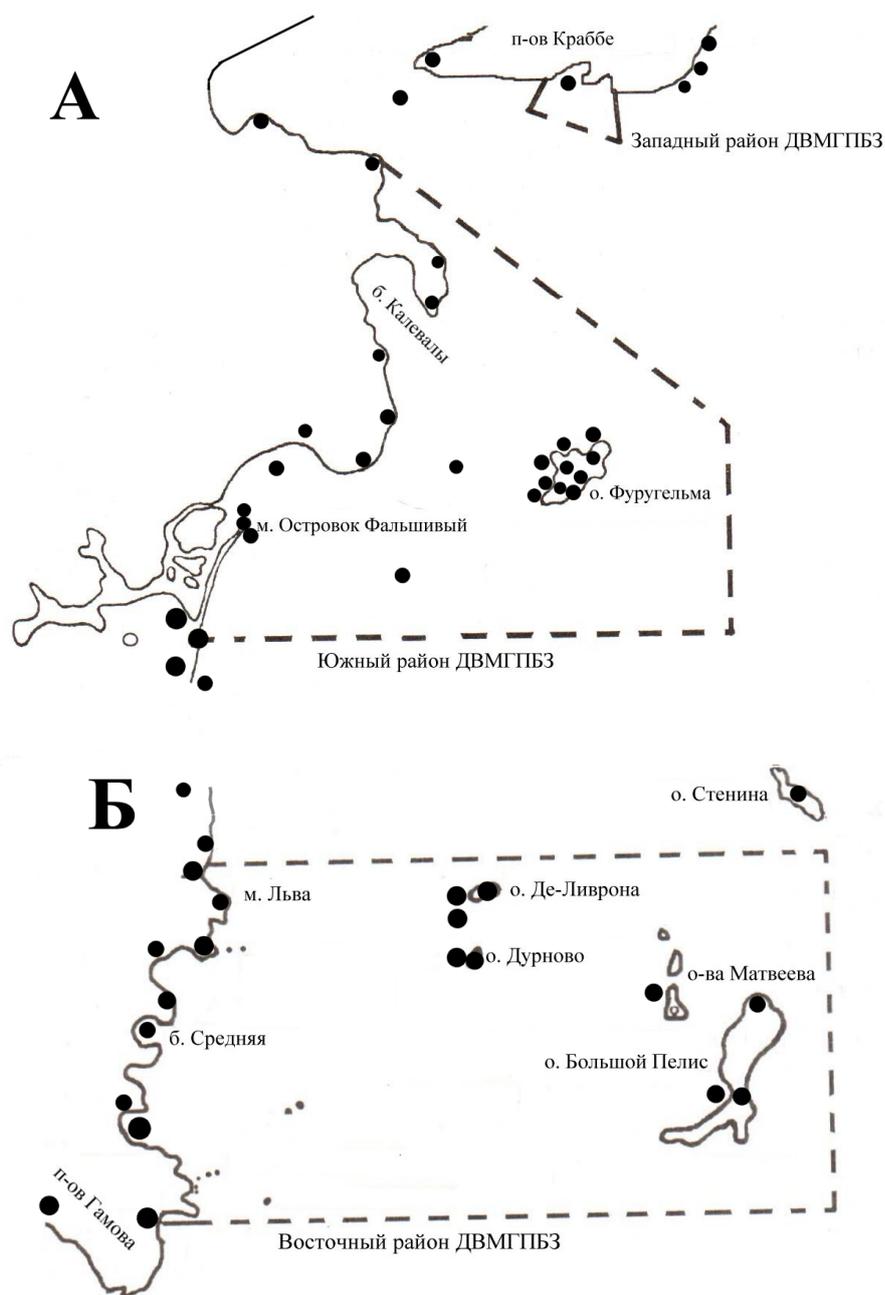


Рис. 3. Известные места нахождения чужеродных видов в Южном (А) и Восточном (Б) районах Морского заповедника – наиболее перспективные точки мониторинга.

находок приходится на Южный район заповедника и зал. Посъета. Это вполне объяснимо – чужеродные виды заповедника в основном субтропического происхождения и наиболее благоприятные условия находят в южной части зал. Петра Великого. На основании этих данных можно прогнозировать находки новых видов-вселенцев именно в этих районах, преимущественно в районе о. Фуругельма.

При сохранении текущего тренда глобального потепления климата основ-

ным источником поступления видов чужеродных насекомых на территорию Морского заповедника и прилегающие районы служит их естественная иммиграция с территории или через территорию Кореи вдоль морского побережья (рис. 5). Эта иммиграция поддерживается господствующим направлением перемещения циклонов с юго-запада на северо-восток [Ларенцева, Зонина, 1998], практически вдоль генерального направления линии западного побережья зал. Петра Великого.

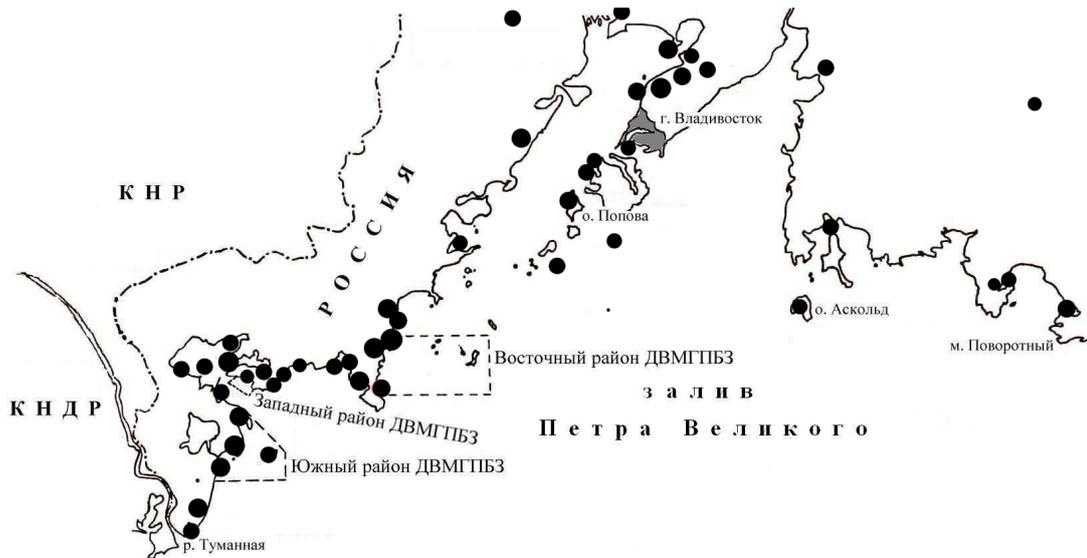


Рис. 4. Места нахождения чужеродных видов в прилегающих акваториях Морского заповедника.

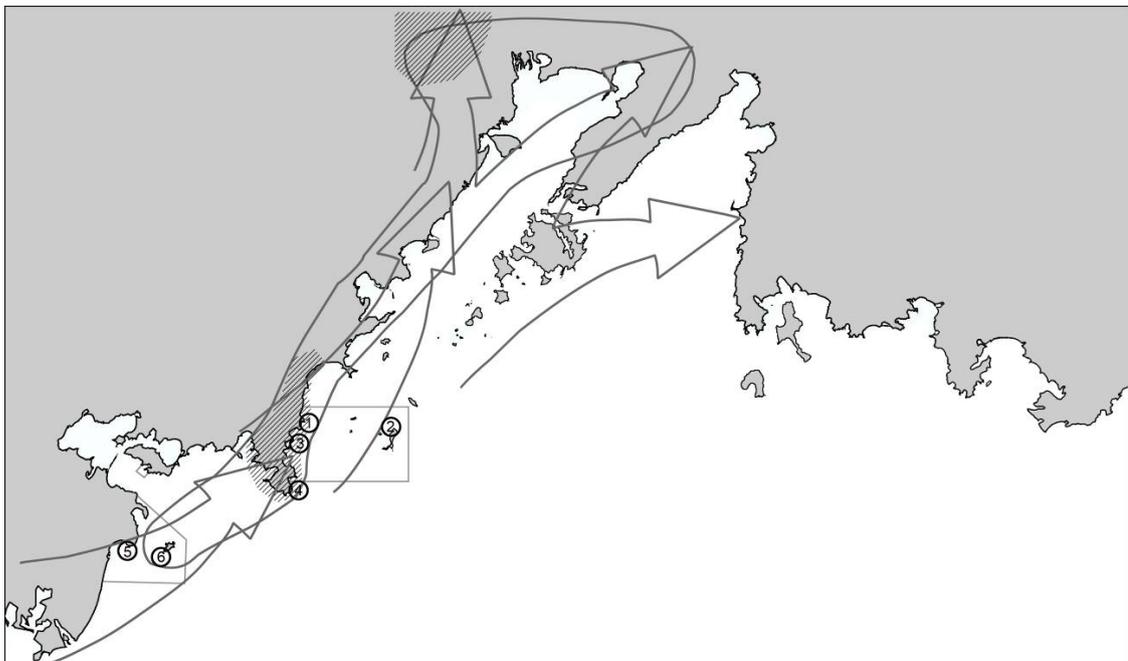


Рис. 5. Область наиболее частых встреч насекомых-иммигрантов (контур), области распространения вероятных видов-вселенцев (штриховка), наиболее вероятные направления иммиграции насекомых (стрелки) и оптимальные пункты мониторинга насекомых-иммигрантов (кружки с цифрами).

Территория Морского заповедника, в отличие от континентальной части Дальнего Востока, обладает наиболее мягкими зимними условиями и наиболее длинным вегетационным периодом, но характеризуется обилием холодных туманов в первой половине лета и сравнительно низкими летними температурами. Эти условия благо-

приятны для закрепления умеренно термофильных видов, чувствительных к низким зимним температурам. Такие виды насекомых обычно приурочены к океаническим и субокеаническим секторам умеренной и теплоумеренной зон, и в Восточной Азии имеют приамуро-японо-корейские, японо-корейские и сахалино-курило-японские

ареалы. Из них виды с приамуро-японо-корейскими ареалами обычно являются аборигенными для рассматриваемой территории. Виды с сахалино-курило-японскими ареалами имеют низкие шансы естественного вселения в связи с неблагоприятной направленностью основного переноса воздушных масс, но, в случае антропогенного перемещения с судовым обрастанием и балластными водами в порты зал. Петра Великого, могут заселить территорию Морского заповедника. Наиболее вероятны для вселения на территорию Морского заповедника японо-корейские виды. Китайско-корейские и китайские виды предпочитают климатически более континентальные местообитания и чувствительны к высоким летним температурам (сумме эффективных температур), что, теоретически, должно препятствовать их вселению на территорию Морского заповедника.

Основная иммиграция насекомых на юге Хасанского района осуществляется преимущественно вдоль морского побережья. Этому благоприятствуют низкорельефный рельеф, обширность открытых пространств и, возможно, восходящий поток тёплого воздуха, формирующийся над хорошо нагреваемыми солнцем песчаными пляжами и скалистыми мысами (дневной бриз). Наземная часть Морского заповедника насыщена редкими экосистемами, сформированными на основе интразональных биотопов (скалы, каменные россыпи, щебнистые грунты, песчаные наносы), которые постоянно находятся на ранних стадиях биотической сукцессии и, в силу этого, благоприятны для закрепления популяций иммигрирующих видов [Беляев, 2006]. Миграции чешуекрылых вдоль морского побережья наблюдаются также в Северной Америке [Walker, 1985]. Таким образом, территория Морского заповедника является ключевой для мониторинга миграций насекомых в южно-северном направлении.

Материал и методы

Методы выявления чужеродных видов и мониторинга их статуса в пределах Морского заповедника.

Несмотря на серьёзность проблемы биологических инвазий, фундаментальные и прикладные исследования инвазионного процесса начаты в России сравнительно недавно и ведутся в небольшом объёме. До сих пор наблюдается слабое информационное обеспечение мониторинга инвазионных видов, пока создано 2–3 базы данных по всем группам организмов. Для сравнения, в США только по инвазионным растениям создано 34 базы данных. В этой стране ежегодно проводятся рабочие совещания, и осуществляется обмен информацией по проблеме инвазий; имеется всеобъемлющая сводка по чужеродным видам рыб и т. д. [Дгебуадзе, 2002].

В отечественных и зарубежных исследованиях прогноз появления чужеродных видов осуществляется на основе анализа периодической научной литературы, отражающей факты расселения организмов на протяжении достаточно длительного периода времени, а также по распространению видов в районе исследования и прилегающих регионах. Выявление чужеродных видов осуществляется в ходе систематических сборов материала на определённой территории и анализа его специалистами-систематиками.

Одними из наиболее эффективных методов выявления чужеродных видов являются международные рабочие совещания высококвалифицированных специалистов-систематиков с практическими исследованиями на уровне больших регионов. Так, в 2011 г. в России впервые проведено Международное экспресс-обследование для обнаружения видов-вселенцев в российских портах Японского моря. Обследование выполнено по программе Рабочей группы WG-21 PICES (виды-вселенцы) на Морской биологической станции Восток (п. Авангард, зал.

Восток) Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. По результатам обследования сделан вывод, что западно-тихоокеанское побережье служит донором видов-вселенцев, в отличие от восточно-тихоокеанского побережья, являющегося реципиентом для большинства чужеродных видов. Свидетельством особого статуса западно-тихоокеанского побережья является крайне малое (около 3%) количество вселившихся сюда видов [Radashevsky et al., 2012].

Для установления вероятности статуса вселенца (ВСВ) для организмов морского обрастания в ИБМ ДВО РАН разработана простейшая шкала наличия/отсутствия признака вида-вселенца [Zvyagintsev et al., 2011]. С использованием данной методики в пределах Морского заповедника и прилегающих к нему акваториях, на основании доступных нам литературных данных, выявлено 35 инвазионных видов. Почти половина исследованных видов-вселенцев здесь имеют минимальную ВСВ – 30%, стопроцентную ВСВ имеют лишь 8 видов, которые можно считать натурализовавшимися.

Мониторинг инвазионных видов является частью мониторинга биологического разнообразия Морского заповедника. Проведение мониторинга биологического разнообразия требует наличия экологической инфраструктуры, экономической поддержки и значительных человеческих ресурсов. Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что при целенаправленных специальных исследованиях чужеродных видов требуется обработка гораздо большего по объёму материала и с большим числом повторностей, чем это, например, предусмотрено в стандартных экологических методах.

Кроме того, проведение мониторинга биоразнообразия для оценки экологического риска от вселения экзотических видов требует, как уже отмечалось ранее, участия

специалистов-систематиков высочайшей квалификации, обладающих детальными знаниями фаунистики, в том числе и сопредельных регионов, биогеографии и особенностей биологии этих видов. Мониторинг чужеродных видов производится методом периодической инвентаризации биологического разнообразия отдельных таксономических или экологических групп морских и наземных организмов. Поскольку одной из составляющих успешного мониторинга является наличие соответствующих специалистов-систематиков, особое внимание уделяется организмам морского планктона, бентоса, обрастания и ихтиофауны. Мониторинг биоразнообразия наземных экосистем осуществлялся по флоре сосудистых растений, энтомофауне, орнитофауне и ряду групп млекопитающих – грызуны, рукокрылые, ластоногие.

Сбор биологического материала производился в соответствии с планом экспедиционных работ в районах наиболее вероятного появления чужеродных видов в Морском заповеднике. В настоящей работе нами приведены не только данные по обнаруженным в заповеднике чужеродным видам. Мы посчитали целесообразным привести информацию обо всей проделанной работе для более полного понимания роли чужеродных видов в аборигенных сообществах.

Методы гидробиологических исследований

Планктонные исследования в пределах Морского заповедника и прилегающих акваториях выполнены в июне, июле, августе и сентябре 2012 г. с борта НИС «Профессор Насонов». Отбор проб планктона производился на 10 станциях, располагавшихся в следующих районах: 1-я станция расположена в районе бух. Западной о. Фуругельма; 2-я – в центральной части бух. Сивучьей; 3-я – в районе бухточки Пемзовой; 4-я – в средней части Посьетского рейда; 5-я – между

входными мысами в бух. Миноносок (м. Фёдорова и м. Крейсерок); 6-я – в зал. Китовый, на акватории, расположенной в 2.3 мили к востоку от м. Гаккеля и в 1.6 мили к югу от м. Лукина; 7-я расположена в средней части бух. Троицы восточнее м. Шульца; 8-я расположена против входа в бух. Спасения, в 1.5 кабельтовых к западу от третьего островка, лежащего к NE от м. Входной; 9-я – в одном кабельтове юго-юго-восточнее м. Льва; 10-я расположена в бух. Молчанского о. Большой Пелис. Объём данной статьи не позволяет привести карты-схемы мест взятия проб для всех исследованных групп флоры и фауны, и мы ограничились описанием этих точек.

В результате проделанной работы собрано 280 проб фито-, зоо-, меро- и ихтиопланктона. Параллельно на каждой станции портативным кондуктометром “Cond 315i” измеряли температуру и солёность воды у поверхности и на глубине 10 м. Сбор и обработку всех групп планктона проводили планктонными сетями с соответствующей ячейкой по современным методикам, принятым в Институте биологии моря ДВО РАН [Инструкция по количественной обработке..., 1982; Соколовская, Беляев, 1987; Куликова, Колотухина, 1989; Динофитовые водоросли..., 2010].

Сбор проб фитопланктона (как и других групп планктона) проводили в июне, июле, августе и сентябре 2012 г. специальной планктонной сетью с диаметром ячеек 20 мк. Для количественного анализа пробы отбирали однолитровым батометром Нискина (Niskin Water Sampler) с поверхностного горизонта (0–0.2 м) и с глубины 10 м. Всего собрано и обработано 80 батометрических и 40 сетных проб.

Зоопланктон и меропланктон отбирали сетью Джеди (БСД) с площадью входного отверстия 0.1 м² и размером ячеек сита 0.168 мм на 10 станциях. На каждой станции лов осуществляли по вертикали в слое воды

с глубины 10 м до поверхности. Всего было собрано 120 проб, по 40 проб зоопланктона, общего меропланктона и 40 проб для идентификации личинок моллюсков.

Сбор ихтиопланктона осуществлялся с помощью икорной сети (ИКС-80), предназначенной для сбора икры и личинок рыб. Сеть состоит из обруча, мешка и «стакана». Сеть, общей длиной 4 м, представляет собой конус, состоящий из сетного холщёвого мешка и капронового газа № 14, вершиной которого является стакан. А основание конуса – металлический обруч диаметром 80 см, к которому крепится сама сеть. Площадь зева сети – 0.5 м². Горизонтальные ловы были произведены с борта судна на его циркуляции со скоростью 2.5–3.0 узла, при этом сеть находилась в почти полупогружённом состоянии. Всего собрано и обработано 40 проб ихтиопланктона.

Отбор проб обрастания буёв плавучего навигационного ограждения на акватории зал. Посьета, прилегающей к Морскому заповеднику, был произведён 22 ноября 2011 г. на борту гидрографического судна Тихоокеанского флота «ГС-84». Буи навигационного ограждения зал. Посьета находились в следующих районах: №№ 1 и 4 располагались в районе косы Назимова, отделяющей бух. Рейд Паллада от бух. Экспедиции, буй № 2 – около о. Черкасского, буй № 3 – в районе рифа бух. Новгородской, буй № 5 – в районе м. Рязанова, разделяющего бух. Портовую и Порт-Посьет, буй № 6 – в районе банки Клыкова перед входом в бух. Рейд Паллада, буи №№ 7–9 – в районе о. Браузера (бух. Троицы), буй № 10 – в районе м. Шульца (у правого входного мыса в бух. Витязь). [Люция..., 1984]. Всего собрано и обработано 95 проб макрообрастания.

Пробы микрофитообрастания (перифитона) отбирались с навигационных буёв с использованием специального скребка-сачка с режущим

краем длиной 10 см и острым углом наклона к исследуемой поверхности общей площадью 50x50 мм², в соответствие с оригинальной методикой, разработанной в ИБМ ДВО РАН. С каждого из 10 исследуемых навигационных буёв было отобрано по 4 пробы перифитона с 4-х различных зон его поверхности (40 проб): с пояса зелёных водорослей (ПЗВ), с середины бочки буя (СББ), с середины трубы буя (СТБ) и с якорной цепи буя (ЦБ). При микроскопической обработке материала из пробы отбирали пипеткой определённую часть раствора в счётную камеру Горяева с объёмом 0.9 мм³. Клетки диатомовых водорослей в камере просчитывали методом прямого микропирования в трёх-пяти повторностях на световом микроскопе [Рябушко, 2009].

Отбор проб обрастания причальных сооружений и установок марикультуры на акватории зал. Посьета, прилегающей к Морскому заповеднику, был произведён 4 июля 2012 г. с борта НИС «Профессор Насонов». Сбор материала проводили специальным скребком-сачком с применением автономного водолазного снаряжения в соответствии с оригинальной методикой ИБМ ДВО РАН [Кашин, 1982]. Всего собрано и обработано 59 проб макрообрастания.

Изучение видового состава и распределения организмов на литорали проводили с июля по сентябрь 2012 г. в соответствии с методикой хорологических исследований, в разных модификациях широко применяемых многими морскими биологами [Кусакин и др., 1974; и др.]. Применяемая нами методика позволяет адекватно сравнивать наш материал с тем, что был получен в предыдущих исследованиях. Пробные площадки ограничиваются рамками площадью 0.01 м², на песчаном грунте отбирали пробы площадью 0.03 м². Всего было выполнено 17 литоральных разрезов, собрано 138 проб макробентоса.

Для изучения состава обрастания плавника его собирали с июля по сентябрь 2012 г. в выбросах на побережье либо при обследовании акватории заповедника на моторной лодке. Анализ маркировки антропогенного мусора позволяет в какой-то степени судить о том, откуда может поступать этот мусор в район заповедника. Анализ видового и размерного состава организмов-обрастателей позволяет также судить о районе происхождения плавника, и, кроме того, о времени пребывания конкретного предмета в море. Всего нами было собрано 43 пробы обрастания плавника.

При проведении ихтиологических исследований данные по видовому, размерному составу и распределению рыб получали методом «визуальных водолазных разрезов» – трансект [Brook, 1954]. В качестве основных методов сбора фаунистического материала и ведения ихтиологического мониторинга в заповеднике были предложены и используются различные модификации водолазных способов сбора материала [Маркевич, 1997]. Работы проводили в августе – октябре 2012 г. на акватории Морского заповедника: в прибрежье южного района заповедника с 16 августа по 20 сентября – о-в Фуругельма, б. Пемзовая, б. Калевала. Основная часть работ проведена в б. Западной о-ва Фуругельма. Общее количество часов водолазных наблюдений в южном районе – 82, в том числе «ночных» – 7. Также в бухте Западной проводился отлов рыб сетью. Использовалась капроновая жаберная сеть длиной 40 м, высотой 2.5 м, размером ячеей 30×30 мм. Выполнено 5 сетепостановок в ночное время со временем застоя 12 часов (21.00 – 9.00 ч), глубина постановки – 5–12 м, у дна и у поверхности воды.

Методы исследования наземных экосистем

При геоботанических исследованиях использован фактический материал,

включающий гербарные сборы и результаты многолетних наблюдений за растениями, полученные Е.А. Чубарь в ходе полевых исследований 1983–2010 гг., в том числе данные мониторинга за растительностью птичьих базаров на стационарных пробных площадях, заложенных на островах Стенина и Фуругельма. В ходе ревизии местообитаний инвазионных видов, проведенной в сентябре – октябре 2011 г. и мае – октябре 2012 г. обследовались острова Большой Пелис, Веры, Стенина, Де-Ливрона, Дурново, Матвеева, Фуругельма, мыс Островок Фальшивый и побережье п-ова Краббе в районе западного района заповедника. Собрано 100 листов гербария, заложено 25 геоботанических маршрутов, выполнено 65 описаний растительных сообществ.

Кроме собственных сборов, учитывались материалы регионального (VLA, г. Владивосток) и республиканских гербарных фондов (МНА, г. Москва, LE, г. Санкт-Петербург). Определение видов проведено Е.А. Чубарь. Правильность определения проверена по гербарии БИНа (г. Санкт-Петербург) и БПИ (г. Владивосток). Ряд определений, преимущественно по сем. Poaceae и сем. Brassicaceae, подтвержден специалистами-систематиками. Названия растений даются согласно сводкам «Сосудистые растения...» [1985–1996], «Флора российского Дальнего Востока» [2006].

Методологические подходы и принципы, используемые в данных исследованиях, – традиционные методы флористических и геоботанических исследований [Комаров, 1949–1950; Полевая геоботаника, 1959–1976; Работнов, 1978; и мн. др.]. Они позволили адекватно оценить современное состояние популяций большинства инвазионных видов и прогнозировать их долгосрочные изменения. Более детальной проработки и привлечения специалистов по смежным биологическим дисциплинам (микология, энтомология) потребовали

молодые виды-вселенцы, у которых консортные связи находятся в стадии становления. Определение статуса вселенцев проводилось в соответствии со шкалой основных признаков, рекомендованных А.Ю. Звягинцевым с соавторами [Zvyagintsev et al., 2011] для морских организмов, и адаптированной нами для растений.

Материалы энтомологических исследований были получены в результате работ на территории Морского заповедника, проведенных в 2012 г. в июне (15–17.VI.2012 – о. Рикорда; 17–21.VI.2012 – о. Фуругельма), июле (4–17.VII.2012 – о. Фуругельма; 17–22.VII.2012 – о. Большой Пелис), сентябре (20–22.IX.2012 – о. Фуругельма; 23–24.IX.2012 – бухта Средняя). Сборы насекомых проводились ежедневно по стандартным энтомологическим методикам: ручной сбор, в том числе с помощью воздушного сачка, сбор в оконные ловушки – воздушные и напочвенные и сбор в приманивающие ловушки – жёлтые ловчие чаши Мерике и содержащие источники света, для ночных насекомых. Всего было реализовано 294 ловушко-суток (число ловушек, умноженное на кол-во суток) для жёлтых ловчих чашек Мерике, 275 почвенных ловушко-суток для почвенных ловушек типа Барбера – Гейлера, 14 ловушко-суток для воздушной жёлтой оконной ловушки, 28 ловушко-ночей для автоматических световых ловушек аккумуляторного питания и 17 ночей ручного сбора ночных насекомых на освещённый экран. Сборы проводились с охватом основного биоценотического разнообразия наземных островных экосистем: древостоев различного типа, открытых травянисто-кустарниковых зарослей на наветренных склонах и задернованных прибрежных песчаных наносов. Кроме того, собирались гусеницы и куколки микрочешуекрылых и огнёвок с целью выведения имагинальной стадии в лабораторных условиях.

После сбора насекомые замаривались и консервировались для последующей камеральной обработки методом высушивания или фиксации в этиловом спирте. На месте проводилась частичная разборка материала и поднятие на булавки наиболее ценных экземпляров макрочешуекрылых и большинства экземпляров микрочешуекрылых. Остальные сухие экземпляры укладывались на ватные матрасики и в бумажные пакетики.

Всего было собрано около 4000 экземпляров насекомых из отрядов чешуекрылых, жесткокрылых и перепончатокрылых. Идентификация материалов проводится силами специалистов-энтомологов Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток), а так же привлечёнными иногородними специалистами. Предварительная оценка собранного видового разнообразия – от 450 до 550 видов. Поскольку энтомофауна Морского заповедника до сих пор оставалась практически неизученной, то почти все виды насекомых собраны впервые для обследованных островов.

Орнитологические исследования

Птицы обладают способностью к полёту. С этим связана их чрезвычайная динамичность. Поэтому, основным методом проведения орнитологических исследований является наблюдение птиц невооруженным глазом, с использованием бинокля, подзорной трубы и фотоаппарата. Помимо визуального наблюдения использовалось прослушивание пения птиц, поскольку многие виды птиц бывает легче распознать по издаваемым ими звукам. Для начального этапа работ были выбраны три острова в зал. Петра Великого, являющихся местом гнездования многих колоний морских птиц.

С целью выявления мест локализации инвазионных видов обследуются все участки, теоретически пригодные в качестве мест гнездования и кормовых угодий. Обследование

необходимо осуществлять дважды, в начале лета и в начале осени.

В течение ряда лет нами проводилось цветное мечение молодых особей (в ограниченном объёме). В сезон 2012 г. мониторинг небольшой группировки малых колпиц был продолжен (оценка численности, успешность размножения, угрозы и др. параметры). Также было продолжено в ограниченном масштабе цветное мечение (уже пришла информация о встрече на зимовках одной из птиц, помеченных в этом году).

В период с 6 по 16 июня 2012 г. обследованы острова Верховского и Карамзина. Обследование производилось с вёсельной лодки и с берега. Поскольку сезон размножения аборигенных птиц, как правило, заканчивается раньше чем у видов-вселенцев, в первой половине сентября было проведено повторное обследование этих островов. К этому времени у всех местных колониальных птиц сезон размножения завершён. Двухэтапное проведение обследования позволяет в наименьшей степени тревожить население птичьих базаров, поскольку в период гнездования вторжение человека в эти колонии, было бы крайне нежелательно. Работы на острове Фуругельма носят стационарный характер.

О признаках вида-вселенца применительно к птицам использована позиция А.Ю. Звягинцева и др. [Zvyagintsev et al., 2011] о том, что «для каждой экологической группы должна быть разработана собственная шкала, хотя основные признаки чаще всего оказываются общими для всех групп».

Проникновение новых видов в регион происходит чаще всего в период сезонных миграций или кочёвок. Для нас признаками того, что мы имеем дело с видом-вселенцем или вероятным вселенцем является:

1. Регистрация «залётов» в течение ряда лет.
2. Регистрация ПЕРВОГО случая гнездования вида. Должна была

присутствовать уверенность в том, что гнездование реально первое в регионе.

3. Значительная удалённость (достаточно большой пространственный отрыв) новой «точки» от основного гнездового ареала.

Учитывая ограничения во времени, в транспортных возможностях и прочее, мы сосредоточили своё внимание на нескольких колониальных видах.

Эти виды: малая колпица (*Platalea minor*, сем. Threskiornitidae), желтоклювая цапля (*Egretta eulophotes*, сем. Ardeidae), пестроголовый буревестник (*Procellaria leucomelas*, сем. Procellariidae), малая качурка (*Oceanodroma monorhis*, сем. Hydrobatidae).

Все эти виды гнездятся на островах зал. Петра Великого, а два первых – в границах Морского заповедника.

Териологические исследования

С целью выяснения видового состава и особенностей распределения и возможностей инвазии млекопитающих на островные территории исследования проводились на восточном и южном участках Морского заповедника. На восточном участке работа велась с 19.06. 2012 г. по 19.07.2012 г. на островах архипелага Римского-Корсакова и участках материка, примыкающих к акватории заповедника. На материке сборы полевых материалов проведены на 6 станциях (ключевых участках), которые могут быть положены в основу сети мониторинговых площадок), отражающих специфику природных условий района исследований. На островах было заложено 7 станций. На южном участке работа велась с 23.07.2012 г. по 07.09.2012 г. на островах Фуругельма и Веры и на участках материка, примыкающих к акватории заповедника. На материке сборы полевых материалов проведены на 4 станциях, на островах было заложено 2 станции.

Относительную численность животных характеризовали в соответствии со

шкалой, предложенной А.П. Кузьякиным [1962]. Отловленные животные дифференцировались по виду, полу (самец, самка) и возрасту (взрослый половозрелый, сеголеток). Учёт насекомоядных млекопитающих осуществлялся методом отлова их ловчими конусами в 25-метровых ловчих канавках [Соколов и др., 1989]. Относительная численность рассчитывалась в пересчёте на 100 конусо-суток. Учёты мышевидных грызунов осуществлялись методом ловушко-линий. Данные о распространении, биотопическом размещении и плотности млекопитающих других групп получены на стандартных километровых маршрутах по частоте встречаемости самих животных, их следов, нор, экскрементов и других следов жизнедеятельности [Новиков, 1953].

В результате полевых работ 2012 г. заложено 19 мониторинговых станций; на восточном участке Морского заповедника заложено 13 станций. Суммарно отработано: 1164 ловушко-суток, из них 414 конусо-суток (2 канавки по 10 конусов и 4 отдельно врытых конуса) и 750 ловушко-суток (1 линия по 50 давилок, 3 линии по 100 давилок и 1 линия из 25 живоловок).

Результаты и обсуждение

Морские экосистемы

Гидробиологические исследования

Фитопланктон. В результате исследования проб фитопланктона обнаружено 203 вида и внутривидовых таксона планктонных микроводорослей, относящихся к 6 классам. По числу видов преобладали динофлагелляты (Dinophyta) – 120 видов и диатомовые водоросли (Bacillariophyta) – 70 видов. Среди диатомовых наиболее представительным был род *Chaetoceros* (13 видов), среди динофлагеллят – *Protoperidinium* (39). Отдел золотистых водорослей (Chrysophyta) был представлен 5 видами, криптозооиды (Cryptophyta) и зелёные водоросли

(Chlorophyta) включали по 3 вида, эвгленовые (Euglenophyta) – 2 вида.

В составе трёх таксономических групп (диатомовые, динофлагелляты и зелёные водоросли) обнаружены новые для акватории Морского заповедника виды микроводорослей – 71 таксон, из них 63 определены до вида. Наибольшее число впервые обнаруженных микроводорослей (определённых до вида), зарегистрировано среди динофлагеллят – 52 вида. Из них 7 видов являются новыми для Японского моря, 6 видов – новые для зал. Петра Великого, 39 видов – новые для района Морского заповедника. Среди диатомовых отмечено 9 новых, определённых до вида, водорослей, из которых 2 вида новые для северо-западной части Японского моря, 7 видов – новые для района исследования. Два вида зелёных водорослей рода *Pterosperma* были новыми для вод Морского заповедника. В то же время 111 видов, отмеченных ранее на акватории Морского заповедника и в прилегающих водах, нами не были обнаружены. Этот факт можно объяснить ограничением времени сбора проб только летне-осенним периодом. Также следует учитывать, что в публикациях прежних лет наряду с акваторией Морского заповедника анализировались данные из района устья реки Туманная, поэтому флористические списки содержат обширные данные по пресноводным видам и бентосным диатомовым водорослям, доля которых составляет более 20% общего списка видов [Орлова и др., 2004]. Также в прежних работах велико значение таксонов, ограниченных рангом рода и не идентифицированных до вида – более 10%. Кроме того, значительная часть необнаруженных нами таксонов относится к редким малочисленным видам.

Экологические характеристики чужеродных водорослей, определённых до вида.

Диатомовые водоросли, новые для района исследования – 7 видов:

1. *Coscinodiscus radiatus* – вид, возможно, космополит, найден в зал. Петра Великого Японского моря.
2. *Guinardia flaccida* – вид космополит, найден в Амурском зал. Японского моря.
3. *Hemiaulus sinensis* – вид тепловодный и бореальный, найден в Амурском зал. Японского моря.
4. *Navicula directa* – вид тепловодный и бореальный, найден в Амурском зал. Японского моря.
5. *Navicula transitans* var. *derasa* – распространение вида неизвестно, найден в Амурском зал. Японского моря.
6. *Nitzschia rectilonga* – вид, возможно, эпипелагический. Найден в Амурском зал. Японского моря.
7. *Pseudo-nitzschia americana* – вид, возможно, космополит, широко распространён в Амурском зал. Японского моря, обилие осенью.

Диатомовые водоросли, новые для северо-западной части Японского моря – 2 вида:

1. *Asteromphalus sarcophagus* – вид тепловодный.
2. *Thalassiosira lineata* – вид тепловодный (Hasle, Syvertsen, 1997), широко распространён в Тихом океане, особенно в тропических и субтропических водах; обычен у берегов Японии.

Динофлагелляты, новые для зал. Посыета – 39 видов:

1. *Actiniscus pentasterias* – вид довольно редкий, возможно, космополит, встречается чаще в холодных морях. В северо-западной части Японского моря найден в Амурском зал.
2. *Alexandrium ostensfeldii* – неритический, бореально-арктический вид, широко распространён в прибрежных водах морей и океанов северного полушария. Найден в

зал. Петра Великого (возле о. Русский и в зал. Восток) и в Татарском проливе.

3. *Alexandrium tamutum* – описан из Средиземного моря. Отмечен на нескольких станциях в северо-западной части Тихого океана. В Японском море единичные клетки этого вида были обнаружены в Татарском проливе и в Амурском зал. [Орлова и др., 2009].

4. *Amphidinium lacustre* – солоноватоводный-пресноводный вид. Найден в опресняемой зоне зал. Восток Японского моря.

5. *Cochlodinium helicoides* – найден в Тихом океане у берегов Калифорнии, в Атлантическом океане у берегов Англии, в Средиземном море, в зал. Аомори (северная часть о. Хонсю, Япония). В российских водах Японского моря встречается в зал. Восток.

6. *Cochlodinium polykrikoides* – вид, по-видимому, широко распространён в тропическо-бореальных водах. У берегов Японии и Кореи вызывает вредоносные «красные приливы». В российской части Японского моря найден в зал. Восток в сентябре.

7. *Dicroerisma psilonereiella* – вид довольно редкий, отмечен в зал. Восток (зал. Петра Великого), в августе и ноябре, единичен.

8. *Dinophysis acuta* – биполярный вид, широко распространён в бореально-арктической области, наиболее многочислен у берегов. Встречается во всех дальневосточных морях, включая Японское, а также у тихоокеанских берегов Камчатки и Курильских о-вов.

9. *Dinophysis lenticula* – вид тропическо-бореальный, в зал. Петра Великого найден в зал. Восток.

10. *Dinophysis parva* – распространён преимущественно в тёплых водах Тихого и Атлантического океанов. Найден в Адриатическом и Лигурийском морях, в заливах северной и восточной части о. Хонсю (Япония), в южной части Охотского моря. В Японском море наблюдался в зал. Восток и у берегов о. Хоккайдо в струях тёплого течения Куроисио.

11. *Dinophysis punctata* – панталассный вид, широкобореальный и нотальный. Встечается у берегов северной, северо-восточной и юго-западной Атлантики, в Индийском океане в районе Южной Африки, в Красном, Лигурийском и Карском морях, у берегов Японского моря, в зал. Петра Великого.

12. *Diplopsalis lebourae* – найден в прибрежных водах Жёлтого моря (Китай, район Хайнаня), Мексиканском зал., Карибском (?) и Японском морях. В зал. Петра Великого в бух. Патрокл, в проливе Старка, Амурском зал., в зал. Восток.

13. *Diplopsalopsis orbicularis* – по-видимому, эвригалитный вид. Найден в солёных, солоноватых и пресных водах. Для морей указан как неритический. Встречается в Северном, Баренцевом, Белом, Чёрном, Охотском, Японском, Адриатическом, Азовском и Каспийском морях, а также у северных Японских о-вов. Обнаружен у берегов Приморья (зал. Восток) и западного побережья южного Сахалина, летом.

14. *Gonyaulax alaskensis* – найден в Тихом океане, Средиземном, Северном, Чукотском, Беринговом, Охотском и Японском морях, в Ла-Манше, а также у южных Курильских о-вов и в северо-западной части Японского моря.

15. *Gonyaulax digitalis* – панталассный, широко распространённый тропическо-бореальный и нотальный вид. Встречается повсеместно в Японском море, чаще летом у берегов.

16. *Gonyaulax scrippsae* – распространён в арктических водах Канады, Азовском, Чёрном и Чукотском морях, у берегов Великобритании и Австралии, а также в тропических и субтропических водах Тихого и Атлантического океанов. Встречался в бухтах зал. Петра Великого летом, нередко.

17. *Gymnodinium galeatum* – найден у восточного и северного побережий Канады [Bérard-Therriault et al., 1999; Riedel et al., 2003]. В Японском море отмечен в Амурском зал. (зал. Петра Великого).

- 18. *Gyrodinium falcatum*** – пелагический, возможно, неритический вид. Найден в Неаполитанском и Лионском заливах Средиземного моря, у южных берегов Англии (Ла-Манш), в Мексиканском зал., восточной части Внутреннего Японского моря и зал. Муцу, Мозамбикском проливе у северо-западных берегов Мадагаскара и у берегов Бразилии. В зал. Петра Великого Японского моря встречается в заливах Амурский и Восток.
- 19. *Mesoporus perforates*** – возможно, бореальный вид, обитает в прибрежных и открытых водах морей и океанов. Найден в Северном, Адриатическом, Лигурийском морях, у берегов Великобритании и Норвегии, в южной части Охотского моря (зал. Анива). В Японском море встречался в июне и августе у берегов Приморья и Сахалина.
- 20. *Oblea baculifera*** – обитает в холодных водах юго-западной Атлантики и у восточных берегов Камчатки, но, вероятно, имеет более широкое распространение. Обнаружен в Авачинском зал. и Авачинской губе. В Японском море обитает в бухтах и заливах у берегов Приморья.
- 21. *Preperidinium meunieri*** – широко распространённый вид в холодных, умеренных и тёплых водах Мирового океана, вероятно, космополит. В Японском море наиболее обычен в северо-западной части у берегов в начале лета, в зал. Восток особенно многочислен в июне.
- 22. *Protoperidinium abei*** – океанический, неритический и эстуарный вид. Обитает в Индийском океане, побережье Австралии, Новой Гвинеи, в Карибском море, Персидском и Калифорнийском заливах и у берегов Японии. Изредка встречается в заливах и бухтах зал. Петра Великого.
- 23. *Protoperidinium constrictum*** – описан из зал. Муцу (северная часть о. Хонсю, Япония). Найден в Японском море у берегов Приморья в бух. Советская Гавань и бух. Алексева, а также в Японском и Охотском морях у берегов о. Хоккайдо.
- 24. *Protoperidinium conicoides*** – неритический, широко распространённый в холодных водах вид. Найден в прибрежной зоне всех дальневосточных морей и прилегающих водах. В Японском море отмечен весной и осенью перед приморскими и сахалинскими берегами.
- 25. *Protoperidinium crassipes*** – океанический, неритический вид. Обитает в умеренных водах южной и северной Атлантики, в Северном море и проливе Скагеррак. Указан для всех дальневосточных морей. В Японском море отмечен в Амурском зал. [Орлова и др., 2009).
- 26. *Protoperidinium diabolus*** – океанический тропический вид, по-видимому, заходящий в холодные воды с тёплыми течениями. Встречается в зал. Петра Великого, а также в центральной части Японского моря.
- 27. *Protoperidinium globules*** – океанический вид, распространён в Тихом, Индийском и Атлантическом океанах, Северном, Средиземном, Адриатическом и Восточно-Китайском морях. Встречается в Японском море у берегов Сахалина и Приморья.
- 28. *Protoperidinium hirobis*** – вероятно, панталасный вид, найден в Баренцевом море, в Тихом океане у берегов Японии и Австралии, а также в юго-западной части Атлантического океана. У берегов Приморья встречался в зал. Восток.
- 29. *Protoperidinium mariebourae*** – океанический, вероятно, тропическо-бореальный и нотальный вид. В российской части Японского моря найден у приморских и сахалинских берегов.
- 30. *Protoperidinium marukawai*** – вид найден в Японском море у берегов Японии, а также в западной части моря в зал. Восток в бух. Мелководная.
- 31. *Protoperidinium mite*** – по-видимому, широко распространённый в тёплых и холодных водах морей и океанов вид, встречается и в солоноватых водах, найден у тихоокеанских берегов Камчатки. В Японском море обитает почти повсеместно у северо-западных и северо-восточных берегов.

32. *Protopteridinium perplexum* – встречался обычно в неритических водах юго-западной (субантарктической) Атлантики. Найден в открытой части зал. Восток Японского моря.

33. *Protopteridinium pyriforme* – вид океанический, широко распространён в холодных и тёплых водах морей и океанов, вероятно космополит. В Японском море обнаружен повсеместно.

34. *Protopteridinium saltans* – обитает в северной Атлантике и Тихом океане, у берегов Арктической Канады, Британских о-вов, Северном и Баренцевом морях, у северных берегов о. Хонсю, у берегов Антарктиды. Найден в Беринговом и Японском морях (зал. Петра Великого).

35. *Protopteridinium subinermis* – возможно, неритический вид. Встречается в северной части Тихого и Атлантического океанов, у берегов Исландии и Гренландии, вокруг Британских о-вов, в Северном, Балтийском, Баренцевом, Карском, Чукотском, Беринговом и Охотском морях, а также у берегов северной Японии. Найден зимой, весной и осенью у берегов Приморья Японского моря.

36. *Protopteridinium subpyriforme* – тепловодный вид, найден в юго-западной Атлантике, тропической части Тихого океана, в заливах Мексиканском и Аомори (Япония). Найден в Японском море у западных берегов южного Сахалина летом и в зал. Петра Великого.

37. *Prorocentrum compressum* – морской вид, широко распространён в океанической и неритической зонах океанов и морей. Встречается в Японском море у берегов Приморья и Сахалина.

38. *Pyrocystis lunula* – распространён в тёплых и умеренных водах океанов и морей, преимущественно в открытой части. Обнаружен в Охотском море, у тихоокеанских берегов Камчатки. В Японском море отмечен в Амурском зал. [Орлова и др., 2009].

39. *Spatulodinium pseudonociluca* – вероятно, неритический, умеренно тепловодный вид, описан из северо-восточной Атлантики. Найден в Северном Ледовитом океане, в Средиземном и Чёрном морях, у берегов Кореи и во Внутреннем Японском море. В зал. Петра Великого Японского моря встречался в заливах Восток и Амурском.

Динофлагелляты, новые для залива Петра Великого – 6 видов:

1. *Dinophysis microstrigiliformis* – возможно, неритический, бореальный вид. Описан из зал. Муцу (север о. Хонсю). Обнаружен в Японском и Охотском морях у берегов северной Японии и Авачинском зал.

2. *Dinophysis mitra* – возможно, тропическо-бореальный вид. Распространён в северо-западной части Тихого океана (у берегов Японии и во Внутреннем Японском море) и юго-западной части Атлантического океана, в Средиземном море. Найден у берегов Охотского и Японского морей.

3. *Protopteridinium deficiens* – известен из Балтийского и Северного морей. Найден в зал. Муцу и в Японском море у берегов Хоккайдо в струях Цусимского течения.

4. *Protopteridinium ovatum* subsp. *ovatum* – панталассный, бореальный вид. Распространён в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах, а также в ряде морей, в том числе в Беринговом, Охотском и Японском.

5. *Protopteridinium quarnerense* – бореальный, нотальный вид. Найден в Тихом и Атлантическом океанах, Средиземном, Карибском, Чёрном, Балтийском и Баренцевом морях, у берегов Японии и Австралии. Встречается в Охотском и Японском морях.

6. *Protopteridinium venustum* – вид умеренных, бореально-нотальных вод. Встречается в Тихом и Атлантическом океанах. Обычен почти во всех умеренных и тепловодных районах

Пацифики. Найден в прибрежной зоне зал. Восток Японского моря.

Динофлагелляты, новые для Японского моря – 7 видов:

1. *Alexandrium affine* – найден у побережья Японии (охотоморское побережье, зал. Муцу, внутреннее море Сето), у побережья Кореи, Филиппин, Тайланда, Португалии и Испании.

2. *Amphidinium fusiforme* – найден у атлантических берегов США в заливах Бернгигат и Делавер, и у тихоокеанского побережья Камчатки.

3. *Amphidinium larvale* – встречается в пресных и солёных водах. В дальневосточных морях найден в Авачинской бухте.

4. *Protoperidinium avellana* – найден в Мексиканском заливе и у берегов Европы (<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=110206>). Цисты этого вида указаны для восточного побережья США, побережий Японии, Китая, Австралии и Европы [Nehring, 1997; Sonneman, Hill, 1997; Matsuoka et al., 2003].

5. *Protoperidinium monacanthum* – океанический арктический вид. Обитает в Баренцевом, Норвежском, Гренландском, Карском, Чукотском морях, в море Лаптевых, в Датском проливе, в реликтовых озёрах Новой Земли, у берегов Арктической Канады. Встречался в северной части Берингова моря, в зал. Терпения Охотского моря.

6. *Protoperidinium punctulatum* – возможно, панталассный вид. Распространён в умеренных и умеренно-холодных водах Тихого и Атлантического океанов, у берегов Великобритании, в Северном и Балтийском морях. Найден в южной части Охотского моря и у тихоокеанских берегов Камчатки.

7. *Gymnodinium elongatum* – морской вид, найден в проливах Скагеррак и Каттегат [Hansen, Larsen, 1992].

Зелёные микроводоросли, новые для зал. Посьета – 2 вида:

1. *Pterosperma undulatum* – морской вид, распространение вида неизвестно. В Японском море обнаружен в зал. Петра Великого.

2. *Pterosperma cf. polygonum* – океанический вид, отмечен в Атлантике и в Красном море.

Меропланктон. В результате обработки проб меропланктона обнаружены личинки 130 таксонов донных беспозвоночных. Наиболее широко представлены личинки двустворчатых моллюсков *Bivalvia* и многощетинковых червей *Polychaeta*. Среди *Bivalvia* идентифицированы личинки 36 видов, 6 родов, среди *Polychaeta* – 3 видов, 7 родов, среди *Decapoda* – 6 видов, среди *Cirripedia* и *Ecinodermata* – по 5 видов, среди *Gastropoda* – 3 вида, 2 рода, среди *Phoronida* – 2 вида, 1 род, остальные личинки определены до более крупного таксономического уровня. Наибольшее видовое обилие среди личинок донных беспозвоночных регистрировали в пробах со станций, находящихся в бухтах, наименьшее – на открытых участках акватории. Максимум видового богатства отмечался в период наибольших температур – в июле-августе.

Плотность меропланктона на большинстве станций не достигала 100 экз/м³. Максимум (2532 экз/м³), отмеченный на ст. 4, был обеспечен личинками двустворчатых моллюсков *Alveinus ojanus*, *Musculista senhousia* и *Ruditapes philippinarum*, а также полихетами *Polydora* sp. и *Pseudopolydora kempii*. На ст. 2 зарегистрирована высокая концентрация личинок плоских ежей *Echinoidea* gen. sp., а на ст. 10 – науплиев *Ch. dalli* и *H. hesperius*.

В целом состав меропланктона был типичным для вод зал. Петра Великого в данный отрезок времени. Вместе с тем, были обнаружены ранее не встречавшиеся в планктоне зал. Петра Великого личинки форонид *Actinotrocha* sp. и ювенильные особи *Polychaeta* gen.

sp., а среди двустворчатых моллюсков – личинки бореально-арктического вида *Adula schmidti*.

Голопланктон. В июне – сентябре 2012 г. в планктонных пробах исследуемого района были обнаружены представители 6 основных таксономических групп голопланктона выше видового ранга. Идентифицировано 20 видов веслоногих ракообразных (Copepoda), относящихся к 12 родам, 9 семействам и 2 отрядам этих животных.

Из них наиболее представительными оказались род *Acartia* и *Oithona* – по 4 вида, остальные роды насчитывали не более 2 видов. Среди найденных копепод преобладали морские виды – 80% (эвригалинные – 20%), а по отношению к биотопу – неретические (58.7%). При этом биогеографический состав был крайне разнообразен – обнаруженные виды относились к 14 биогеографическим подразделениям, а преобладали циркумтропические низкобореальные и широкобореально-арктические виды (по 14.3%). В целом это соответствует биогеографической структуре фауны голопланктона юго-западной части зал. Петра Великого в данный период и подтверждает представление о принадлежности этой акватории к зоне смешения тропической и аркто-бореальной географических зон.

На сегодняшний день скоплений чужеродных видов копепод на акватории Морского заповедника и в прилегающих водах не отмечено. В дальнейшем может оказаться, что для 8 чужеродных видов голопланктона, ранее обнаруженных нами в балластных водах судов в зал. Петра Великого, в новых местах обитания экологическая ниша не занята и конкуренты отсутствуют, тогда весьма вероятны их успешная натурализация в зал. Петра Великого и вытеснение аборигенных видов. Поэтому необходим регулярный мониторинг, который позволит прогнозировать воздействие чужеродных видов голопланктона на местную экосистему и своевременно решать

порождаемые ими экологические и экономические проблемы.

Ихтиопланктон. В результате обработки материала по ихтиопланктону Морского заповедника и прилегающих к нему акваторий были обнаружены икра, личинки и мальки 12 видов рыб, принадлежащих к 10 семействам и 12 родам. Наибольшее видовое богатство отмечено в сем. Pleuronectidae (3 вида рыб) и Syngnathidae (2 вида). Остальные семейства представлены 1 видом.

Отмечено, что в июне наиболее многочисленной и широко распространённой практически на всей обследованной акватории являлась икра *Glyptocephalu stelleri* и *Limanda punctatissima*, с 100%-й частотой встречаемости в уловах. Высокие уловы и обширный район развития свидетельствуют об интенсивном нересте данных видов в июне 2012 г.

Установлено, что в летне-осенний период (июнь – сентябрь) в ихтиопланктоне исследуемого района присутствовали одновременно как икра, личинки и мальки видов-резидентов (8 видов рыб), так и икра, и личинки размножающихся здесь южных мигрантов *Sardinops melanostictus* и *Engraulis japonicus*.

Таким образом, данная акватория играет важную роль в воспроизводстве, как видов резидентов, так и видов, мигрирующих сюда на тёплое время года.

Перифитон. В перифитоне буёв навигационного плавучего ограждения в Морском заповеднике было отмечено 95 видов и внутривидовых таксонов диатомовых водорослей, принадлежащих к классам *Bacillariophyceae* (58.9%), *Coscinodiscophyceae* (25.2%) и *Fragilariophyceae* (15.8%). По видовому обилию самым многочисленным оказался род *Nitzschia* Hassall (10 видов).

Экологический анализ диатомовых водорослей показал, что все найденные

виды представлены подвижными (52.4%), прикреплёнными (31.3%) и прикреплёно-подвижными (13.7%) формами, которые, в свою очередь, являются свободноживущими (53%) и колониальными (47%). По отношению к биотопу 60% всех видов относится к микрофитобентосным формам, 27% – бенто-планктонным (или тихопелагическим) и 13% – фитопланктонным.

Анализ видового состава перифитона показал, что 35 видов и внутривидовых таксонов диатомовых водорослей из классов *Bacillariophyceae* (18 видов), *Coscinodiscophyceae* (8) и *Fragilariophyceae* (9) приводятся нами для Морского заповедника и сопредельных акваторий впервые. Согласно литературным данным, исследования микроводорослей, проведённые ранее в акваториях Морского заповедника, относятся преимущественно к 1965–1967 гг. [Николаев, 1970а, б, в; Николаев, 1976] и их многие латинские названия в настоящее время претерпели неоднократные изменения своего таксономического ранга [Международная база альгологических данных...]. В связи с этим, мы считаем целесообразным привести детальное описание каждого из новых видов с их современными названиями, синонимией и литературными источниками, а также указать вероятность статуса вселенца (BCB) [Звягинцев, 2012] и стадии акклиматизации (CA) по Л.А. Зенкевичу [1940]. Также мы приводим литературные сведения об экологии, общем географическом распространении новых видов.

Экологические характеристики чужеродных диатомовых водорослей перифитона:

1. *Cyclotella choctawhatcheana* – пресноводно-солонатоводный, литоральный и сублиторальный, эвритермный и эвригалинный, бореальный, неритический вид. Указан в Европе, Китае, Бразилии, Сев. Америке. Известен в планктоне и бентосе Японского, Каспийского,

Аральского, Чёрного и Азовского морей. В зал. Петра Великого Японского моря вид найден в заливах Уссурийский и Восток. BCB – 35%, CA – I.

2. *Melosira moniliformis* var. *subglobosa* – солонатоводно-морская, литоральная и сублиторальная, эвригалинная, бореальная разновидность. Указана в европейских морях, Беринговом, Японском морях, в водоёмах Грузии и оз. Иссык-Куль. В зал. Петра Великого Японского моря встречен практически повсеместно. BCB – 35%, CA – I.

3. *Coscinodiscus oculus-iridis* – морской, бентосный, бореальный вид. Указан у берегов Британии, в Чёрном, Азовском море, водоёмах Бразилии, Румынии, Антарктики, в морях Карском и Лаптевых. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в бух. Золотой Рог, заливах Амурский, Уссурийский, Восток, Находка, проливе Босфор Восточный, Тавричанском лимане, бух. Бойсмана, Баклан. BCB – 35%, CA – I.

4. *Odontella granulata* – морской, бентопланктонный, бореальный вид. Указан в Северном море, у берегов Британии, Ирландии, Франции, Бразилии. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в зал. Восток и в бух. Бойсмана. BCB – 15 %, CA – I.

5. *Dimeregramma minor* – морской, сублиторальный, бореальный вид, широко распространённый в европейских морях от северных морей до Средиземного, Чёрного морей, в водоёмах Кувейта, у берегов Британии и Австралии. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в заливах Амурский, Уссурийский, Восток. BCB – 35%, CA – I.

6. *Biddulphia biddulphiana* – морской, сублиторальный, эвритермный, бореальный вид. Известен у берегов Сев. Америки, Европы, Англии, Австралии, Канарских о-вов, в водоёмах Кувейта. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в Амурском заливе. BCB – 25%, CA – I.

7. *Neohuttonia reichardtii* – морской, бентопланктонный, бореально-тропический. Указан в Северном море, у берегов Британии, Ирландии, в бентосе южной Бразилии, Австралии, Новой Зеландии, у берегов Северной Америки, Атлантического побережья Африки, Виргинских и Карибских о-вов, в Аравийском море, в водоёмах Кувейта и лагунах Танзании. ВСВ – 15%, СА – I.

8. *Plagiogrammopsis vanheurckii* – морской, бентопланктонный, эвритермный, колониальный, бореальный вид. Известен в северных и умеренных морях, в водоёмах Кувейта, а также у о. Тайвань. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в Амурском и Уссурийском заливах. ВСВ – 25%, СА – I.

9. *Fragilaria capucina* – пресноводный, бентопланктонный, аркто-бореально-тропический, нотальный вид. Известен на Гавайских и Канарских о-вах, в водоёмах Европы, США, Канады, Аргентины, Бразилии, Китая, Монголии, Австралии и Новой Зеландии. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в Амурском заливе. ВСВ – 35%, СА – I.

10. *Fragilaria crotonensis* – пресноводный, бентопланктонный, аркто-бореально-тропический, нотальный вид. Известен на Гавайских и Канарских о-вах, в водоёмах Европы, США, Канады, Аргентины, Бразилии, Китая, Монголии, Ирана, Израиля, Австралии и Новой Зеландии, в морях Карском и Лаптевых. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в заливах Угловом, Уссурийском и Тавричанском лимане. ВСВ – 35%, СА – I.

11. *Diatoma tenuis* – пресноводно-солонатоводный, бентопланктонный вид, космополит. Известен на Гавайских, Балеарских и Канарских о-вах, в водоёмах Европы, США, Канады, Бразилии, Китая, Ирана, Израиля, Тасмании, Австралии и Новой Зеландии, Арктики, Антарктики, в Сев. Ледовитом океане, море Лаптевых,

Амурском лимане. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в Амурском и Уссурийском заливах. ВСВ – 35%, СА – IV.

12. *Tabularia fasciculata* – солонатоводно-морской, эвригалинный и эвритермный, литоральный и сублиторальный вид, космополит. Известен в Белом, Баренцевом, Карском, Чёрном, Азовском и Японском морях. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в заливах Амурский, Угловой, Уссурийский, Восток, Находка, Славянка, в проливе Босфор Восточный, в Тавричанском лимане, в бух. Золотой Рог. ВСВ – 35%, СА – IV.

13. *Synedra filiformis* var. *curvata* – морской, бореальный, редкий бентопланктонный вид. Указан в фитопланктоне северо-восточной части Адриатического и Балтийского морей, у берегов Швеции и Финляндии. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в бух. Золотой Рог. ВСВ – 15%, СА – I.

14. *Neosynedra provincialis* – пресноводный, сублиторальный, тепловодный, бореальный вид. Впервые указан в Чёрном море в эпизооне мидии *Mytillus galloprovincialis* Lam. и эпифитоне *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag. на глубине 0.5 м. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в Амурском зал. и бух. Золотой Рог. ВСВ – 15%, СА – I.

15. *Falcula media* Voigt var. *subsalina* – редкая морская, бентопланктонная, бореальная разновидность. Известна в Средиземном, Адриатическом морях, впервые указана в Чёрном море. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в заливах Уссурийский, Восток и бух. Золотой Рог. ВСВ – 15%, СА – I.

16. *Ardissonea crystallina* – морской и солонатоводный, сублиторальный, эвригалинный, бореальный вид. Широко распространён у побережья европейских морей северного полушария при солёности выше 10‰,

у атлантического побережья Сев. Америки. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в заливах Амурский, Уссурийский, Восток, в проливе Босфор Восточный, в бухтах Золотой Рог, Бойсмана, Баклан. ВСВ – 35%, СА – I.

17. *Lyrella clavata* – морской, бентосный, эвритермный, алкалофил, бореально-тропический вид. Известен у берегов Пуэрто-Рико, Румынии, Франции, Канарских о-вов Атлантики, Канады в фитопланктоне эстуария зал. Св. Лаврентия, в водоёмах Кувейта, в Чёрном море. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в зал. Восток и бух. Бойсмана. ВСВ – 25%, СА – I.

18. *Lyrella hennedyi* – морской, бентосный, эвритермный, алкалофил, бореально-тропический вид. Известен у берегов Пуэрто-Рико, Канарских о-вов, в зал. Св. Лаврентия, в водоёмах Кувейта, в Чёрном море у берегов Румынии, у берегов Франции. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в бух. Золотой Рог и в зал. Славянка. ВСВ – 15%, СА – I.

19. *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* – солоноватоводно-морской, литоральный и сублиторальный, эвритермный вид, космополит. Известен у берегов Европы, Сев. Америки, Австралии, Новой Зеландии, Антарктики. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в Уссурийском зал. ВСВ – 35%, СА – I.

20. *Achnanthes inflata* – пресноводный, литоральный и сублиторальный, бореальный вид. Встречается в озёрах Дальнего Востока, Новой Зеландии, Австралии, в водоёмах Румынии, Испании, Аргентины, Гавайских о-вов. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в зал. Восток. ВСВ – 25%, СА – I.

21. *Parlibellus delognei* – морской, литоральный и сублиторальный, арктобореальный вид. Известен в северных морях, у берегов Англии, Сев. Америки. Указан в европейских и Японском морях; Амурском лимане, у берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена,

Финмаркена, Англии, Калифорнии, Западной Индии. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в бух. Золотой Рог, заливах Восток, Амурский, Уссурийский. ВСВ – 25%, СА – I.

22. *Diploneis interrupta* – солоноватоводный, литоральный и сублиторальный, эвритермный, арктобореальный вид. Встречается в солёных континентальных водоёмах и у берегов северных морей, в Амурском лимане. Известен в Сев. Ледовитом океане, море Лаптевых, Карском, Балтийском, Баренцевом, Северном, Норвежском, Белом, Средиземном, Красном, Чёрном морях, у берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена, Финмаркена, Сев. Америки, Австралии и в водоёмах Кувейта. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в заливах Восток, Амурский и Уссурийский. ВСВ – 25%, СА – I.

23. *Diploneis splendida* – морской, литоральный и сублиторальный, эвритермный вид, алкалофил, арктобореально-тропический вид. Известен в Сев. Ледовитом океане, европейских морях, у берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена, Финмаркена, Цейлона, Мадагаскара, Явы, Суматры, Японии, с атлантического побережья Сев. Америки. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в Уссурийском зал. ВСВ – 25%, СА – I.

24. *Haslea subagnita* – морской, сублиторальный, бореальный вид. Известен в Чёрном и Каспийском морях. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в заливах Восток, Амурский и Уссурийский. ВСВ – 15%, СА – I.

25. *Gyrosigma tenuissimum* – морской и солоноватоводный, литоральный и сублиторальный, эвритермный, алкалофил, арктобореальный вид. Известен в Баренцевом, Белом, Северном, Чукотском, Беринговом, Карском, Чёрном, морях, Сиваше, у берегов Гренландии, Шпицбергена, Финмаркена, с атлантического и тихоокеанского побережий Сев.

Америки, у берегов Румынии, Канарских о-вов. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в заливах Амурский, Уссурийский, Восток и бух. Золотой Рог. ВСВ – 35%, СА – I.

26. *Plagiotropis lepidoptera* – морской, литоральный и сублиторальный, бореальный вид. Известен в Баренцевом, Белом, Чёрном, Каспийском, Балтийском, Японском морях, у берегов Европы и Сев. Америки, в водоёмах Кувейта. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в зал. Восток и бух. Золотой Рог. ВСВ – 35%, СА – I.

27. *Amphora proteus* – морской, бентосный, космополит. Солоноватоводно-морской, эвритермный, сублиторальный вид, космополит. Широко распространён у берегов Европы от Арктики до Средиземного моря. Известен в Японском море, а также у Сейшельских и Галапагосских о-вов, у берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена, Финмаркена, Северной Америки, Китая, Арктики и Антарктики. В зал. Петра Великого Японского моря встречен в заливах Амурский, Уссурийский, Восток, Находка, в бух. Золотой Рог. ВСВ – 35%, СА – IV.

28. *Amphora spectabilis* – морской, бентосный вид. Известен у берегов Англии, Чили, в Чёрном море и в водоёмах Кувейта. В зал. Петра Великого Японского моря не найден. ВСВ – 15%, СА – I.

29. *Halamphora cymbifera* – морской, бентосный, широко распространённый вид. Известен в Белом, Чёрном, Средиземном, Каспийском морях, у берегов Шотландии, Южной Африки, США, Сейшельских о-вов, Австралии, Бразилии, в водоёмах Чили и Кувейта. В зал. Петра Великого Японского моря найден в бух. Золотой Рог и Соболя. ВСВ – 35%, СА – II.

30. *Undatella lineolata* – солоноватоводный, литоральный и сублиторальный, бореальный вид. Указан в Чёрном, Азовском,

Балтийском морях; для Балеарских и Канарских о-вов, у берегов Финляндии, Испании, Румынии. В зал. Петра Великого Японского моря найден в заливах Амурский, Уссурийский, Находка, Славянка, в Тавричанском лимане, в бух. Золотой Рог и Соболя. ВСВ – 25%, СА – IV.

31. *Nitzschia hybrida* f. *hyalina* – редкая солоноватоводная, сублиторальная, бореальная разновидность. Известна в Чёрном и Азовском морях. В зал. Петра Великого Японского моря найдена в заливах Амурский, Угловой, Уссурийский, Восток, в Тавричанском лимане, в бух. Золотой Рог. ВСВ – 15%, СА – I.

32. *Nitzschia lanceolata* – солоноватоводный, сублиторальный, бореально-тропический вид. Известен в Чёрном море, водоёмах Румынии, Британии, Сингапура, Австралии, Кувейта и Новой Зеландии. В зал. Петра Великого Японского моря найден в зал. Угловом и Тавричанском лимане. ВСВ – 25%, СА – I.

33. *Nitzschia scalpelliformis* – солоноватоводный, литоральный и сублиторальный, эвритермный аркто-бореальный вид. Указан в Эгейском море у турецких берегов в эпилитоне, эпифитоне, а также известен в Азовском море, водоёмах Испании, Бразилии, Ирана, Кувейта, Швеции, Австралии (Квинсленд), Балеарских и Канарских о-вов. В зал. Петра Великого Японского моря найден в заливах Амурский, Уссурийский, Находка, Славянка, в Тавричанском лимане, в проливе Босфор Восточный, в бух. Баклан. ВСВ – 25%, СА – I.

34. *Nitzschia sigma* – солоноватоводный, литоральный и сублиторальный, эвригалинный аркто-бореально-тропический вид. Встречается в морях Лаптевых, Белом, Карском, Северном, Норвежском, Баренцевом, Средиземном, Чёрном, Азовском и Каспийском. Известен у берегов Румынии, Испании, Бразилии, Аргентины, Британии, Австралии, Сингапура, Канарских и Гавайских

о-вов. В зал. Петра Великого Японского моря найден в заливах Амурский, Уссурийский, Восток, Находка, Славянка, бух. Золотой Рог и Соболь. ВСВ – 35%, СА – I.

35. *Nitzschia spathulata* – морской, эвритермный, сублиторальный, бореальный вид. Широко распространён в европейских морях. Известен в Чёрном, Азовском и Каспийском морях, а также водоёмах Кувейта. В зал. Петра Великого Японского моря найден в заливах Восток и Уссурийском. ВСВ – 25%, СА – I.

Макробрастание гидротехнических сооружений и население осушной зоны. В результате обработки материала по обрастанию объектов навигационного ограждения, причальных сооружений, установок марикультуры, плавника, населения осушной зоны и бентоса, по предварительным данным, обнаружен 21 вид (или таксон более высокого ранга, далее условно – вид) – новый для акватории Морского заповедника и прилегающих вод. Основу видового богатства фауны дают многощетинковые черви – 6 видов, далее следуют актинии – 5, десятиногие раки – 4, гидроиды и усоногие раки по 2 вида, а разноногие раки и брюхоногие моллюски – по 1 виду. Видовая принадлежность 3 видов десятиногих раков, 2 – гидроидов и 2 – усоногих раков установлена полностью. Точную видовую принадлежность 3 видов предварительно идентифицированных полихет и 11 – отмеченных гидробионтов ещё предстоит установить. Вид рода *Nihonotrypaea* sp. (Decapoda) предположительно является новым для науки.

Экологические характеристики чужеродных видов макробрастания и литорали:

1. *Turritopsis nutricula*. Распространение: тихоокеанское побережье Японии, Корейский п-ов, Жёлтое и Средиземное моря, прибрежные воды Новой Зеландии,

атлантическое побережье Америки. Отмечен на буях в Вудс-Холле, на деревянной барже в Карибском море, на пластинах и судах в Новой Зеландии. В эстуариях рек Бразилии встречается при солёности воды от 12 до 35‰ и температуре – 28° С.

2. *Sertularella inabai*. Распространение: в бентосе побережья Японских островов Кюсю, Садо, Хонсю (бух. Сагами), Хоккайдо (зал. Муцу). Впервые отмечен, для отечественной фауны, в бентосе о. Монерона и западного побережья о. Сахалина, на скалистых грунтах в диапазоне глубин от 7 до 20 м. На данный момент факт обнаружения живых фертильных колоний *S. inabai* в обрастании причального сооружения Посъетского порта является первым случаем нахождения этого вида на субстратах антропогенного происхождения.

3. *Thoracophelia yasudai*. Вид описан в 1934 г. с литорали западного побережья о. Хонсю (Канаива) и отмечен в зал. Восток (бух. Прибойная) на песчаной литорали в октябре 2011 г. Отечественными авторами для нашей фауны пока не отмечен. С таксономией этого вида не всё ясно. Для решения этой проблемы необходимо сравнивать с типовым материалом. Обитает, по-видимому, на литорали в песках.

4. *Nereiphylla hera*. Вид описан в 1999 г., был отмечен на Хоккайдо (Kikonai, Oshoro, Murogan, Usujiri), у нас до сего времени не отмечался, по той простой причине, что всех полихет данного рода определяли как *N. castanea*. Чтобы точно установить видовой статус этого вида необходимо пересмотреть все коллекции по виду *Nereiphylla castanea*. По имеющимся данным, обитает на литорали и до глубины 5–15 м.

5. *Pista cf. corrientis*. Синонимия вида запутана. Сафронова [1984] сводит *P. incarrientis* Annenkova, 1925 в синоним *P. corrientis*. А Леонтович [2011], указывает для дальневосточного региона *P. incarrientis*. Согласно Сафроновой [1984], распространён

вдоль всего побережья Антарктиды, вдоль атлантического побережья Южной Америки, в районе Австралии и у тихоокеанского побережья Северной Америки, во всех дальневосточных морях в районе Алеутских и Курильских о-вов и вблизи побережья Перу. Диапазон вертикального распространения вида 15–1200 м.

6. *Chthamalus challengeri*.

Распространение: в прибрежных водах Китая, Кореи, Японии, Филиппин, Индонезии, северной часть Индийского океана, включая Красное море. Обитает на литорали. В индоевстпацифике *Ch. challengeri* отмечен в обрастании гидротехнических сооружений, буёв и пластин. В российских водах Японского моря встречается крайне редко и только в составе обрастания антропогенных субстратов. Обнаружен в портах Холмск и Посъет в обрастании рыболовных судов, работавших в Южнокурильском промысловом районе.

7. *Amphibalanus reticulatus*.

Циркумтропический вид. Распространение: в прибрежных водах Японии, Гавайских о-вов, Малайского арх., Восточной Азии до Сиамского зал., Западной Африки, юго-восточной части США, Вест-Индии, Средиземного моря. Обитает в сублиторали. Отмечен в обрастании судов, гидротехнических сооружений, буёв, трубопроводов, нефтяных платформ. Один из основных обрастателей в тропических водах. Встречен в портах Владивосток и Находка в обрастании транспортных судов.

8. *Lysmata vittata*. В бух. Троицы зал. Посъета Японского моря найден новый для фауны России вид каридных креветок *Lysmata vittata*, по-видимому, являющийся вселенцем из более южных районов Японского моря. Наличие популяции *L. vittata* в исследуемом регионе существенно расширяет ареал этого вида в Японском море [Марин и др., 2012].

9. *Glebocarcinus amphioetus*. На о. Фуругельма и бух. Сивучья Японского моря (п-ов Островок

Фальшивый) на песчаном грунте на глубине 8–10 м обнаружена интересная морфа краба *G. amphioetus*, сильно отличающаяся от обычных особей. Если определение *Glebocarcinus oregonensis* будет подтверждено генетически, то с наибольшей долей вероятности он является инвазионным видом.

11. *Upogebia yokoyai*. В зал. Восток впервые для фауны России обнаружена креветка *U. yokoyai*. Этот вид собран в эстуарии реки Волчанка, на глубине 0.5–1 м в илистом грунте. От видов, известных ранее для этого района, отличается голубоватой прижизненной окраской тела. *Upogebia yokoyai* известен с тихоокеанского побережья Японии от о. Хонсю до арх. Рюкю. Присутствие личинок *U. yokoyai* в планктоне Морского заповедника позволяет предположить, что данный вид обитает и в этом районе. Находка этого вида в российских водах существенно расширяет ареал вида на север.

10. *Nihonotrypaea* sp. (Callianassidae). На о. Фуругельма и в бух. Сивучья у п-ова Островок Фальшивый на песчаном грунте на глубине 8–10 м обнаружен ранее не отмеченный в литературе вид роющих креветок *Nihonotrypaea* sp. – предположительно новый для науки вид.

Ихтиологические исследования.

В результате работ на акватории Морского заповедника зарегистрировано 57 видов рыб, список которых со сведениями по зоогеографической классификации, относительной численности и местам находок приводятся ниже.

При анализе зоогеографической принадлежности этих видов рыб, можно отметить следующее. Самой многочисленной группой рыб являются бореальные (включая широко- и низкобореальные) – 38 видов (66.65% от всех видов). Следует отметить, что из этой группы подавляющее число видов (28) – низкобореальные (49.1%), остальные (10) – широкобореальные

(17.55%). Арктических видов очень мало – 2 (3.5%). Это дальневосточная навага и трёхиглая колюшка. Космополитичный вид один – лобан (1.75%). Довольно большую группу составляют субтропические рыбы (в эту категорию вошли виды, имеющие субтропическое и низкобореальное распространение) – 16 (28.1%). Из этого количества 10 видов (17.55%) (пятнистый коносир, японский анчоус, японский полурыл, дальневосточный сарган, ореховый окунь, полосатый оплегнат, красная барракуда, японский терпуг, желтохвостая лакедра, белоточечная собака-рыба) являются чисто субтропическими и не встречаются в холодное время года. Следует отметить, что инвазионные виды рыб в зал. Петра Великого обычно встречаются нерегулярно, в малых количествах (кроме стайных рыб), поэтому регистрация их сложна, требует больших затрат времени и применения орудий лова, захватывающих большой объём воды. Кроме того, для регистрации редких особей чужеродных видов рыб необходимо длительное время застоя сетей.

Полученные данные практически повторяют результаты широкомасштабных ихтиологических исследований [Соколовский и др., 2011]: основой прибрежного состава фауны зал. Петра Великого и Морского заповедника являются аборигенные виды рыб широко- и низкобореального распространения, в тёплое время года, с прогревом воды, состав фауны дополняется видами субтропическими и сужается за счёт ухода холодолюбивых видов на большую глубину в водную массу с низкой температурой.

Наземные экосистемы

Геоботанические исследования. В составе комплекса заносных (чужеродных) видов сосудистых растений в Морском заповеднике насчитывается 72 таксона видового

ранга из 62 родов и 24 семейств. Это соответствует примерно 8.2% от общего состава флоры заповедника, список которого доведён в настоящее время до 880 позиций [Чубарь, 1992; и мн. др.]. Практически для всех 72 адвентивных видов ВСВ равна 100%. Для 47 из них характерна VII или VIII стадии акклиматизации [по Л.А. Зенкевичу [1940]], что указывает на давнюю историю появления этих видов в Приморском крае и на островах зал. Петра Великого. 6 видов-вселенцев находятся на стадии «экологического взрыва».

Флора заповедника изучена достаточно полно. Тем не менее, практически ежегодно, для каждого из островов заповедника список флоры корректируется и уточняется. Обнаруживаются и новые, ранее неизвестные растения, в большинстве случаев из группы активных мигрантов – антропохоров, и в меньшей степени – чужеродные и аборигенные виды, распространяющиеся естественными механизмами расселения.

В составе вселенцев преобладают нитрофильные виды (более 50%). Это преимущественно синантропные и «орнитофильные» растения, встречающиеся в местах поселений, на крепостных сооружениях, у кордонов охраны, вдоль дорог, в полосе птичьих базаров. Существенно меньшее число приходится на заносные апофитные виды, приуроченные к естественно эродированным поверхностям: обнажённым участкам морских террас, осыпям, и зоне супралиторали. И лишь небольшой процент приходится на виды, адаптировавшиеся к природным фитоценозам и вошедшие в их состав на правах постоянных компонентов.

Основными агентами заноса адвентивных видов на острова являются человек и морские колониальные птицы, причём примерно 20% чужеродных растений переносятся и людьми, и птицами. Анемохорных видов – 17, что существенно меньше, чем на более крупных островах зал.

Петра Великого, Русском, Попова, Рейнеке. Это определяется, по-видимому, большим расстоянием островов заповедника от материка, но может свидетельствовать и о неблагоприятной розе ветров в сезон семяношения, и об определённой уязвимости таких видов на более мелких островах. Меньше всего заносных видов распространяется морскими течениями.

Энтомологические исследования.

Среди идентифицированных материалов выявлен ряд видов насекомых, которых можно рассматривать в качестве потенциальных иммигрантов на территорию Морского заповедника. В Аннотированный список 40 видов – потенциальных иммигрантов включены не только насекомые, отмеченные в заповеднике, но и те из них, которые отмечены за его пределами, однако почти неизбежно должны были пересечь Морской заповедник при миграции.

Из анализа списка приведённых потенциальных насекомых-иммигрантов Морского заповедника и его окрестностей, а также условий их сбора можно сделать следующие выводы.

Перечисленные в обзоре виды предварительно можно распределить по 5 группам, в зависимости от иммиграционного статуса.

1. Эпизодические иммигранты (виды, отмеченные однократно, или с многолетними перерывами): *Polytremis pellucida*, *Papilio bianor*, *Colias fieldii*, *Eurema hecabe*, *Lebythea lepita*, *Dilipa fenestra*, *Argyreus hyperbius*, *Lampides boeticus*, *Acherontia lachesis*, *Theretra oldenlandiae*, *Macroglossum bombylans*, *Macroglossum saga*, *Cephonodes hylas*, *Callabraxas fabiolaria*, *Anomis longipennis*, *Dysgonia maturata*, *Daddala lucilla*, *Ophiusa tirhaca*.

2. Факультативные иммигранты (виды, встречаемые сравнительно регулярно, но не каждый год): *Parantica sita*, *Macroglossum pyrrhosticta*, *Arcte coerula*.

3. Регулярные мигранты (виды, ежегодно или почти ежегодно отмечаемые на территории Приморского края, но не способные к перезимовыванию): *Vanessa indica*, *Cynthia cardui*, *Agrius convolvuli*, *Macroglossum stellatarum*, *Thyas junio*, *Adris tyrannus*, *Mythimna separata*.

4. Недавние вселенцы, в том числе вероятные недавние вселенцы (виды, для которых доказано или имеются основания предполагать недавнее вселение на территорию Приморского края): *Pieris brassicae*, *Pieris canidia*, *Acosmeryx naga*, *Clanis undulosa*, *Thinopteryx crocoptera*.

5. Виды с неопределённым иммиграционным статусом: *Dysstroma cinereata*, *Etielloides curvella*, *Coleothrix obscuriella*, *Syllepte fuscoinvalidalis*, *Udea proximalis*, *Lebia stackelbergi*, *Trox koreanus*.

Орнитологические исследования.

Список птиц, зарегистрированных в Морском заповеднике, насчитывает 370 видов [Nazarov et al., 2003]. Способность к полёту делает птиц чрезвычайно динамичными. Большинство видов (более 90% фауны), зарегистрированных на территории и акватории Морского заповедника и на прилегающих к нему пространствах, каждый год совершают сезонные миграции и разного рода кочёвки.

На статус вида-вселенца Морского заповедника в настоящий момент могут претендовать как минимум два вида: желтоклювая цапля *Egretta eulophotes* и малая колпица *Platalea minor*. Гнездование этих птиц отмечается на территории заповедника в течение последних десятилетий. Ещё два вида могут быть отнесены в категорию «давних» вселенцев: пёстроголовый буревестник *Calonectris leucomelas* и малая качурка *Oceanodroma monorhis*. В ходе проведения полевых работ подтверждено нахождение инвазионных видов птиц на островных территориях Морского заповедника – малой колпицы (*Platalea minor*) и желтоклювой цапли

(*Egretta eulophotes*). Для обоих видов достоверно известно время вселения (начало гнездования). Для первого вида – 2003 г.; для второго – середина 1990-х гг. Эти виды в наших условиях крайне малочисленны и находятся на начальной стадии вселения. Также подтверждено нахождение пёстро-голового буревестника (*Calonectris leucomelas*) и малой качурки (*Oceanodroma monorhis*), время вселения которых неизвестно.

Общим для всех этих видов является то, что наш район (зал. Петра Великого) отстоит севернее от их основных гнездовых ареалов на расстоянии порядка 600–800 км. По-видимому, гнездовья в зал. Петра Великого являются северным пределом гнездования этих видов птиц.

Териологические исследования.

Для Морского заповедника установлено обитание 22 видов наземных млекопитающих. На островах заповедника зарегистрировано 19 видов, из которых постоянно обитающими являются 5. Кроме того, на акватории заповедника отмечено 15 видов морских млекопитающих, из которых 11 видов являются представителями отряда китообразных, лишь периодически регистрируемых в исследуемом районе. Пристального внимания требует и занесённый в Международную Красную книгу сивуч, частота встречаемости которого в акватории Морского заповедника в последнее время увеличивается. Инвазионных видов млекопитающих в Морском заповеднике не отмечено.

Заключение

Биологическое разнообразие морской и островной биоты Дальневосточного морского биосферного государственного природного заповедника является наиболее полно изученным среди 19 российских заповедников с морскими акваториями. По результатам многолетних исследований здесь зарегистрировано более 5100 видов

наземных и морских организмов. Тем не менее, являясь эталоном природы зал. Петра Великого, ДВМБГПЗ подвержен вторжению ряда чужеродных видов. В ходе проведённых исследований обнаружены новые для Морского заповедника и прилегающих к нему территорий и акваторий организмы – 137 таксонов, из них 115 определены до вида. Наибольшее число впервые обнаруженных новых видов (определённых до вида), зарегистрировано среди фитопланктона – 63 вида из 71 таксона, и диатомовых водорослей перифитона – 53 вида и внутривидовых таксона. Далее следуют животные обрастания гидротехнических сооружений и населения бентоса – 7 видов из 21 таксона, насекомые – 5 видов, меропланктон – 1 вид из 3 таксонов и рыбы – 2 вида.

В бух. Западной о. Фуругельма и в бух. Сивучья у п-ова Островок Фальшивый в песчаном грунте на глубине 8–10 м обнаружен ранее не отмеченный в литературе вид роющих креветок *Nihonotrypaea* sp. – предположительно новый для науки вид. На основании идентифицированных материалов выявлено 25 видов насекомых, которых можно рассматривать в качестве потенциальных иммигрантов на территорию Морского заповедника, 5 из них являются недавними вселенцами. Подтверждено нахождение 72 ранее выявленных чужеродных видов сосудистых растений и 4 видов птиц. Уточнено распространение видов, ареал и численность которых существенно изменились в последние годы.

Одним из основных путей попадания инвазионных видов является антропогенное воздействие – перенос морских организмов как в результате деятельности морского транспорта (балластные воды и обрастание судов), так и занос наземных организмов в ходе хозяйственного освоения островных территорий. Другая часть чужеродных организмов попадает в пределы Морского заповедника с течениями

субтропических вод, приносящих в район Морского заповедника большое количество морского мусора, который часто служит субстратом для поселения ряда организмов, в том числе и чужеродных. Постоянный подток субтропических вод способствует появлению здесь южных мигрантов, а также заносу личинок чужеродных видов. В условиях возможных глобальных климатических изменений и термального загрязнения, сопровождающихся повышением температурного фона ряда акваторий, создаются благоприятные условия для их вселения.

Иммиграция чужеродных видов насекомых в район Морского заповедника поддерживается господствующим направлением перемещения циклонов с юго-запада на северо-восток практически вдоль генерального направления линии западного побережья зал. Петра Великого. Нами разработаны рекомендации по организации мониторинга чужеродных видов в пределах Морского заповедника и сопредельных местообитаниях.

Проблемы, связанные с инвазионными чужеродными видами, подвергают риску основные принципы существования ООПТ, приводя к снижению биоразнообразия или подвергая риску исчезающий вид. Совершенно очевидно, что необходимо следить и управлять процессом переселения новых видов. Как показала мировая практика, самый лёгкий и эффективный способ – это предотвращение заселения экзотов. Для этого необходимо знать, какие виды составляют группу риска и как они могут попасть на территорию. Если это предотвратить не удалось, предпочтительнее всего обнаружение вселенцев на ранней стадии акклиматизации, когда их популяция мала и полная ликвидация возможна. Для этого также необходимо знать, что и как может попасть на территорию ООПТ, а также где всего вероятнее это заметить. Детальный анализ рисков

позволит собрать всю информацию, необходимую для этих процессов. Постоянный мониторинг территории позволит не только вовремя обнаружить и искоренить новые чужеродные виды, но и следить за динамикой уже полностью натурализовавшихся вселенцев [Залота, 2011].

Несмотря на серьёзность проблемы биологических инвазий, фундаментальные и прикладные исследования инвазионного процесса начаты в России сравнительно недавно и ведутся в небольшом объёме. В отечественных и зарубежных исследованиях прогноз появления чужеродных видов осуществляется на основе анализа периодической научной литературы, отражающей факты расселения организмов на протяжении достаточно длительного периода времени, а также по распространению видов в районе исследования и прилегающих регионах. Выявление чужеродных видов осуществляется в ходе систематических сборов материала на определённой территории и анализа его специалистами-систематиками. Становится очевидной необходимость мониторинга и контроля чужеродных видов во всех морских заповедниках России.

Литература

- Багавеева Э.В., Кубанин А.А., Чаплыгина С.Ф. Роль судов во вселении гидроидов, полихет и мшанок в Японское море // Биол. моря. 1984. № 2. С. 19–26.
- Беляев Е.А. Пяденицы (Lepidoptera: Geometridae) в редких экосистемах западного Приморья: биоразнообразие, хорология и экология // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 2006. Вып. 17. С. 29–56.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой М.; СПб: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.

- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // В сб.: Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М., 2002. С. 11–14.
- Динофитовые водоросли (Dinophyta) / Коновалова Г.В., Селина М.С. // Биота российских вод Японского моря / Под общ. ред. А.В. Адрианова. Владивосток: Дальнаука, 2010. Т. 8. 352 с.
- Залота А.К. Аналитический обзор зарубежного и российского опыта мониторинга и контроля чужеродных видов на морских и островных ООПТ (заключительный отчет о НИР). Москва, 2011. 50 с.
- Звягинцев А.Ю. Вселение видов в северо-западную часть Японского моря и проблема морского обрастания // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 6. С. 377–387.
- Звягинцев А.Ю. Чужеродные виды в заливе Петра Великого Японского моря // Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Изд-во ДВФУ, 2012. С. 200–226.
- Звягинцев А.Ю., Гук Ю.Г. Оценка экологических рисков, возникающих в результате биоинвазий в морские прибрежные экосистемы Приморского края (на примере морского обрастания и балластных вод) // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 145. С. 3–38.
- Звягинцев А.Ю., Ивин В.В., Кашин И.А., Орлова Т.Ю., Селина М.С., Касьян В.В., Корн О.М., Куликова В.А., Корниенко Е.С., Безвербная И.П., Зверева Л.В., Радашевский В.И., Белогурова Л.С., Бегун А.А., Городков А.Н. Население балластных вод судов в порту Владивосток // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 1. С. 29–40.
- Зенкевич Л.А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых для рыб беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки // Бюлл. МОИП. 1940. Т. 49. №1. С. 19–22.
- Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона. Владивосток: ТИНРО. 1982. 29 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография. М.: Наука. 2000. 176 с.
- Кашин И.А. Методика изучения обрастания гидротехнических сооружений с помощью легководолазной техники // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1982. С. 42–47.
- Комаров В.Л. Флора Маньчжурии // Избр. соч. в 12 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945–1954. Ч. 1 (Т. 3, 1949), Ч. 2. (Т. 4, 1950), Ч. 3 (Т. 5; 1950).
- Кузякин А.П. Летучие мыши. М.: Сов. Наука, 1962. 443 с.
- Куликова В.А., Колотухина Н.К. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Японского моря. Методы, морфология, идентификация. Препринт № 21. Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. 60 с.
- Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария. Подотряд Flabellifera. (В серии: Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР. Вып. 122). Л.: Наука. 1979. 472 с.
- Кусакин О.Г., Кудряшов В.А., Тараканова Т.Ф., Шорников Е.И. Поясообразующие флоро-фаунистические группировки литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука. 1974. С. 5–76.
- Ларенцева С.И., Зона И.Г. Карта «Траектории движения тропических циклонов» // Атлас Приморского края / Под ред. Е.И. Наздратенко, П.Я. Бакланова и др. Владивосток: Приморский центр геодезии и картографии ДВ АГП, ТИГ ДВО РАН, 1998. С. 21.
- Леонтович М.К., Жирков И.А. Новые данные о видах рода *Pista* (Polychaeta: Terebellidae) из дальневосточных морей

- России // Биология моря. 2011. Т. 37. № 5. С. 391–395.
- Лоция северо-западного берега Японского моря. От реки Туманная до мыса Белкина. Министерство обороны СССР. Гл. управление навигации и океанографии. 1984. 320 с.
- Малютин А.Н. Заповедное море. Владивосток: Изд-во ДВГТУ, 2008. 128 с.
- Марин И.Н., Корн О.М., Корниенко Е.С. *Lyssmata vittata* (Stimpson, 1860) (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae) – новый для фауны России вид каридных креветок // Биология моря. 2012. Т. 38. № 4. С. 330–334.
- Маркевич А.И. Мониторинг ихтиофауны Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого Японского моря). Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. Тип. ВТИИ. С. 340–346.
- Международная база альгологических данных (<http://www.algaebase.org>).
- Николаев В.А. Сообщества диатомовых водорослей бентоса бухты Троицы Японского моря // Бот. журн. 1970а. Т. 55, № 6. С. 859–864.
- Николаев В.А. Основные черты состава и распределения диатомовых водорослей бентоса залива Посъет Японского моря. Л.: Б.и., 1970б. 20 с.
- Николаев В.А. Диатомовые водоросли бентоса залива Посъет Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1970в. 17 с.
- Николаев В.А. Вертикальное распределение бентосных диатомовых водорослей в заливе Посъета // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. 1976. № 6. С. 94–98.
- Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Л.: АН СССР, 1953. 502 с.
- Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2010. 47 с.
- Орлова Т.Ю., Селина М.С., Стоник И.В. Фитопланктон – индикатор состояния среды // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Исследования / Отв. ред. А.Н. Тюрин. Владивосток: Дальнаука, 2004. Т. 1. С. 653–655.
- Орлова Т.Ю., Стоник И.В., Шевченко О.Г. Флора микроводорослей планктона Амурского залива Японского моря // Биология моря. 2009. Т. 35, № 1. С. 48–61.
- Полевая геоботаника: В 5 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959–1976.
- Работнов Т.В. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
- Раков В.А., Архипов А.А. Находка морского ушка *Haliotis (Nordotis) discus* (Gastropoda, Haliotidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Бюлл. Дальневост. малакологического об-ва. 2004. Вып. 8. С. 130–131.
- Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Севастополь, 2009. 48 с.
- Сафронова М.А. О многощетинковых червях рода *Pista* (Terebellidae) // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 7. С. 983–992.
- Соколов Г.А., Швецова В.Я., Балагура Н.Н. Опыт учёта абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. С. 77–86.
- Соколовская Т.Г., Беляев В.А. Рекомендации по сбору и обработке ихтиопланктона зоны течения Куроисио. Владивосток: ТИПРО-центр. 1987. 69 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы залива Петра Великого: 2-е изд., испр. и доп. Владивосток: Дальнаука, 2011. 431 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Л. (СПб.): Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
- Флора российского Дальнего Востока. Владивосток / Отв. ред. А.Е. Кожевников, Н.С. Пробатова. Дальнаука, 2006. 456 с.

- Чаплыгина С.Ф. О вселении двух видов гидроидов *Laomedea flexuosa* и *L. calceolifera* (Cnidaria, Hydrozoa, Campanulariidae) в Японское море // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 9. С. 5–10.
- Чубарь Е.А. Сосудистые растения островов Дальневосточного морского заповедника (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников СССР / Под ред. И.А. Губанова. М., 1992. 63 с.
- Bagaveeva E.V., Zvyagintsev A.Yu. The introduction of polychaetes *Hydroides elegans* (Haswell), *Polydora limicola* Annenkova, *Pseudopotamilla ocellata* Moore to the north-western part of East Sea // Ocean Research. 2001. V. 22. № 1. P. 25–36.
- Bérard-Therriault L., Poulin M., Bossé L. Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du Golfe du Saint-Laurent incluant également certains protozoaires // Publication Spéciale Canadienne des Sciences Halieutiques et Aquatiques. 1999. Vol. 128. P. 1–387.
- Brock R.E. A preliminary report on a method of estimating reef fish population // J. Wildlife Manag. 1954. V. 18. P. 297–308.
- Hansen G., Larsen J. Dinoflagellater i danske farvande // Plankton i de indre danske farvande / Ed. H.A. Thomsen. Havforskning fra Miljøstyrelsen, Copenhagen. 1992. P. 45–155.
- Lodge D.M. Biological invasions: lessons for ecology // Trends Ecol. Evol. 1993. Vol. 8. No 4. P. 133–137.
- Matsuoka K., Joyce L.B., Kotani Y., Matsuyama Y. Modern dinoflagellate cysts in hypertrophic coastal waters of Tokyo Bay, Japan // J. Plankton Res. 2003. Vol. 25, no. 12. P. 1461–1470.
- Nazarov Y.N., Shibaev Y.V., Litvinenko N.M. Birds of the Far East State Marine Reserve (South Primorye) // The State of Environment and Biota of the southwestern part of Peter the Great Bay and the Tumen river mouth. Vladivostok, 2003. V. 3. P. 163–199.
- Nehring S. Dinoflagellate resting cysts from recent German coastal sediments // Bot. Mar. 1997. Vol. 40. P. 307–324.
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States // Ecological Economics. 2005. Vol. 52. P. 273–288.
- Radashevsky V., Chapman J., Harris L., Therriault T. PICES 2011 Rapid Assessment Survey. PICES Press, 2012. 20(1): 26–29.
- Riedel A., Michel C., Poulin M., Lessard S. Taxonomy and abundance of microalgae and protists at a first-year sea ice station near Resolute Bay, Nunavut, spring to early summer 2001 // Can. Data Rep. Hydrogr. Ocean Sci. 2003. 159 p.
- Sonneman J.A., Hill D.R.A. A taxonomic survey of cyst-producing dinoflagellates from recent sediments of Victorian coastal waters, Australia // Bot. Mar. 1997. Vol. 40. P. 149–177.
- Spiridonov V.A., Mokievsky V.O. An Introduction to Marine Protected Areas // Russian Conservation News. 2004. No 36. P. 2–13.
- Walker T.J. Butterfly migration in the boundary layer / Ed. M.A. Rankin. Migrations: mechanisms and adaptive significance // Contrib. Mar. Sci. 1985. Vol. 27 (Supplement). P. 704–723.
- Zvyagintsev A.Yu. Fouling of ocean-going shipping and its role in the spread of exotic species in the seas of the Far East // Sessile organisms. 2000. V. 17. № 1. P. 31–43.
- Zvyagintsev A.Yu., Radashevsky V.I., Ivin V.V., Kashin I.A., Gorodkov A.N. Nonindigenous Species in the Far Eastern Seas of Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2. № 3. P. 164–182.

MONITORING AND CONTROL OF ALIEN SPECIES IN MARINE AND INSULAR SPECIALLY PROTECTED AREAS BY THE EXAMPLE OF THE FAR EAST MARINE STATE NATURAL BIOSPHERE RESERVE

© 2014 Ivin V.V., Zvyagintsev A.Yu., Kashin I.A.

A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology FEB RAS,
Russia, 690059, Vladivostok
e-mail: ivin@hotmail.ru

Alien species pose a continuously growing problem around the world. Marine protected areas (MPA) are believed to shield marine ecosystems from the human interference. Nevertheless, no physical barriers in the marine environment can prevent alien species from intrusion. Russian MPAs do not have an effective system to bar inflow of new and monitor already existing alien species in their territories and waters. Currently, the necessity of development of a program for the control over alien species in MPA has become especially urgent. The Far East Marine Biosphere Reserve, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, is chosen as a model object for the study. Among 19 Russian biosphere reserves with marine waters, the biological diversity of marine and insular biota in this one has been studied most thoroughly. As a result of long-term investigations, more than 5100 species of terrestrial and marine species have been registered here. The issue of presence of alien species and probable ways of their inflow in a MPA is analyzed by the example of the Marine Biosphere Reserve. The conducted studies have shown that the reserve, being a standard of natural ecosystems in Peter the Great Bay, the Sea of Japan, nevertheless is exposed to invasion of alien species. A total of 499 new taxa have been found in the Marine Biosphere Reserve and adjacent territories and waters; 131 of them were identified to species. The largest number of newly recorded species is observed among planktonic microalgae (63) and diatom algae of periphyton (53). Much less alien species have been registered both in the biofouling of hydrotechnical structures and in the benthos (7). Insects are represented by 5 species; the ichthyofauna and meroplankton number 2 and 1 species, respectively.

In order to establish the probability of invader status (ISP), the scale of presence/absence of species' character was developed. By using this method, a total of 194 alien species have been revealed within the reserve and in adjacent waters. Almost a half of the studied invasive species here have the lowest ISP, 30%; those 80 species with the ISP value of 100% can be regarded as naturalized ones. The major portion of naturalized species, 72, is vascular plants. On the basis of obtained results the need for monitoring and control of alien species in all sea preserves of Russia becomes obvious.

Key words: Far East Marine Biosphere Reserve, Peter the Great Bay, alien species, biological invasions, marine and island protected areas (MIPA), monitoring, marine ecosystems, ground-based ecosystems.

ЭКОЛОГИЯ ПОЛИГРАФА УССУРИЙСКОГО *POLYGRAPHUS PROXIMUS* BLANDFORD (COLEOPTERA; CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В ЗАПАДНО-СИБИРСКОМ РЕГИОНЕ ИНВАЗИИ

© 2014 Керчев И.А.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
Томск 634021, Академический проспект, 10/3; e-mail: ikea86@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.2013

В статье представлены результаты исследования экологии инвазионного короеда *P. proximus* в Западно-Сибирском регионе его инвазии. Установлены основные станции обитания полиграфа уссурийского в районе исследований, особенности биологии вида, его демографических показателей. В очагах массового размножения выявлены новые трофические связи инвайдера с елью сибирской, кедром сибирским и сосной обыкновенной, состав естественных врагов.

Ключевые слова: *Polygraphus proximus*, инвазия, Западная Сибирь, экология вида, новые трофические связи.

Введение

Одним из основных негативных последствий стремительно развивающегося товарообмена между различными странами является распространение чужеродных организмов. Львиную долю среди них составляют насекомые, которые посредством современных путей транспортного сообщения способны за считанные дни, и даже часы преодолевать значительные расстояния, сохраняя при этом достаточно высокую потенциальную жизнеспособность для успешной адаптации на новой территории. Неокорённая древесина и упаковочные материалы, изготовленные из неё, являются основными источниками чужеродных лесных вредителей [Brockhoff et al., 2008; Piel et al., 2007; Jiafu Hu et al., 2009]. Из представителей лесной энтомофауны большое экономическое значение и экологическую угрозу для регионов-реципиентов представляют короеды, так как многие из них могут вызывать гибель здоровых деревьев, а при высокой численности даже разрушать

лесные экосистемы [Webber, 2000; Miao et al., 2001; Naack, 2006].

В России ярким примером биологического загрязнения стал уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. Первичный ареал этого вида располагается и на территориях дальневосточного региона России в Хабаровском и Приморском краях, в том числе на островах Сахалин, Шикотан, Итуруп, Кунашир, и в сопредельных странах: в Японии на островах Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и Кюсю, а так же частично заходит на территорию Китая и Кореи [Куренцов, 1941; Nobuchi, 1966; Криволицкая, 1996]. Из этого региона по Транссибирской магистрали – предположительному коридору инвазии – произошло его распространение в западном направлении. В Европейской части России (Московская область) *P. proximus* образовал локальный очаг в искусственных посадках пихты [Чилахсаева, 2008; Gninenko et al., 2012]. Однако поистине катастрофические масштабы его вредоносности проявились в Западной Сибири, где

впервые он был обнаружен в 2008 г. [Кривец, Керчев, 2011]. За последние 10 лет уссурийский полиграф стал причиной стремительной деградации естественных пихтарников на значительных площадях в Томской, Кемеровской, Новосибирской областях, Красноярском и Алтайском краях, а также в Республике Алтай [Баранчиков, 2010; Баранчиков, Кривец, 2010; Baranchikov et al., 2010; Баранчиков и др., 2011 а, б; Кривец, Керчев, 2011].

Исследования, направленные на выявление особенностей экологии уссурийского полиграфа в Западно-Сибирском регионе, являются очень актуальными, поскольку биология и экология инвайдера в новых районах его обитания в Сибири изучена недостаточно, что затрудняет разработку эффективных способов защиты сибирских темнохвойных лесов от нового опасного стволового вредителя. Не менее значимы эти исследования в качестве примера успешного закрепления вселенца на новой территории и в теоретическом плане, для разработки научных основ прогнозирования инвазий [Дгебуадзе, 2011].

Материал и методика

В работе представлены результаты полевых исследований, проведенных в период с 2011 по 2013 г. Наблюдения проводились в древостоях с различным участием пихты и степенью её повреждения уссурийским полиграфом на территории Томского района Томской области, Маслянинского района Новосибирской области, а также в Турочакском и Чойском районах Республики Алтай. Видовой состав хищных и паразитических насекомых, приуроченных к ходам инвазионного короеда в этих насаждениях, выявлялся в ходе полевых наблюдений на 15 пробных площадях, при вскрытии коры заселённых и обработанных полиграфом стоячих и валежных деревьев, выведении имаго из отрубков пихты в лабораторных условиях.

Количественный учёт демографических показателей уссурийского полиграфа проводился на срубленных модельных деревьях методом закладки срединных палеток длиной 25–30 см в каждой трети района поселения. На палетках учитывались такие показатели, как короедный запас (шт.) – характеризует общую численность родительского поколения; плотность поселения (шт./дм²) – характеризует густоту заселения поверхности древесного ствола; продукция (шт./дм²) – количество отродившегося молодого поколения [Катаев, Поповичев, 2001]. Этим способом проанализировано 9 моделей в Томской области, 6 – в Новосибирской и 9 – в Республике Алтай. Кроме того, на каждой пробной площади проводился осмотр нижней (до 2 м высоты) части каждого стоячего дерева. Детальные наблюдения за биологией уссурийского полиграфа проводились в Томской области в естественных и лабораторных условиях. На базе лаборатории мониторинга лесных экосистем ИМКЭС СО РАН проводились экспериментальные исследования длительности развития поколений полиграфа на отрезках пихты в инсектариях с фиксацией температуры и влажности с помощью атмосферно-почвенного регистратора РАП-С-03.

Данные метеорологических наблюдений по Томской области взяты из архивных источников интернет ресурса «Погода и климат» (<http://www.pogodaiklimat.ru/>). Статистическая обработка данных проводилась с использованием стандартного пакета анализа данных Microsoft Excel 2003.

Результаты и их обсуждение

Стации уссурийского полиграфа

Уссурийский полиграф, как в первичном, так и во вторичном ареалах, продвигается за кормовой породой до самых крайних границ её произрастания. Так, на Сахалине и Курилах *P. proximus* встречается, начиная с древостоев на морском

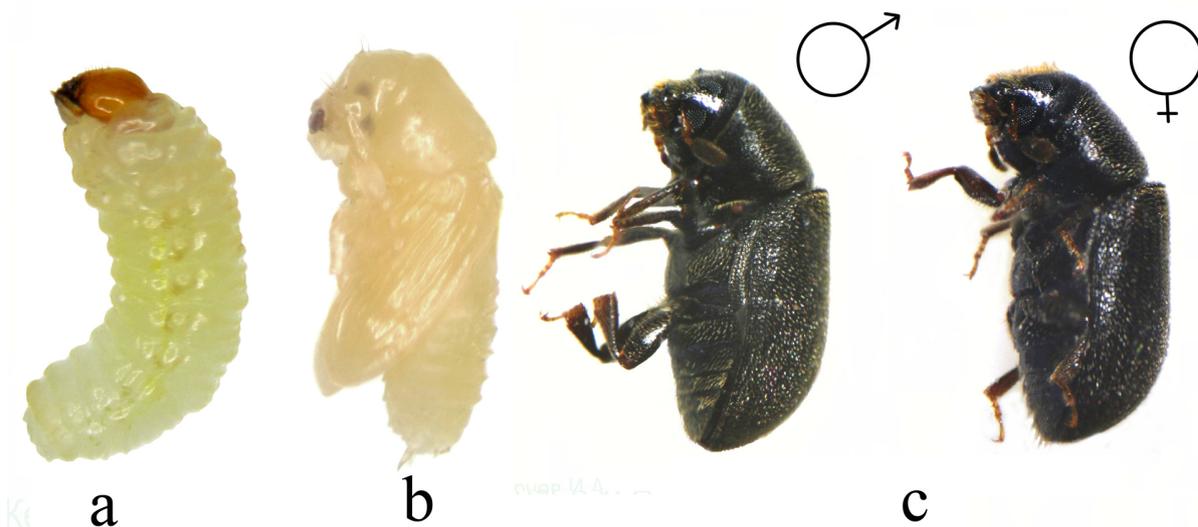


Рис. 1. Общий вид преимагинальных стадий и взрослых жуков *Polygraphus proximus*: а – личинка, б – куколка, с – взрослые насекомые.

побережье. В Приморском крае основными станциями обитания является: елово-пихтовая тайга, начинающаяся с высоты 700–800 м, реже *P. proximus* встречается в переходных лесах елово-кедровых и кедрово-еловых насаждений с примесью пихты, и поднимается до высот в 1300–1400 м над ур. м. В Западно-Сибирском регионе инвазии он обнаружен в подзонах южной тайги и подтайги Западно-Сибирской равнины (Томская область) в среднем на высоте 100–200 м над ур. м., в черневой тайге Присалаирья (Новосибирская область, Алтайский край) – около 300 м над ур. м., в южнотаёжных и низкогорных лесах Кемеровской области. В 2013 г. уссурийский полиграф найден вблизи высотной границы произрастания пихты сибирской в горно-таёжном поясе среди кедрово-пихтовых насаждений на водоразделе рек Иогач и Левый Самыш (Турочакский район Республики Алтай) на высоте 1493 м над ур. м.

Местообитаниями полиграфа во вторичном ареале являются чистые пихтарники, полидоминантные пихтово-кедрово-еловые леса с примесью осины и берёзы, с разным участием и возрастом пихты в составе

древостоев, низкогорные черневые леса, припоселковые кедровники с пихтовым подростом, а также городские насаждения пихты [Мизеева и др., 2012]. Наибольшей численности и встречаемости уссурийский полиграф достигает в монопородных пихтовых древостоях, однако, способен наращивать численность, достаточную для атак внешне здоровых деревьев, даже в насаждениях с единичным присутствием пихты.

Биология

Процесс образования короедной семьи у вида *P. proximus* практически не изучен. Можно говорить о том, что он в общих чертах схож с прочими видами подсемейства Scolytinae, но в то же время имеет и ряд особенностей. Как и у большинства короедов, первым на заселяемое дерево прилетает самец (рис. 1, с), который начинает проделывать в коре входное отверстие. После начала втачивания самца на вырабатываемые им феромоны привлекается самка, которая образует с ним семью. Помимо биохимических аттрактантов, являющихся инструментом дистантного взаимодействия, при непосредственном контакте коммуникация между

взрослыми особями происходит посредством акустических сигналов, подаваемых с помощью стридуляционного аппарата, имеющегося у обоих полов этого вида [Sasacawa, Yutaka, 1983].

На одну семью приходится обычно два маточных хода. Исходя из этого косвенного признака, исследователи, ранее изучавшие биологию уссурийского полиграфа как в первичном [Yamaguchi, 1963; Tokuda et al., 2008], так и во вторичном [Кривец, 2012] ареалах, указывали на полигамный состав короедной семьи уссурийского полиграфа. Как показали результаты проведённых нами лабораторных экспериментов и натуральных наблюдений, семья *P. proximus* состоит из двух особей – одного самца и лишь одной самки, которая проделывает, как правило, два хода, однако встречаются семьи с одним, тремя и даже четырьмя маточными ходами. На стоячих деревьях они имеют преимущественно поперечное направление. Показатели плодовитости самки для Западно-Сибирского региона составляют 45.2 ± 15.3 яиц. Полученные данные соответствуют таковым в первичном ареале в момент вспышки массового размножения в 1955 г. в нарушенных тайфуном елово-пихтовых лесах Японии, где плодовитость самок (в пересчёте на моногамность семьи полиграфа) составляла на буреломных и ветровальных деревьях пихты сахалинской в среднем 46 яиц [Yamaguchi, 1963]. Яйца самка откладывает по обе стороны хода, вылупившиеся из них личинки (рис. 1, а) проделывают перпендикулярные галереи по отношению к маточной. По окончании питания личинка выгрызает расширенную куколочную камеру, которая в зависимости от толщины коры более или менее погружена в заболонь. После отрождения молодые жуки проходят дополнительное питание под корой этого же дерева, в результате которого происходит созревание

половых продуктов. Каждый жук прогрызает собственное лётное отверстие [Nobuchi, 1966] и отправляется на поиски нового дерева.

В условиях Западной Сибири, как и в первичном ареале [Куренцов, 1941; Криволицкая, 1958, 1973], наблюдается проявление бивольтинности вида. Основная часть популяции проходит развитие более или менее одновременно, однако наблюдается смешанность генераций. В течение всего вегетационного периода можно наблюдать одновременно как вбурывающихся в дерево жуков, так и семьи с личинками, куколками (рис. 1, б) и даже молодыми жуками. При наблюдении в лабораторных условиях в садках при значениях температуры $21.8 \pm 0.3^\circ \text{C}$ и влажности $84.5 \pm 2.3\%$ с момента начала втачивания жуков под кору пихтовых отрезков до вылета первых молодых жуков проходит около 50 дней, массовый лёт жуков начинается примерно на пять суток позже. Факультативная диапауза происходит под корой кормового дерева. В основном, на зимовку в массе уходят жуки молодого поколения, но также под корой остаются не закончившие развитие личинки и куколки. Численность личиночной стадии может составлять треть от общего числа зимующих насекомых, довольно успешно перенося при этом зимние отрицательные температуры до -37.3°C [Кривец, 2012]. Хотя более ранние данные по успешности зимовки в Западной Сибири отсутствуют, можно предположить, что приведённые температурные значения не являются порогом морозостойкости вида. Согласно архивным температурным данным с момента обнаружения инвазионного вида по настоящий момент на территории Томской области значения зимних температур максимально опускались до -48.7°C (30.12.2009), и так же не остановили дальнейшего развития очагов вредителя.

Фенология

Сроки начала весеннего лёта жуков уссурийского полиграфа в природе зависят от микроклиматических условий местообитания, а его длительность и интенсивность обусловлена погодными условиями в этот период для каждого конкретного года. Наиболее благоприятными для вылета жуков являются дни с солнечной безветренной погодой и температурой воздуха выше $+15^{\circ}\text{C}$, а такие негативные факторы, как ветер, пасмурная погода, атмосферные осадки, могут на время прервать вылет молодых жуков и в целом растянуть или сдвинуть сроки лёта [Криволицкая, 1958]. Например, в 2008 г. в Томской области жуки уссурийского полиграфа в феромонные ловушки летели с момента начала их экспонирования – 13 мая – по начало июня [Кривец, 2012]. Подобный дружный лёт жуков объясняется малым количеством осадков в описываемый период – всего 47% от среднемесячной нормы и достаточно высокой температурой. Начиная с 7 мая и до конца месяца было 12 дней без осадков с дневной температурой, превышающей $+15^{\circ}\text{C}$. Для сравнения, данные 2013 г. указывают на значительно более позднее начало массового лёта жуков по причине неблагоприятных погодных условий. В мае этого года было всего два дня с подходящей погодой, тем не менее, были отмечены единичные вбуравливающиеся жуки, успевшие вылететь и найти дерево для заселения за этот промежуток времени. Массовый вылет уссурийского полиграфа начался лишь с конца первой декады июня, когда установились достаточно тёплые солнечные дни, и длился несколько недель. По этой причине, если в годы с тёплой весной в августе наблюдается формирование второй генерации, то в 2013 г. в пихтарниках Томской области в этот период отмечалось массовое окукливание личинок первого поколения, что указывает на наличие фенологического сдвига развития семей на целый месяц.

Кормовые растения

Некоторые истинные короеды являются полифагами, они способны заселять древесные растения, принадлежащие к различным отделам, как например родственный уссурийскому полиграфу вид *Polygraphus grandiclava* Thoms. – уникальный европейский вид, успешно развивающийся в естественных условиях как на представителях голосеменных растений *Pinus* spp., так и на розоцветных *Prunus* spp. [Avtzis et al., 2008]. Однако большинство представителей этой большой группы насекомых имеют хозяев в пределах одного рода или семейства. Учитывая их трофические предпочтения, можно предположить, что в качестве нового кормового объекта в условиях вторичного ареала заселению подвергнутся близкие его обычному хозяину растения в пределах этих же таксономических единиц [Haack, 2006]. Как один из многочисленных примеров подобного поведения – завезённый в Азию из Северной Америки *Dendroctonus valens* LeConte. Лубоед, питавшийся в родном ареале на жёлтой сосне *Pinus ponderosa*, в качестве новой кормовой породы во вторичном ареале выбрал китайскую красную сосну *P. tabuliformis* [Smith, 1961; Yin, 2000; Miao et al., 2001]. Смена кормовой породы в случае инвазии *P. proximus* произошла по этому же пути.

Массовому заселению этим короедом подвергаются исключительно представители рода пихта *Abies* Er.: белокорая *A. nephrolepis* Maxim., сахалинская *A. sachalinensis* Mast. и цельнолистная *A. holophilla* Maxim. Кроме этих видов уссурийский полиграф является основным консортом и для других эндемичных представителей этого рода, имеющих меньшие ареалы и встречающихся только на отдельных островах в Японии [Niijima, 1941]. В первичном ареале по литературным данным для *P. proximus* имеются упоминания и о единичных находках его поселений на деревьях из

Таблица 1. Виды деревьев, для которых отмечены трофические связи с *P. proximus*

Семейство	Род	Вид – растение-хозяин	Ареал совместного обитания
Pinaceae	<i>Abies</i> Mill.	¹ <i>A. nephrolepis</i> Maxim.	Приморский край, Япония
		² <i>A. holophilla</i> Maxim.	Приморский край
		¹ <i>A. mariesii</i> Mast.	Япония
		¹ <i>A. firma</i> Sieb. et Zucc.	Япония
		² <i>A. sachalinensis</i> Mast.	Сахалин
		³ <i>A. homolepis</i> Sieb et Zucc.	Япония (Хонсю, Сикоку)
		³ <i>A. veitchii</i> Lindl.	Япония (Хонсю, Сикоку)
		⁶ <i>A. sibirica</i> Ledeb.	Сибирь, Московская область
	<i>Picea</i> A. Dietr.	¹ <i>P. jezoensis</i> Carr.	Япония (Хоккайдо)
		³ <i>P. glehnii</i> Mast.	Япония
		⁴ <i>P. abies</i> Karst.	Ленинградская область
		** <i>P. obovata</i> Ledeb.	Сибирь
	<i>Pinus</i> L.	¹ <i>P. densiflora</i> Sieb. et Zucc.	Приморский край
		³ <i>P. koraiensis</i> Sieb. et Zucc.	Приморский край
		** <i>P. sibirica</i> Du Tour	Сибирь
** <i>P. sylvestris</i> L.		Сибирь	
<i>Larix</i> Mill.	¹ <i>Larix gmelinii</i> Kuzen.	Япония (Хоккайдо)	
	* <i>L. sibirica</i> Ledeb.	Сибирь	
<i>Tsuga</i> Carr.	³ <i>T. sieboldii</i> Carr.	Япония	
Cupressaceae	<i>Cryptomeria</i> D. Don	⁵ <i>C. japonica</i> D. Don	Япония

¹ Yoshinao Nijima, ² G.O. Krivoluzkaja, ³ Akira Nobuchi, ⁴ M. U. Mandelshtam, ⁵ Eckehard G. Brockhoff, ⁶ E.A. Chilaschaeva. * Виды, проверенные в лабораторных условиях в качестве кормовых растений, ** подтвержденные полевыми наблюдениями.

других родов семейства сосновые Pinaceae: *Picea*, *Pinus*, *Larix* и *Tsuga*. Среди кормовых пород уссурийского полиграфа в его нативном ареале отмечено 14 видов хвойных растений (табл. 1).

При проникновении уссурийского полиграфа в Ленинградскую область, из-за отсутствия в составе естественной региональной флоры представителей рода *Abies*, заселению подверглась ель европейская *Picea abies* [Мандельштам, Поповичев 2000]. В Московской области полиграф уже смог проявить себя в качестве именно пихтового вредителя, образовав локальный очаг массового размножения в искусственных насаждениях *A. sibirica* и *A. balsamea* в [Чилаксаева, 2008]. При описании этой находки автором было высказано мнение о предполагаемой прежде невозможности питания уссурийского полиграфа пихтой сибирской, которое ни в одном ранее датированном источнике не приводится, и представляется малообоснованным. Выбор инвайдером именно этих видов

деревьев в качестве новых кормовых пород вполне закономерен, поскольку филогенетически они очень близки к *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis* и находятся с ними в одной секции *Balsamea* [Farjon, Rushforth, 1989].

С момента обнаружения *P. proximus* в Сибири кроме пихты сибирской новых трофических связей для него зарегистрировано не было. Лабораторный эксперимент, проведенный нами в 2011 г. с заселением отрубков сибирских пород хвойных деревьев *Pinus sibirica* Du Tour., *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., показал потенциальную возможность освоения их уссурийским полиграфом [Керчев, 2012]. Во время полевых исследований в 2012 г. в очаге массового размножения *P. proximus* в Ларинском заказнике (Томская область) были обнаружены единичные поселения инвайдера на ветровальном дереве *Picea obovata*, на двух крупных буреломных сучьях и в комлевой части погибающего дерева *Pinus sibirica*, а так же на буреломной ветви *Pinus sylvestris*.

Данная находка подтверждает экспериментальные наблюдения и сделанное ранее предположение о возможности заселения уссурийским полиграфом вышеперечисленных хвойных пород, а также о том, что заселению вероятнее всего подвергнутся деревья, утратившие физиологическую устойчивость. Питание на новых для него хвойных породах, вероятнее всего, в данном насаждении связано с истощением пищевой базы и высокими значениями численности вредителя. Основным хозяином для уссурийского полиграфа на территории Западной Сибири, скорее всего и впредь останется пихта сибирская. Вытеснить довольно агрессивных нативных стволовых дендрофагов, исконно обитающих на этих породах, ему тоже, скорее всего, не удастся. Новые трофические связи для уссурийского полиграфа интересны с несколько другой точки зрения. Официально зарегистрированный карантинной службой Новой Зеландии факт завоза *P. proximus* из Японии на паллете, изготовленном из суги *S. japonica* (ранее не отмечаемой для него кормовой породы) [Brockerhoff, 2003], указывает на необходимость рассмотрения транспортировки вышеперечисленных пород в неокорённом виде в качестве потенциальных векторов дальнейшего распространения инвайдера.

Демографические показатели

Из числа немногочисленных работ, посвящённых виду *P. proximus* всего несколько затрагивали вопрос его демографических показателей [Yamaguchi, 1963; Криволицкая, 1958; Чилахсаева, 2008]. Лишь для Западно-Сибирского региона, а именно для Томской области они описывались наиболее подробно [Кривец, Анисимов, 2011; Кривец и др., 2011; Мизеева и др., 2012; Кривец, 2012]. По причине малой изученности биологии вида, как уже было упомянуто выше, в данных работах такие показатели, как

короедный запас самок и родительского поколения в целом, завышены, а продукция наоборот занижена в среднем в 1.5 раза. Хотя численность родительского поколения максимально в действительности может быть немногим более 26 000 жуков, а не 40 000, как указывалось ранее [Кривец, 2012], значения численности их потомства превосходят эти показатели в среднем в 6–7 раз. Учитывая потенциальную плодовитость самок, эти значения могли бы быть в среднем в три раза выше, чем наблюдается на практике, но, судя по всему, сказывается влияние на преимагинальные стадии негативных биотических и абиотических факторов.

Как показывают наблюдения в очагах *P. proximus*, его демографические показатели сильно варьируют между деревьями. Так, при анализе зависимости средней плотности поселения семей *P. proximus* от диаметра дерева, была выявлена заметная положительная корреляция (рис. 2).

Эта особенность могла бы быть объяснена тем, что на деревьях большего диаметра имеющийся более толстый слой луба позволяет нивелировать негативное воздействие внутривидовой конкуренции за пищевую субстрат. Тем не менее, учитывая тот факт, что личинки полиграфа питаются тканями луба в пограничном слое с заболонью, вероятнее всего, большая плотность поселений на этих деревьях связана с механизмом поэтапного освоения более устойчивых к атакам короедов кормовых объектов по мере нарастания популяции. В момент низких демографических значений вредителя заселению подвергаются деревья с сильно ослабленной защитной реакцией или вовсе ее утратившие (бурелом, ветровал, а так же угнетённый подрост). По мере прироста популяции короеды становятся способными преодолевать устойчивость здоровых деревьев. К моменту наивысших значений

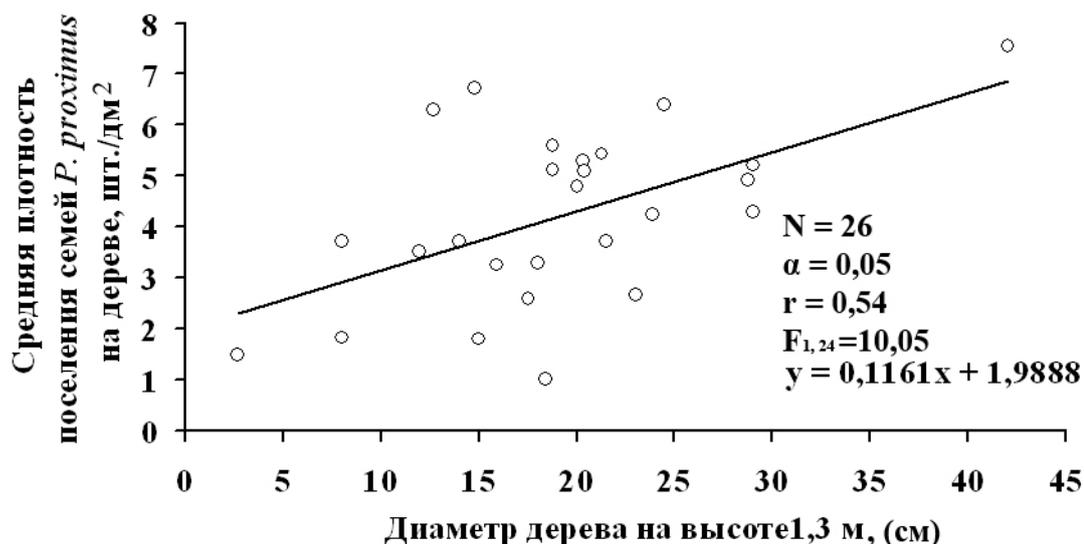


Рис. 2. Зависимость плотности поселений семей *P. proximus* от диаметра дерева.

Таблица 2. Абсолютные минимальные и максимальные значения демографических показателей *P. proximus* Blandf. из расчёта на одно дерево, отмеченные в различных западносибирских очагах инвазии

Показатель	Очаги инвазии		
	Томский	Новосибирский	Горноалтайский
Плотность поселения семей (шт. / дм ²)	2.7–7.5	1.5–6.3	3.7–5.3
Короедный запас жуков родительского поколения (шт. / дерево)	5136–26190	1108–8208	787–3910
Продукция (молодое поколение) (шт. / дм ²)	37–90*	1.8–19.1	8.8–64.7

* По данным С.А. Кривец [2012].

численности популяции заселению подвергаются оставшиеся в насаждении крупномерные деревья. Кроме того, ослаблению здоровых деревьев способствует переносимый короедом агрессивный симбионтный офиостомовый гриб *Grosmannia aoshimae* Masuya & Yamaoka, описанный ещё из первичного ареала полиграфа [Ohtaka et al., 2006] и обнаруженный в регионах его инвазии, в том числе и в Западной Сибири [Пашенова и др., 2011; Пашенова и др. 2012 а, б].

Если такой показатель, как короедный запас жуков родительского поколения на дерево, на определённых стадиях развития очага находится в непосредственной зависимости от

размеров самого дерева, то плотность поселения семей, а также короедный прирост как показатель их продуктивности, находятся в непосредственной зависимости от состояния популяции короеда в насаждении и регионе в целом (табл. 2).

Как видно из таблицы значения демографических показателей сильно варьируют, как внутри, так и между регионами инвазии. Вероятнее всего эти различия могут быть обусловлены различной длительностью действия очагов, их неоднородной лесопатологической обстановкой, а так же различиями в природно-климатических условиях регионов и погодными условиями.

Таблица 3. Насекомые-хищники уссурийского полиграфа в Западной Сибири

Отряд	Семейство	Вид
Hemiptera	Anthoridae	<i>Scoloposcelis pulchella</i> Zett.
Coleoptera	Elateridae	<i>Denticollis varians</i> Germ.
	Colydiidae	<i>Lasconotus jelskii</i> Wank.
	Monotomidae	<i>Rhizophagus dispar</i> Payk.
	Cleridae	<i>Thanasimus femoralis</i> Zett.
		<i>T. formicarius</i> F.
	Nitidulidae	<i>Eपुरaea longipennis</i> Sjöberg
		<i>E. pallescens</i> Steph.
		<i>Glischrochilus quadripunctatus</i> L.
	Laemophloeidae	<i>Leptophloeus alternans</i> Er.
	Histeridae	<i>Plegaderus vulneratus</i> Panz.
		<i>Paromalus parallelepipedus</i> Herbst.
	Tenebrionidae	<i>Corticeus fraxini</i> Kug.
		<i>C. sutoralis</i> Pauk.
		<i>C. linearis</i> Fabr.
Staphilinidae	<i>Phloeopora testacea</i> Mann.	
	<i>Nudobius lentus</i> Grov.	
	<i>Phloeonomus lapponicus</i> Zett.	
	<i>Placusa depressa</i> Maeklin.	
Diptera	Lonchaeidae	<i>Zabrachia pusilla</i> J.
	Dolichopodidae	<i>Medetera penicillata</i> Neg.
	Xylophagidae	<i>Xylophagus</i> sp.
Hymenoptera	Formicidae	<i>Formica rufa</i> L.
		<i>Lasius niger</i> L.

Естественные враги

В исследовании очагов массового размножения уссурийского полиграфа в Западно-Сибирском регионе инвазии основное внимание среди естественных врагов было уделено насекомым хищникам и паразитоидам этого короеда, выделяющимся среди прочих групп организмов своими поисковыми способностями и многочисленностью. Для сравнения птицы, непосредственно питаются взрослыми жуками или преимагинальными стадиями, оказывают, по-видимому, крайне незначительное влияние на численность вредителя. Так, для первичного ареала имеется лишь единственное упоминание об обнаружении 2 имаго *P. proximus* среди прочих дендрофагов в желудке синей мухоловки *Cyanoptila cyanomelana* Temminck [Криволицкая, 1958]. Наибольшее влияние на численность инвазионного короеда среди птиц косвенно оказывают дятлы, во время поисков ими крупных личинок усачей рода *Monochamus* sp. Как указывал А.И. Куренцов [1941], в

результате деятельности дятлов происходит негативное для короедов изменение микроклиматических условий под корой, увеличивается освещённость, влажность, скорость высыхания луба, а так же возрастает вероятность проникновения под кору хищников и паразитов.

На территории Западной Сибири нами было зарегистрировано 24 вида насекомых-хищников уссурийского полиграфа (табл. 3).

Из хищных жуков в ходах полиграфа наиболее часто встречались личинки *Thanasimus femoralis* Zett и *Nudobius lentus* Grov. Среди хищных двукрылых наиболее распространён вид *M. penicillata* Neg., который справедливо можно назвать облигатным хищником *P. proximus*. Личинки этой хищной мухи встречаются практически на каждом заселённом инвайдером дереве. Этот ранее не известный для Западной и Центральной Сибири вид, очевидно, был завезён совместно с *P. proximus* с Дальнего Востока и на данный момент выступает в качестве

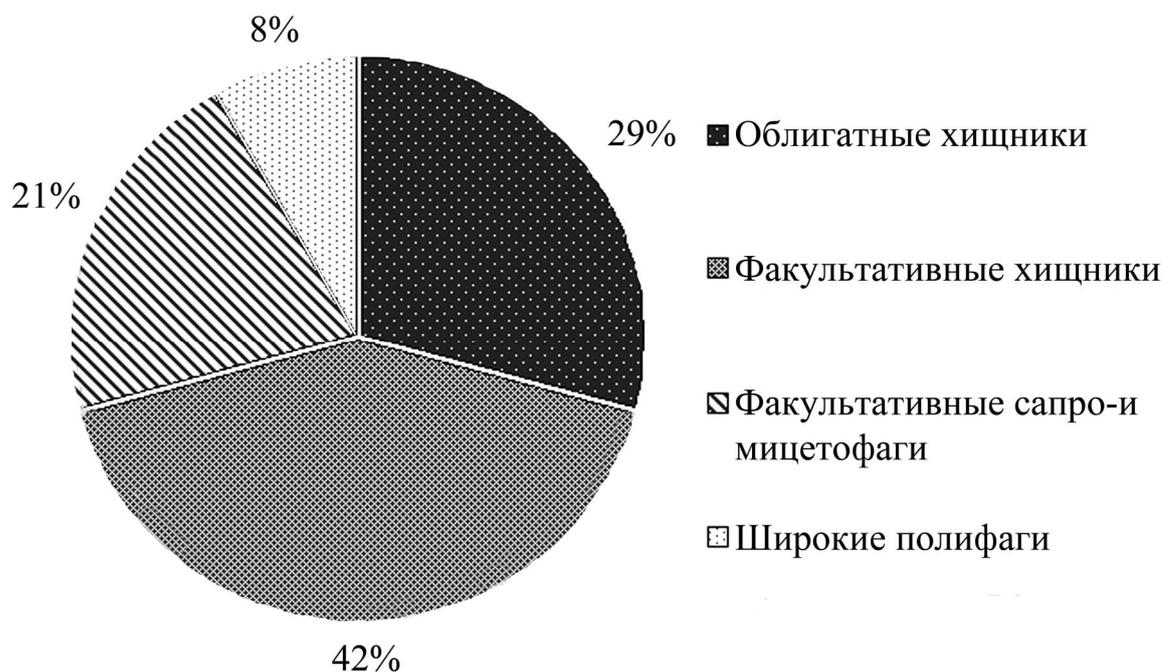


Рис. 3. Трофическая специализация насекомых, хищничающих в ходах уссурийского полиграфа в Западной Сибири.

одного из важнейших регуляторов его численности [Negrobov, 1970; Керчев, Негроров, 2012].

Среди насекомых, приуроченных к ходам уссурийского полиграфа, большую часть составляют факультативные хищники, в отличие от следующей группы, являющиеся в основном плотоядными. Наиболее характерными представителями этой трофической группы выступают представители семейств Tenebrionidae, Laemophloeidae, Colydiidae, Staphilinidae и Histeridae.

Помимо облигатных и факультативных хищников, к ходам инвазионного короеда приурочена ещё одна трофическая группа насекомых – факультативные сапро- и мицетофаги. Эти группы насекомых объединены вместе по той причине, что их рацион в основном составляют органические остатки, грибы, продукты разложения коры, но они могут иногда питаться яйцами и даже личинками короедов [Никитский, 1980]. К этой группе насекомых отнесены жесткокрылые из семейств: Nitidulidae, Monotomidae и некоторые Staphilinidae.

Трофическая группа широких полифагов, выступающих в качестве хищников *P. proximus*, представлена в Западной Сибири двумя видами муравьёв *Lasius niger* L. и *Formica rufa* L. Несколько рабочих особей первого вида были замечены за сбором имаго *P. proximus*, покидавших места зимовки на буреломном дереве в Аксёновском припоселковом кедровнике Томской области. Муравьи *F. rufa* выносили куколок и личинок короеда в месте обдира коры на заселённом полиграфом пихте в окрестностях пос. Усть-Лебедь Республики Алтай. Роль муравьёв в регуляции численности инвазионного короеда крайне незначительна.

Соотношение упомянутых трофических групп показано на рисунке 3.

Среди паразитических насекомых, связанных с уссурийским полиграфом во вторичном ареале в Западной Сибири, на данный момент было отмечено всего два широко распространённых палеарктических представителя сем. Pteromalidae: наиболее обильный вид – *Dinotiscus eupterus* Walk. и встречающийся спорадически – *Roptrocerus mirus* Walk. Из-за своей распространённости и

многочисленности *D. eupterus* наряду с *M. penicillata* является одним из основных факторов снижения численности *P. proximus* в Сибири [Баранчиков и др., 2012]. Этот паразит преследует своего хозяина во всех стадиях обитания уссурийского полиграфа и был обнаружен на заселённых полиграфом деревьях даже вблизи высотной границы произрастания пихты на Алтае.

Несмотря на высокое видовое разнообразие, и даже на наличие более или менее специализированных видов хищников и паразитов, результативный эффект естественных врагов в снижении численности инвазийного короеда недостаточно высок. К примеру, в очаге массового размножения уссурийского полиграфа в Ларинском ландшафтном заказнике в Томской области даже массовые виды, численность которых на отдельных деревьях может составлять для *Thanasimus femoralis* 0.4 личинки /дм², *M. penicillata* – 6.9 личинки /дм², *D. eupterus* – 33.6 куколок и личинок /дм², не способны сдерживать популяцию короеда. Низкая эффективность естественных врагов вероятнее всего объясняется двумя причинами – конкуренцией и медленным нарастанием численности. Негативное влияние конкуренции проявляется в уничтожении насекомыми-хищниками личинок паразитов, внутри и межвидовой конкуренцией между хищниками, личинки которых зачастую уничтожают друг друга. Кроме того, адекватному нарастанию численности хищников по отношению к росту популяции короедов препятствует их моновольтинность, а на численности бивольтинных паразитов опять же сказывается сдерживающее воздействие хищников.

Выводы

Стремительная деградация пихтовых лесов, происходящая на протяжении последнего десятилетия в Сибири, в значительной степени обусловлена

инвазией короеда *Polygraphus proximus*. Проведённые исследования в очагах его массового размножения на территории Западной Сибири показали, что инвазионный короед проникает за своей новой кормовой породой *Abies sibirica* Ledeb во все естественные лесные сообщества, где она произрастает. Успешному продвижению в регионы с суровыми климатическими условиями способствуют биологическая устойчивость вида к низким температурам и его бивольтинность.

Установленная в лабораторных условиях способность уссурийского полиграфа проходить полное развитие и на других хвойных растениях сибирской тайги – сосне сибирской кедровой *Pinus sibirica* Du Tour, сосне обыкновенной *P. sylvestris* L. и ели *Picea obovata* Ledeb. в 2012 г. была зарегистрирована также в естественных условиях. Выявленные новые трофические связи указывают на высокую экологическую пластичность вида, а также на вероятность его дальнейшего распространения из регионов, в которых он отмечен на неокорённой древесине представленных пород.

Стремительное нарастание численности короеда в очагах происходит из-за высокой продуктивности жуков, тем не менее, данные наблюдений в различных очагах указывают на то, что потенциально эти показатели могли бы быть выше, но очевидно на популяции инвазионного короеда оказывают влияние различные негативные факторы, в том числе и насекомые-энтомофаги.

Среди естественных врагов уссурийского полиграфа в Западной Сибири выявлены 2 вида личиночных эктопаразитов, а также многочисленные насекомые – облигатные и факультативные хищники. Наиболее массовый в регионе инвазии хищник уссурийского полиграфа – *Medetera penicillata* Neg. (Dolichopodidae), очевидно, завезён в Западную Сибирь совместно с *P. proximus*. Наряду с

наиболее многочисленным эктопаразитом *Dinotiscus eupterus* Walk., он является одним из основных регуляторов численности уссурийского полиграфа в регионе инвазии.

Результаты исследований указывают на то, что в процессе инвазии уссурийский полиграф стал полноправным членом фауны Западной Сибири, где он успешно акклиматизировался и приобрёл устойчивые трофические связи, как с кормовой породой, так с паразитами и хищниками.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность специалистам по группам: Е.В. Целих (сем. Pteromalidae), А.С. Бабенко (сем. Staphilinidae), А.Г. Кирейчуку (сем. Nitidulidae) и О.П. Негрбову (сем. Dolichopodidae) за проведённую проверку определений и идентификацию видовой принадлежности насекомых, собранных в очагах уссурийского полиграфа.

Работа поддержана РФФИ (грант № 12-04-00801-а).

Литература

Баранчиков Ю.Н. Козволюционные аспекты инвазийности лесных дендрофильных насекомых // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2010. Вып. 192. С. 30–39.

Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А. О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Материалы XIV / Отв. ред. В.В. Анюшин. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО ХГУ им. Н.Ф. Катанова. 2010. Т. 1, вып. 14. С. 50–52.

Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А., Петько В.М., Керчев И.А., Мизеева А.С., Анисимов В.А. В погоне за полиграфом уссурийским *Polygraphus proximus* Blandf. // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО «Хакасский гос. ун-т

им. Н.Ф. Катанова». 2011а. Т. 1, вып. 15. С. 52–54.

Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А., Акулов Е.Н., Кривец С.А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса, 2011б. № 4 (80). С. 78–81.

Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Целих Е.В. Паразиты инвазийного короеда *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в очагах его массового размножения в Красноярском крае // XIV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012. Материалы съезда. СПб., 2012. С. 42.

Дгебуадзе Ю.Ю. Десять лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 1–6.

Катаев О.А., Поповичев Б.Г. Лесопатологические обследования для изучения стволовых вредителей в хвойных древостоях: Учебное пособие. СПб.: СПб ЛТА, 2001. 72 с.

Керчев И.А. Экспериментальное исследование возможности возникновения новых трофических связей полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 3 (19). С. 169–177.

Керчев И.А., Негрбов О.П. *Medetera penicillata* Negrobov, 1970 (Diptera: Dolichopodidae) в сибирских очагах массового размножения уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) // Евразийский энтомологический журнал. 2012. № 11 (6). С. 565–568.

- Кривец С.А. Заметки по экологии уссурийского полиграфа в Западной Сибири // Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ. 2012. Вып. 200. С. 94–105.
- Кривец С.А., Анисимов В.А. Популяционные показатели уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в пихтовых лесах Томской области // Мат. III молодежной школы-семинара с международным участием «Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных». Томск. 2011. С. 76–79.
- Кривец С.А. Керчев И.А. Уссурийский полиграф – новый опасный вредитель хвойных лесов в Томской области // ГЕО – Сибирь – 2011. Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью: сб. ст. Новосибирск, 2011. Т. 3. Ч. 2. С. 211–215.
- Кривец С.А., Керчев И.А., Кизеев Ю.М., Кожурин М.А., Козак Р.Г., Филимонов М.Н., Чемоданов А.В., Чугин В.С. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в пихтовых лесах Томской области // Болезни и вредители в лесах России: XXI век: Матер. Всеросс. конф. и V ежегодных Чтений памяти О.А. Катаева, Екатеринбург, 20–24 сентября 2011 г. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2011. С. 53–55.
- Криволицкая Г.О. Короеды острова Сахалина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 196 с.
- Криволицкая Г.О. Отряд Coleoptera – жесткокрылые, или жуки // Энтомофауна Курильских островов. Л.: Наука, 1973. С. 56–143.
- Криволицкая Г.О. Сем. Scolytidae – Короеды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки / Под общей редакцией П.А. Лера. Владивосток, 1996. С. 312–373.
- Куренцов А.И. Короеды Дальнего Востока СССР // Под ред. Н.Я. Кузнецова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 234 с.
- Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области // Энтومол. обозр. 2000. Т. 79, вып. 3. С. 599–618.
- Мизеева А.С., Титова К. Г., Кривец С.А. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в городских насаждениях Томска // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: Программа всероссийской конференции с международным участием. Красноярск. 2012. С. 65–68.
- Никитский Н.Б. Насекомые хищники короедов и их экология. М.: Наука, 1980. 236 с.
- Пашенова Н.В., Баранчиков Ю.Н., Петько В.М. Агрессивные офиостомовые грибы из ходов полиграфа уссурийского // Защита и карантин растений. 2011. № 6. С. 31–33.
- Пашенова Н.В., Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Бабичев Н.С. Фитопатогенная активность грибов, переносимых уссурийским полиграфом в пихтовых лесах Южной Сибири // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Мат-лы VIII международной конференции. Ульяновск, 2012а. С. 148–153.
- Пашенова Н.В., Петько В.М., Керчев И.А., Бабичев Н.С. Перенос офиостомовых грибов уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в Сибири // Известия СПбЛТА. 2012б. Вып. 200. С. 213–220.
- Чилахсаева Е.А. Первая находка *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области // Бюллетень Московского

- общества испытателей природы. Отдел биологический. 2008. Том 113, вып. 6. С. 39–42.
- Avtzis D., Knizek M., Hellrigl K., Stauffer C. *Polygraphus grandiclava* (Coleoptera: Curculionidae) collected from pine and cherry trees: A phylogenetic analysis // Eur. J. Entomol. 2008. Vol. 105. P. 789–792.
- Baranchikov Y., Akulov E., Astapenko S. Bark beetle *Polygraphus proximus*: a new invader on *Abies* species in Siberia and European Russia [Text] // Proceedings. 21st U.S. Department of Agriculture Interagency research forum on invasive species 2010; Annapolis, MD // Gen. Tech. Rep. NRS-P-75. – Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. 2010. P. 64–65.
- Brockerhoff EG, Knížek M, Bain J. Checklist of indigenous and adventive bark and ambrosia beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) of New Zealand and interceptions of exotic species (1952–2000) // New Zealand Entomologist. 2003. Vol. 26, 29–44.
- Brockerhoff E.G., Bain J, Kimberley M, Knizek M. Interception frequency of exotic bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytinae) and relationship with establishment in New Zealand and worldwide // Canadian Journal of Forest Research. 2008. Vol. 36. P. 289–298.
- Farjon A., Rushforth K.D. A classification of *Abies* Miller (Pinaceae) // Notes of the Royal Botanic Garden Edinburgh. 1989. 46(1). P. 59–79.
- Gninenko, U.I., Czilasazajeva, E.A., Klukin, M.S. Nowe zagrożenie dla lasów Europy kornik ussuryjski (*Polygraphus proximus*) // Gospodarka leśna. GŁOS LASU. 2012. Vol. 9. P. 19.
- Haack R.A. Exotic bark- and wood-boring Coleoptera in the United States: recent establishments and interceptions // Canadian Journal of Forest Research. 2006. Vol. 36. P. 269–288.
- Jiafu Hu, Sergio Angeli, Stefan Schuetz, Youqing Luo, Ann E. Hajek Ecology and management of exotic beetle *Anoplophora glabripennis* // Agricultural and Forest Entomology. 2009. Vol. 11. P. 359–375.
- Miao Z.W., Chou W.M., Huo F.Y., Wang X.L., Fang J.X., Zhao M.M. Biology of *Dendroctonus valens* in Shanxi Province // Shanxi For. Sci. Tech. 2001. Vol. 23. P. 34–37.
- Negrobov O.P. A contribution to the knowledge of *Medetera* of Japan (Dolichopodidae, Diptera) // Insecta Matsumurana. 1970. Suppl. 9. P. 1–7.
- Niijima Y. Revision und neubeschreibung der *Polygraphus*-Arten (Coleoptera, Ipidae) in Japan // Insecta Matsumurana. 1941. Vol. 15(4). S. 123–135.
- Nobuchi, A. Bark-beetles injurious to pine in Japan // (in Japanese with English summary Bull. Gov. For. Exp. Sta. 1966. Vol. 185 P. 1–50.
- Ohtaka N., Masuya H., Yamaoka Y., Kaneko S. Two new *Ophiostoma* species lacking conidial states isolated from bark beetles and bark beetle-infested *Abies* species in Japan // Can. J. Bot. 2006. № 84. P. 282–293.
- Piel F., Gilbert M., De Canniere C., Gregoire JC. Coniferous round wood imports from Russia and Baltic countries to Belgium. A pathway analysis for assessing risks of exotic pest insect introductions // Divers Distributions / 14:318–328. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00390.x.
- Sasacawa S., Yutaka Y. Stridulatory Organs of the Japanese Pine Bark Beetles (Coleoptera, Scolytidae) // The Entomological Society of Japan. Kontyu, Tokyo. 1983. Vol. 51 (4). P. 493–501.
- Smith R.H. Red turpentine beetle // U.S. Dep. Agric. Forest Service, Washington, DC. 1961. 51 p.
- Tokuda M., Shoubu M., Yamaguchi D., Yukawa J. Defoliation and dieback of *Abies firma* (Pinacea) trees caused by *Pareudactus abietinus* (Coleoptera:

Curculionidae) and *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) on mountain Unzon, Japan // *Applied Ent. and Zool.* 2008. № 1. Vol. 43. P. 1–10.

Webber J.F. Insect vector behaviour and the evolution of Dutch elm disease // *Breeding, Conservation, and Disease Management* / Ed. C.P. Dunn. Kluwer, Boston. 2000. P. 47–60.

Yamaguchi H.. Survey and population studies of beetles in wind-swept areas in Hokkaido (II). Beetle infestations on wind-thrown trees in the second year, in 1955 // *Bull. Gov. For. Exp. Sta.* 1963. Vol. 151. P. 53–73.

Yin H.F. A synopsis of morphological and biological characters of *Dendroctonus valens* LeConte. // *Acta Zootaxonomica Sinica.* 2000. Sin. 251: 120.

**ECOLOGY OF FOUR EYED FIR BARK BEETLE
POLYGRAPHUS PROXIMUS BLANDFORD
(COLEOPTERA; CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE)
IN THE WEST-SIBERIAN REGION OF INVASION**

© 2014 Kerchev I.A.

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of SB of the RAS,
Tomsk 634021, Academic Avenue, 10/3; e-mail: ikea86@mail.ru

The results of the study on ecology of *P. proximus* in the West - Siberian invasion region are presented. The basic habitats of four eyed fir bark beetle, its biology and demographic characteristics in the area under study are established. In outbreak foci, the new trophic links for invader with Siberian spruce, Siberian stone pine and Scots pine are revealed. The list of *P. proximus* natural enemies in the Western Siberia is shown.

Key words: *Polygraphus proximus*, invasion, the Western Siberia, species ecology, new trophic links.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ПИТАНИЕ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*PUNGITIUS PUNGITIUS* LINNAEUS, 1758) БАССЕЙНА ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2014 Логинов В.В., Клевакин А.А., Морева О.А.,
Тарбеев М.Л., Баянов Н.Г., Дарсия Н.А.

Нижегородская лаборатория ФГБНУ ГосНИОРХ, Федеральное агентство по рыболовству РФ
Нижегород, 603116; gosniorh@list.ru

Поступила в редакцию 14.10.2013

В ихтиофауне Чебоксарского водохранилища и водоёмах его бассейна насчитывается 21 инвазионный вид. Одним из натурализовавшихся видов является девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L., 1758), которая в настоящее время осваивает территорию Средней и Верхней Волги. По нашему мнению, девятииглая колюшка является нежелательным вселенцем. В связи с этим морфологическая характеристика и внутривидовая фенотипическая изменчивость вида *P. pungitius*, расселяющегося в бассейне Чебоксарского водохранилища, представляют интерес с точки зрения популяционной экологии. *P. pungitius* благополучно натурализовалась в р. Ушаковка Нижегородской области. В 2011–2012 гг. колюшка была нами обнаружена в водотоках Сундырь и Малая Юнга Республики Марий Эл. При изучении морфометрии колюшки произведены промеры и расчёты 33 признаков у половозрелых и неполовозрелых особей. Изучено питание колюшек. Проведён сравнительный анализ по комплексу морфологических признаков (30) *P. pungitius* из локальных популяций бассейна Чебоксарского водохранилища (реки Ушаковка, М. Юнга, Сундырь) и «аборигенной» популяции (оз. Саранное и Гаванское о. Беринга (Командорские острова)).

Ключевые слова: инвазионные виды, популяции, девятииглая колюшка, морфологические признаки, половой диморфизм, реки бассейна Чебоксарского водохранилища, питание.

Введение

Создание каскада водохранилищ на р. Волге привело к структурным изменениям ихтиофауны – снизилась роль ценных видов и увеличилась доля мелкого частика. В числе прочих причин этому способствовала экспансия чужеродных видов, среди которых натурализовались в основном не осваиваемые промыслом в условиях водохранилищ виды. Одним из них является *P. pungitius* (L., 1758). Несмотря на то, что данный вид становится обычным в водоёмах Средней и Верхней Волги, многие стороны его экологии и биологии в водохранилищах практически не

изучены, а имеющиеся данные фрагментарны и не дают целостной картины. В данной статье рассматриваются морфологическая характеристика и питание *P. pungitius* бассейна Чебоксарского водохранилища.

Материалы и методы

Ранее некоторые аспекты биологии популяции *P. pungitius* бассейна Чебоксарского водохранилища были рассмотрены для популяции колюшки р. Ушаковка Нижегородской области [Клевакин и др., 2011]. В 2011–2012 гг. девятииглая колюшка была нами обнаружена в других реках бассейна Чебоксарского водохранилища –

Сундырь и Малая Юнга Республики Марий Эл. Для сравнительного анализа 10–30.08.2012 отловлено 37 экз. «аборигенной» популяции *P. pungitius* из озер Саранное и Гаванское о. Беринга (Командорские острова).

Ихтиологические исследования выполнялись по общепринятым методикам [Правдин, 1966; Дгебуадзе, 2001; Котляр, 2004]. Отлов производился сачком из хамсороса, ячеей 4 мм. Величины гидрохимических показателей определяли с помощью оборудования HANNA Instruments. Результаты измерений морфологических признаков *P. pungitius* обработаны в ППП Statistica 6.1. [Халафян, 2007; Уокенбах, 2008].

Обработка желудков *P. pungitius* на предмет питания производилась по стандартным методикам [Пирожников, 1953; Руководство..., 1961].

Характеристика водных объектов

Река Ушаковка является правым притоком 3-го порядка Чебоксарского водохранилища. Впадает в реку Валава в черте г. Лысково Нижегородской области. Длина реки 13 км. Площадь водосбора составляет 39.2 км². Количество притоков длиной менее 10 км – 2, количество прудов на водосборной площади – 2 [Охрана и рациональное использование малых рек..., 1985; Клевакин и др., 2011]. Подробные гидрохимические, гидрологические, гидрофизические данные по р. Ушаковка приведены в работе А.А. Клевакина и др. [2011].

Река Малая Юнга является притоком 1-го порядка Чебоксарского водохранилища, протекает в Горномарийском районе Республики Марий Эл. Устье реки находится на 2023-м км по правому берегу реки Волги. Длина реки составляет 24 км, площадь водосборного бассейна 79.5 км². Река протекает по слабо залесённой, заовраженной местности со сложным рельефом.

Отлов производился в верхнем течении р. М. Юнга у н. п. Сидуково

рядом с мостом на автомобильной дороге Виловатово – Пертнуры (табл. 1). На данном участке река имеет ручьевого характер, ширина 0.5–1.0 м, глубина 0.3–0.5 м, течение сильное. Дно местами каменистое, местами – сильно заиленное. Русло корытообразное, сильно извилистое. Водной растительности практически нет, в русле изредка встречаются куртины ежеголовника прямого, рдеста пронзённолистного, незабудки болотной.

Река Сундырь является притоком 1-го порядка Чебоксарского водохранилища, протекает в Горномарийском районе Республики Марий Эл и в Моргаушском районе Чувашской Республики. Устье реки находится на 1994-м км Волги. Длина реки составляет 35 км, площадь водосборного бассейна 342 км². Река протекает по слабо залесённой, заовраженной местности со сложным рельефом. Местами русло реки протекает в каньонах с высокими обрывистыми берегами.

Отлов производился в нижнем течении Сундыря у н. п. Паулкино выше моста на автомобильной дороге Виловатово – Паулкино, в устье небольшого ручья без названия – левобережного притока Сундыря (табл. 1). На данном участке река имеет ширину около 5 м, глубину до 1.5 м, течение слабое. Дно заиленное. Русло корытообразное, извилистое. Водной растительности практически нет. Ручей имеет ширину около 0.5 м, глубину до 0.5 м, дно сильно заилено, растительности в русле практически нет. Колюшка встречена в 2011 и 2012 гг. на одном и том же участке – в самом устье ручья.

Озеро Саранное является самым крупным озером на о. Беринга, имеет лагунное происхождение. Площадь водного зеркала 31.6 км². Средняя глубина составляет 14 м. Максимальная глубина 35 м. Для озера характерна летняя гомотермия. Электропроводность воды также практически не изменяется с глубиной и составляет

Таблица 1. Краткая характеристика водных объектов

Река (озеро), место отлова	Координаты: широта, °N, долгота, °E	T, °C	pH	O ₂ , мг/л	Электропро- водность, µS	Дно
Малая Юнга. У н.п. Сидуково, рядом с мостом	56°12'32" 46°30'45"	9.10	7.10	5.75	606	каменистое, местами заиленное
Сундырь. У н. п. Паулкино, выше моста	56°10'39" 46°44'22"	9.00	6.80	3.45	696	заиленное
Саранное	55°14'54" 166°09'16"	12.50	8.60	–	174	каменистое
Саранное. В районе Лощавых ручьёв	55°14'52" 166°09'13"	8.20	7.30	–	130	каменистое
Саранное. Ручей, впадающий в озеро	55°14'46" 166°08'20"	12.40	7.80	–	113	каменистое
Гаванское	55°13'42" 166°00'54"	17.80	7.00	–	1100	илистое
Гаванское. Ручей, впадающий в озеро	55°13'49" 166°04'15"	12.50	7.04	–	152	каменистое

173.5–174.5 µS. В озеро впадает 4 относительно крупных ручья (ручьи Лощавые и др.), вытекает одна река – р. Саранная. Дно реки каменистое, сложено мелкой и средней галькой и покрыто водной придонной растительностью.

Озеро Гаванское расположено в северной части о. Беринга на озёрно-аллювиальной долине. Второе по величине озеро на острове, площадью 4.74 км². Абсолютная отметка уровня 2.5 м. Средняя глубина составляет 1.2 м. Вода в озере солоноватая, имеет коричневый цвет, связанный с большим содержанием гумусовых веществ. Электропроводность – около 1100 µS. Во время высоких приливов океанские воды доходят до озера. Большая часть водной поверхности покрыта высшей водной растительностью. В озеро впадает около 30 небольших ручьёв и речка Запорная. Из оз. Гаванского

вытекает одна река – Гаванская – длиной 18 км. Донные отложения реки преимущественно иловые, местами – средняя и мелкая галька.

Результаты и обсуждение

Морфологическая характеристика *P. pungitius*

Подробная морфологическая характеристика *P. pungitius* приведена ниже (табл. 2). В таблице для сравнения приведены наши данные 2012 г. по морфологии *P. pungitius* из озёр Саранное и Гаванское (о. Беринга, Командорские о-ва). Данные приведены по объединённым выборкам самцов и самок.

При изучении морфометрии колюшки были произведены промеры и расчёты признаков у половозрелых и неполовозрелых особей (табл. 2).

Таблица 2. Морфологическая характеристика *P. ringitius* (наши данные)

Признаки	Р. Ушаковка Нижегородская область		Р. Малая Юнга Республика Марий Эл		Р. Сундырь Республика Марий Эл		Оз. Саранное, Гаванское Командорские о-ва	
	M±m	CV%	M±m	CV%	M±m	CV%	M±m	CV%
I	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина рыбы от начала головы до конца хвостового плавника, мм	46.40±1.485	12.40	49.27±0.604	5.48	45.20±2.437	12.05	53.30±2.038	12.09
Длина до начала хвостового плавника, мм	41.20±1.418	13.33	43.27±0.553	5.71	39.20±2.065	11.78	47.00±1.849	12.44
Масса рыбы, г	0.8±0.10	47.28	0.96±0.031	14.79	0.72±0.138	43.12	1.07±0.113	33.35
В % к длине тела (экстерьерные)								
Расстояние от начала головы до анального отверстия	59.83±0.512	3.31	57.29±0.530	4.14	59.17±0.568	2.14	57.84±0.434	2.37
Расстояние от конца хвоста до анального отверстия	54.34±0.560	3.99	55.85±0.384	3.08	56.99±0.977	3.83	52.56±0.846	5.09
Длина хвостового стебля	14.64±0.293	7.76	14.98±0.302	9.02	14.77±1.341	20.30	14.97±0.261	5.52
Длина хвостового плавника	13.56±0.316	9.03	13.73±0.196	6.40	15.28±0.532	7.79	14.58±0.247	5.37
Длина грудных плавников	15.33±0.256	6.48	15.50±0.174	5.01	16.05±0.507	7.06	15.98±0.230	4.56
Длина брюшных плавников	9.86±0.191	7.51	10.35±0.234	10.13	11.86±0.406	7.64	9.34±0.267	9.03
Длина основания II D	23.73±0.475	7.76	24.62±0.303	5.51	24.60±0.678	6.16	21.77±0.572	8.31
Длина основания I D	24.07±0.332	5.34	32.20±0.218	3.02	33.94±0.747	4.92	21.56±0.279	4.10
Расстояние между основанием грудного и анального плавников	28.91±0.661	8.86	30.04±0.406	6.04	28.05±1.538	12.26	30.19±0.733	7.68
Антерорсальное расстояние (от рыла до ID)	30.30±0.359	4.59	28.91±0.236	3.66	31.06±0.889	6.40	29.25±0.400	4.33
Постдорсальное расстояние	13.90±0.163	4.54	41.41±0.562	6.07	38.32±0.993	5.79	13.72±0.490	11.29
Наибольшая высота тела	18.13±0.260	5.55	18.22±0.256	6.18	17.61±0.331	4.21	17.57±0.286	5.15
Наибольшая ширина тела (там же)	11.55±0.229	7.67	11.37±0.140	5.52	10.48±0.468	10.00	11.24±0.234	6.59
Наименьшая высота тела (в хвостовом стебле)	2.74±0.062	8.84	2.54±0.045	8.07	3.12±0.080	5.72	2.55±0.035	4.39
Наименьшая ширина тела (конец анального плавника)	5.83±0.089	5.96	6.01±0.105	7.87	5.49±0.181	7.40	5.56±0.162	9.21
Длина головы	27.70±0.321	4.49	27.40±0.298	4.87	28.08±0.240	1.91	28.21±0.749	8.39
Длина кила	22.29±1.291	22.43	20.72±0.683	14.75	20.82±1.269	13.63	25.72±1.140	14.02

Продолжение табл. 2

I	2	3	4	5	6	7	8	9
В % к длине головы (пластические)								
Ширина головы (в плоскости бороздок щёк)	52.23±1.195	8.86	43.89±0.348	3.54	42.34±0.609	3.21	45.55±1.355	9.40
Высота головы (где измерялась ширина)	59.98±1.088	7.02	54.53±0.496	4.06	54.22±0.719	2.96	56.21±1.135	6.38
Ширина лба (в самом узком месте)	21.25±0.397	7.24	24.56±0.220	4.01	23.95±0.094	0.88	21.17±0.724	10.81
Диаметр глаза	25.72±0.300	4.52	26.63±0.219	3.68	27.50±0.567	4.61	25.80±0.598	7.33
Заглазничное пространство	45.10±0.434	3.73	46.46±0.317	3.05	44.57±0.379	1.90	45.52±1.007	7.00
Длина рыла	26.43±0.520	7.62	26.19±0.203	3.47	27.28±0.389	3.19	27.60±0.760	8.71
Счётные								
Число лучей I D	9.80±0.106	4.22	9.80±0.116	5.33	10.00±0.316	7.07	10.40±0.221	6.72
Число лучей II D	10.93±0.118	4.18	10.45±0.169	7.26	10.00±0.316	7.07	9.70±0.152	4.97
Число лучей в анальном плавнике	9.86±0.215	8.45	9.75±0.099	4.55	9.80±0.200	4.56	8.70±0.260	9.46
Число лучей в грудном плавнике	9.93±0.066	2.59	10.05±0.050	2.22	10		10	
Возраст, лет			3				2-3	
N, экз.	15		20		5		10	
Показатель внутривидового разнообразия, μ	26.1±2.60		26.2±2.20		26.5±4.28		26.2±3.12	
Доля редких морф., h	0.1±0.06		0.1±0.06		0.1±0.05		0.1±0.06	

В результате исследования меристических признаков установлено: число лучей в спинном плавнике I D составляло 9–11, II D составило 8–12, в анальном A соответственно 7–12, грудном P 10–12. Количество тычинок на первой жаберной дуге 10–12. Позвонок туловищных 12–14 и хвостовых 18–21.

Для интегральной характеристики морфологической структуры рассматриваемых локальных популяций *P. pungitius* использованы показатели внутривидового разнообразия u и доля редких морф h [Животовский, 1980]. Как следует из таблицы 2, как по u , так и по h , популяции *P. pungitius* бассейна Чебоксарского водохранилища и «аборигенная» популяция о. Беринга Командорских о-вов между собой не различаются в любом сочетании.

Используя приближённый критерий u [Животовский, 1980], мы смогли оценить статистическую значимость различий между популяциями по среднему числу морф и доле редких морф. Полученный критерий u сравнивали с соответствующими уровнями по таблице нормального распределения. Так как величина u оказалась меньше 1.96, то различий между популяциями *P. pungitius* по среднему числу фенотипов и доле редких морф нет.

При выяснении вопроса о наличии у *P. pungitius* полового диморфизма материал подбирали таким образом, чтобы исключить влияние возрастной изменчивости. Для выявления возможных морфологических различий по комплексу признаков между самками и самцами колюшки было исследовано 21 и 25 особей соответственно. Вследствие того, что не все признаки подчинялись нормальному распределению, был использован непараметрический дискриминантный анализ (модуль GDA Statistica 6.1). Использовались статистические критерии: Уилкса и рассчитывающийся на его основе F – критерий значимости; квадраты расстояний Махаланобиса;

стандартизированная оценка параметра (β), его уровни значимости. Анализ гендерных различий двух возрастов ($0+ - 1+$ и $2+ - 3+$) *P. pungitius* с помощью критерия Уилкса и оценки статистической значимости расстояний между классами объектов-расстояний Махаланобиса показал, что между самцами и самками не наблюдается статистически значимых различий по комплексу из 30 морфологических признаков. Отсутствие полового диморфизма позволило для дальнейшего статистического анализа использовать объединённые выборки колюшки.

Для выявления размерно-возрастной изменчивости *P. pungitius* выделены группы рыб по длине и возрасту (табл. 3).

Это дало возможность проследить, как меняются меристические и пластические признаки с возрастом и увеличением длины тела. Из данных табл. 3 видно, что изменчивость отдельных размерно-возрастных групп одинакова. Исключение составляет один признак – постдорсальное расстояние. У особей 23–49 мм коэффициент вариации $CV, \% = 53.16$; у рыб 49–60 мм $CV, \% = 35.33$ по этому признаку наблюдается гетерогенность (табл. 3; выделено жирным шрифтом). Известно, что совокупность считается однородной, если $CV, \% > 33$ для распределений, близких к нормальному. Практически $CV, \%$ даёт совершенно правильное представление об изменчивости ряда: чем оно меньше, тем ряд теснее расположен около средней величины [Филипченко, 2012].

Из табл. 3 видно, что $CV, \%$, как показатель изменчивости признаков, открывает иную возможность анализа ситуации, когда переход из одних условий обитания в другие вызывает резкие перестройки фенотипа. Так, кроме постдорсального расстояния, ряд признаков, изменчивость которых тесно связана с внешними условиями обитания, так же претерпели изменения. Длина хвостового стебля между двумя

Таблица 3. Морфометрические признаки размерно-возрастных групп девятиглой колюшки (*P. pungitius*) бассейна Чебоксарского водохранилища

Признак	Длина, мм					
	23-49 (0+ - 1+)			49-60 (2+ - 3+)		
	M±m	CV, %	N, экз.	M±m	CV, %	N, экз.
1	2	3	4	5	6	7
1. Длина рыбы от начала головы до конца хвостового плавника, мм	44.00±0.505	9.33		51.61±0.610	5.54	
2. Длина рыбы до начала хвостового плавника. мм	38.62±0.442	9.31		45.45±0.630	6.50	
3. Масса рыбы, г	0.70±0.020	23.32		1.07±0.054	23.80	
4. Число лучей I D	9.84±0.061	5.11	66	9.95±0.103	4.87	22
5. Число лучей II D	10.51±0.092	7.12		10.40±0.169	7.65	
6. Число лучей в анальном плавнике (A)	9.60±0.088	7.50		9.50±0.234	11.59	
7. Число лучей в грудном плавнике (P)	10.01±0.015	1.22		10.00±0.065	3.08	
8. Тычинок на первой жаберной дуге	11.50±0.194	5.86	12	11.50±0.194	5.86	12
9. Позвонков туловищных	13.50±0.114	4.31	26	13.64±0.132	3.64	14
10. хвостовых	19.19±0.124	3.30	26	19.64±0.199	3.79	14
	В % длины тела					
11. Расстояние от начала головы до анального отверстия	57.31±0.651	6.43		58.80±0.945	5.79	
12. Расстояние от конца хвоста до анального отверстия	53.89±0.734	7.70		56.11±1.021	6.56	
13. Длина хвостового стебля	14.25±0.383	15.22		15.34±0.223	5.25	
14. Длина хвостового плавника	13.71±0.216	8.92		13.66±0.424	11.20	
15. Длина грудных плавников	15.37±0.167	6.15		15.32±0.257	6.06	
16. Длина брюшных плавников	10.53±0.214	11.52		10.16±0.301	10.69	
17. Длина основания II D	23.81±0.383	9.11	32	24.06±0.591	8.85	13
18. Длина основания I D	28.73±0.748	14.74		30.38±1.229	14.59	
19. Расстояние между основанием грудного и анального плавников	28.21±0.476	9.55		30.49±0.607	7.18	
20. Антедорсальное расстояние (от рыла до ID)	29.20±0.384	7.45		29.24±0.597	7.36	
21. Постдорсальное расстояние	25.87±2.432	53.16		35.60±3.488	35.33	
22. Наибольшая высота тела	17.76±0.282	8.99		18.02±0.320	6.41	
23. Наибольшая ширина тела (там же)	10.46±0.219	11.34		11.53±0.179	5.59	

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6	7
24. Наименьшая высота тела (в хвостовом стебле)	2.77±0.046	9.38	32	2.49±0.070	10.21	13
25. Наименьшая ширина тела (конец анального плавника)	5.78±0.087	8.54		6.01±0.118	8.58	
26. Длина головы	27.46±0.330	6.81		27.01±0.418	5.58	
27. Длина кия	21.49±0.763	20.09		20.42±0.825	14.57	
В % к длине головы						
28. Ширина головы (в плоскости бороздок щёк)	47.42±1.063	12.68	32	45.20±0.806	6.42	13
29. Высота головы (где измерялась ширина)	57.27±0.794	7.84		56.42±0.818	5.23	
30. Ширина лба (в самом узком месте)	22.76±0.361	8.97		23.37±0.549	8.46	
31. Диаметр глаза	26.60±0.262	5.58		26.09±0.221	3.06	
32. Заглазничное пространство	45.39±0.291	3.62		45.78±0.383	3.02	
33. Длина рыла	26.86±0.355	7.47		26.12±0.453	6.25	

возрастами колюшки различается \approx в 3 раза, а длина хвостового плавника, наибольшая ширина тела, ширина головы соответственно \approx в 2 раза. Это может свидетельствовать об адаптивном характере наблюдаемых изменений у *P. pungitius*. Ранее нами уже наблюдались модификационные (фенотипические) изменения у *P. pungitius* на р. Ушаковка [Клевакин и др., 2011].

Это непосредственно связано с проникновением вида в новую среду обитания. Как известно, повышенный уровень фенотипической изменчивости и нестабильность морфогенеза обычно связаны с колонизацией новых мест обитания [Павлов, 2007]. Для *P. pungitius* рядом авторов уже отмечены морфологические [Herczeg et al., 2010a, b; Ravinet et al., 2012] и генетические [Ghani et al., 2012; Bruneaux et al., 2013; Lenz et al., 2013] расхождения популяций в зависимости от условий обитания.

Напротив, в работе М.Ю. Пичугина [2011] приводится распределение оценок меристических признаков популяций *P. pungitius*, расположенных вдоль Курило-Камчатской дуги на северо-западе Камчатки до южных Курильских о-ов (на протяжении около 1.5 тыс. км с севера на юг). Ни по одному из меристических признаков клинальную изменчивость автору выделить не удалось. Камчатские и Курильские популяции практически не различаются. Таким образом, экологическая пластичность локальных популяций *P. pungitius* обуславливается неоднозначностью оценок в интерпретации характеристик фенотипической (модификационной) изменчивости вида.

Несмотря на это, *P. pungitius* для многих исследователей стала в настоящее время хорошей моделью, с помощью которой можно изучать экологические, генетические, поведенческие механизмы фенотипической изменчивости и эволюционной биологии видов [Ishikawa et al., 2013; Merilä, 2013].

Питание *P. pungitius*

Было рассмотрено 47 желудков *P. pungitius*, 25 экз. рыб были отловлены в июле 2012 г. и 22 экз. в сентябре 2011 г. Размеры отловленных рыб варьировали от 34 до 50 мм, вес от 0.65 до 1.29 г. В осенних и летних выборках в основном присутствовали самцы. По результатам исследования был определён пищевой спектр данного вида, произведена оценка интенсивности питания в осенний и летний периоды.

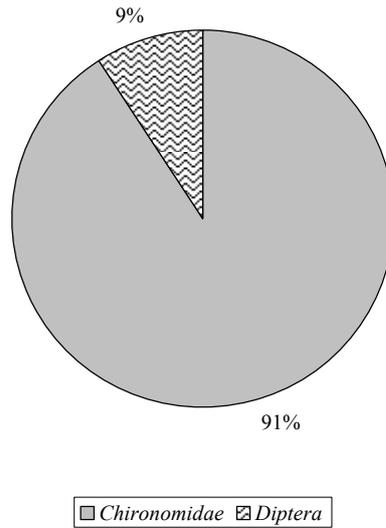
Осенью степень наполнения желудков в большинстве случаев соответствовала 2–3 баллу по шкале Лебедева [Руководство..., 1961]. Для желудков рыб, отобранных летом, этот показатель в среднем равен 4, степень наполнения у нескольких экземпляров соответствовала 5 баллам.

Следует отметить, что основной пищей для колюшки служат бентосные организмы, преимущественно – личинки мелких видов насекомых отрядов *Chironomidae*, *Trichoptera*, *Ceratopogonidae* и др.

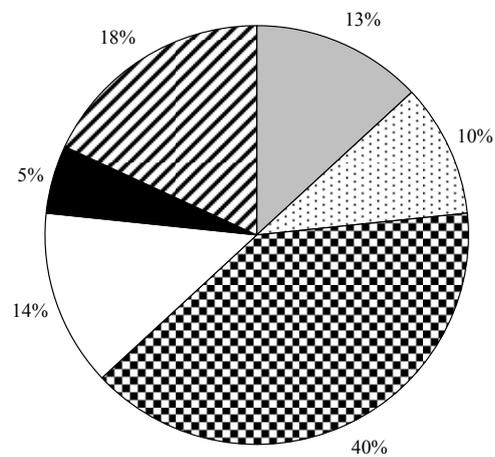
В желудках рыб, отловленных летом 2012 г., преобладают личинки хирономид (чаще всего встречался вид *Chironomus plumosus*), данный компонент был обнаружен в желудках 68% изученных рыб. Процентное содержание данного компонента от общего числа обнаруженных пищевых объектов во всех желудках исследованных рыб составило 69% (рис. 1). Значительно меньше потреблялись личинки подёнок и мотреца, 10 и 7% соответственно от общего числа встреченных компонентов. У 24% рыб в желудках были обнаружены личинки ручейника (*Trichoptera*). Для данной группы доля от общего числа обнаруженных организмов составила 5%. Такой же процент установлен для представителей отряда *Calanoidae*, некоторые виды которых встретились в желудках у 12% исследованных рыб.

Иногда колюшка употребляла в пищу водяного ослика (*Asalus aquaticus*), в единичном экземпляре поедались организмы из отрядов

А



Б



В

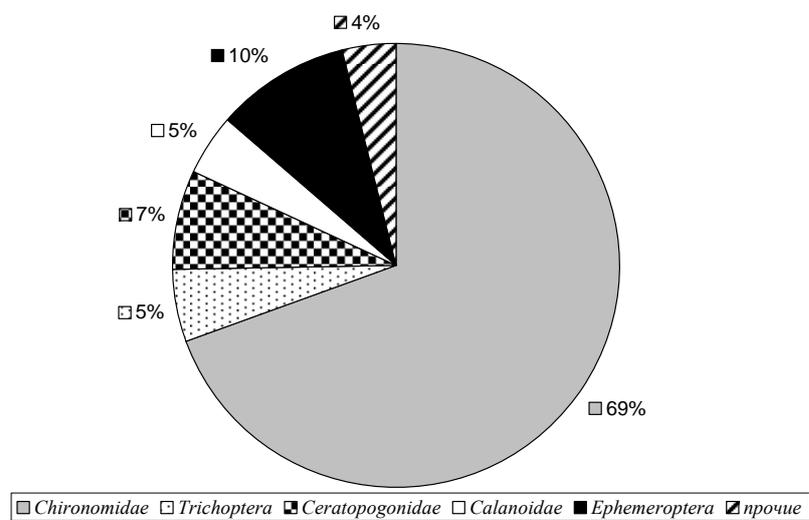


Рис. 1. Встречаемость организмов в желудке *P. pungitius*, экз.:
 А – 2012 г. (Командорские о-ва); Б – осень 2011 г., В – лето 2012 г. (р. Малая Юнга)

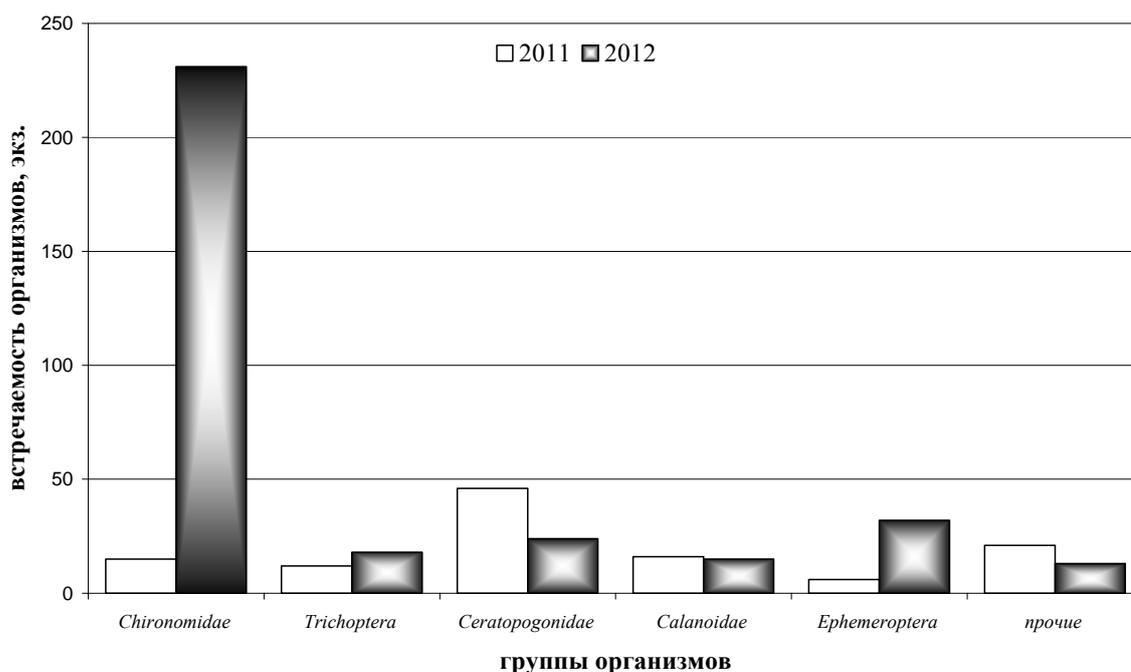


Рис. 2. Сравнительный анализ встречаемости групп организмов в пищевом комке *P. pungitius*, экз. (2011–2012 гг., р. Малая Юнга)

Coleoptera, *Corixidae*, *Plecoptera*. Упомянутые организмы объединены в группу «прочие».

В осенний период 2011 г. спектр питания колюшки был значительно шире, но количество организмов в отдельных желудках значительно меньше по сравнению с летним периодом. Самый популярный кормовой компонент здесь – личинки мокреца (*Ceratopogonidae*): 40% от общего содержания во всех желудках (рис. 2). В большом количестве потреблялись также личинки хирономид и ракообразные из отряда *Calanoidae* (13 и 14% соответственно). Менее активно потреблялись личинки ручейника (*Trichoptera*) и веснянок (*Ephemeroptera*). Доля организмов, вошедших в группу «прочие», составила 18%; в ней оказались такие организмы, как *Asalus aquaticus*, *Alona* sp., представители отряда *Plecoptera*, *Ostracoda*, и семейств *Hydorydae* и *Harpacticidae*.

По данным исследования зообентоса в р. Малая Юнга по численности и биомассе доминируют олигохеты, пиявки и двустворчатые моллюски. Таким образом, выяснилось, что

колюшка не питается массовыми видами бентосных организмов: в изученных пищеварительных трактах рыб остатков этих организмов не обнаружено.

При сравнении спектра питания популяции *P. pungitius* в р. Малая Юнга с «аборигенной» популяцией Командорских о-вов, видно, что спектр питания у вселенцев гораздо шире, чем у экземпляров с о. Беринга, в желудках которых обнаружены только представители видов группы *Chironomidae* и немногочисленные *Diptera* (рис. 1, А).

Заключение

Морфологическая (фенотипическая) изменчивость *P. pungitius* в бассейне Чебоксарского водохранилища носит адаптивный характер. Экологическая пластичность вида *P. pungitius* обуславливает и расширение его ареала (инвазия) и незначительную фенотипическую (модификационную) изменчивость. Гендерных различий *P. pungitius* как по меристическим, так и по пластическим признакам не выявлено. Не обнаружено статистически значимых различий

между локальными популяциями *P. pungitius* по среднему числу фенотипов и доле редких морф. Питание *P. pungitius* носит избирательный характер и меняется в зависимости от сезона года. Летом *P. pungitius* предпочитает организмы группы *Chironomidae*, осенью отдельных представителей группы *Ceratopogonidae*.

Литература

- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 280 с.
- Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 6. С. 828–836.
- Клевакин А.А., Логинов В.В., Морева О.А., Тарбеев М.Л. Биологические особенности девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) локальной популяции реки Ушаковка // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 86–106.
- Котляр О.А. Методы рыбохозяйственных исследований (ихтиология). Учебное пособие. Рыбное, 2004. 180 с.
- Охрана и рациональное использование малых рек и пойменных земель Горьковской области. Методические рекомендации. / Под редакцией Ф.М. Баканиной. Горький, 1985. 72 с.
- Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 2007. 264 с.
- Пирожников П.Л. Инструкция по сбору и обработке материалов по питанию рыб. Л., ГосНИОРХ, 1953. 28с.
- Пичугин М.Ю. Изменчивость меристических признаков в популяциях девятииглых колюшек западной Камчатки и Курильских островов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. XII Международная конференция. Петропавловск-Камчатский. 2011. С. 75–79.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Четвертое издание переработанное и дополненное. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / Под ред. академика Е.Н. Павловского. М.: Изд. Академии наук СССР, 1961. 262с.
- Уокенбах Джон Microsoft Office Excel 2007. Библия пользователя. М.: ООО «И.Д. Вильямс», 2008. 816 с.
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы её изучения. М.: Книжный дом «Либроком», 2012. 232 с.
- Халафян А.А. Statistica 6. Статистический анализ данных. Учебник. М.: ООО «Бином-Пресс», 2007. 512 с.
- Bruneaux M., Herczeg G., Johnston S.E., Merilä J., Primmer C.R., Vasemägi A. Molecular evolutionary and population genomic analysis of the nine-spined stickleback using a modified restriction-site-associated DNA tag approach // Molecular ecology. 2013. № 2. Vol. 22. Issue 3. P. 565–582.
- Ghani N.I.A., Herczeg G., Merilä J. Body size divergence in nine-spined sticklebacks: disentangling additive genetic and maternal effects // Biological Journal of the Linnean Society. 2012. № 11. Vol. 107. Issue 3. P. 521–528.
- Herczeg G., Gonda A., Merilä J. Rensch's rule inverted – female-driven gigantism in nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* // Journal of Animal Ecology. 2010a. № 5. Vol. 79. Issue 3. P. 581–588.
- Herczeg G., Turtiainen M., Merilä J. Morphological divergence of North-European nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*): signatures of parallel evolution // Biological Journal of the Linnean Society. 2010b. № 10. Vol. 101. Issue 2. P. 403–416.
- Ishikawa A., Takeuchi N., Kusakabe M., Kume M., Mori S., Takahashi H., Kitano J. Speciation in ninespine stickleback:

reproductive isolation and phenotypic divergence among cryptic species of Japanese ninespine stickleback // *Journal of Evolutionary Biology*. 2013. № 7. Vol. 26. Issue 7. P. 1417–1430.

Lenz T.L., Eizaguirre Ch., Kalbe M., Milinski M. Evaluating patterns of convergent evolution and trans-species polymorphism at MHC immunogenes in two sympatric stickleback species // *Evolution*. 2013. № 8. Vol. 67. Issue 8. P. 2400–2412.

Merilä J. Nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): an emerging model for evolutionary biology research // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2013. № 6. Vol. 1289. The Year in Evolutionary Biology. P. 18–35.

Ravinet M., Prodöhl P.A., Harrod C. Parallel and nonparallel ecological, morphological and genetic divergence in lake-stream stickleback from a single catchment // *Journal of Evolutionary Biology*. 2012. № 1. Vol. 26. Issue 1. P. 186–204.

THE MORPHOLOGICAL CHARACTERISTIC AND FEEDING OF NINE-SPINED STICKLEBACK (*PUNGITIUS PUNGITIUS* LINNAEUS 1758) IN THE BASIN OF CHEBOKSARY RESERVOIR

© 2014 Loginov V.V., Klevakin A.A., Moreva O.A.
Tarbeyev M.L., Bayanov N.G., Darsia N.A.

State Science Relation Institute of Lake & River Fishery (GosNIORCh),
Federal Agency for Fisheries of the Russian Federation,
Russian, 603116, Nizhny Novgorod, e-mail: gosniorh@list.ru

At present, the Cheboksary Reservoir ichthyofauna and the water bodies of its basin count 21 invasive species. Nine-spined stickleback, *Pungitius pungitius* (L., 1758), is one of naturalized species, which now is settling the territory of the middle and Upper Volga. In our opinion, the nine-spined stickleback is an undesirable invader. In connection with this morphological characteristics and intraspecific phenotypic variability of the species *Pungitius pungitius* in the basin of the Cheboksary Reservoir are of interest from the point of view of population ecology. *P. pungitius* was successfully naturalized in the Ushakovka River of the Nizhny Novgorod Region. During 2011–2012, the stickleback was found by us in the watercourses of the Sundir' and the Malaya Yunga of the Republic of Mari El. We made measurements of 33 signs in sexually mature and immature individuals for the stickleback morphometry study. The feeding of sticklebacks was also studied. We carried out a comparative analysis of the complex of morphological features (30) of *P. pungitius* from the local populations of the Cheboksary Reservoir basin (Ushakovka River, Malaya Yunga River, Sundyr River) and the "native" one (lakes Sarannoe and Gavanskoe of the Bering Island (the Commander Islands)).

Key words: invasive species, populations, nine-spined stickleback, morphological characteristics, sexual dimorphism, river basin in the Cheboksary water reservoir, the feeding of the nine-spined stickleback.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ БОРЬБЫ С ЧУЖЕРОДНЫМИ ВИДАМИ

© 2014 Махров А.А.¹, Карабанов Д.П.², Кодухова Ю.В.²

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва 119071, e-mail: makhrov12@mail.ru

² Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Борок 152742, e-mail: dk@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 7.09.2013

Управление численностью чужеродных видов является сложной, но важной задачей в комплексе мер по сохранению биологического разнообразия природных экосистем из-за значительного потенциального экономического и экологического ущерба от вселенцев. В работе рассматриваются методы профилактики образования популяций чужеродных видов в природе (стерилизация, выращивание однополых и условно-стерильных особей) и борьбы с уже возникшими популяциями этих видов («троянские» гены, гибридизация с генетически отличающимися формами, изменение генофонда хозяев для борьбы с патогенами). Делается вывод, что генетические методы борьбы с чужеродными видами, несмотря на перспективность, из-за недостаточного внимания со стороны учёных, хозяйствующих и правительственных организаций развиваются медленно.

Ключевые слова: биологические инвазии, контроль численности, паразиты, патогены, гибридизация, стерилизация, пол, «троянские» гены.

Введение

За последние полвека крайне актуальной стала проблема проникновения и натурализации живых организмов за пределы их исторических ареалов. Немалую роль в этом процессе играет деятельность человека. Постоянно усиливающееся антропогенное преобразование естественной среды в совокупности с глобальными геоклиматическими изменениями, резко активизировавшимися с последних десятилетий XX в., вызвали расширение ареалов многих видов растений и животных [Элтон, 1960; Дгебуадзе, 2002; Биологические инвазии ..., 2004; Invasive species: Detection..., 2009; и др.].

Человек не только проводит массовую акклиматизацию определённых растений и животных, но и вызывает случайные интродукции «попутных» видов (перенос дрейссены судами, случайные интродукции рыб при акклиматизации объектов

аквакультуры). Также вследствие деятельности человека изменяются условия среды, в результате чего создаются условия для увеличения ареала некоторых видов (пример – экспансия черноморско-каспийской тюльки после строительства каскада водохранилищ на Волге [Карабанов, 2013]). Также в последние годы интенсивно развивается индустрия получения трансгенных организмов, которые всё чаще попадают в природную среду [Houdebine, 2003; Дромашко и др., 2011].

Непредсказуемы экологические последствия и экономический эффект от натурализации чужеродных объектов флоры и фауны. Например, широкое распространение аквакультуры и успешная интродукция камчатского краба и горбуши в Северо-Западном регионе России, кефали в Каспийском и пиленгаса в Азовском морях имеет важное экономическое и социальное значение [Россия..., 1999]. Вместе

с тем, только на территории США экономический ущерб от 50 тысяч чужеродных видов животных и растений составляет более 120 млрд долларов в год, а более 40% нативных видов находятся под неблагоприятным воздействием интродуцентов [Pimentel et al., 2005]. Около половины рыб ихтиофауны Австралии связаны своим происхождением и изменением ареала с деятельностью человека, а ущерб от интродуцентов биоразнообразию и экономике этой страны не менее серьёзен, чем в США [Lintermans, 2004].

Менее изучен, но не менее серьёзен экономический урон от чужеродных видов, вредителей и сорняков в Европе и России [Виноградова и др., 2009]. Наиболее остро стоит вопрос предотвращения и борьбы с последствиями интродукции растений в сельском хозяйстве. Неконтролируемая гибридизация, конкуренция между вселенцем и нативным видом, привнесённые заболевания и паразитарные инфекции, отсутствие контроля над распространением инвазивных растений приводит не только к снижению производства сельскохозяйственной продукции, но и деградации и так обеднённых агроэкосистем [Holzmueller, Jose, 2009].

В 1992 г. в Рио-де-Жанейро была подписана международная Конвенция о биологическом разнообразии (КБР), ратифицированная Российской Федерацией в 1995 г. В соответствии с п.8(h) КБР страны-участники обязаны «предотвращать интродукции, контролировать или уничтожать те чужеродные виды, которые угрожают экосистемам, местам обитания или видам». В развитие этих решений на 6-й Конференции Сторон КБР (Решение VI/23, 2002, Гаага) утверждены «Руководящие принципы по предотвращению интродукций и уменьшению воздействий чужеродных видов, которые угрожают экосистемам, местообитаниям или видам». Не менее пристальное внимание к чужеродным

видом уделено в «Стратегическом плане 2011–2020» КБР (Решение X/2, 2010, Нагойя).

Для борьбы с чужеродными видами в настоящее время широко используются уничтожение ядами, вселение патогенных для инвайдера организмов или хищников, для чужеродных растений также – ручной или машинный сбор, выжигание, для животных – отлов [обзоры: Invasive alien species..., 2001; Invasive species management..., 2009; Saunders et al., 2010; Britton et al., 2011].

Хотя успехи в борьбе с чужеродными видами есть, перечисленные методы, как правило, обеспечивают истребление только изолированных популяций на небольшой территории. При попытках уничтожения крупных популяций обычно хотя бы несколько особей выживают, и численность чужеродного вида может довольно быстро восстановиться. Генетические особенности видов-инвайдеров обеспечивают им малую чувствительность к инбридингу и быструю адаптацию к изменению условий обитания [обзоры: Sax et al., 2007; Dlugosch, Parker, 2008; Орлова, 2011].

Поскольку человек пока проигрывает большинство сражений с инвайдерами, логичным кажется «учиться воевать у врага» и постараться использовать для борьбы с чужеродными видами генетические методы. Эти методы, хотя и перспективны, но недостаточно разработаны, а публикации, посвящённые данной проблеме, не систематизированы. В частности, вопрос о борьбе с чужеродными видами не рассматривается даже в весьма содержательном обзоре по практическим приложениям теории эволюции [Bull, Wichman, 2001] и в монографиях и обзорных статьях, посвящённых генетическим процессам в ходе биологических инвазий [The genetics..., 1965; Cox, 2004; Sax et al., 2007; Орлова, 2011].

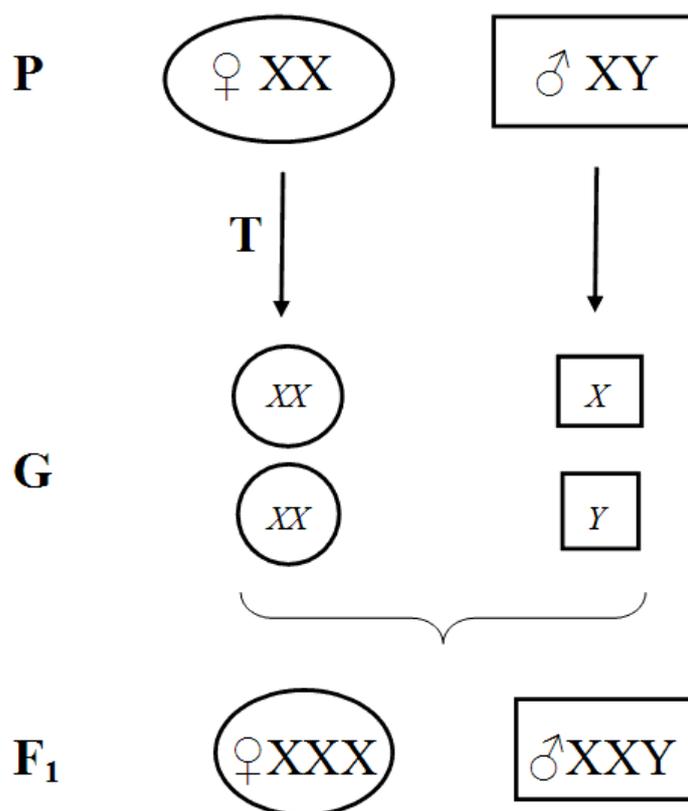


Рис. 1. Схема получения триплоидных рыб. P – родительские особи, G – гаметы, F₁ – гибриды первого поколения. T – термошок, блокирует второе деление мейоза в икринке.

Задача нашей работы – восполнить имеющийся в литературе пробел, систематизировать и детально рассмотреть как уже применяющиеся, так и разрабатываемые в настоящее время генетические методы борьбы с чужеродными видами.

1. Профилактические методы

1.1. Стерилизация выпускаемых в природу организмов

Один из наиболее простых и эффективных методов стерилизации – триплоидизация (рис. 1). Технология массового получения триплоидов позволяет создавать организмы, которые можно без опасения выпускать в естественные водоёмы. Гонады триплоидных самок большинства видов рыб практически не развиваются, а гонады самцов-триплоидов имеют массу аномалий развития. Даже в случае успешного нереста потомство

триплоидных рыб, как правило, нежизнеспособно [обзоры: Гомельский, Грунина, 1988; Tiwary et al., 2004].

В отличие от высших позвоночных у рыб второе деление мейоза завершается вне организма самки [Кирпичников, 1987]. Для получения триплоидов шоковое воздействие на икринку происходит в тот момент, когда ядро сперматозоида ещё обособлено, а хромосомы ооцита не успели разойтись. Таким образом разрушается веретено деления и ядро икринки остаётся диплоидным. После слияния ядер половых клеток получается триплоидная зигота, из которой развиваются триплоидные мальки.

Для получения рыб-триплоидов применяют различные шоковые воздействия на икру рыб вскоре после оплодотворения. Для каждого конкретного вида вселенцев данные параметры должны подбираться

эмпирически. Также следует учитывать, что при использовании термошока даже на хорошо изученных лососёвых видах рыб, наблюдается значительный отход икры, а выход триплоидов в массе не превышает 80% [Гомельский, Грунина, 1988; Benfey, 2009]. Преимуществом получения триплоидов в массовых количествах служит простота работы и отсутствие сложного оборудования, что позволяет минимизировать расходы на данную деятельность.

Другим, более продуктивным методом, всё чаще используемым в аквакультуре, является метод шока путём повышения гидростатического давления [Piferrer et al., 2009]. По этой методике оплодотворённую икру помещают в барокамеру и после формирования веретена деления мейоза разрушают его путём резкого повышения давления. Время инкубации, величина давления и экспозиция подбираются для разных видов экспериментально. При применении этого метода отход икры и доля аберраций значительно меньше, чем при применении термошока, тогда как выход триплоидов при обоих способах примерно одинаков. Широкое применение метода гидростатического давления пока сдерживается дороговизной используемого специализированного оборудования, сложностью подбора условий и контроля работ. Вместе с тем, для целенаправленной борьбы с массовыми рыбами-вселенцами это один из наиболее перспективных и оправданных методов.

К сожалению, у большинства высших организмов триплоиды нежизнеспособны. Но у многих беспозвоночных триплоидов успешно получают [Dunham, 2011]. Триплоидные рыбы и беспозвоночные достаточно широко используются в мировой аквакультуре [Piferrer et al., 2009]; в России в настоящее время ведутся производственные эксперименты по получению триплоидных лососёвых рыб: радужной форели (*Parasalmo*

mykiss), кумжи (*Salmo trutta*) и их гибридов [Махров и др., 2011].

В последние годы интенсивно развиваются методы получения стерильных насекомых с помощью генетической инженерии (о некоторых из них будет сказано в разделе 1.3.) [обзор: Catteruccia et al., 2009]. Надо также отметить, что кроме генетических, имеются и ряд других методов стерилизации – в частности, с использованием ионизирующего излучения [обзор: Robinson, 2002].

Стерилизация позвоночных возможна с помощью иммунологических методов. В настоящее время с помощью генетической инженерии созданы организмы, синтезирующие белки, которые подавляют созревание млекопитающих. В частности, в Австралии таким путём получен вирус *Мухота*, при заражении стерилизующий самок кроликов. Правда, применение его в природе оказалось неэффективным, поскольку не заражённые вирусом самки увеличивали плодовитость и компенсировали ущерб для популяции. Однако работы в этом направлении продолжают [обзор: Parkes, Nygent, 2009].

1.2. Однополое потомство

У ряда групп организмов известны формы, представленные только самками. Представители таких форм чаще всего размножаются путём партеногенеза (без участия самцов) или гиногенеза (сперма самцов близкого вида используется только для активации яйцеклеток). У некоторых видов возможен андрогенез – развитие яйцеклетки с ядром, принесённым спермием [монографии: Гребельный, 2008; Avise, 2008].

Для некоторых насекомых разработаны методы искусственного партеногенеза и андрогенеза [Струнников, 1978], для ряда рыб – методы искусственного гиногенеза [Devlin, Nagahama, 2002], эти работы энергично продолжают и в настоящее время. Однако эти методы обычно

сложны технически и, поскольку обычно предусматривают шоковые (термические или химические) воздействия на яйцеклетки, ведут к повышенному отходу. Поэтому в последние годы для изменения пола используют обычно гормональное воздействие, проводимое на ранних этапах развития организма.

В отличие от высших позвоночных, генетический пол у рыб не очень жёстко соответствует фенотипическому, и под воздействием некоторых факторов среды пол может быть переопределён. Это означает, что у рыбы с генотипом самки (XX) могут развиваться молоки, а носитель генотипа самца (XY) может созреть как самка. Более того, не так уж редко у той же радужной форели встречаются особи-гермафродиты, у которых одна гонада развита как гонада самки, а другая – как гонада самца, а изредка даже часть гонады представляет собой ястык с икрой, а часть – молоку.

В экспериментах наиболее детально был разработан метод переопределения пола на ранних стадиях развития рыб путём гормонального воздействия – микродозы гормонов добавляют в корм личинкам или прямо в воду.

Обычно, из-за высокого спроса на икру, рыбоводы заинтересованы в увеличении доли самок в товарном стаде, поэтому для переопределения пола часто применяли женские половые гормоны – эстрогены, что позволяло сдвинуть соотношение полов в пользу самок у радужной форели и атлантического лосося (*Salmo salar*). Однако оказалось, что применение эстрогенов иногда заметно увеличивало не только долю самок, но и долю гермафродитов [обзор: Devlin, Nagahama, 2002], да к тому же прямое гормональное воздействие на рыб, предназначенных в пищу, крайне нежелательно из-за жёстких санитарных норм, предъявляемых к продуктам питания.

Обойти все эти трудности удалось, используя рыб с переопределённым полом не в качестве товара, а в качестве производителей. Переопределяя пол

генетических самок с помощью синтетических аналогов мужского полового гормона [Devlin, Nagahama, 2002] удаётся получать самцов с генотипом XX у атлантического лосося, кумжи и радужной форели. Такие самцы при скрещивании с обычными самками дают потомство, представленное только самками.

При гормональном воздействии аналогов мужских половых гормонов на личинок лососёвых соотношение полов всегда смещается в сторону самцов. При этом среди рыб могут появиться гермафродиты, а некоторая часть фенотипических самцов имеет гонады характерной округлой формы, без выводных протоков. Оказалось, что именно особи с необычными гонадами и есть генотипические самки. В потомстве большинства из них самцы отсутствовали [Devlin, Nagahama, 2002]. И хотя качество спермы у самцов с генотипом XX, как было показано для разных видов рыб, как правило хуже, чем у самцов с генотипом XY [Geffen, Evans, 2000; Fitzpatrick et al., 2005; Casselman et al., 2006], их использование оказалось экономически оправданным.

В рыбоводстве активно используются однополые атлантический лосось и радужная форель. Последняя форма выращивается в России, обычно из импортной икры; но получение однополой радужной форели осваивается и на ФГУП «Племенной форелеводческий завод Адлер».

У насекомых для получения однополых партий используется целый ряд генетических методов. Так, выведены линии с различием в окраске или с разной чувствительностью особей разных полов к температуре или химикатам [обзор: Robinson, 2002]. Выведена порода тутового шелкопряда, сбалансированная по двум неаллельным сцепленным с полом рецессивным летелям; самцы этой породы при скрещивании с самками других пород дают в потомстве только самцов [Струнников, 1978].

Разработанные в последние годы методы генетической инженерии позволили вводить в геном насекомых гены флуоресцентного белка вместе с промотором, обеспечивающим его экспрессию в семенниках; это позволяет отбирать самцов с помощью автоматического сортера [обзор: Parathanos et al., 2009].

Метод, предусматривающий использование однополых особей, имеет свои ограничения. Он не может предотвратить гибридизацию вселённого вида с родственными аборигенными, и неэффективен для организмов, способных размножаться вегетативно.

1.3. «Условно-стерильные» и «условно-жизнеспособные» особи

Особую озабоченность у экологов вызывает возможность побегов из садков генетически модифицированных рыб. Для контроля за распространением трансгенных организмов было предложено включать в их геном дополнительный ген, блокирующий размножение или раннее развитие организма таким образом, чтобы блокировку можно было снять только искусственно, в условиях рыбоводного хозяйства.

С целью реализации этой программы была получена радужная форель, в геном которой был включён ген, кодирующий последовательность РНК, комплементарную информационной РНК гонадотропин-рилизинг гормона (то есть, искусственно синтезированный ген, кодирующий антисмысловую РНК). По замыслу исследователей, взаимодействие смысловой и антисмысловой РНК должно было приводить к отсутствию в клетках свободной РНК-матрицы для синтеза гонадотропин-рилизинг гормона, а при отсутствии данного гормона созревание рыб становится невозможным. Однако эксперимент показал, что наши знания, касающиеся процесса регуляции созревания у рыб пока ещё неполны. Хотя включённый в геном ген экспрессировался, удалось

добиться лишь незначительного нарушения процесса созревания экспериментальных рыб. Более удачны были аналогичные опыты с тилапией (*Oreochromis niloticus*) и карпом (*Cyprinus carpio*), но и в них не удалось добиться полной стерильности трансгенных особей [обзор: Wong, Van Eenennaam, 2008].

В экспериментах австралийских исследователей [Thresher et al., 2009] удалось добиться частичной гибели на ранних стадиях развития модельных организмов (рыбки данио, *Danio rerio*; канального сомика, *Ictalurus punctatus*; гигантской устрицы, *Crassostrea gigas*), развивающихся в среде без доксициклина (doxycycline).

Более успешно подобные методы использованы в работе с насекомыми. Получены особи, плодовитые при содержании на среде с тетрациклином, но стерильные в природных условиях, в отсутствие тетрациклина. Более того – существует модификация этого метода, вызывающая гибель на среде без тетрациклина исключительно самок [обзор: Parathanos et al., 2009].

Таким образом, интересная идея о стерилизации или уничтожении трансгенных организмов с помощью трансгенеза («вышибания клином клина») в некоторых случаях применена на практике.

2. Методы борьбы с вселенцами

2.1. «Троянские» гены

Крайне перспективный, но ещё практически не опробованный метод подавления популяций чужеродных рыб – метод нарушения полового состава популяции путём внедрения особей, несущих «троянскую» Y-хромосому. По этой технологии (рис. 2) в водоёмы, заселённые чужеродными видами, вселяют рыб с двумя Y-хромосомами, но фенотипических самок. Изменение пола обеспечивается обработкой икринок синтетическими эстрогенами, например DES – диэтилстильбэстролом [Gutierrez, Teem, 2006].

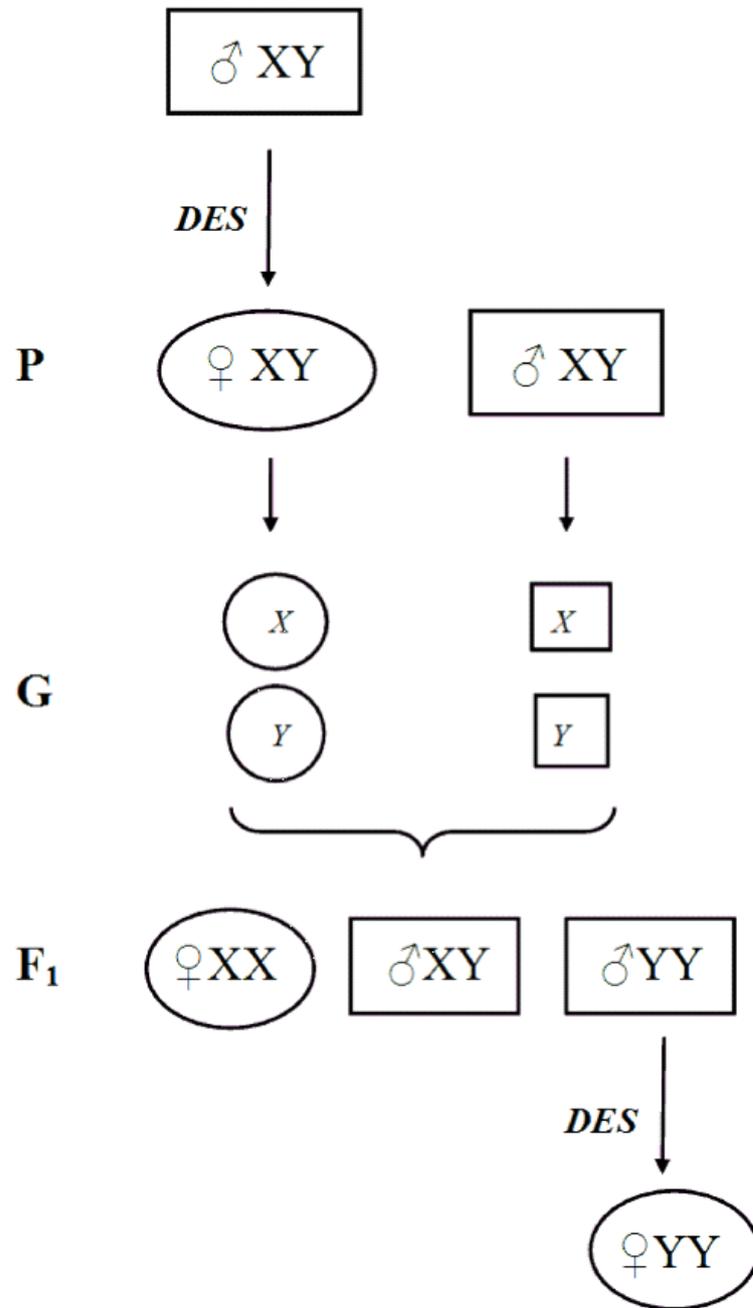


Рис. 2. Получение особей, несущих «троянскую» Y-хромосому [по: Gutierrez, Teem, 2006]. P – родительские особи, G – гаметы, F₁ – гибриды первого поколения, DES – синтетический эстроген диэтилстильбэстрол, приводящий к инверсии пола у рыб.

Предложенный этими авторами метод включает в себя два этапа феминизации рыб, в генотипе которых присутствует Y-хромосома. Вначале обычных самцов инвертируют в самок, затем проводят скрещивание с нормальными самцами. Из этого потомства отбирают диплоидных «суперсамцов» – рыб с генотипом YY (может составлять до четверти потомства).

На следующем этапе суперсамцов фертилизуют, превращая в самок с генотипом YY. К настоящему времени эта технология дополнена методом добавочного отбора и по аутосомам, несущим половые гены [Cotton, Wedekind, 2007], что позволяет ещё более эффективно применять этот метод для борьбы с чужеродными видами. Как показывают расчёты авторов исследования [Gutierrez, Teem, 2006],

в потомстве рыб, несущих «троянскую» Y-хромосому, должны появляться только диплоидные самцы и суперсамцы, в результате чего сильный дисбаланс в соотношении полов должен привести к падению численности популяции.

Несмотря на отличные перспективы, данный метод имеет ряд существенных ограничений. В первую очередь, это ограничения методического плана: предложенная технология крайне трудоёмка. Две последовательные феминизации и сложности отбора суперсамцов позволяют обеспечить относительно небольшой конечный выход рыб с «троянской» Y-хромосомой. Кроме того, предложенная технология требует экспериментальной апробации.

Для борьбы с инвазионным видом – комаром *Aedes aegypti* (основной переносчик вируса, вызывающего тропическую лихорадку (dengue)) использованы методы генетической инженерии. Исследователями [Fu et al., 2010] была создана линия, в которой самки, вырастающие в диких условиях, лишены крыльев и поэтому практически не способны к размножению.

2.2. Гибридизация с генетически отличающимися формами

Использование искусственно полученных форм. Ещё в начале XX в. в ходе экспериментов на дрозофиле была разработана методика получения особей с хромосомными перестройками, в частности, с транслокациями (перемещениями участка одной хромосомы на другую хромосому). Около половины потомков особей, гетерозиготных по транслокации, имеют неполный набор генов и поэтому нежизнеспособны.

А.С. Серебровским [1940] был предложен транслокационный метод борьбы с вредными насекомыми, предусматривающий массовое получение гомозиготных по транслокациям особей и их выпуск в районы обитания популяций уничтожаемого вида.

В монографии [Серебровский, 1971] рассмотрен ряд вариантов этого метода и показано, что наибольший эффект должен был быть получен при выпуске линий, гомозиготных сразу по нескольким транслокациям.

Перевод статьи А.С. Серебровского 1940 г. на английский язык [Serebrovsky, 1969] стимулировал развитие и практическое применение транслокационного метода. Выпуск особей с транслокациями успешно применялся для борьбы с вредными насекомыми, в частности, с *Lucilia cuprina* в Австралии [ссылки см. в работе: Robinson, 2002].

Основной недостаток этого метода – необходимость создавать и содержать искусственные популяции определённой генетической структуры, что требует значительных финансовых затрат. Кроме того, в подобных популяциях идёт неконтролируемый отбор, в результате которого особи теряют способность выживать и размножаться в природе [Салманова и др., 1992; см. также ссылки в работе: Артамонова, Махров, 2006].

Использование естественных популяций. Для борьбы с чужеродными видами могут быть использованы и естественные популяции, относящиеся к тому же или к близкому виду, и дающие при гибридизации с вселенцем нежизнеспособное или стерильное потомство. Гибридизация родственных форм, ведущая к возникновению нежизнеспособного, ослабленного или стерильного потомства – обычное явление, оно описано в ряде обзоров [Заславский, 1967; Rhymer, Simberloff, 1996; Levin, 2002]. Классическим примером использования такого метода стал эксперимент по гибридизации двух видов мухи-цеце (*Glossina*) [Vanderplank, 1944].

Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) идёт на нерест ровно через два года после нереста своих родителей и полностью погибает после нереста. Таким образом, линии горбуши, нерестящиеся в чётные и нечётные

годы, репродуктивно изолированы. Искусственно полученные (с помощью криоконсервации спермы) гибриды F_1 не отличаются по выживаемости от родительских форм, но гибриды F_2 имеют существенно меньшую выживаемость [Gharrett, Smoker, 1991; Gharrett et al., 1999].

В Белом море интродуцированы обе линии горбуши, но чётная имеет значительно меньшую численность, чем нечётная. Н.В. Гордеевой [2010] предложено получить чётную линию горбуши из нечётной в условиях этого региона. Таким путём этот автор предполагает увеличить численность чётной линии беломорской горбуши. Однако описанные выше экспериментальные результаты показывают, что реализация этого предложения приведёт, скорее всего, к гибридизации «старой» и «новой» чётных линий горбуши и к их репродуктивному самоуничтожению.

Наряду с достоинствами, описанный в этом разделе метод имеет целый ряд недостатков. Он требует хорошего знания популяционной генетики вида или специального получения генетически изменённых линий. Как показано А.С. Серебровским [1971], необходимо чётко соблюдать баланс численности двух вселяемых форм. Кроме того, в некоторых случаях при скрещивании родственных форм, кроме стерильных диплоидных, могут появляться фертильные полиплоидные гибриды, среди которых есть активные инвайдеры [Arnold, 2006].

Использование самцов с неполноценными сперматозоидами. Перечисленных недостатков лишена модификация транслокационного метода, также предложенная А.С. Серебровским [1971]. В этом случае для уничтожения природных популяций производится массовый выпуск самцов, несущих генетически неполноценные сперматозоиды. Если число выпущенных самцов будет значительно превышать число диких, то большая часть самок будет скрещиваться с

выпущенными самцами и не даст потомства. Повторение таких выпусков в течение нескольких поколений полностью уничтожит популяцию.

В настоящее время известен ряд методов получения активно участвующих в размножении, но дающих неполноценное потомство самцов. В частности, как упоминалось выше, неполноценную сперму производят триплоидные самцы рыб [обзор: Гомельский, Грунина, 1988]. Перспективным представляется повышение активности и агрессивности таких самцов в период нереста. В этом случае они будут более успешно конкурировать с нормальными самцами, и число выпускаемых триплоидов можно существенно снизить. Возможный способ достижения этого – получение триплоидных суперсамцов (рис. 3).

Один из способов получения таких самцов потребует создания маточного стада тетраплоидных самцов. Их можно получить из диплоидной зиготы, если подавить первое деление зиготы повышенным гидростатическим давлением или тепловым шоком. Однако выживаемость икры и созревание тетраплоидов довольно низка [Komen, Thorgaard, 2007]. При скрещивании тетраплоидных самцов и обычных самок треть самцов из потомства будет представлена триплоидными суперсамцами с генотипом XYY . Более простой и эффективный метод получения таких рыб представлен на рис. 3. В данном случае вначале пол обычного самца с помощью диэтилстильбэстрола инвертируется, и получившаяся самка с генотипом XY скрещивается с обычным самцом. Триплоидизация потомства проводится путём термошока, который блокирует второе деление мейоза в икринке. В таком случае в потомстве с равной частотой появятся особи XXX , XXY , YYY , XYY .

Хотя специальных исследований, направленных на изучение поведения особей с разным хромосомным набором

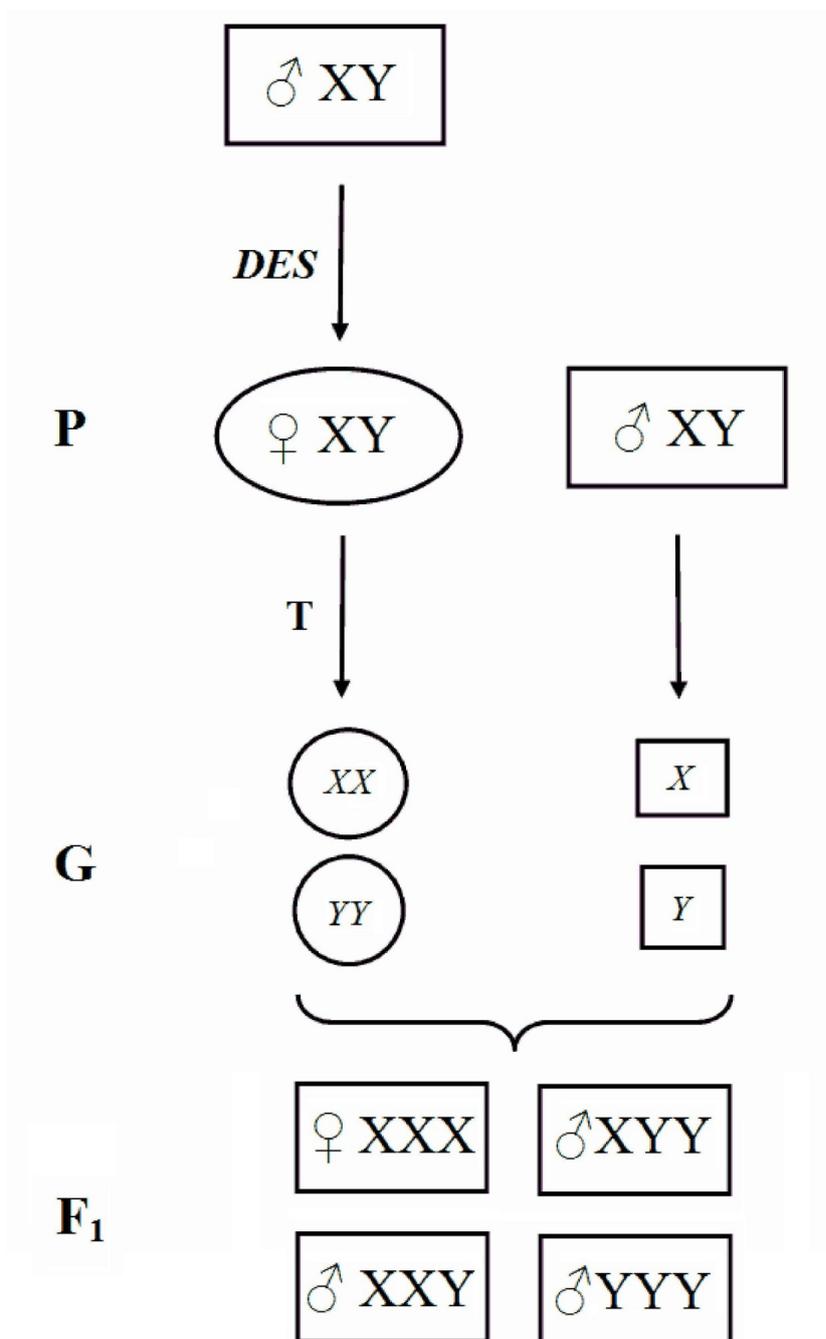


Рис. 3. Методы получения триплоидных суперсамцов. P – родительские особи, G – гаметы, F₁ – гибриды первого поколения, T – шоковое воздействие, блокирует второе деление мейоза в икринке, DES – синтетический эстроген диэтилстильбэстрол, приводящий к инверсии пола у рыб. Пояснения в тексте.

на рыбах не проводилось, но есть множество аналогичных работ, выполненных на млекопитающих. Косвенно наше предположение о повышенной агрессивности суперсамцов подтверждается данными из поведенческой генетики человека. У этого вида наличие добавочной Y-хромосомы, как правило, коррелирует

с агрессивным поведением [Фогель, Мотульски, 1990]. Разумеется, предлагаемая нами технология нуждается в экспериментальной проверке.

В настоящее время выпуск стерильных самцов (sterile-male-release) успешно применяется в борьбе с насекомыми [обзоры: Dame et al., 2009; Ткачук и др., 2011] и морской миногой

(*Petromyzon marinus*), вселившейся в Великие озёра Северной Америки [Bergstedt, Twohey, 2007]. Надо отметить, что в ходе осуществления этих программ для стерилизации применяют не генетические методы, а радиационное облучение или химическую стерилизацию. На наш взгляд, в этом случае были бы востребованы именно генетические методы, позволяющие получать однополое потомство (см. выше).

2.3. Изменение генофонда хозяев для борьбы с патогенами

Один из наиболее эффективных методов борьбы с патогенными организмами, давно применяемый в сельском хозяйстве – создание пород и сортов, устойчивых к патогенам. У специалистов, разрабатывающих методы защиты природных популяций от чужеродных болезнетворных агентов и паразитов, также появляется сильное искушение «прилить кровь» более устойчивых популяций к менее устойчивым. Так, в работе [Allendorf et al., 2001] приводятся ссылки на публикации, где предлагается для повышения устойчивости диких форелей (*Parasalmo*) к вертежу (*whirling*), вызываемому паразитом *Myxobolus cerebralis*, выявлять «устойчивые» к нему популяции и гибридизировать их с «неустойчивыми» популяциями.

Некоторые российские специалисты, узнав, что атлантический лосось Балтийского бассейна значительно устойчивее к паразиту *Gyrodactylus salaris*, чем атлантический лосось бассейна Белого моря – сёмга [Хаймина и др., 2009], в частных разговорах предлагали вселять в заражённые паразитом сёмужьи реки лосося из Балтийского бассейна. Однако, в упоминаемой выше работе [Allendorf et al., 2001] обоснованно критикуют подобные предложения. Так, возрастание устойчивости к одному патогену часто снижает устойчивость к другим. Это справедливо и в отношении

других адаптивных признаков – генетическая структура природной популяции, как правило, отражает адаптацию к целому ряду факторов, и резкое изменение этой структуры в результате вселения рыб из другой популяции нарушит эту систему адаптаций, причём есть примеры низкой выживаемости потомков вселенцев [Алтухов, 2003].

Таким образом, даже если вселение опасного болезнетворного агента заставляет решиться на изменение генетической структуры природной популяции, очень важно минимизировать такое изменение. Это возможно, если идентифицирован ген, в значительной степени определяющий устойчивость к патогену, и организовано искусственное воспроизводство популяции. В этом случае можно целенаправленно выпускать в природу особей с «устойчивым» генотипом, добиваясь снижения численности патогенного организма или даже его полной гибели. Содержание в искусственных условиях маточного стада, сохраняющего генофонд исходной популяции позволит после гибели патогена восстановить исходную генетическую структуру природной популяции.

Например, в настоящее время идентифицирован гаплотип митохондриальной ДНК атлантического лосося, носители которого устойчивы к паразиту *Gyrodactylus salaris* [Артамонова и др., 2011] и организовано в искусственных условиях маточное стадо атлантического лосося р. Кереть, куда попал паразит [Махров и др., 2013]. На рыбоучётном заграждении на р. Кереть, через которое проходит большинство производителей, можно организовать отбор самок с «устойчивым» гаплотипом. Это позволит снизить заражённость паразитом в реке и в перспективе добиться полной его элиминации.

Отметим также, что современные биотехнологии позволяют достаточно легко вводить чужеродные

митохондрии в икринки рыб [Абрамова и др., 1979]. Таким образом, с целью защиты атлантического лосося от паразита может оказаться целесообразным трансплантировать митохондрии рыб, устойчивых к гиродактилёзу, в икринки рыб из популяций, подвергшихся заражению [Артамонова и др., 2010]. Этот способ привлекателен тем, что позволяет сохранить практически весь набор генетических адаптаций, уже имеющихся в популяции, и добавить к ним новую адаптацию. Однако следует иметь в виду, что в данном случае идёт речь о создании трансгенного организма.

Разрабатывается также методика создания трансгенных насекомых, не способных переносить опасные заболевания – малярию или лихорадку денге. Обычно выживаемость таких трансгенных организмов понижена, но для её повышения планируется создание генетических конструкций, использующих механизмы, аналогичные способствующим распространению в популяциях одного из транспозонов [обзор: Ткачук и др., 2011]. Очевидно, что вопрос о возможности вселения подобных организмов в природу должен быть предметом тщательных исследований.

Заключение

Приходится с сожалением констатировать, что генетические методы борьбы с чужеродными видами в настоящее время ещё недостаточно развиты, а многие из них не вышли из стадии теоретических разработок и экспериментов. Между тем, многие из описанных в нашей работе методов вполне перспективны, и недостаточное их развитие лишь следствие недостатка внимания со стороны научного сообщества, хозяйствующих субъектов и правительственных организаций.

Специалисты сельского хозяйства нацелены на изменение генофонда хозяйственно-ценных организмов. Специалисты по охране природы и природоохранной генетике

констатируют распространение чужеродных видов и фиксируют изменение генофонда природных популяций. Необходимо соединение усилий двух этих мощных направлений и создание новой научной специальности – природоохранной селекции, использующей те же методы, что традиционная селекция и генетическая инженерия, но нацеленной не на изменение, а на сохранение природного генофонда.

Работа поддержана Советом по грантам Президента РФ (проект МК-2049.2013.4), РФФИ (грант № 11-04-00697), программой «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов»).

Литература

- Абрамова Н.Б., Буракова Т.А., Корж В.П., Нейфах А.А. Инъекция митохондрий в ооциты и оплодотворенные яйца // Онтогенез. 1979. Т. 10. № 4. С. 401–404.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях: 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с. (Altukhov Yu.P. Intraspecific Genetic Diversity. Monitoring, Conservation and Management. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. 2006. P. 1–438. DOI: 10.1007/3-540-30963-2)
- Артамонова В.С., Махров А.А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика. 2006. Т. 42. № 3. С. 310–324. (Artamonova V.S., Makhrov A.A. Unintentional genetic processes in artificially maintained populations: proving the leading role of selection in evolution // Russian Journal of Genetics. 2006. V. 42. № 3. P. 234–246. DOI: 10.1134/S1022795406030021)
- Артамонова В.С., Махров А.А., Шульман Б.С., Хаймина О.В., Лайус Д.Л., Юрцева А.О., Широков В.А., Щуров И.Л. Реакция популяции

- атлантического лосося (*Salmo salar* L.) реки Кереть на инвазию паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 2–14. (Artamonova V.S., Makhrov A.A., Shulman B.S., Khaimina O.V., Yurtseva A.O., Lajus D.L., Shirokov V.A., Shurov I.L. Response of the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Population of the Keret River to the Invasion of Parasite *Gyrodactylus salaris* Malmberg // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. V. 2. №. 2–3. P. 73–80. DOI: 10.1134/S2075111711020020)
- Артамонова В.С., Хаймина О.В., Махров А.А. Устойчивость атлантического лосося к *Gyrodactylus salaris*: перспективы, связанные с митохондриальной ДНК // Сб. тез. Второго междунар. конгресса «ЕвразияБио-2010». М.: Копиринг, 2010. С. 17–18. (Artamonova V.S., Khaimina O.V., Makhrov A.A. 2010. *Gyrodactylus salaris* resistance in Atlantic salmon: perspectives from mitochondrial DNA // Second International Congress «EurasiaBio-2010». Book of abstracts. Moscow, Koping Publ., 2010. P. 224–225.)
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Гомельский Б.И., Грунина А.С. Искусственная полиплоидия у рыб и возможности её использования в рыбоводстве // Рыбное хозяйство. Обзорная информация. Серия: Рыбохозяйственное использование внутренних водоёмов. Москва, 1988. Вып. 1. 54 с.
- Гордеева Н.В. Механизмы адаптации беломорской горбуши и практические рекомендации // Вклад молодых учёных в рыбохозяйственную науку России. Тез. докл. Всеросс. молод. конф. СПб.: Изд-во ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2010. С. 43–45.
- Гребельный С.Д. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. СПб.: ЗИН РАН, 2008. 287 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М.: ИПЭЭ РАН, IUCN (МСОП), 2002. С. 11–14.
- Дромашко С.Е., Ермишин А.П., Макеева Е.Н., Попов Е.Г., Холмецкая М.О. Генетически модифицированные организмы и проблемы биобезопасности. Учеб.-метод. пособие. Минск: Ин-т подгот. науч. кадров Нац. акад. Наук Беларуси, 2011. 70 с.
- Заславский В.А. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций) // Журнал общей биологии. 1967. Т. 28. № 1. С. 3–11.
- Карабанов Д.П. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Научная книга, 2013. 179 с.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
- Махров А.А., Пономарёва М.В., Хаймина О.В., Гилепп В.Е., Ефимова О.В., Нечаева Т.А., Василенкова Т.И. Нарушение развития гонад карликовых самок и пониженная выживаемость их потомства как причины редкости жилых популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 6. С. 423–433. (Makhrov A.A., Ponomareva M.V., Khaimina O.V., Gilepp V.E., Efimova O.V., Nechaeva T.A., Vasilenkova T.I. Abnormal Development of Gonads of Dwarf Females and Low Survival of their Offspring as the Cause of Rarity of Resident Populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) //

- Russian Journal of Developmental Biology. 2013. V. 44. No. 6. P. 326–335. DOI: 10.1134/S1062360413060076)
- Махров А.А., Янковская В.А., Моисеева Е.В., Артамонова В.С., Кондратенко Я.В. Получение декоративных форм лососевых рыб // Рыбное хозяйство. 2011. № 1. С. 68–70.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции? // Экологическая генетика. 2011. Т. 9. № 3. С. 33–46.
- Россия в окружающем мире: 1999 (Аналитический ежегодник). М.: Изд.-во МНЭПУ, 1999. 324 с.
- Салманова Л.М., Чернышёв В.Б., Олифер В.В., Гринберг Ш.М., Афонина В.М. Изменения трихограммы при её лабораторном разведении (на примере *Trichogramma evanescens*: Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 10. С. 90–96.
- Серебровский А.С. О новом возможном методе борьбы с вредными насекомыми // Зоол. журн. 1940. Т. 19. Вып. 4. С. 618–630.
- Серебровский А.С. Теоретические основания транслокационного метода борьбы с вредными насекомыми. М.: Наука, 1971. 87 с.
- Струнников В.А. Исследования по искусственной регуляции пола у животных в СССР // Онтогенез. 1978. Т. 9. № 1. С. 3–19.
- Ткачук А.П., Ким М.В., Савицкий В.Ю., Савицкий М.Ю. Перспективы использования трансгенных насекомых в программах биоконтроля // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. № 2. С. 93–110.
- Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. Том 3. М.: Мир, 1990. 368 с.
- Хаймина О.В., Шульман Б.С., Широков В.А., Щуров И.Л., Махров А.А., Игнатенко В.В., Артамонова В.С. Различия в устойчивости к паразиту *Gyrodactylus salaris* атлантического лосося (*Salmo salar*) двух популяций бассейнов Белого и Балтийского морей / Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Вып. 338. СПб., 2009. С. 205–209.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иност. лит., 1960. 230 с. (Elton C.S. The ecology of invasions by animal and plants. London: Methuen and Co Ltd., 1958. 196 p.)
- Allendorf F.W., Spruell P., Utter F.M. Whirling disease and wild trout: Darwinian fisheries management // Fisheries. 2001. V. 26. № 5. P. 27–29.
- Arnold M.L. Evolution through genetic exchange. Oxford: Oxford Univ. Press., 2006. P. 1–252.
- Avise J.C. Clonality. The genetics, ecology and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals. Oxford: Oxford University Press, 2008. 237 p.
- Benfey T.J. Producing sterile and single-sex populations of fish for aquaculture // New Technologies in Aquaculture: Improving Production Efficiency, Quality and Environmental Management / Eds. G. Burnell, G. Allan. Cambridge, UK: Woodhead Publishing Ltd., 2009. P. 143–164.
- Bergstedt R.A., Twohey M.B. Research to Support Sterile-male-release and Genetic Alteration Techniques for Sea Lamprey Control // Journal of Great Lakes Research. 2007. V. 33. Special Issue 2. P. 48–69.
- Britton J.R., Gozlan R.E., Copp G.H. Managing non-native fish in the environment // Fish and Fisheries. 2011. V. 12. № 3. P. 256–274.
- Bull J.J., Wichman H.A. Applied evolution // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2001. V. 32. P. 183–217.
- Casselman S.J., Schulte-Hostedde A.I., Montgomerie R. Sperm quality influences male fertilization success in walleye (*Sander vitreus*) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2006. V. 63. № 9. P. 2119–2125.
- Catteruccia F., Crisanti A., Wimmer E.A. Transgenic technologies to induce sterility // Malaria Journal. 2009. V. 8. Suppl 2. S7.

- Cotton S., Wedekind C. Control of introduced species using Trojan sex chromosomes // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. V. 22. № 9. P. 441–443.
- Cox G.W. Alien species and evolution. Washington, Covelo, London: Island Press, 2004. 377 p.
- Dame D.A., Curtis C.F., Benedict M.Q., Robinson A.S., Knols B.G.L. Historical applications of induced sterilisation in field populations of mosquitoes // *Malaria Journal*. 2009. V. 8. Suppl. 2: S2. DOI: 10.1186/1475-2875-8-S2-S2
- Devlin R.H., Nagahama Y. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences // *Aquaculture*. 2002. V. 208. № 3–4. P. 191–364.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // *Mol. Ecol*. 2008. V. 17. P. 431–449.
- Dunham R.A. Aquaculture and Fisheries Biotechnology. Genetic Approaches. 2nd ed. Cambridge (USA): CABI, 2011. 495 p.
- Fitzpatrick J.L., Henry J.C., Liley N.R., Devlin R.H. Sperm characteristics and fertilization success of masculinized coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Aquaculture*. 2005. V. 249. № 1–4. P. 459–468.
- Fu G., Lees R.S. Nimmo D., Aw D., Jin L., Gray P., Berendonk T.U., White-Cooper H., Scaife S., Phuc H.K., Marinotti O., Jasinskiene N., James A.A., Alpey L. Female-specific flightless phenotype for mosquito control // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010. V. 107. № 10. P. 4550–4554.
- Geffen A.J., Evans J.P. Sperm traits and fertilization success of male and sex-reversed female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquaculture*. 2000. V. 182. № 1. P. 61–72.
- The genetics of colonizing species / Eds. H.G. Baker, G.L. Stebbins. New-York; London: Academic Press. 1965. 588 p.
- Gharrett A.J., Smoker W.W. Two generations of hybrids between even-and odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): A test for outbreeding depression? // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 1991. V. 48. № 9. P. 1744–1749.
- Gharrett A.J., Smoker W.W., Reisenbichler R.R., Taylor S.G. Outbreeding depression in hybrids between odd and even-broodyear pink salmon // *Aquaculture*. 1999. V. 173. № 1–4. P. 117–129.
- Gutierrez J.B., Teem J.L. A model describing the effect of sex-reversed YY fish in an established wild population: the use of a Trojan Y chromosome to cause extinction of an introduced exotic species // *Journal of Theoretical Biology*. 2006. V. 241. № 2. P. 333–341.
- Holzmueller E.J., Jose S. Invasive plant conundrum: What makes the aliens so successful? // *Journal of Tropical Agriculture*. 2009. V. 47. № 1–2. P. 18–29.
- Houdebine L.-M. Animal transgenesis and cloning. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd., 2003. 220 p.
- Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices / Eds. R. Wittenberg, M.J.W. Cock. Wallingford, UK: CABI, 2001. 228 p.
- Invasive species management. A handbook of principles and techniques / Eds. M.N. Clout, P.A. Williams. Oxford: Oxford University Press, 2009. 308 p.
- Invasive species: Detection, impact and control / Eds. C.P. Wilcox, R.B. Turpin. New York: Nova Science Publishers, Inc. 2009. 217 p.
- Komen H., Thorgaard G.H. Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: a review // *Aquaculture*. 2007. V. 269. № 1–4. P. 150–173.

- Levin D.A. Hybridization and extinction // *American Scientist*. 2002. V. 90. № 3. P. 254–261.
- Lintermans M. Human-assisted dispersal of alien freshwater fish in Australia // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 2004. V. 38. № 1. P. 481–501.
- Papathanos P.A., Bossin H.C., Benedict M.Q., Catteruccia F., Malcolm C.A., Alphey L., Crisanti A. Sex separation strategies: past experience and new approaches // *Malaria Journal*. 2009. V. 8. Suppl 2. S5.
- Parkes J.P., Nygent G. Management of terrestrial vertebrate pest // *Invasive species management. A handbook of principles and techniques* / Eds. M.N. Clout, P.A. Williams, Oxford: Oxford University Press. 2009. P. 173–184.
- Piferrer F., Beaumont A., Falguiere J.-C., Flajshans M., Haffray P., Colombo L. Polyploid fish and shellfish: Production, biology and applications to aquaculture for performance improvement and genetic containment // *Aquaculture*. 2009. V. 293. № 3–4. P. 125–156.
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States // *Ecological Economics*. 2005. V. 52. № 3. P. 273–288.
- Rhymer J.M., Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1996. V. 27. P. 83–109.
- Robinson A.S. Mutations and their use in insect control // *Mutation Research*. 2002. V. 511. P. 113–132.
- Saunders G., Cooke B., McColl K., Shine R., Peacock T. Modern approaches for the biological control of vertebrate pests: An Australia perspective // *Biological Control*. 2010. V. 52. P. 288–295.
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K., Hastings A., Holt R.D., Mayfield M.M., O'Connor M.I., Rice W.R. Ecological and evolutionary insights from species invasions // *Trends Ecol. Evol.* 2007. V. 22. № 9. P. 465–471.
- Serebrovsky A.S. On the possibility of a new method for the control of insect pests // *Sterile-male technique for eradication or control of harmful insects*. Vienna: International Atomic Energy Agency, 1969. P. 123–137.
- Thresher R., Grewe P., Patil J.G., Whyard S., Templeton C.M., Chaimongol A., Hardy C.M., Hinds L.A., Dunham R. Development of repressible sterility to prevent the establishment of feral populations of exotic and genetically modified animals // *Aquaculture*. 2009. V. 290. № 1–2. P. 104–109.
- Tiwary B.K., Kirobagaran R., Ray A.K. The biology of triploid fish // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2004. V. 14. № 4. P. 391–402.
- Vanderplank F.L. Hybridization between *Glossina* species and suggested new method for control of certain species of tsetse // *Nature*. 1944. V. 154. № 3915. P. 607–608.
- Wong A.C., Van Eenennaam A.L. Transgenic approaches for the reproductive containment of genetically engineered fish // *Aquaculture*. 2008. V. 275. P. 1–12.

GENETIC METHODS FOR THE CONTROL OF ALIEN SPECIES

© 2014 Makhrov A.A.¹, Karabanov D.P.², Koduhova Yu.V.²

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, makhrov12@mail.ru

² I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, dk@ibiw.yaroslavl.ru

The control of alien species populations is a complex but important task in the strategy for the conservation of biodiversity in natural ecosystems, since invaders may cause considerable economic and ecological damage. This study describes the methods for preventing the formation of alien species populations in nature (sterilization and induction of development of unisexual groups and conditionally sterile mutants), as well as control of existing populations of these species (Trojan genes, hybridization with genetically different forms, and changes in the host gene pool for controlling the pathogens). It is concluded that, although genetic methods of the control of alien species are promising, their development is hampered by insufficient attention of the scientific community, economic organizations, and governmental agencies.

Key words: biological invasions, population control, parasites, pathogens, hybridization, sterilization, sex, «Trojan» genes.

ЧЁРНЫЙ СПИСОК ФЛОРЫ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2014 Панасенко Н.Н.

ФГБОУ ВПО Брянский государственный университет имени И. Г. Петровского,
Брянск 241036, panasenkobot@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.11.2013

Составлен «чёрный список» флоры Брянской области, включающий 100 адвентивных растений. Растения «чёрного списка» разделены на четыре группы на основании классификации, рекомендованной для ведения Чёрных книг.

Ключевые слова: адвентивные растения, инвазия, black-list, Брянская область.

Введение

Мониторинг процессов внедрения адвентивных видов в природные экосистемы, является актуальной задачей современной биологии [Виноградова и др., 2009; Адвентивная флора..., 2012]. Создание и ведение Чёрных книг позволяет оценить особенности инвазионных процессов на региональном уровне, сформировать систему мониторинговых наблюдений и разработать стратегию по уменьшению негативных последствий внедрения чужеземных видов в природные экосистемы [Нотов и др., 2010]. В настоящей работе приводится «чёрный список» (black-list) флоры Брянской области, включающий 100 видов адвентивных растений.

Результаты и обсуждение

Брянская область расположена в западной части Восточно-Европейской равнины, на крайнем юго-западе Российской Федерации в Центральном Федеральном округе. Граничит на западе с Республикой Беларусь (Гомельской и Могилёвской областями), на севере – с Калужской и Смоленской областями, на востоке и юго-востоке – с Орловской и Курской областями, а на юге с Украиной (Черниговской и Сумской областями) [Природные ресурсы..., 2007].

Территория Брянской области представляет экотон, сформированный

на стыке границ ботанико-географических подзоны широколиственно-еловых (подтаёжных) и зоны широколиственных лесов Восточноевропейской провинции Европейской широколиственнолесной области [Растительность..., 1980]. Подзона широколиственно-еловых лесов охватывает северную и северо-западную части области в пределах моренных, моренозандровых ландшафтов и полесских ландшафтов. Широколиственные леса распространены в пределах ландшафтов ополей и возвышенных лёссовых равнин в центральной и юго-восточной части области, где на склонах балок и речных долин распространены остепнённые луга [Булохов, Семенищенков, 2012, 2013].

Сведения о составе флоры инвазионных растений Брянской области основаны на собственных исследованиях [Panasenko, 2010; Булохов и др., 2011; Панасенко, 2011; Елисеенко, Панасенко, 2012; Панасенко и др., 2012 а, б; Панасенко, Ващекин, 2012; Панасенко и др., 2013; Панасенко, 2013] и анализе основных сводок по флоре региона [Босек, 1975; Харитонцев, 1986; Булохов, Величкин, 1998].

Растения «чёрного списка» разделены на 4 группы, согласно классификации, рекомендованной для ведения региональных Чёрных книг [Нотов и др., 2010; Виноградова и др., 2011].

1 – виды-«трансформеры» [Richardson et al., 2000; Виноградова и др., 2009], активно внедряются в естественные и полустественные сообщества, изменяют облик экосистем, нарушают сукцессионные связи, выступают в качестве эдификаторов и доминантов, образуя значительные по площади одновидовые заросли, вытесняют и (или) препятствуют возобновлению видов природной флоры. Растения «трансформеры» выделены на основании разработанной бальной шкалы [Панасенко, 2013]: *Acer negundo* L., *Acorus calamus* L., *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Aster* × *salignus* Willd., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & Gray, *Elodea canadensis* Michx., *Heraclеum sosnowskyi* Manden., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Solidago canadensis* L., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.

Инвазионные растения-трансформеры формируют, как правило, монодоминантные сообщества [Булохов и др., 2011; Панасенко и др., 2012 а, б], часто вытесняя виды исходных сообществ, в результате затенения и высокой плотности надземных и подземных побегов. Сообщества ассоциаций *Elodeetum canadensis* Egler 1933 и *Acoretum calami* Knapp et Stoff. 1962, а также дериватные сообщества *Echinocystis lobata* и *Acer negundo* можно отнести к обычным региональным сообществам. *Heraclеum sosnowskyi* распространяется в области в основном по придорожным полосам и отсюда внедряется в различные типы естественных местообитаний. Особую опасность представляют инвазии борщевика в экосистемы долин рек и балок. Сообщества с доминированием *Aster* × *salignus* и *Amelanchier spicata* встречаются редко и серьёзной экономической и биологической угрозы пока не представляют. *Lupinus polyphyllus* распространяется по придорожным луговинам, формируя сообщества на залежах и склонах балок. Большие по площади заросли *Solidago canadensis* приурочены к окрестностям

населённых пунктов, залежам, заброшенным дачным участкам и кладбищам, откуда золотарник стремительно расселяется. *Zizania latifolia* встречается в регионе только на оз. Бечино, расположенном в пойме р. Десна, окаймляя озеро широкими полосами (до 10–15 м шириной); сообщества цицании уже отмечены и на отмелях р. Десна.

2 – адвентивные виды, активно расселяющиеся и натурализующиеся в нарушенных, полустественных и естественных местообитаниях: *Bidens frondosa* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Eragrostis albensis* H. Scholz., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Festuca arundinacea* Shreb., *Impatiens grandulifera* Royle, *I. parviflora* DC., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. pseudorubescens* A. Skvorts., *Juncus tenuis* Willd., *Oenothera biennis* L., *O. rubricaulis* Klebahn, *Salix fragilis* L., *Sambucus racemosa* L., *Solidago gigantea* Ait., *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz.

3 – адвентивные виды, расселяющиеся и натурализующиеся в настоящее время в нарушенных местообитаниях; в ходе дальнейшей натурализации некоторые из них, по-видимому, смогут внедриться в полустественные и естественные сообщества.

Эта группа весьма неоднородна по особенностям распространения и инвазионной активности видов и в её составе можно выделить 2 подгруппы:

– адвентивные виды, активно расселяющиеся по нарушенным местообитаниям, особенно в населённых пунктах и их окрестностях, инвазии в естественные местообитания единичны: *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb., *Cuscuta campestris* Yunck., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake, *G. parviflora* Cav., *Geranium sibiricum* L., *Helianthus tuberosus* L., *Lactuca serriola* L., *Lolium perenne* L., *Medicago sativa* L., *Setaria pumila* (Poir.) Schult., *S. viridis* (L.) Beauv., *Thladiantha dubia* Bunge, *Xanthoxalis stricta* (L.) Small.

– адвентивные виды, инвазии которых в естественные и полуестественные местообитания на территории региона в настоящий момент единичны и, как правило, приурочены к окрестностям населённых пунктов, заброшенным паркам, старым посадкам: *Amorpha fruticosa* L., *Asclepias syriaca* L., *Caragana arborescens* Lam., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Cornus alba* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Galega orientalis* Lam., *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Hemerocallis fulva* (L.) L., *Hippophaë rhamnoides* L., *Lonicera caprifolium* L., *L. tatarica* L., *Oenothera villosa* Tunb., *Parthenocissus inserta* (A. Kern.) Fritsch, *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Phytolacca acinosa* L., *Populus alba* L., *Quercus rubra* L., *Reynoutria japonica* Houtt., *Robinia pseudoacacia* L., *Rosa rugosa* Thunb., *Rudbeckia hirta* L., *R. laciniata* L., *Sambucus ebulus* L., *S. nigra* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea alba* Du Roi, *Vinca minor* L., *Viola odorata* L.

4 – потенциально инвазионные виды, способные к возобновлению в местах заноса и проявившие себя в смежных регионах в качестве инвазионных видов: *Amaranthus albus* L., *A. retroflexus* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. trifida* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. & Scherb., *Aronia mitschurinii* Skvorts. et Maitulina, *Bellis perennis* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl., *Eragrostis minor* Host., *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina, *Lepidium densiflorum* Schrad., *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel., *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile, *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Senecio viscosus* L., *Sisymbrium loeselii* L., *Symphoricarpos albus* (L.) Blake, *Symphytum asperum* Lepech. *S. caucasicum* Bieb., *S. x uplandicum* Nym., *Trisetum flavescens* (L.) P.Beauv.

Виды неясного статуса, для определения которого нужны специальные исследования: *Arrhenatherum elatius* (L.) J. & C. Presl., *Ballota nigra* L., *Lathyrus tuberosus* L., *Melilotus albus* Medik., *M. officinalis* (L.) Pall., *Saponaria officinalis* L. Сложность в установлении статуса этих видов имеет объективные причины, которые, прежде всего, связаны с положением территории Брянской области в системе ботанико-географических зон. *Arrhenatherum elatius* на юге Брянской области формирует сообщества остепнённых лугов ассоциации *Polygalo comosae* – *Arrhenatheretum elatiori*, находящиеся в регионе на северо-восточной границе ареала [Зелёная книга..., 2012], и в тоже время в центре и на севере области этот вид является адвентивным, распространяясь по железным дорогам и придорожным луговинам. *Ballota nigra*, *Lathyrus tuberosus*, *Melilotus albus* и *M. officinalis* распространяются по нарушенным местообитаниям (т.е. ведут себя как адвентивные виды) в центральных и северных районах области, в то же время в южных районах области эти виды, возможно, являются прогрессирующими элементами природной флоры. *Saponaria officinalis* регулярно встречается вблизи домов, дачных участков, кладбищ, на железнодорожном полотне, и весьма сложно дать оценку популяциям мильнянки, произрастающим по песчаным участкам в пойме рек, так как занос диаспор может происходить из вторичных местообитаний (инвазионный вид) и по речным долинам (природный вид).

Приведённый black-list отражает современные представления об инвазионных процессах на территории Брянской области. В ближайшее время стоит ожидать усиления активности *Bidens frondosa*, *Heraclеum sosnowskyi*, *Epilobium pseudorubescens*, *Festuca arundinacea*, *Lolium perenne*, *Thladiantha dubia*, *Xanthoxalis stricta* и изменения статуса *Ambrosia artemisiifolia*, *Aronia mitschurinii*, *Cyclachaena xanthiifolia*,

Echinochloa crusgalli, *Symphytum caucasicum*, *Robinia pseudoacacia*.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 13-04-97525.

Литература

Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 +120 (цв.) с.

Босек П.З. Растения Брянской области: Справочное пособие. Брянск: Приокское книжное издательство, 1975. 464 с.

Булохов А.Д., Величкин Э.М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская области). Брянск: Изд. БГПУ, 1998. 380 с.

Булохов А.Д., Ключев Ю.А., Панасенко Н.Н. Сообщества неофитов в Брянской области // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 5. С. 606–621.

Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А. Ботанико-географическое районирование Брянской области // Вестник Брянского государственного университета. Точные и естественные науки. 2012. № 4 (1). С. 51–56.

Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А. Ботанико-географические особенности ксеромезофитных широколиственных лесов союза *Quercion petraeae* Zólymi et Jakucs ex Jakucs 1960 южного Нечерноземья России // Бюлл. Брянского отделения Русского ботанического общества. 2013. № 1. С. 10–24.

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

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.:

Товарищество научных изданий КМК, 2011. 292 с.

Зелёная книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране): Монография / А.Д. Булохов, Ю.А. Семенищенков, Н.Н. Панасенко, Л.Н. Анищенко, Е.А. Аверинова, Ю.П. Федотов, А.В. Харин, А.А. Кузьменко, А.В. Шапурко / Под ред. А.Д. Булохова. Брянск: ГУП «Брянск. обл. полигр. объединение», 2012. 144 с.

Елисеенко Е.П., Панасенко Н.Н. Дендрофлора усадебных парков Брянской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. биология и экология. 2012. Вып. 25, № 3. С. 76–81.

Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.

Панасенко Н.Н. Активность некоторых инвазийных видов на территории Брянской области // Изучение и охрана флоры Средней России: Материалы VII науч. совещ. по флоре Средней России (Курск, 29–30 января 2011) / Под ред. В.С. Новикова, С.Р. Майорова и А.В. Щербакова. М.: Изд. Ботанического сада МГУ, 2011. С. 108–111.

Панасенко Н.Н. Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения // Вестник Удмуртского университета. 2013. Сер. 6. Вып. 2. С. 17–22.

Панасенко Н.Н., Анищенко Л.Н., Поцепай Ю.Г. Новые сведения о сообществах инвазионных видов в Брянской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118. № 1. С. 73–80.

Панасенко Н.Н., Ващекин А.И. Инвазионные растения и их активность на территории заповедника «Брянский лес» и охранной зоны // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV

- международной научной конференции. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2012. С. 159–161.
- Панасенко Н.Н., Ивенкова Е.М., Елисеенко Е.П. Сообщества неофитов в Брянской области // Российский журнал биологических инвазий. 2012а. № 2. С. 105–114.
- Панасенко Н.Н., Харин А.В., Ивенкова И.М., Елисеенко Е.П. Растения-трансформеры и их сообщества на территории Брянской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012б. Т. 14. № 1 (4). С. 1092–1096.
- Природные ресурсы и окружающая среда субъектов Российской Федерации. Центральный федеральный округ. Брянская область / Администрация Брянской обл.; Под ред. Н.Г. Рыбальского, Е.Д. Самогосова, А.Г. Митюкова. М.: НИИ-Природа, 2007. 1144 с.
- Растительность Европейской части СССР / Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 429 с.
- Харитонцев Б.С. Флора левобережья реки Десны в пределах Брянской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 329 с.
- Panasenko N.N. Invasive plants in Bryansk region // Invasion of alien species in Holartic. The III International Symposium. Borok-3. October 5th–9th 2010, Borok – Myshkin, Yaroslavl District, Russia. Yaroslavl: Print-House Publ. Co, 2010. S. 76.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and distribution. 2000. Vol. 6. P. 93–107.

BLACK-LIST OF FLORA OF THE BRYANSK REGION

© 2014 Panasenko N.N.

I.G. Petrovsky Bryansk State University,
Bryansk 241036, e-mail panasenkobot@yandex.ru

The «black-list» of the Bryansk Region flora, including 100 alien plants, is compiled. The «black list» plants are divided into four groups, according to the classification recommended for keeping Black books.

Key words: alien plants, invasion, black-list, Bryansk Region.

МАТЕРИАЛЫ К «ЧЁРНОЙ КНИГЕ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ»

© 2014 Стародубцева Е.А.¹, Морозова О.В.², Григорьевская А.Я.³

¹ Воронежский государственный природный биосферный заповедник,
Воронеж 394080, starodbtsv@gmail.com

² Институт географии РАН, Москва, 119017, Старомонетный пер., 29, olvasmor@mail.ru

³ Воронежский государственный университет, Воронеж, grigaryya@mail.ru

Поступила в редакцию 25.10.2013

Одна из попыток обратить внимание на проблему биологических инвазий – это создание «чёрных списков» из чужеродных видов, в наибольшей степени угрожающих разнообразию какого-либо региона, с описанием их биологических, экологических свойств и распространения. В России это явление вылилось в публикации региональных «Чёрных книг», списки видов которых часто подготовлены на экспертной основе или по различным критериям. Для стандартизации информации по чужеродным видам предлагается 1) использовать количественную оценку участия инвазионных видов в составе региональных флор и в растительных сообществах, что даёт возможность объективно оценивать как инвазионный статус вида, так и степень его воздействия; 2) включать в региональные «Чёрные книги» все инвазионные виды региона, 3) потенциально инвазионные виды представлять в виде отдельных списков. Для Воронежской области на основе гербарных материалов и непосредственного обследования территории выявлены 65 инвазионных чужеродных видов растений, предложенных для включения в «Чёрную книгу»: 9 видов являются трансформерами, 20 – активно расселяются и натурализуются в нарушенных полустепных и естественных местообитаниях, 32 – распространяются по нарушенным местообитаниям, статус 4 видов пока окончательно не определён. Ещё 22 вида – потенциально инвазионные, поскольку не имеют большого распространения в области, но проявили себя как инвазионные в смежных регионах (областях, лежащих в зоне широколиственных лесов и лесостепи).

Ключевые слова: чужеродные виды растений, инвазионные виды, Чёрная книга, чёрный список, регион.

Введение

Одна из первоочередных задач в области инвазионной биологии – инвентаризация инвазионных видов на региональном уровне [Vilà et al., 2008; Weber et al., 2008; Виноградова, 2012]. В России вслед за европейскими странами [Genovesi, Scalera, 2007] при изучении инвазионных видов высших растений складывается традиция формирования региональных «black-листов» из 100 наиболее опасных заносных видов с обозначением их инвазионного статуса и в той или иной степени подробным описанием биологических и экологических особенностей вида, истории

появления, распространения и воздействия на природные и антропогенные сообщества [Виноградова, 2012]. Этому способствовала публикация «Чёрной книги флоры Средней России» [Виноградова и др., 2010], которая положила начало составлению чёрных списков флоры различных регионов России. В настоящее время уже опубликована «Чёрная книга флоры Тверской области» [Виноградова и др., 2011], активно ведутся работы в Брянской [Панасенко и др., 2011; Панасенко, 2013; Panasenko, 2013], Ивановской [Борисова, 2007], Калужской [Крылов, Решетникова,

2009], Липецкой [Ржевуская, 2012], Рязанской [Хорун и др., 2012], Тульской [Хорун, 2013] областях и в Республике Мордовия [Силаева, Агеева, 2012]. Учитывая важность выработки единой методики составления региональных «Чёрных книг» для получения сопоставимых данных по разным регионам, считаем необходимым обозначить некоторые теоретические и методические аспекты этой работы, на которые мы вынуждены были обратить внимание в процессе сбора и анализа материала для «Чёрной книги Воронежской области».

Выбор методики в любом исследовании определяется целями, для достижения которых это исследование проводится. Некоторые авторы [Крылов, 2008; Виноградова и др., 2010] обозначают очень широкий круг задач, которые призваны решить региональные «Чёрные книги»: от чисто научных (изучение исторического и современного распространения и численности адвентивных видов, а также исследование эколого-биологических особенностей и динамики их популяций) до практических (разработка мер, препятствующих внедрению видов), просветительских (популяризация знаний) и административно-правовых (привлечение внимания административных органов). На наш взгляд, решить столь разные задачи в одном документе невозможно, так как обращение к различной аудитории (научное сообщество, население, чиновники) требует различной формы подачи материала и различной аргументации. Опубликованные к настоящему времени региональные «Чёрные книги» и чёрные списки растений по содержанию и форме подачи материала в большей степени соответствуют целям инвентаризации инвазионных видов. В этом случае критерием включения видов в чёрный список должно быть их отнесение к разряду инвазионных растений, то есть преодолевших барьер размножения и расселения диаспор, а в региональную

«Чёрную книгу» должны быть включены все инвазионные виды, отмеченные в регионе. Исходя из этого, количественное ограничение списка 100 видами (или дополнение до 100 видов) не обосновано.

Следует согласиться с предложением [Виноградова и др., 2011] не включать в списки инвазионных видов археофиты – адвентивные виды, внедрившиеся в региональную флору в доисторическое или раннее историческое время.

В большинстве стран наиболее опасные инвазионные виды, как правило, выделяются экспертным путём [Vilà et al., 2008]. Иногда экспертная оценка формируется на основании чётких критериев, как, например, в разработанном американскими учёными Протоколе оценки влияния чужеродных видов на биоразнообразие [Morse et al., 2004]. Данный протокол включает 20 вопросов, сгруппированных в четыре секции: 1) Экологическое влияние; 2) Существующее распространение и обилие; 3) Направленность в расселении и обилии; 4) Трудности управления. Для каждого вопроса эксперт выбирает предложенные ответы, имеющие определённую балльную оценку; совокупность баллов даёт общую оценку вида.

В России первый список инвазионных видов в виде «Чёрной книги флоры» был составлен для Средней России [Виноградова и др., 2010] и подготовлен также на основе экспертной оценки. При этом авторы выделили чужеродные виды, начавшие формировать вторичный ареал позднее XVI в., внедрившиеся в естественные и полуестественные фитоценозы и отмеченные в 75% и более административных областей исследуемого региона. Последнее является единственным количественным критерием, использованным авторами «Чёрной книги флоры Средней России». Данные по распространению чужеродных видов были получены на основании анализа гербарных сборов и из литературных

источников. Однако, без проведения специальных исследований эти данные не в полной мере характеризуют действительное расселение видов в конкретных административных областях Средней России, специфику их экологической роли и инвазионного статуса.

При изучении адвентивной флоры Калужской области А.В. Крылов и Н.М. Решетникова [2009] целенаправленно обследовали 18 (75%) из 24 районов области и в различных местообитаниях сделали 164 флористических описания. Эти материалы явились основой для оценки степени натурализации адвентивных видов. При этом авторы использовали 10 градаций, которые сгруппировали в 3 блока:

I – виды, не преодолевшие барьер размножения, не возобновляющиеся генеративно или вегетативно (степень натурализации $N^0 - N^2$);

II – виды, преодолевшие барьер размножения, но не преодолевшие барьер, связанный с распространением диаспор (степень натурализации $N^3 - N^6$);

III – инвазионные виды, преодолевшие барьер, связанный с распространением диаспор (степень натурализации $N^7 - N^9$).

Исследователи адвентивной флоры Калужской области предлагают включать в Чёрные книги регионов виды, по степени натурализации относимые к третьему блоку, то есть виды, которые успешно размножаются и расселяются по территории. Внутри этой группы А.В. Крылов и Н.М. Решетникова выделяют три категории, различающиеся степенью натурализации:

1) «трансформеры» – виды, активно внедряющиеся во вторичные и естественные сообщества, изменяющие облик экосистем, выступающие в качестве эдификаторов и доминантов, образующие значительные по площади одновидовые заросли, вытесняющие и (или) препятствующие возобновлению видов природной флоры (N^9).

Для отнесения видов к категории трансформеров необходимым условием является широкое распространение этих инвазионных видов, для области – более чем в 5 административных районах;

2) виды, активно расселяющиеся и натурализующиеся в нарушенных полустественных и естественных местообитаниях (N^8);

3) виды, расселяющиеся и натурализующиеся в нарушенных местообитаниях (N^7). Аналогичные критерии использованы при оценке степени инвазионности видов для Тверской [Виноградова и др., 2011], Липецкой [Ржевуская, 2012] и Рязанской [Хорун и др., 2012] областей.

Кроме перечисленных выше категорий инвазионных видов авторы «Чёрной книги Тверской области» [Виноградова и др., 2011; Нотов и др., 2010] предлагают включать в региональные «black-листы» потенциально инвазионные виды, которые способны возобновляться в местах заноса и уже проявили себя в смежных регионах в качестве инвазионных. Это очень важная информация с точки зрения принятия мер по предотвращению расселения чужеродных видов на новые территории. На наш взгляд, эти материалы должны оформляться отдельным приложением к региональному чёрному списку. При этом перечень потенциальных инвазионных растений необходимо сопровождать информацией о том, в каких смежных регионах вид является инвазионным, и в какие местообитания и растительные сообщества он там внедрился. Кроме этого, при наличии информации, обязательно указание, где и в каких местообитаниях вид встречается в исследуемом регионе.

Категория, характеризующая степень натурализации инвазионного вида, устанавливается в зависимости от его поведения (активности) и характера местообитаний, в которые вид внедрился. Под активностью понимается некая совокупная характеристика,

отражающая распространённость вида по территории и его обилие. Охарактеризовать активность вида можно лишь при количественной оценке его встречаемости и участия в растительных сообществах. В настоящее время исследователи инвазионной флоры применяют различные способы получения оценки активности видов. Большой объём выборки, сделанный А.В. Крыловым и Н.М. Решетниковой [2009] при обследовании Калужской области (164 описания в 75% районов области), естественно, даёт представление об обилии и встречаемости изучаемых видов. Это позволило авторам предложить достаточно дробную градацию адвентивной флоры по степени натурализации и существенно увеличило точность экспертной оценки.

В Протоколе оценки влияния чужеродных видов на биоразнообразие [Morse et al., 2004] из 20 вопросов 11 касаются современного распространения и обилия, а также перспектив (тренда) в расселении и увеличении обилия. Однако, наибольший вес (50% всех баллов) при оценке чужеродного вида придаётся его экологическому влиянию.

Авторы «Чёрной книги Тверской области» [Виноградова и др., 2011, Нотов и др., 2010] в своей работе использовали шкалу активности, ориентированную на оценку уровня агрессивности инвазионных растений и особенностей их распространения. С использованием карты с сеткой 4x4 км была определена активность каждого вида во всех административных и хозяйственно-экономических районах. При этом применялась следующая шкала: I – единичные находки вида в отдельных квадратах при очень низком его обилии или нерегулярные находки менее чем в 25% квадратов, обилие вида обычно низкое; II – регулярные находки во многих квадратах (не менее 50% всех квадратов), степень обилия и встречаемости различны; III – обычный вид в большинстве квадратов (75% и

более), обилие довольно высокое. Путём сложения полученных баллов активности всех отмеченных в районе видов определялась суммарная активность инвазионной фракции в каждом административном районе Тверской области. Такой материал – результат высокой степени изученности региона тверскими ботаниками, итог многолетнего детального целенаправленного обследования адвентивной флоры области.

Для оценки активности (этот показатель авторы цитируемой ниже публикации понимают как меру преуспевания вида в конкретных ландшафтно-климатических условиях) инвазионных видов Н.Н. Панасенко и соавторы [2011] на территории Брянской области закладывали флористические маршруты протяженностью 5–8 км, регистрируя на них частоту встречаемости, местообитания и сообщества, в которых произрастают виды, выбранные на основании экспертной оценки. Для оценки фитоценотической активности и натурализации чужеродных видов А.Д. Булохов [Булохов и др., 2012] предложил комбинированную пятибалльную шкалу, объединяющую показатели постоянства и покрытия-обилия.

Несомненно, что именно использование количественной оценки участия инвазионных видов в составе региональных флор и в растительных сообществах даёт возможность объективно оценивать как инвазионный статус вида, так и степень его воздействия [Catford et al., 2011] и, соответственно, правомерность его включения в Чёрные книги регионов.

Цель нашего исследования – на основе относительно чётких количественных критериев расселения видов по территории области и их участия в сообществах подготовить предварительный список инвазионных видов растений Воронежской области для включения в региональную Чёрную книгу.

Материалы и методы

Учитывая опыт российских и зарубежных коллег, а также возможности организации обследования территории, при проведении работ по подготовке Чёрной книги Воронежской области мы руководствовались следующими положениями:

1. Региональная Чёрная книга должна включать сведения обо всех инвазионных чужеродных видах растений, т.е. видах, преодолевших барьеры расселения (*dispersal barrier*) и освоения популяцией новых местообитаний (*environmental barrier*) [Blackburn et al., 2011].

2. В чёрный список Воронежской области включаются кенофиты – виды, появившиеся в регионе с конца XVII столетия [Григорьевская и др., 2004].

3. Учитывая экотонный характер Воронежской области (через её территорию проходит граница степной и лесостепной природных зон), виды, присутствующие как природные в южной части и как чужеродные появляющиеся севернее, рассматриваются отдельным списком.

4. Потенциальные инвазионные виды выявляются в результате анализа чёрных списков сопредельных областей и наблюдения за поведением адвентивных растений, отмеченных на территории региона. Эта группа может включать адвентивные виды, уже отмеченные на территории исследуемой области (но пока не имеющие инвазионного статуса или проявившие инвазионные свойства локально), а также растения, ещё не зарегистрированные в регионе. Потенциальные инвазионные виды анализируются отдельным списком.

Материалом для формирования чёрного списка флоры Воронежской области послужили:

1) опубликованные результаты обследования территории области, включающие аннотированные списки локальных флор федеральных и региональных ООПТ, крупных лесных

массивов, степных урочищ [Цвелёв, 1988; Стародубцева, 1999; Чернобылова и др., 2000; Барабаш и др., 2008; Кин, Стародубцева, 2012]; специальные исследования адвентивной флоры [Григорьевская и др., 2004; Разумова, 2011; Барабаш, Камаева, 2012; Казьмина, Агафонов, 2012; Лепёшкина и др., 2012; Нескрябина и др., 2012; Разумова, Агафонов, 2012; Стародубцева, 2013]; сведения о динамике флоры различных территорий [Стародубцева, 2007, 2012; Хлызова, 2007; Казанцева и др., 2008; Нескрябина, 2012; Нескрябина, Печенюк, 2012];

2) собственные полевые исследования авторов в разных административных районах области;

3) данные гербариев Воронежского университета и Воронежского заповедника (VORG, VOR, VGZ).

В результате анализа перечисленных выше материалов был составлен предварительный список инвазионных видов Воронежской области. Латинские названия растений приводятся по сводке С.К. Черепанова [1995] и «Флоре Восточной Европы» [1996–2004]. По сравнению с обзором по адвентивной флоре области [Григорьевская и др., 2004] принята иная таксономическая интерпретация у видов рода *Fraxinus*: *Fraxinus pennsylvanica* включает *F. lanceolata* [Маевский, 2006]. Находки видов *Parthenocissus* отнесены к *P. inserta*. В широком смысле мы рассматриваем вид *Phalacrologium annuum* (L.) Dumort., включая *Ph. septentrionale* и *Ph. strigosum*, как подвиды. На территории Воронежской области ранее мы выделяли два вида многолетних подсолнечников (*Helianthus tuberosus* и *H. subcanescens*), хорошо различающихся по строению корневищ; в то же время имеющиеся в литературе сведения [Schilling, 2006; Виноградова и др., 2010; Майоров и др., 2012], а также данные о выращивании в прошлом в Воронежской и некоторых других областях гибридных сортов [Стародубцева, 2007] ставят под

сомнение самостоятельность вида *Helianthus subcanescens*. Учитывая то, что ботаники некоторых регионов рассматривают группу *Helianthus tuberosus* s. l., не разделяя на виды, материал по многолетним подсолнечникам, собранный в Воронежской области, мы также рассматриваем как *Helianthus tuberosus* s. l.

После составления предварительного списка проводилось обследование территории административных районов области; для анализа распространения видов используется сетка квадратов 10 x 10 км. В 2013 г. исследования проведены в 20 районах (всего на территории Воронежской области 31 муниципальный район и два крупных городских округа: города Воронежа и города Борисоглебска; городской округ Нововоронежа рассматривается в составе Каширского района). При обследовании отмечался тип (природный, полуприродный, антропогенный) и характер местообитания, фиксировались географические координаты места описания, производилось геоботаническое описание растительного покрова или составлялся флористический список с характеристикой обилия адвентивных видов. В последнем случае для количественной оценки участия использована следующая шкала: 0 – вид отсутствует; 1 – вид представлен в сообществе единичными экземплярами; 2 – встречается изредка, имеет невысокое проективное покрытие; 3 – вид встречается часто, доминирует в сообществе или образует моновидовые заросли.

Результаты и обсуждение

После публикации «Адвентивной флоры Воронежской области» [Григорьевская и др., 2004] были найдены новые заносные виды, в настоящее время список чужеродных организмов области включает около 450 видов сосудистых растений. Для включения в Чёрную книгу Воронежской области нами предложены 65 инвазионных видов.

Необходимо отметить, что ранее уже был опубликован предварительный список инвазионных видов области [Григорьевская и др., 2013] из 110 видов, которые по степени натурализации были отнесены к трём категориям, выделенным А.В. Крыловым и Н.М. Решетниковой [2009]. Этот список был составлен на основе экспертной оценки с детальным обследованием небольшой и весьма специфичной части Воронежской области – городского округа г. Воронежа. При совместном анализе этого материала с авторами публикации из списка были исключены археофиты и некоторые редко встречающиеся в области виды, часть видов была переведена в категорию потенциальных инвазионных видов, у ряда растений изменён инвазионный статус.

Ниже приведён список инвазионных видов растений Воронежской области с указанием предварительной оценки их инвазионного статуса.

СТАТУС 1. К группе «трансформеров» (категория N⁹ [по: Крылов, Решетникова, 2009]) отнесены 9 видов: *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Bidens frondosa*, *Echinocystis lobata*, *Elodea canadensis*, *Parthenocissus inserta*, *Phalacrolooma annuum*, *Sambucus racemosa*, *Xanthium albinum*.

Из этой группы только *Elodea canadensis* присвоен статус «трансформера» во всех регионах, для которых имеются сравнимые данные по инвазионным видам (табл. 1). В то же время, в отношении этого вида имеются интересные многолетние наблюдения за изменением его активности в Воронежской области. Впервые отмеченная в регионе в 1910 г., элодея активно распространялась в водоёмах, образовывала самостоятельные растительные сообщества, на протяжении многих десятилетий оказывала существенное воздействие на водные экосистемы и экономику ряда отраслей хозяйства. Однако при обследовании некоторых рек области в 2011–2012 гг. были обнаружены лишь

единичные экземпляры элодеи; гидробиологи связывают это с заилением песчаных грунтов, обмелением ряда рек во время засухи 2010 г. и отсутствием банка семян вследствие исключительно вегетативного размножения вида [Хлызова и др., 2012]. Учёные уже обращали внимание на наличие периодичности в развитии элодеи, когда после необыкновенно бурного развития происходит угасание численности вида [Доброхотова, 1940]. Сокращение площади сообществ элодеи в реках Донского бассейна ранее наблюдалось в 1984 г. [Хлызова, 1989, 1997]. Наиболее агрессивным «трансформером» для Воронежской области является *Acer negundo*. Вид очень широко распространён в регионе, так как ранее использовался для озеленения населённых пунктов и создания полевых защитных и придорожных лесополос; в настоящее время встречается во всех административных районах области. Клён ясенелистный является эдификатором древесного яруса пойменных лесов; образует заросли на вторичных местообитаниях; внедряется в степные и луговые растительные сообщества, хвойные и лиственные леса, в том числе и на охраняемых территориях. В лесостепных областях и зоне широколиственных лесов вид также

считается «трансформером»; только в Тверской области *Acer negundo* имеет более низкую степень натурализации (табл. 1). Сходным образом на широтном градиенте проявляется степень натурализации у *Echinocystis lobata* (табл. 1). В Воронежской области этот вид натурализовался в пойменных фитоценозах – лиана оплетает прибрежные кустарники и деревья, стелется по зарослям прибрежно-водной растительности; во время цветения даёт аспект и при массовом развитии подавляет местную флору; вблизи населённых пунктов эхиноцистис внедряется в лесные сообщества; вид натурализовался в заповедных фитоценозах области. В последние годы активно распространяется по области *Bidens frondosa*, внедряясь в различные сообщества на увлажнённых местообитаниях. Вид встречается во всех административных районах области. Заросли череды оливковой отмечены на болотах, в пойменных и прибрежно-водных фитоценозах, в сырых понижениях в лесах разных типов, по руслам пересыхающих летом водотоков. Столь же высокий инвазионный статус *Bidens frondosa* отмечен в лесостепных регионах, а также в Рязанской и Ярославской областях (табл. 1).

Таблица 1. Списки «агрессивных» чужеродных видов некоторых областей европейской части России

Область	Тв	Яр	Кл	Ря	Ту	Бр	ПВ	Ли	Во
Зона	ют	ют/хш	хш/ш	ш	ш	ш	л/ст	л/ст	л/ст-ст
<i>Elodea canadensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Acer negundo</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Echinocystis lobata</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Heraclеum sosnowskyi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	п
<i>Bidens frondosa</i>	2	1	2	1	1	2	1	1	1
<i>Impatiens parviflora</i>	2	2	2	2	2	2	1	1	2
<i>Juncus tenuis</i>	2	2	2	1	2	2	1	2	2
<i>Lepidium densiflorum</i>	2	2	3	3	2	3	1	1	3
<i>Epilobium adenocaulon</i>	2	2	2	2	2	3	1	1	2
<i>Oenothera biennis</i>	2	п	1	2		2	1	1	2
<i>Conyza canadensis</i>	2	2	1	2		2	1	1	2
<i>Amelanchier spicata</i>	1	1	2	2	2	1		1	1
<i>Amaranthus retroflexus</i>	п		3	3	2		1	3	3

<i>Aster x salignus</i>	2	2	1	1	2	1		1	2
<i>Impatiens glandulifera</i>	3	2	1	1	1	2		1	3
<i>Lupinus polyphyllus</i>	1	1	1	1	1	1			п
<i>Solidago canadensis</i>	3	1	1	1		1	1		3
<i>Solidago gigantea</i>	1	1			1	1			
<i>Oenothera rubricaulis</i>	п	2	3	3	п	2		1	п
<i>Xanthium albinum</i>	п		2	2	3	2	1	1	1
<i>Epilobium pseudorubescens</i>	3	3	2	2	3			1	2
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	3	3	2	3	3		1		2
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2	п	2	2	2			1	п
<i>Acorus calamus</i>	2		2	2		1			2
<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>				3	1	3	1		2
<i>Sambucus racemosa</i>		2	2	2	2	2			1
<i>Festuca arundinacea</i>	1	п	1			2			
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	3	2	1	1	3				п
<i>Symphytum caucasicum</i>				1	3				
<i>Populus alba</i>				1	2			2	апофит
<i>Aster lanceolatus</i>				1					
<i>Reynoutria japonica</i>	2	3	2		1				
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	2	1	1	2	2				2-3
<i>Phalacrolooma annuum</i> s.l.	п*	п*	1*	2*	п	2		1	1
<i>Trisetum flavescens</i>	3		1	2					
<i>Zizania latifolia</i>	3	2				1			п
<i>Ulmus pumila</i>					п		1	2	2
<i>Ambrosia trifida</i>							1		3
<i>Elaeagnus angustifolia</i>					п		1		2
<i>Helianthus tuberosus</i> (incl. <i>H. subcanescens</i>)	2	2			2		1	2	2
<i>Parthenocissus inserta</i>		п	2		2			1**	1

Примечания. Инвазионные виды, имеющие статус 1 (N⁹) хотя бы в одной из областей: Тв – Тверской [Виноградова и др., 2011], Яр – Ярославской [Тремасова и др., 2012], Ря – Рязанской [Хорун и др., 2012], Кл – Калужской [Крылов, Решетникова, 2009], Ту – Тульской [Хорун, 2013], Бр – Брянской [Panasenکو, 2013, авторы используют свою шкалу категорий инвазионного статуса, которую мы привели в соответствие со шкалой Крылова и Решетниковой], ПВ – Приволжской возвышенности [Васюков, 2012: в публикации приведён только список видов-«трансформеров»], Ли – Липецкой [Ржевуская, 2012], Во – Воронежской. Пустая графа не означает, что вид в данной области отсутствует: он может присутствовать, но иметь иной, не инвазионный статус. Категории инвазионного статуса: 1 – N⁹ виды «трансформеры», 2 – N⁸ виды, расселяющиеся и натурализующиеся по антропогенным и природным местообитаниям, 3 – N⁷ виды, расселяющиеся и натурализующиеся по антропогенным местообитаниям, п – потенциально инвазионные виды. * – Вид приведён авторами соответствующих публикаций как *Ph. strigosum*. ** – Н.А. Ржевуская [2012] приводит для Липецкой обл. *P. quinquefolia*. Зоны: ют – южная тайга, хш – широколиственно-хвойные леса, ш – широколиственные леса, лст – лесостепь, ст – степь.

К видам-трансформерам на территории Воронежской области мы отнесли *Amelanchier spicata*, хотя пока полевыми исследованиями не подтверждено широкое распространение ирги колосистой в регионе. Однако на территории Усманского лесного массива (Верхнехавский, Рамонский и Новоусманский районы), а также в

сухих сосняках городского округа г. Воронежа вид образует ярус подлеска и оказывает существенное воздействие на видовой состав и структуру нижних ярусов лесных сообществ. Ирга является трансформером в лесах Воронежского заповедника [Стародубцева, 2012], по данным Е.С. Казьминой и В.А. Агафонова [2012]

формирует кустарниковый ярус в ряде байрачных дубрав области. В большинстве областей Средней России ирга также оказывает существенное воздействие на экосистемы (табл. 1). Сходную с иргой экологическую нишу – ярус подлеска в сосновых лесах – занимает *Sambucus racemosa*. Этот вид имеет статус трансформера только на территории Воронежской области; окончательное решение об инвазионном статусе этих видов будет принято после завершения обследования других районов области.

Высокую степень натурализации в Воронежской и соседней Липецкой области проявляет *Parthenocissus inserta*. Вид имеет достаточно широкую экологическую амплитуду: в Верхнехавском, Новоусманском районах (в Усманском лесном массиве) и на территории городского округа г. Воронежа эта лиана занимает в сосняках свободную экологическую нишу внеярусной растительности, а также образует значительные по площади моновидовые группировки в напочвенном покрове; в Новохопёрском и Грибановском районах (Хопёрский заповедник) вид натурализовался в пойменных сообществах: широко распространён в дубравах, встречается в ветляниках, липняках, в луговых фитоценозах [Нескрябина и др., 2012]. В лесостепных регионах (Липецкой, Воронежской областей) к числу трансформеров относится *Phalacrolooma annuum*. Вид расселяется по обочинам дорог, проникает в нарушенные лугово-степные сообщества, стал обычным растением пойменных лугов и лесных полей Хопёрского заповедника, массово развивается и даёт аспект на некоторых лугах Воронежского заповедника; активно внедряется в лесные сообщества на территории городского округа г. Воронежа [Казьмина, Агафонов, 2012]; отмечен в дубравах в Шиповом лесу (в Павловском районе). В более северных областях вид не проявляет себя как трансформер. Однако, исследователи Калужской

флоры, различая на своей территории два вида рода *Phalacrolooma* (*Ph. annuum* и *Ph. strigosum*), присваивают *Ph. strigosum* статус трансформера [Крылов, Решетникова, 2009].

Очень широко распространён в области *Xanthium albinum*. Вид встречается повсеместно на обочинах дорог, железнодорожных насыпях, разбитых песках, берегах водоёмов. С середины XX в. на территории Европейской России вытесняет *X. strumarium* [Цвелёв, 1981; Тихомиров, 1987]. По крайней мере, в последнее десятилетие аборигенные виды дурнишников нами на территории области не отмечены.

СТАТУС 2. К чужеродным видам, активно расселяющимся и натурализующимся в нарушенных полуестественных и естественных местообитаниях (категория N⁸ [по: Крылов, Решетникова, 2009]) мы отнесли 20 видов: *Acorus calamus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Aster x salignus*, *Bunias orientalis*, *Cerasus vulgaris*, *Conyza canadensis*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Elaeagnus angustifolia*, *Elsholtzia ciliata*, *Epilobium adenocaulon*, *Epilobium pseudorubescens*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Helianthus tuberosus*, *Impatiens parviflora*, *Juncus tenuis*, *Oenothera biennis*, *Robinia pseudoacacia*, *Saponaria officinalis*, *Typha laxmannii*, *Ulmus pumila*.

Двенадцать видов из этого списка (в тексте выделены подчёркиванием) в некоторых регионах России отнесены к категории трансформеров, из них 11 видов имеют наивысший инвазионный статус в областях лесостепной зоны (табл. 1). Спецификой лесостепных областей является высокая активность *Ulmus pumila* и *Elaeagnus angustifolia*. Оба вида широко используются в озеленении и при создании полезащитных и придорожных лесополос. Вяз перистоветвистый легко дичает, этот вид распространён в населённых пунктах, часто встречается на железнодорожных насыпях, обочинах дорог, лесных опушках, участвует в зарастании залежей,

внедряется в заповедные фитоценозы. Лох узколистный недостаточно зимостоек, в северных районах области вне мест культуры он встречается единично. Однако обследование некоторых центральных районов (в 2013 г. проведены работы в Бобровском р-не) показало, что там этот вид обычен на меловых осыпях, изменяя своеобразный облик местных меловых растительных сообществ; лох узколистный также встречается по крутым эродированным склонам оврагов, на опушках лесов по краям песчаных карьеров. В южных районах из лесополос лох «уходит» на прилегающие степные склоны. Своеобразие инвазионного процесса на территории Воронежской области определяет такие виды как *Ambrosia artemisiifolia* и *Typha laxmannii*, не имеющие статуса инвазионных видов в других регионах. Специфика распространения амброзии и рогоза, по-видимому, определяется климатическими факторами.

По сравнению с другими регионами более высокий инвазионный потенциал в Воронежской области имеют широко используемые в озеленении *Robinia pseudoacacia* и *Fraxinus pennsylvanica*. Эти виды дают обильный самосев вблизи лесополос и других мест культуры, расселяются на придорожные луговины, в последнее время участились случаи появления ясеня и белой акации в опушечных частях лесных массивов, нередко они в байрачных дубравах, проникают и в заповедные леса. *Fraxinus pennsylvanica* проявляет себя в качестве трансформера на территории Приволжской возвышенности, севернее вид имеет более низкую степень натурализации. *Robinia pseudoacacia* как инвазионный вид указывается только для Воронежской и Рязанской областей. В последние 6–8 лет в южных районах Воронежской области наблюдается увеличение обилия *Aster x salignus* на степных выположенных склонах с карбонатными почвами.

СТАТУС 3. Чужеродные виды, расселяющиеся и натурализующиеся в нарушенных местообитаниях, в ходе дальнейшей натурализации некоторые из них, по-видимому, смогут внедриться в полустественные и естественные сообщества. В предварительный список включены 32 вида: *Acroptilon repens**, *Amaranthus albus*, *Amaranthus blitoides*, *Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia trifida*, *Bromus japonicus*, *Bromus squarrosus*, *Caragana arborescens*, *Cardaria draba*, *Chamomilla suaveolens*, *Cotoneaster lucidus**, *Corispermum hyssopifolium*, *Cuscuta campestris*, *Galinsoga parviflora*, *Hemerocallis fulva**, *Hordeum jubatum*, *Impatiens glandulifera*, *Lactuca serriola*, *Lactuca tatarica*, *Lepidium densiflorum*, *Lonicera tatarica**, *Mahonia aquifolium**, *Onopordum acanthium*, *Physalis alkekengi**, *Portulaca oleracea*, *Prunus divaricata**, *Sedum reflexum**, *Sedum spurium**, *Senecio viscosus*, *Sisymbrium wolgensis*, *Solidago canadensis*, *Vinca minor**.

В группу с этой категорией натурализации входит много видов (в тексте отмечены звёздочкой), которые относятся к числу инвазионных только в Воронежской области. Обращает на себя внимание, что в большинстве своём это декоративные растения, уходящие из культуры. *Ambrosia trifida*, *Amaranthus retroflexus* и *Lepidium densiflorum* проявляют себя как трансформеры в лесостепных областях (табл. 1), а такие виды, как *Impatiens glandulifera* и *Solidago canadensis*, отнесены к трансформерам и на более северных территориях. Амброзия, недотрога и золотарник имеют высокие шансы более широко распространиться и в Воронежской области.

На данном этапе работы пока остаётся невыясненным инвазионный статус четырёх видов: *Grossularia reclinata*, *Hippophaë rhamnoides*, *Xanthoxalis stricta* (? – 2–3), а также *Setaria pycnocoma* (? – 3).

В лесостепные районы Воронежской области проникают виды из южной

степной части этого региона. Инвазионный характер распространения имеют такие апофиты юга, как *Berberis vulgaris* и *Tribulus terrestris*. Кроме того, необходимо отметить, что существует ряд активно расселяющихся в настоящее время растений, в отношении которых у ботаников имеются противоположные мнения относительно их принадлежности к аборигенной или адвентивной флоре. Такие виды, как *Lemna gibba* и *Wolffia arrhiza* многие региональные ботаники считают аборигенными для флоры Средней России, в то же время Н.Ю. Хлызова приводит аргументы в пользу их заносного характера на территории Воронежской области [Григорьевская и др., 2004]. В предварительный список инвазионных видов мы включили растения, которые некоторые исследователи рассматривают как виды с прогрессирующим типом ареала (в частности, *Bunias orientalis*, *Saponaria officinalis*, *Lactuca serriola*); эти растения распространяются к северу из южных частей Евразийского континента благодаря климатическим изменениям и деятельности человека. Объективное разграничение инвазионных и прогрессирующих видов является предметом специального исследования; для Воронежской области это особенно актуально в связи с экотонным характером её территории: область расположена на границе степной и лесостепной зон. Осознавая недостаточность доказательств заносного характера этих и некоторых других видов, на начальном этапе исследования мы решили оставить их в предварительном списке инвазионных, чтобы обратить особое внимание на их распространённость на территории исследуемого региона.

К потенциально инвазионным видам, способным к возобновлению в местах заноса и проявившим себя в смежных регионах (областях, лежащих в зоне широколиственных лесов и лесостепи) в качестве инвазионных видов, отнесены 22 вида (табл. 2):

*Amorpha fruticosa****, *Armoracia rusticana*, *Arrhenatherum elatius****, *Atriplex tatarica*, *Centaurea diffusa*, *Cynodon dactylon****, *Elymus fibrosus****, *Eragrostis minor*, *Eragrostis pilosa*, *Geranium sibiricum*, *Heracleum sosnowskyi*, *Kochia densiflora*, *Kochia scoparia*, *Leymus racemosus* subsp. *sabulosus****, *Lolium perenne*, *Lupinus polyphyllus*, *Oenothera rubricaulis*, *Prunus domestica****, *Sambucus nigra*, *Senecio vernalis****, *Sorbaria sorbifolia*, *Zizania latifolia*.

Среди потенциально инвазионных видов следует особо выделить *Heracleum sosnowskyi* и *Lupinus polyphyllus*, которые пока не относятся к инвазионным видам в Воронежской области: они встречаются редко, единичными экземплярами или небольшими группами; борщевик образует заросли лишь вблизи Ботанического сада в г. Воронеже, где ранее культивировался. Однако во многих областях Средней России эти виды являются трансформерами и оказывают большое негативное влияние на биоразнообразие этих регионов. Потенциальные инвазионные виды, помеченные в списке двумя звёздочками, не имеют инвазионного статуса в смежных регионах, однако наши наблюдения на территории Воронежской области свидетельствуют о наличии инвазионного потенциала у этих растений, выражающегося в локальном расселении и увеличении обилия.

Необходимость более внимательного анализа расселения видов связана с различными региональными чертами, которые, прежде всего, определяются климатом, ландшафтной спецификой региона, а также особенностями антропогенного воздействия; все эти характеристики влияют не только на натурализацию видов [Морозова и др., 2008], но и на их дальнейшее расселение [Нотов и др., 2010]. Сравнение региональных «black-листов» показало, что только 8 видов являются общими для всех анализируемых

Таблица 2. Потенциальные инвазионные виды Воронежской области и характеристика их инвазионных категорий в областях смежных регионов

Область	Кл	Ря	Ту	Бр	Ли	Во
Зона	хш/ш	ш	ш	ш	л/ст	л/ст-ст
<i>Amorpha fruticosa</i>			п			п
<i>Armoracia rusticana</i>			п		2	п
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2	2	2		1	п
<i>Atriplex tatarica</i>			3		2	п
<i>Centaurea diffusa</i>				3		п
<i>Cynodon dactylon</i>						п
<i>Elymus fibrosus</i>						п
<i>Eragrostis minor</i>			п		2	п
<i>Eragrostis pilosa</i>				3	2	п
<i>Geranium sibiricum</i>		3	3	3		п
<i>Heracleum sosnowskyi</i>	1	1	1	1	1	п
<i>Kochia densiflora</i>					2	п
<i>Kochia scoparia</i>			3		2	п
<i>Leymus racemosus</i> subsp. <i>sabulosus</i>						п
<i>Lolium perenne</i>	2	2	3	3	2	п
<i>Lupinus polyphyllus</i>	1	1	1	1		п
<i>Oenothera rubricaulis</i>	3	3	п	2	1	п
<i>Prunus domestica</i>						п
<i>Sambucus nigra</i>				3		п
<i>Senecio vernalis</i>						п
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	1	1	3			п
<i>Zizania latifolia</i>				1		п

Примечание. Области: Ря – Рязанская [Хорун и др., 2012], Кл – Калужская [Крылов, Решетникова, 2009], Ту – Тульская [Хорун, 2013], Бр – Брянская [Panasenko, 2013], Ли – Липецкая [Ржевуская, 2012], Во – Воронежская. 1–3 – инвазионные категории (см. табл. 1), п – потенциально инвазионный вид.

регионов (*Acer negundo*, *Bidens frondosa*, *Echinocystis lobata*, *Elodea canadensis*, *Impatiens parviflora*, *Juncus tenuis*, *Lepidium densiflorum*, *Epilobium adenocaulon*), причём почти все эти виды в разных областях имеют одинаковый или близкий инвазионный статус 1 или 2, реже 3 (табл. 1). Другие инвазионные виды проявляют свой инвазионный потенциал по-разному в разных областях, а их успешное расселение и, соответственно, инвазионный статус зависят как от климатических условий, так и от региональных особенностей.

Заключение

Целесообразность издания региональных чёрных книг определяется рядом причин, среди которых большое

значение имеет практическая значимость этой работы. В отличие от многих стран Европы и Америки, в России отсутствует чётко разработанное законодательство в отношении чужеродных видов. В Европе существуют общеевропейские базы данных чужеродных растений (DAISIE, NOBANIS), разрабатываются стратегии по сохранению биоразнообразия, в которых мониторингу чужеродных видов придаётся первостепенное значение, ведётся работа по предотвращению инвазии чужеродных организмов, планируется создание европейского центра по борьбе с инвазионными видами [Hulme et al., 2009]. В нашей стране при отсутствии таких инициатив региональные сводки по инвазионным видам, составленные профессиональными ботаниками,

являются единственным квалифицированным информационным источником для органов и лиц, которые разрабатывают законодательные акты и принимают административные решения. Чтобы донести важность проблемы биологических инвазий до чиновников и широкого круга населения, необходимо использовать разнообразные информационные ресурсы (издание Чёрных книг, выпуск популярных брошюр, публикации в Интернете) с качественно представленной информацией. Составление региональных чёрных списков должно быть результатом целенаправленного обследования соответствующей территории, при этом инвазионный статус видов необходимо оценивать на основе количественных критериев. Региональные чёрные книги предоставляют информацию сравнительного плана, и эти списки могут быть использованы для выявления особенностей расселения видов в зависимости от местоположения региона, т.е. природных, а также антропогенных факторов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 12-04-00467-а, 12-04-10051-к, 12-05-00139-а, 13-04-10085-к.

Литература

Барабаш Г.И., Камаева Г.М. О новых тенденциях в поведении некоторых видов синантропной флоры Воронежской области // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2012: Материалы научной конференции (г. Курск, 6 апреля 2012 г.). Курск, 2012. С. 5–8.

Барабаш Г.И., Камаева Г.М., Майоров С.Р., Хлызова Н.Ю. Список сосудистых растений окрестностей учебно-научного центра Воронежского государственного университета «Веневитиново». Предварительный вариант. М.: МАКС Пресс, 2008. 44 с.

Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново: Иван. гос.ун-т, 2007. 188 с.

Булохов А.Д., Ивенков И.М., Кузьменко А.А. Оценка степени фитоценотической активности и натурализации некоторых адвентивных видов на территории Брянской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции. М.; Ижевск, 2012. С. 39–42.

Васюков В.М. Виды-трансформеры во флоре Приволжской возвышенности // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции. М.; Ижевск, 2012. С. 51–52.

Виноградова Ю.К. Очередные задачи инвазионной биологии // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции. М.; Ижевск, 2012. С. 56–59.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды в экосистемах Тверского региона. М.: КМК, 2011. 292 с.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Григорьевская А.Я., Лепёшкина Л.А., Владимиров Д.Р., Сергеев Д.Ю. К созданию Чёрной книги Воронежской области // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 8–26.

Григорьевская А.Я., Стародубцева Е.А., Хлызова Н.Ю., Агафонов В.А. Адвентивная флора Воронежской области: Исторический, биогеографический, экологический аспекты.

- Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. 320 с.
- Доброхотова К.В. О распространении элодеи – *Elodea canadensis* (L.) С. Rich. и её появлении в дельте Волги // Научно-методические записки Главного управления по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. М., 1940. С.263–265.
- Казанцева Т.И., Бобровская Н.И., Пашенко А.И., Тищенко В.В. Динамика растительности 100-летней степной залежи Каменной степи (Воронежская область) // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 4. С. 620–633.
- Казьмина Е.С., Агафонов В.А. Об адвентивном компоненте флоры байрачных дубрав Воронежской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции. М.; Ижевск, 2012. С. 95–96.
- Кин Н.О., Стародубцева Е.А. Аннотированный список сосудистых растений Хреновского бора // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVI. Воронеж, 2012. С. 64–144.
- Крылов А.В. Адвентивный компонент флоры Калужской области: динамика и натурализация видов / Дисс. ... канд. биол. наук. М., 2008. 208 с.
- Крылов А.В., Решетникова Н.М. Адвентивный компонент флоры Калужской области: натурализация видов // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 8. С. 1126–1148.
- Лепёшкина Л.А., Григорьевская А.Я., Владимиров Д.Р. Инвазивные растения флоры городского округа г. Воронежа // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции. М.; Ижевск, 2012. С. 123–125.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России: 10-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 600 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков В.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 + 120 (цв.) с.
- Морозова О.В., Стародубцева Е.А., Царевская Н.Г. Адвентивная флора Европейской России: итоги инвентаризации // Известия РАН, сер. географ. 2008. № 5. С. 85–94.
- Нескрябина Е.С. Многолетняя динамика растительного покрова ландшафтного профиля долины реки Хопёр // Труды Хопёрского государственного заповедника. Вып. VII. Воронеж, 2012. С. 133–138.
- Нескрябина Е.С., Печенюк Е.В. Новое во флоре Хопёрского заповедника и его ближайших окрестностей // Труды Хопёрского государственного заповедника. Вып. VII. Воронеж, 2012. С. 139–144.
- Нескрябина Е.С., Печенюк Е.В., Родионова Н.А. Распространение некоторых интродуцентов по территории Хопёрского государственного заповедника // Антропогенное влияние на флору и растительность: Материалы III научно-практич. региональной конф. (Липецк, 17–18 февраля 2012 г.). Липецк, 2012. С. 30–34.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
- Панасенко Н.Н. Материалы к Чёрной книге флоры Брянской области: растения-«трансформеры» // Современная ботаника в России. Труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013). Т. 2: Систематика и география сосудистых растений. Срав-

- нительная флористика. Геоботаника. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 56–58.
- Панасенко Н.Н., Ивенкова И.М., Гранина Е.Ю. «Чёрный список» флоры Брянской области // Актуальные проблемы биологической безопасности: сб. науч. статей конф. (Брянск, 17–18 ноября 2011). Брянск, 2011. С. 97–99.
- Разумова Е.В. О новых местонахождениях некоторых адвентивных видов на антропогенно-трансформированных экотопах северо-востока Воронежской области // Изучение и охрана флоры Средней России: Материалы VII научн. совещ. по флоре Средней России (Курск, 29–30 января 2011 г.). М., 2011. С. 128–131.
- Разумова Е.В., Агафонов В.А. О некоторых адвентивных и редких видах флоры транспортных магистралей Воронежской области // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2012: Материалы научной конференции (г. Курск, 6 апреля 2012 г.). Курск, 2012. С. 86–89.
- Ржевуская Н.А. Материалы к «Чёрной книге» флоры Липецкой области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции М.; Ижевск, 2012. С. 172–173.
- Силаева Т.Б., Агеева А.М. Материалы для чёрной книги флоры Республики Мордовия // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции. М.; Ижевск, 2012. М.; Ижевск, 2012. С. 185–187.
- Стародубцева Е.А. Сосудистые растения // Флора Воронежского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 1999. Вып. 78. С. 5–96.
- Стародубцева Е.А. Дополнения и изменения в списке сосудистых растений Воронежского заповедника // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXIV. Воронеж, 2007. С. 74–92.
- Стародубцева Е.А. Дополнение к флоре сосудистых растений Воронежского заповедника // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVI. Воронеж, 2012. С. 55–64.
- Стародубцева Е.А. Натурализация чужеродных видов растений в Воронежском заповеднике // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2013: Материалы межрегиональной научной конференции (г. Курск, 6 апреля 2013 г.). Курск, 2013. С. 183–188.
- Тремасова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярославский педагогический вестник. 2012. Т. III (Естественные науки), № 1. С. 103–111.
- Тихомиров В.Н. Новые материалы к флоре Воронежской области. I // Биологические науки. 1987. № 6. С. 74–78.
- Флора Восточной Европы. СПб., 1996–2004. Т. 9–11.
- Хлызова Н.Ю. Экологические особенности высшей водной растительности бассейна р. Воронеж: Дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1989. 273 с.
- Хлызова Н.Ю. Динамика флоры и растительности водоёмов Усманского бора // Тр. Воронеж. биосфер. заповед. Вып. 23: Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях. Воронеж, 1997. С. 39–62.
- Хлызова Н.Ю. Флора и растительность прудов Каменной степи (Воронежская область): пятьдесят лет спустя // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2007: Материалы научной конф. (г. Курск, 28 марта 2007 г.). Курск, 2007. С. 58–63.
- Хлызова Н.Ю., Клявин А.А., Вепринцев В.Н. О состоянии реки Усмань: гидрологический, гидрохимический и

- гидробиологический режимы (2008–2012 гг.) // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. XXVI. Воронеж, 2012. С. 42–50.
- Хорун Л.В. Black-list флоры Тульской области // Современная ботаника в России. Труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013). Т. 2: Систематика и география сосудистых растений. Сравнительная флористика. Геоботаника. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 145–146.
- Хорун Л.В., Казакова М.В., Волоснова Л.Ф. Флористический состав и натурализация адвентивных видов флоры Рязанской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конференции М.; Ижевск, 2012. С. 212–215.
- Цвелёв Н.Н. О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР, 2. // Новости систематики высших растений. Л., 1981. Т. 18. С. 247–257.
- Цвелёв Н.Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л.: Наука, 1988. 191 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья–95, 1995. 990 с.
- Чернобылова М.В., Агафонов В.А., Хмелёв К.Ф. Флора эталонных (узловых) участков экологической сети юга Воронежской области: Аннотированный список видов. Воронеж: Типография ВГУ, 2000. 58 с.
- Blackburn T.M., Pyšek P., Bacher S., Carlton J.T., Duncan R.P., Jarošík V., Wilson J.R.U., Richardson D.M. A proposed unified framework for biological invasions // Trends Ecol. Evol. 2011. Vol. 26. P. 333–339.
- Catford J.A., Vesk P.A., Richardson D.M., Pyšek P. Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invadable ecosystems // Global Change Biology. 2011. 18, P. 44–62.
- Genovesi P., Scalera R. Towards a black list of invasive alien species entering Europe through trade, and proposed responses. Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats. 2007. Standing Committee 27th Meeting, Strasbourg, 26–29 November 2007.
- Hulme P.E., Nentwig W., Pyšek P., Vilà M. Common market, shared problems: time for a coordinated response to biological invasions in Europe? // In: Biological Invasions: Towards a Synthesis / Eds. P. Pyšek, J. Pergl. Neobiota 8, 2009. P. 3–19.
- Morse L.E., Randall J.M., Benton N., Hiebert R., Lu S. and NatureServe, "An Invasive Species Assessment Protocol: Evaluating Non-Native Plants for Their Impact on Biodiversity, Version 1" (2004). All U.S. Government Documents (Utah Regional Depository). Paper 537. <http://digitalcommons.usu.edu/govdocs/537/>
- Panasenko N.N. Invasive and potentially invasive plants in the flora of the Bryansk region // The IV International Symposium "Invasion of alien species in Holarctic (Borok – 4)": Programme and book of abstracts. Yaroslavl, 2013. P. 129.
- Schilling E.E. Helianthus // Flora of North America. 2006. Vol. 205. P. 141–169.
- Vilà M., Başnou C., Gollasch S., Josefsson M., Pergl J., Scalera R. One Hundred of the Most Invasive Alien Species in Europe // DAISIE, Handbook of Alien Species in Europe. Berlin: Springer, 2008. P. 265–268.
- Weber E., Sun S-G., Li B. Invasive alien plants in China: diversity and ecological insights // Biological Invasions. 2008. № 10. P. 1411–1429.

MATERIALS TO THE BLACK BOOK OF THE VORONEZH REGION

© 2014 Starodubtseva E.A.¹, Morozova O.V.², Grigorjevskaja A.Ja.³

¹ Voronezhskiy State Biosphere Reserve, Voronezh 394080, starodbtsv@gmail.com

² Institute of Geography, Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119017, Staromonetny per., 29, olvasmor@mail.ru

³ Voronezh State University, Voronezh, grigarya@mail.ru

«Black lists» establishment is one of the attempts to focus on the issue of alien species biological invasions that have the most significant threat for regional biodiversity. Black lists contain biological, environmental characteristics and the information on invasive species distribution. In Russia, regional black lists of invasive species are often based on expert opinions or various criteria. For the standardization of alien species information we propose 1) to use a quantitative assessment of the invasive species participation in regional floras and plant communities, that gives the opportunity to evaluate objectively invasive status of species and degree of its impact; 2) to include all invasive species of the region into the regional «Black books»; 3) to present potentially invasive species as separate lists. We offer 65 invasive alien plant species for including in the regional «Black book» of the Voronezh Region: 9 species are transformers, 20 – actively inhabit and naturalize in disturbed semi-natural and natural habitats, 32 are spreading in disturbed habitats. The status of 4 species is still not defined. Twenty two species are potentially invasive, because they do not have large spread in the area, but showed themselves as invasive in adjacent regions (in deciduous forests and forest steppe zones).

Key words: alien plant species, invasive species, Black book, black lists, region.

BIOACCUMULATION OF HEAVY METALS IN TISSUES OF THE GIBEL CARP *CARASSIUS GIBELIO*: EXAMPLE OF MARMARA LAKE, TURKEY

© 2014 Murat Yabanli, Aykut Yozukmaz, Fatma Sel

Mugla Sitki Kocman University, Faculty of Aquaculture, Department of Hydrobiology
e-mail: muratyabanli@mu.edu.tr

Received September 16, 2013

Within the scope of this study, heavy metals presence (Al, Cr, Ni, Cu, As, Cd, Hg, Pb) in water samples and liver, gills and muscle tissue of gibel carp *Carassius gibelio* caught in Marmara Lake was analyzed seasonally. It was determined that there was not any difference seasonally with regard to heavy metals studied in lake waters ($p > 0.05$). Mineralization of fish tissues was made by microwave-wet decomposition. To evaluate heavy metal concentrations in water and tissue samples, method of inductively coupled plasma – mass spectroscopy (ICP-MS) was applied. TORT 2 lobster hepatopancreas was used as certified reference matter in this study. According to obtained results, bioaccumulation rates for gills were found as $Cu > Cd > Ni > Pb > Cr > Al > As > Hg$, for liver and muscle tissues they were found as $Cu > Cd > Ni > Cr > Pb > Al > As > Hg$. It was proved that the most bioaccumulated heavy metal was Cu and the least bioaccumulated was Hg for all of the studied tissues.

Key words: *Carassius gibelio*, Marmara Lake, heavy metal, bioaccumulation.

Introduction

Environmental pollution first came up as a result of beginning of urban life and has increased in parallel to industrial improvement. Environmental pollution, which has accelerated depending upon population growth especially in the second half of the twentieth century, has caused life resources to be more polluted and as a result, corruption of ecosystem has gradually become a serious matter. Consequently, when aquatic ecosystem, which is a part of natural ecosystem, is used as a receiver and detractive zone for used waters and other wastes, it becomes a place, which is exposed to the densest pollution in proportion to air and earth within natural ecosystem [Yarsan et al., 2000].

The pollutant contaminants disturbing the ecological balance are some organic matters, industrial wastes, petroleum and its derivatives, agricultural chemicals, detergents, radioactivity, pesticides, inorganic salt, artificial organic chemical matters, heavy metals and waste heat.

These matters are threatening factors effecting natural balance negatively. A lot of heavy metals are used in heavy metal industry and left to nature as waste. Particularly in the last twelve years, industrial improvements have proved that marine environment has been polluted by heavy metals and this pollution has affected the food chain. Heavy metals, released into ecosystem through water and foods, have the potential to change and damage all of the daily life activities by accumulating in the living beings [Hu, 2000].

The effect of heavy metals on environment and human health has recently been a focus of interest [Uluozlu et al., 2007]. Toxic elements are very harmful even if they are released in the environment at low amounts in a long period [Celik, Oehlschlager, 2007].

Heavy metals can be in aquatic ecosystems and are bioaccumulated in food chain. Amount of heavy metals in water can change according to types and abundance of pollutant sources. Under

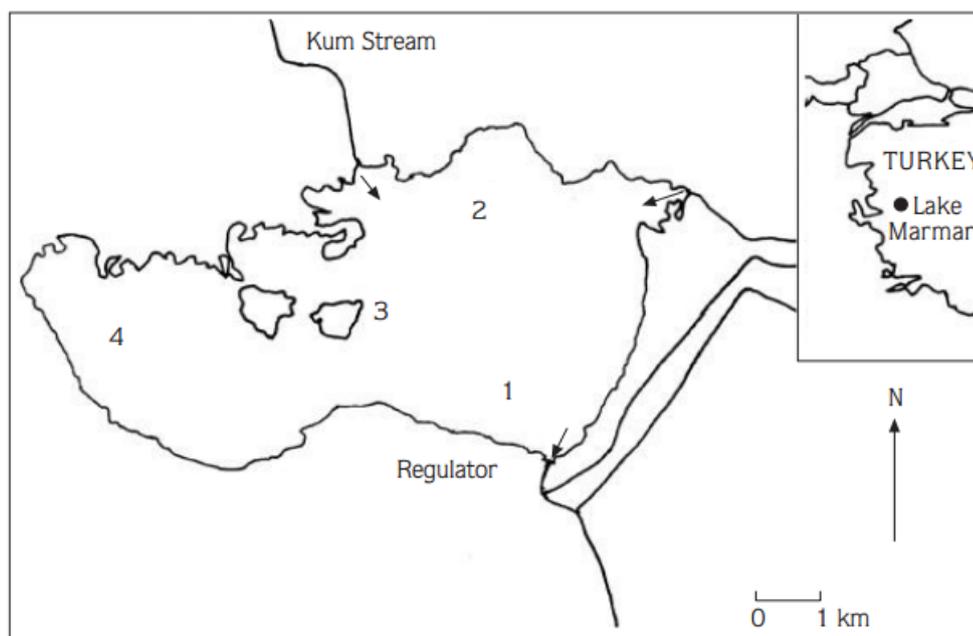


Figure 1. Lake Marmara and the 4 sampling stations used in this study. The arrows represent the outlets and inlets of the lake.

normal circumstances, ratio of heavy metals in nature is low [Kayhan et al., 2009]. Heavy metals in water can be toxic for fish, and humans consuming fish, according to their concentrations [Dural et al., 2007].

A lot of studies about heavy metal contamination in inland waters and freshwater fish are reported in literature from all around the world [Olaifa et al., 2004; Staniskiene et al., 2006; Begum et al., 2009; Klavins et al., 2009] and also from Turkey [Olaifa et al., 2004; Staniskiene et al., 2006; Begum et al., 2009; Klavins et al., 2009].

The control of natural fish stocks, which exist as a result of the sudden increase in world population, and fast consumption of natural resources can be performed with biological monitoring.

Fish is a healthy and cheap protein source for a bigger percentage of world population [Hajeb et al., 2009]. Fish is a qualified food in terms of energy and nutritious components (essential multi-unsaturated fatty acids, exogenic aminoacids, minerals and water-soluble vitamins) in human nutrition [Usydus et al., 2009]. In addition to its benefits in

human nutrition, as fish accumulates toxic metals in its tissues, for public health its chemical monitoring has to be assess periodically [Cabañero et al., 2004].

The aim of this study was to determine the bioaccumulation of heavy metals (Al, Cr, Cu, Ni, As, Cd, Hg and Pb) in the tissues of gibel carp *Carassius gibelio*, an invasive fish species in Marmara Lake, and, on the basis of the results, to assess the presence of any potential risk for public health.

Materials and methods

Marmara Lake is located within the borders of Golmarmara and Salihli district in western Turkey. Marmara Lake (lat 38° 37' N, long 28° 00' E) is an alluvial dam lake at an altitude of 75 m. Its maximum depth is 3.5 m and it covers an area of 45 km² [Ustaoğlu, 1993]. It was formed as a result of tectonic collapse zone's being filled with water and it is fed by the Demirköprü Dam in the east and the Kum River to the northwest, and it regularly drains by means of a regulator in the south end into the Gediz River (Figure 1). Agricultural activities are potently being performed around the lake.

Table 1. Microwave burning process

Phase	1	2	3	4
T (°C)	155	200	50	50
P (pressure, psi)	30	30	0	0
Ta (run time, min)	2	10	1	1
Time (min)	15	30	15	1

Table 2. ICP-MS analysis parameters

Radio frequency power	1550 W
RF matching	2.1 V
Sample depth	8 mm
Carrier gas	0.85 L min ⁻¹
Dilution gas	0.13 L min ⁻¹
S/C heat	2°C
Nebulizer type	MicroMist

Specimens of gibel carp were bought from fishermen in Marmara Lake every season and carried to laboratory in sterile polyethylene bags under cold conditions. Water samples were also collected seasonally and carried to laboratory under cold conditions after being soured with 1:3 (HNO₃:H₂O) depleted nitric acid (≥ %65 Puriss. p.a.) as pH<2. In laboratory watersamples were filtered through membrane filter of 0.45 μm. For each specimen of gibel carp, livers, muscle tissues and gills were collected and kept in Deepfreeze at -20°C until they were analyzed. Containers in which samples were going to be put were placed in nitric acid for 15 minutes and then washed with deionized water before to be used for transportation of fish samples.

Method

Fish samples were burned in microwave burning unit (Berghofspeed wave MWS-3 and DAP-60 burning containers) and rendered liquid. Burning process was explained below.

500 mg sample was weighed and put into DAP-60 container system. 5 ml nitric acid (%65, suprapure) was added onto it. Then, covered container was put into microwave burning unit and microwave-burning program at the Table 1 was performed.

After the program ended, overall volume was completed to 25 ml with 4:1 HNO₃:H₂O₂ solution.

Samples, which were rendered liquid, were put into ICP-MS (Agilent 7700x) with the conditions shown at Table 2.

Before the analyses, mix stock solution was prepared from the multi-element Calibration solution for the elements of Al, Cr, Cu, Ni, As, Cd and Pb and standardization was made by doing measurements at the levels of 5, 10, 50, 100 and 200 ppb. For Hg, standardization was made by measuring stock solution, which was prepared with the Hg calibration solution as 0.5, 1, 5, 10 and 20 ppb.

The accuracy of microwave soaking and ICP-MS method was evaluated by using certified reference material (TORT-2 lobster hepatopancreas) for all of the elements except Al (Table 3). The accuracy of microwave soaking and ICP-MS method was evaluated by doing recovery study for Al and recovery rate as 87.98% was obtained.

Rates of bioaccumulation factors of fish were calculated by means of the formula below suggested by Gobas and Morrison [2000]:

$$BAF = K_B / K_S$$

where K_B represented concentration of chemical elements in fish and K_S

Table 3. Accuracy of the method

	TORT 2 (mg kg⁻¹)	In this study (n=5, mg kg⁻¹)	Recovery (%)
Cr	0.77 ± 0.03	0.75 ± 0.04	97.40
Ni	2.50 ± 0.19	2.13 ± 0.12	85.20
Cu	106.0 ± 10.0	92.36 ± 2.60	87.13
As	21.6 ± 1.8	19.65 ± 0.37	90.97
Cd	26.7 ± 0.6	24.84 ± 1.45	93.03
Hg	0.27 ± 0.06	0.28 ± 0.01	103.70
Pb	0.35 ± 0.13	0.36 ± 0.02	102.86

*Mean ± SD

Table 4. Heavy metal concentrations in gibel carp caught in Marmara Lake (mg kg⁻¹)

	Gill	Liver	Muscle tissue
Al	1.31 ± 0.70	1.05 ± 0.39	1.22 ± 0.74
Cr	0.32 ± 0.33	0.36 ± 0.33	0.26 ± 0.30
Ni	0.50 ± 0.50	0.45 ± 0.53	0.35 ± 0.54
Cu	0.72 ± 1.36	0.62 ± 1.15	0.60 ± 1.32
As	0.49 ± 0.35	0.35 ± 0.20	0.28 ± 0.20
Cd	0.03 ± 0.02	0.03 ± 0.02	0.03 ± 0.02
Hg	0.04 ± 0.08	0.09 ± 0.13	0.05 ± 0.10
Pb	0.28 ± 0.09	0.16 ± 0.33	0.17 ± 0.05

*Mean ± SD

represented the concentration of chemical in water. In this study, the formula was accomplished considering each heavy metal separately.

Statistical Analyses

The statistical analysis were performed using IBM SPSS Statistics V.20 program. Summary statistics such as mean, standard deviation, minimum and maximum concentration, median, and skewness were calculated to characterize distribution of heavy metal contents. Skewness is a measure of the degree of asymmetry of a distribution in relation to a normal distribution. Given that a normal distribution has a skewness of zero, the skewness of a dataset indicates either a tail to the right (positive skewness) or to the left (negative skewness). One way-ANOVA, followed by Tukey's test ($p < 0.05$) was used to evaluate differences among organs and in water samples.

Results

In this study, heavy metals (Al, Cr, Ni, Cu, As, Cd, Hg and Pb) analysis were made in the water samples and in the overall 96 tissues (liver, gill and muscles) of 32 fish caught in Marmara Lake.

Results of the analysis of gibel carp tissues were shown at Table 4.

The order of analyzed fish tissues in terms of heavy metal concentrations was shown below. The mean heavy metal concentrations in lake waters were shown in Table 5.

Also, dissolved oxygen, temperature, pH, TDS and salinity measurements in lake waters were made seasonally. The results were shown in Table 6.

Bioaccumulation rates calculated according to Gobas and Morrison (2000) was shown in Table 7. For gills, bioaccumulation rates were determined as Cu>Cd>Ni>Pb>Cr>Al>As>Hg and for liver and muscle tissues they were determined as Cu>Cd>Ni>Cr>Pb>Al>As>Hg.

Table 5. The mean heavy metal concentrations in lake waters

	$\mu\text{g L}^{-1}$ (Mean \pm SD)
Al	10.42 \pm 2.00
Cr	1.35 \pm 0.48
Ni	1.03 \pm 0.32
Cu	0.33 \pm 0.26
As	4.32 \pm 1.04
Cd	0.02 \pm 0.004
Hg	10.74 \pm 4.99
Pb	1.06 \pm 0.07

Table 6. Physicochemical parameters of lake water

	Summer	Autumn	Winter	Spring
Dissolved oxygen (mg L^{-1})	7.5	8.6	8.5	8.2
Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	22.78	12.9	8.1	13.6
pH	7.76	8.45	9.12	8.56
TDS (g L^{-1})	2.79	0.35	0.6	1.12
Salinity (%)	0.24	0.26	0.29	0.25

Table 7. Heavy metal bioaccumulation rates of the tissues

	Gill	Liver	Muscle tissue
Al	125.72	100.77	117.08
Cr	237.04	266.67	192.59
Ni	485.44	436.89	339.81
Cu	2181.82	1878.79	1818.18
As	113.43	81.02	64.81
Cd	1500	1500	1500
Hg	3.72	8.38	4.66
Pb	264.15	150.94	160.38

Table 8. The mean difference between tissues in terms of bioaccumulation of different heavy metals

	Al	Cr	Ni	Cu	As	Cd	Hg	Pb
Muscle	0.09846	0.06615	0.09692	0.12154	0.21154 ^a	0.00231	0.01000	0.11000 ^a
Liver	0.26769	0.04077	0.12154	0.10154	0.13308 ^{ab}	0.00385	0.03923	0.11923 ^a
Gill	0.16923	0.10692	0.10154	0.02000	0.07846 ^b	0.00154	0.04923	0.00923 ^b

*The mean difference is significant at the 0.05 level.

The difference shown by tissues in terms of heavy metal bioaccumulation is given at Table 8. With regard to concentrations of metals Al, Cr, Ni, Cu, Cd and Hg, there was not found any difference. While there was a significant difference between concentration of metal

As in muscles (a) and gills (b), the concentration in the liver (ab) was similar to both of the two tissues. With respect to Pb metal concentration, there was a similarity in muscles (a) and liver (b), it was different in gills (b).

Discussion

Aluminum: It is stated that 96-hour aluminum LC value shows a change between $95 \mu\text{g L}^{-1}$ and 235mg L^{-1} for fish [Imray et al., 1998]. In this study, the mean aluminum concentration in lake water was determined as $10.42 \mu\text{g L}^{-1}$ and this amount was much lower than the minimum critical level. Stephens and Ingram [2006] researched aluminum level in water after deaths of *Carassius auratus* and *Cyprinus carpio* in a pool and determined aluminum concentration as 0.7mg L^{-1} .

Chromium: As a metal found commonly and naturally, chromium mining is performed in the Philippines, South Africa, Turkey, Russia and Zimbabwe. It is used widely in the industry [Calamari, Solbé, 1994]. When fish is poisoned acutely with chromium compounds, its body surface is covered with mucus; its gill epithelium gets harmed and fish dies with suffocation symptoms. In the body cavities of fish poisoned by chromium compounds, an accumulation of orange-yellow liquid is observed. While Chromium III LD₅₀ value observed in different fish species shows high toxicity with $2.0\text{--}7.5 \text{mg L}^{-1}$, Chromium VI LD₅₀ value shows average toxicity with $35\text{--}75 \text{mg L}^{-1}$ [Svobodova et al., 1993]. In this study, the mean chromium level in lake water was determined as $1.35 \mu\text{g L}^{-1}$. Also, during the dissection of fish, yellow liquid accumulation was observed in the body cavities. Canli and Atli [2003] determined 2.22mg kg^{-1} chromium in muscle tissues of European pilchard *Sardina pilchardus* in North Mediterranean. That value was almost nine times higher than the mean value of 0.26mg kg^{-1} , which was obtained from muscle tissues in this study. Given that critical chromium amount for human health was 8.00mg kg^{-1} [Tuzen, 2009], it was found in this study that there was not any threat to public health.

Copper: Copper which is an essential element, has the potential to be toxic for aquatic organisms when its amount is high in water [Martins et al., 2011]. The level of maximum copper remnant is given as 20mg kg^{-1} in the Statement about

Determination of Maximum Amounts of Certain Contaminants in Food Products-Turkish Food Codex that does not prevail now and published in September 23rd, 2002 in the 24885th issue of Official Journal [Anonymous, 2002a]. The mean copper level obtained from muscle tissues in this study was 0.60mg/kg and this amount was 33 times lower than the maximum remnant limit. Safe copper concentration in water for fish is $1\text{--}100 \mu\text{g L}^{-1}$. That said, this range could change as to fish species [Svobodova et al., 1993]. The mean copper concentration obtained from lake water in this study was $0.33 \mu\text{g L}^{-1}$ and this amount was much lower than safe level mentioned above. The highest mean copper amount obtained from muscle tissues of common carp, from Sakarya River by Barlas [1999] was 1.18mg kg^{-1} . That amount was lower than the mean amount (0.60mg kg^{-1}) found in this study. In another research on *Tilapia zillii*, copper amount in muscle tissues of control group was determined as 4.33mg kg^{-1} [Ay et al., 1999] and it was seen that it did not exceed the limit value of 20mg kg^{-1} .

Nickel: Nickel can be discharged from metal processing facilities to surface waters. Nickel compounds are average toxicity for fish. If fish is exposed to nickel compounds at the level of toxicity, gills are filled with mucus and lamellas turn into crimson [Svobodova et al., 1993]. 96-hour LC₅₀ amounts for perch, American eel and common carp are 13.7mg L^{-1} , 13.0mg L^{-1} and 10.4mg L^{-1} respectively [Calamari et al., 1994]. The mean nickel concentration obtained from lake water analyses in our study was $1.03 \mu\text{g L}^{-1}$. It was seen that this nickel amount in water was not toxic for fish. Javed [2005] determined values of 3.74, 1.95 and 3.49mg kg^{-1} nickel in the muscle tissues of *Catla catla*, *Oreochromis nilotica* and *Labeo rohita* respectively in Kolkata wetlands. In the study done by Barlas [1999], the highest nickel concentration found in common carp was stated as 3.06mg kg^{-1} . In this research, the mean concentration revealed in the muscle tissues was 0.35mg kg^{-1} nickel. According to American Food and Drug

Administration, tolerable nickel concentration for Crustacea is 70 mg kg^{-1} and for bivalves it is 80 mg kg^{-1} [Anonymous, 2007]. According to Indian Official Export Supreme Audit Institution, the maximum amount of nickel remnant, which is permitted in fish and fishery products, is determined as 80 mg kg^{-1} [Anonymous, 2002b]. Nickel concentrations obtained from muscle tissues of fish in this study did not exceed the maximum levels of nickel remnant mentioned above.

Arsenic: It is an unessential metalloid, which can be found in nature plentifully. It is found in environment as a result of natural mobilization and mineralization processes such as erosion and biological activities of microorganisms [Duker et al., 2005]. Lethal arsenic concentration in water for fish is between $3\text{--}300 \text{ mg L}^{-1}$ [Svobodova et al., 1993]. The mean arsenic concentration in the analyses made in lake waters in our study was determined as $4.32 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$. This level was 694 times lower than minimum lethal concentration value stated above. According to Australian standard, maximum arsenic concentration level allowed is 1 mg kg^{-1} [Anonymous, 1998]. As maximum mean arsenic concentration that we obtained from muscle tissues was 0.28 mg kg^{-1} , there was not any threat to public health. In a study done on ten freshwater fish species in the Manchar Lake (Pakistan), the highest arsenic amount obtained from muscle tissues of fish was found as 14.8 mg kg^{-1} in *Catla catla* and the lowest mean arsenic amount was found as 2.0 mg kg^{-1} in the species of *Labeo gonius* and *Cirrhinus mrigala* [Shah et al., 2009]. Also, it was seen that the mean arsenic concentrations in all of the fish exceeded the limit of Australian standard. Has-Schön et al. [2006] determined in the muscle tissues of common carp and grey mullet which they gathered from the River Neretva (Croatia) $0.038, 0.309 \text{ mg kg}^{-1}$ arsenic respectively which was safe for public health.

Cadmium: It is a highly toxic element for all of the mammals and fish [Beširović et al., 2010]. Fish are the main source for

people to be exposed to cadmium. Acute lethal concentration of cadmium in water for fish is $2\text{--}20 \text{ mg L}^{-1}$ and acceptable cadmium concentration in water is $0.2 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ for salmonids and $1 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ for cyprinid [Svobodova et al., 1993]. In our study, the mean cadmium concentration obtained from lake water was $0.02 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$. This concentration was 10 times lower than critical level stated for salmonoids which were very sensitive to contaminants. According to European Union EC 1881/2006 commission regulation [Anonymous, 2006] and Contaminants' Regulation of Turkish Food Codex [Anonymous, 2011] maximum cadmium remnant level in muscle tissues of fish is 0.05 mg kg^{-1} . In this study, the mean cadmium level obtained from muscle tissues of fish was 0.03 mg kg^{-1} , so fish could be consumed safely. Barlas [1999] determined 0.181 mg kg^{-1} cadmium in the muscle tissues of common carp and this value exceeded the limit value in national and international regulations. While the mean cadmium concentrations were determined as $0.08, 0.05 \text{ mg kg}^{-1}$ respectively in the muscle tissues of common carp and grey mullet from the Neretva Lake [Has-Schön et al., 2006], it was seen that cadmium amount found in common carp in the Neretva Lake exceeded the limit value (0.05 mg kg^{-1}). Jaffal et al. [2011] determined the highest mean cadmium concentration in the muscle tissues of *Salvelinus fontinalis* as 0.65 mg kg^{-1} and this value was very dangerous for public health.

Mercury: It is a toxicant, which is found as a result of anthropogenic activities and natural processes [Voegborlo, Adimado, 2010]. Fish accumulates the mercury in water within its body. So they undertake a main role in this heavy metal's infecting people [Voegborlo et al., 1999]. Acute lethal concentrations in inorganic mercury compounds in water are stated as $0.3\text{--}1.0 \text{ mg L}^{-1}$ for salmonids and $0.2\text{--}4.0 \text{ mg L}^{-1}$ for cyprinids [Svobodova et al., 1993]. In our study, the mean mercury concentration found in lake water was $10.74 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$. This concentration was almost 19 times lower

than the lowest critical level determined for cyprinids. According to European Union EC 1881/2006 commission regulation [Anonymous, 2006] and Contaminants' Regulation of Turkish Food Codex [Anonymous, 2011], maximum mercury concentration in the muscle tissues of fish was 0.50 mg kg^{-1} . In our study, the mean mercury concentration found in the muscle tissues was 0.05 mg kg^{-1} and this value was 10 times lower than the safe level. In a study carried on in North Massachusetts, the highest mean cadmium concentrations found in *Micropterus salmoides* and *Perca flavescens* were 0.99, 0.48 mg kg^{-1} respectively [Hutcheson et al., 2008] and it was seen that mercury concentration found in the species of *Micropterus salmoides* exceeded the national and international mercury residual limits. Zhou and Wong [2000] studied on mercury concentrations in five freshwater fish species (*Tilapia*, common carp, bighead carp, silver carp, herbivorous grass carp) gathered from Pearl River Delta (Hong Kong) and determined the highest mercury concentration as 0.27 mg kg^{-1} in big head carp. This result matched up with the results of our study with regard to public health and there was not any threat.

Lead: It is an industrial pollutant found in environment and biological systems [Hsu, Guo, 2002]. General populations are exposed to lead with equal amount of air and food [Järup, 2003]. Acute toxic concentration of lead in water is $1\text{--}10 \text{ mg L}^{-1}$ for *Salmonidae* and $10\text{--}100 \text{ mg L}^{-1}$ for *Cyprinidae* [Svobodova et al., 1993]. According to the results of this project, the mean lead concentration in lake waters was determined as $1.06 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ and this value was 9433 times lower than the lowest limit determined for Cyprinids. According to European Union EC 1881/2006 commission regulation [Anonymous, 2006] and Contaminants' Regulation of Turkish Food Codex [Anonymous, 2011], maximum lead concentration in the muscle tissues of fish is 0.30 mg kg^{-1} . The mean lead amount found in the analyzed muscle tissues was determined as 0.17 mg kg^{-1} and

this amount did not exceed national and international standards. Andreji et al. [2012] determined the mean lead amount as 0.10, 0.04, 0.04, 0.06 and 0.23 mg kg^{-1} in the muscle tissues of five Cyprinid species – *Gobio gobio*, *Leuciscus cephalus*, *Barbus barbus*, *Rutilus rutilus*, *Chondrostoma nasus* respectively – from the Nitra River (Slovakia). As in our study, there was not any threat to public health with regard to lead.

Conclusion

In the light of the results, it was observed that heavy metals were mostly found in gills because fish generally aspirated by filtering the water. In this study, it was seen that the most bioaccumulated heavy metal was copper and the least bioaccumulated heavy metal was mercury. When the muscle tissues of fish were analyzed in terms of mercury, cadmium and lead which was called toxic trio and were highly important for public health, it was determined that there was not any threat to public health as a result of comparison between obtained concentrations and Turkish Food Codex and EC 1881/2006 regulation. Also, when critical reference values in water, which could have toxic effect on fish and the obtained results, were compared, it was proved that there was not any toxicity danger for fish with regard to studied heavy metals. As water can be exposed to pollutants and contaminants easily and fish is well liked and consumed by people, it is very important that heavy metals in fish and water should be monitored periodically.

Acknowledgement

This article is extracted from the TAGEM/HS/11/09/02/192-numbered project supported by General Directorate of Agricultural Research and Policy and the Ministry of Food, Agriculture and Livestock.

References

- Andreji J., Dvořák P., Líšková Z.D., Massányi P., Stráňai I., Nad' P., Skalická M. Content of selected metals in muscle of cyprinid fish species from the Nitra River, Slovakia // *Neuroendocrinology Letters*, 2012. 33: 84–89.
- Anonymous. Australia New Zealand Food Authority, Food Standards Code. Standard A12 Metals and Contaminant in Food, Issue 37. Canberra, Australia, 1998.
- Anonymous. Regulation of Setting Maximum Levels for Certain Contaminants in Foodstuffs // Turkish Official Gazette, Issue 24885. Ankara, Turkey, 23 September 2002a.
- Anonymous. Maksimum residual limits (MRLS) for pesticides, heavy metals and antibiotics and other pharmacologically active substances in fish and fishery products. India Export Inspection Council, Order S.O. 528 (E), 17 May 2002b.
- Anonymous. Setting maximum levels for certain contaminants in food stuffs. Commission regulation (EC) No: 1881/2006.
- Anonymous. Guide for the control of molluscan shellfish. US Food and Drug Administration, 2007, pp. 547.
- Anonymous. Turkish Food Standards Codex // Turkish Official Gazette, Issue 28157, 2011.
- Ay Ö., Kalay M., Tamer L., Canli M. Copper and lead accumulation in tissues of a freshwater fish *Tilapia zillii* and its effect on the branchial na, k-atpase activity // *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 1999. 62: 160–168.
- Barlas N. A pilot study of heavy metal concentration in various environments and fishes in the upper Sakarya river basin, Turkey // *Environmental Toxicology*, 1999. 14: 367–373.
- Begum A., Harikrishna S., Irfanulla K. Analysis of heavy metals in water, sediments and fish samples of Madivala Lakes of Bangalore, Karnataka // *International Journal of Chemtech Research*, 2009. 1: 245–249.
- Beširović H., Alić A., Prašović S., Drommer W. Histopathological effects of chronic exposure to cadmium and zinc on kidneys and gills of brown trout (*Salmo trutta n. fario*) // *Turkish Journal Of Fisheries And Aquatic Sciences*, 2010. 10: 255–262.
- Cabañero A.I., Madrid Y., Cámara C. Selenium and mercury bio accessibility in fish samples: an in vitro digestion method. *Analytica chimica acta*, 2004, 526: 51–61.
- Calamari D., Solbe J.F. Report on chromium and freshwater fish. Water quality for freshwater fish / Ed. Howells G. Gordon and Breach Science Publishers, 1994, pp: 223.
- Calamari D., Lloyd R., Solbe J.F. Nickel And Freshwater Fish. Water Quality for Freshwater Fish / Ed. Howells G. Gordon And Breach Science Publishers, 1994, pp: 223.
- Canli M., Atli G. The relationships between heavy metal (Cd, Cr, Cu, Fe, Pb, Zn) levels and the size of six Mediterranean fish species // *Environmental Pollution*, 2003. 121: 129–136.
- Celik U., Oehlenschlager J. High contents of cadmium, lead, zinc and copper in popular fishery products sold in Turkish supermarkets // *Food Control*, 2007. 18: 258–261.
- Duker A.A., Carranza E.J.M., Hale M. Arsenic geochemistry and health // *Environment International*, 2005. 31: 631–641.
- Dural M., Goksu M.Z.L., Ozak A.A. Investigation of heavy metal levels in economically important fish species captured from the Tuzla Lagoon // *Food Chemistry*, 2007. 102: 415–421.
- Hajeb P., Jinap S., Ismail A., Fatimah A.B., Jamilah B., Rahim M.A. Assessment of mercury level in commonly consumed marine fishes in Malaysia // *Food Control*, 2009. 20: 79–84.

- Has-Schön E., Bogut I., Strelec I. Heavy metal profile in five fish species included in human diet, domiciled in the end of flow of River Neretva (Croatia) // *Archives Of Environmental Contamination And Toxicology*, 2006. 50: 541–551.
- Hsu P.-C., Guo Y.L. Antioxidant nutrients and lead toxicity // *Toxicology*, 2002. 180: 33–34.
- Hu H. Exposure to metals // *Occupational and Environmental Medicine*, 2000. 27: 983–996.
- Hutcheson M.S., Smith C.M., Wallace G.T., Rose J., Eddy B., Sullivan J., Pancorbo O., West C.R. Freshwater fish mercury concentrations in a regionally high mercury deposition area // *Water Air Soil Pollution*, 2008. 191: 15–31.
- Gobas F.A.P.C., Morrison H.A. Handbook of property estimation methods for chemicals / Ed. Boethling R.S. Crc Press, 2000, pp: 192.
- Imray P., Moore M.R., Callan P.W., Lock W. Aluminum. National environmental health monographs, Metal Series No.1, Public and Environmental Health Service, Australia, 1998, pp: 62.
- Jaffal A., Paris-Palacios S., Jolly S., Thailly A.F., Delahaut L., Beall E., Roche H., Biagianti-Risbourg S., Betoulle S. Cadmium and copper contents in a freshwater fish species (brook trout, *salvelinusfontinalis*) from the subantarctic Kerguelen Islands // *Polar Biology*, 2011. 34: 397–409.
- Järup L. Hazards of heavy metal contamination // *British Medical Bulletin*, 2003. 68: 167–182.
- Javed M. Heavy metal contamination of freshwater fish and bed sediments in the river ravi stretch and related tributaries // *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 2005. 8: 1337–1341.
- Kayhan F.E., Muşlu M.N., Koç N.D. Bazı ağır metallerin sucul organizmalar üzerinde yarattığı stress ve biyolojik yanıtlar. (<http://www.fisheriessciences.com/>) 2009. 3: 153–162.
- Klavins M., Potapovies O., Rodinov V. Heavy metals in fish from lakes in Latvia: concentrations and trends of changes // *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2009. 82: 96–100.
- Martins C.M.G., Barcarolli I.F., Menezes E.J., Giacomin M.M., Wood C.M., Bianchini A. Acute toxicity, accumulation and tissue distribution of copper in the blue crab *Callinectes sapidus* acclimated to different salinities: in vivo and in vitro studies // *Aquatic Toxicology*, 2011. 101: 88–99.
- Olaifa F.E., Olaifa A.K., Adelaja A.A., Owolabi A.G. Heavy metal contamination of *Clarias gariepinus* from a lake and fish farm in Ibadan, Nigeria // *African Journal of Biomedical Research*, 2004. 7: 145–148.
- Shah A.Q, Kazi T.G., Arain M.B., Jamali M.K., Afridi H.I., Jalbani N., Baig J.A., Kandhro G.A. Accumulation of arsenic in different fresh water species-potential contribution to high arsenic intakes // *Food Chemistry*, 2009. 112: 520–524.
- Staniskiene B., Matusevicius P., Budreckiene R., Skibniewska K.A. Distribution of heavy metals in tissues of freshwater fish in Lithuania // *Polish Journal of Environmental Studies*, 2006. 15: 585–591.
- Stephens F.J., Ingram M. Two cases of fish mortality in low pH, aluminum rich water // *Journal Of Fish Diseases*, 2006. 29: 765–770.
- Svobodova Z., Lloyd R., Machova J., Vykusova B. Water quality and fish health // *Eifac Technical Paper*, No 54, Rome, FAO, 1993, pp: 59.
- Tuzen M. Toxic and essential trace elemental contents in fish species from the Black Sea, Turkey // *Food and Chemical Toxicology*, 2009. 47: 1785–1790.
- Uluozlu Od., Tuzen M., Mendil D., Soylak M. Trace metal content in nine species of fish from the Black and Aegean Seas,

- Turkey // Food Chemistry, 2007. 104: 835–840.
- Ustaoglu Mr. Zooplankton (*metazoa*) of the Lake Marmara (Turkey) // Biologia Gallo Hellenica, 1993. 20: 259–266.
- Usydus Z., Szlinder-Richert J., Polak-Juszczak L., Komar K., Adamczyk M., Malesa-Cieciewicz M., Ruczynska W. Fish products available in polish market-assessment of the nutritive value and human exposure to dioxins and other contaminants // Chemosphere, 2009. 74: 1420–1428.
- Voegborlo R.B., El-Methnani A.M., Abedin M.Z. Mercury, cadmium and lead content of canned tuna fish // Food Chemistry, 1999. 67: 341–345.
- Voegborlo R.B., Adimado A.A. A simple classical wet digestion technique for the determination of total mercury in fish tissue by cold-vapour atomic absorption spectrometry in a low technology environment // Food Chemistry, 2010. 123: 936–940.
- Yarsan E., Bilgili A., Türel İ. Van Gölü'nden toplanan midye (*unio stevenianuskrynicky*) örneklerindeki ağır metal düzeyleri // Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences, 2000. 24: 93–96.
- Zhou H.Y., Wong M.H. Mercury accumulation in freshwater fish with emphasis on the dietary influence // Water Research, 2000. 34: 4234–4242.