

INSS 1996–1499

2014 №3



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

Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Фаунистическая ревизия чужеродных видов рыб в Чёрном море	2
Горайнова З.И., Кацман Е.А., Завьялов Н.А., Хляп Л.А., Петросян В.Г. Оценка древесно-кустарниковых кормов речного бобра (<i>Castor fiber</i> L.) и изменение стратегии кормодобывания при их истощении	27
Кассал Б.Ю. Последствия интродукции телеутки <i>Sciurus vulgaris exalbidus</i> (Pallas, 1778) на территорию Омской области	46
Мартемьянов В.И. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом вселенца <i>Elodea canadensis</i> Michaux и пресной водой	59
Орлова-Беньковская М.Я. Массовое размножение божьей коровки <i>Harmonia axyridis</i> (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) на Кавказе и возможные источники инвазии	73
Соколов С.Г., Протасова Е.Н. Паразиты интродуцированного ротана <i>Perccottus glenii</i> (Actinopterygii: Odontobutidae) на северной границе ареала хозяина	83

ФАУНИСТИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ В ЧЁРНОМ МОРЕ

© 2014 Болтачев А.Р., Карпова Е.П.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского,
99011, пр. Нахимова 2, Севастополь, Российская Федерация
a_boltachev@mail.ru, karpova_jev@mail.ru

Поступила в редакцию 30.09.2013

По результатам оригинальных и литературных данных за период с 1998 по 2013 г. в Чёрном море достоверно установлены находки 25 чужеродных морских видов рыб, из которых 16 зарегистрированы впервые, и 9, ранее известные по единичным экземплярам, обнаружены в новых участках прибрежной зоны моря. Наибольшее число из этих новых видов – 21, обнаружено возле черноморского побережья Крыма. Предполагается натурализация 13 видов, 6 отнесены к группе факультативных эпизодически встречающихся и 6 – к случайным видам. Рассматриваются основные векторы вселения и причины значительного увеличения случаев регистрации аллохтонных рыб за пятнадцатилетний период.

Ключевые слова: Чёрное море, рыбы, чужеродные виды, натурализация, медитерранизация.

Введение

Вопросы, связанные с оценкой состояния и изменения разнообразия биоты Чёрного моря под воздействием природных и антропогенных факторов и, в частности, в результате интродукции чужеродных видов, безусловно, чрезвычайно актуальны. Ярким свидетельством этого может служить значительное количество научных публикаций, посвящённых находкам новых для черноморского бассейна гидробионтов и их дальнейшей судьбе, а именно, какие из них натурализовались, образовав независимые популяции, и каково их влияние на нативные биоценозы, а какие из этих видов являются случайными, то есть известными по единичным находкам [Aleksandrov et al., 2007, 2013]. В обобщающих работах отмечается устойчивый рост количества аллохтонных видов в последние десятилетия, как в планктонных, так и в бентосных сообществах на всех трофических уровнях, что нередко

связывают с процессами глобального изменения климата [Turan et al., 2010].

Чёрное море, в силу хорошо известной специфики генезиса (чередования эпох полной изоляции и воссоединения с Мировым океаном, сопровождавшиеся коренной перестройкой всей его экосистемы), физико-географического положения (континентальность, значительная обособленность от Средиземного моря), океанологических особенностей (мезогалинность), разнообразие биотопов и самобытности автохтонного населения гидробионтов, на фоне его малой экологической ёмкости, обусловленной существенным преобладанием водосборной площади над площадью моря – 5.6:1, наличием сероводородной зоны, занимающей 9/10 объёма моря, длительным периодом полного обмена вод – около 1400 лет, высоким уровнем антропогенного пресса, представляет собой уникальный водоём-реципиент, в котором результирующие последствия от проникновения чужеродных видов проявляются в течение относительно

непродолжительного промежутка времени [Зенкевич, 1963; Современное состояние ихтиофауны..., 1995; Зайцев, 2006].

Основным вектором проникновения новых для Чёрного моря видов являются естественные миграции nektonных и занос со средиземноморскими водами планктонных гидробионтов через пролив Босфор, и этот перманентный процесс медитерранизации продолжается около 7–8 тысяч лет с момента последнего по времени воссоединения Новозёвксинского озера-моря со Средиземным [Зайцев, 2006]. Самопроизвольно расширяют своё присутствие в эстуарных участках моря экологически пластичные пресноводные по своему происхождению инвазийные виды, которые в настоящей работе не рассматриваются. Увеличение видового разнообразия флоры и фауны моря также происходит и в результате различных форм человеческой деятельности – целенаправленной либо случайной интродукции, судоходства (занос с балластными водами, на подводных частях корпусов судов), строительства каналов. Все эти причины можно отнести к категории

объективных, то есть реально происходящих процессов.

Параллельно прослеживается тенденция увеличения обобщающих публикаций, в которых присутствуют сомнительные сведения о вселении или местах обнаружения новых видов гидробионтов, что связано либо с недостаточными знаниями особенностей распространения отдельных видов и степени их натурализации в водоёме-реципиенте, либо некорректным цитированием литературных источников, на что обращается внимание в ранее опубликованной статье [Болтачев, 2013].

Целью настоящей работы является проведение ревизии видового состава новых для Чёрного моря рыб, зарегистрированных на рубеже XX–XXI вв.

Материал и методы

В основу статьи положены результаты ихтиологических исследований, выполненных авторами в период с 1998 по 2013 г. в черноморской прибрежной зоне Крыма от верхней части Каркинитского залива до Керченского полуострова (рис.).



Рис. Карта прибрежной зоны Крыма.

Лов рыбы осуществляли различными орудиями: буксируемым саком, имеющим входное отверстие полукруглой формы размером 1.6×0.8 м с площадью 1 м² и размером ячеи 6.5 мм; жаберными сетями с ячеей от 10 до 200 мм; ручными сачками диаметром 25–30 с ячеей от 2.0 до 5.0 мм; вентерями с ячеей 6.5 мм, донными ловушками с ячеей 12 мм, удебными снастями.

Анализировались уловы гундерных промысловых ставных неводов, донных ловушек, рыболовов-любителей, подводных охотников, а также рыба, изъятая у браконьеров и предоставленная для экспертизы в ИнБЮМ сотрудниками Госрыбохраны. Для изучения особенностей поведения и распределения *in situ* осуществляли подводные визуальные наблюдения и видеосъёмку. Сбор ихтиологического материала в прибрежье Севастопольского региона проводили круглогодично, вдоль остальной части побережья Крымского полуострова – преимущественно в тёплый период года с апреля по октябрь. Чужеродные виды рыб подвергались морфометрическому анализу, проводилось их морфологическое описание, промеры, взвешивание, фотографирование, результаты вносились в ихтиологические журналы и электронную базу данных. Установление видовой принадлежности осуществлялось по определителям, которые указываются в списке литературных источников. Подтверждение достоверности определения наиболее экзотических для Чёрного моря видов *Tridentiger trigonocephalus* и *Heniochus acuminatus* было получено в ходе консультаций у Е.Д. Васильевой (Зоомузей МГУ) и Д.А. Астахова (ИО РАН) соответственно. Все исследованные особи фиксировались 4%-м формальдегидом, и передавались для хранения под индивидуальными регистрационными номерами в Коллекцию гидробионтов Мирового океана Института биологии южных морей НАН Украины в ихтиологическую секцию (далее – коллекция

ИнБЮМ), часть из них – в Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины (Киев). Также проводился тщательный анализ публикаций по рассматриваемой теме, включая указанные в них первоисточники.

Результаты

По результатам исследований, согласно оригинальным и литературным данным, ссылки на которые приводятся ниже, за последние примерно 15 лет в Чёрном море достоверно установлены находки 25 чужеродных морских по своему происхождению видов рыб, из которых 16 зарегистрированы впервые, и ещё 9, ранее известные по поимке единичных экземпляров, преимущественно у южных берегов, обнаружены в новых участках прибрежной зоны моря (табл.). Причём, из этих 25 видов, наибольшее количество – 21 – обнаружено возле Крыма, а 8 из них – только возле полуострова, что обусловлено, с одной стороны, естественными причинами – географическим положением полуострова, разнообразием абиотических факторов и биоценозов, а с другой – мониторинговым характером изучения региональной ихтиофауны.

По степени встречаемости все эти виды могут быть объединены в 3 группы по степени встречаемости – более или менее постоянные, эпизодические и случайные.

Группа относительно постоянно встречающихся видов

***Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) – сальпа** (коллекция ИнБЮМ № АВ-0141, 0597, 0598) – впервые была выловлена у берегов Крыма в Балаклавской бух. в сентябре 1999 г. и к настоящему времени достигла относительно высокой численности около юго-западного Крыма, а также отмечены её поимки возле Южного берега полуострова – м. Мартьян и горы Аю-Даг (рис.). [Болтачев, Юрахно, 2002; Болтачев, Карпова, 2012].

Таблица. Первые находки чужеродных рыб в Чёрном море и прибрежной зоне Крыма

№	Вид	Чёрное море		Прибрежная зона Крыма		Распространение	Биотоп	Экологическая группа	Автор
		Год находки	Место находки	Год находки	Место находки, (координаты)				
1	<i>Gobius cruentatus</i>	2002	Турция, Синоп	2002	Севастополь. бух. Мартынова 44°36.9' с.ш. 33°30.1' в.д.	СВА, ЦВА, Средиземное, Эгейское	камней, мягких грунтов	бентическая	Engin et al., 2007; Болгачев и др., 2009
2	<i>Gobius xanthosephalus</i>	2003	Кавказ, Абхазия	2007	Севастополь. бух. Казачья 44°35.3' с.ш. 33°24.5' в.д.	СВА, ЦВА, Средиземное, Эгейское, Мраморное	скал, камней, валунов с прогалинами песка	крипто-бентическая	Васильева, Богородский, 2004; Болгачев и др., 2009
3	<i>Millerigobius macrocephalus</i>	–	–	2009	Севастополь 44°37.0' с.ш. 33°31.4' в.д.	Средиземное, Эгейское	скал, камней; мидийных поселений	крипто-бентическая	Болгачев и др., 2010
4	<i>Pomatoschistus bathi</i>	2003	Кавказ, Абхазия	Начало 2000-х	Севастополь. бух. Казачья 44°35.3' с.ш. 33°24.5' в.д.	Средиземное, Эгейское, Мраморное	песка	бентическая	Болгачев, Карпова, 2010
5	<i>Tridentiger trigonosephalus</i>	–	–	2006	Севастополь 44°36.4' с.ш. 33°36.2' в.д.	СЗГО	мидийных поселений	крипто-бентическая	Болгачев, Карпова, 2010
6	<i>Gammogobius steinitzi</i>	–	–	2009	м. Тарханкут 45°20.0' с.ш. 32°34.4' в.д.	Средиземное, Эгейское	подводных пещер, скал	крипто-бентическая	Ковгун, 2012

7	<i>Chromogobius quadrivittatus</i>	1939	Северный Кавказ	2012	м. Тарханкут 45°20.0' с.ш. 32°34.4' в.д.	Средиземное, Эгейское, Мраморное	подводных пещер, скал	крипто-бентическая	Световидов, 1964; Ковтун, 2013
8	<i>Chromogobius zebratus</i>		–	2013	м. Тарханкут 45°20.0' с.ш. 32°34.4' в.д.	Средиземное, Эгейское	подводных пещер, скал	крипто-бентическая	Ковтун, Карпова (в печати)
9	<i>Zebrus zebrus</i>	2007	Турция, м. Ясон	2013	Севастополь 44°37.0' с.ш. 33°31.4' в.д.	Средиземное Эгейское	скал, камней	крипто-бентическая	Коваčić, Engin, 2009; наши данные
10	<i>Parablennius incognitus</i>	2001	Кавказ, Абхазия	2002	Севастополь. бух. Казачья 44°35.3' с.ш. 33°24.4' в.д.	СВА, ЦВА, Средиземное, Эгейское, Мраморное	скал, камней	крипто-бентическая	Богородский, 2006; Васильева, 2007; Болтачев и др., 2009
11	<i>Sparus aurata</i>	1933	Румыния	1999	Балаклава 44°29.7' с.ш. 33°35.6' в.д.	СВА, ЦВА, Средиземное, Эгейское, Мраморное, Чёрное	скал, камней	эпибентич.	Световидов, 1964; Болтачев, Юрачно, 2002
12	<i>Sarpa salpa</i>	1938	Грузия, Батуми	1999	Балаклава 44°29.7' с.ш. 33°35.6' в.д.	ВА, Средиземное, Эгейское, Мраморное, Чёрное	скал, камней; песка	эпибентич.	Световидов, 1964; Болтачев, Юрачно, 2002
13	<i>Apletodon dentatus bacescui</i>	1986, 2000	Румыния, Турция	–	–	СВА, Средиземное, Эгейское, Мраморное	камней, скал прибойной зоны	крипто-бентическая	Fishes of..., 1986b; Bat et al., 2006

14	<i>Chelone labrosus</i>	2007?	Турция, Болгария	1981? 1999	оз. Донузлав 45°20.5' с.ш. 32°58.5' в.д. Балаклава 44°29.7' с.ш. 33°35.6' в.д.	СВА, ЦВА, Средиземное, Эгейское, Мраморное.	все прибрежные биотопы	пелагическая	Световидов, 1964; Салехова и др., 1987; Болгачев, Юрачно, 2002; Васильева, 2007
15	<i>Syngnathus acus</i>	Начало 2000-х	Турция	2006	Севастополь 44°36.4' с.ш. 33°36.2' в.д.	ВА, ЗИО, ЗТО, Средиземное, Эгейское	морских трав	эпибентич.	Васильева, 2007; Болгачев и др., 2009
16	<i>Sardinella aurita</i>	1905	Констанца, Румыния	1981 1998	Карадаг 44°53.9' с.ш. 35°09.8' в.д. Балаклава 44°29.7' с.ш. 33°35.6' в.д.	АО, ЗТО, Средиземное, Эгейское, Мраморное, Чёрное	эпипелагиали	пелагическая	Световидов, 1964; Салехова и др., 1987; Болгачев и др., 2010;
17	<i>Lithognathus moriturgus</i>	1980	Румыния	2013	м. Ая 44°28.8' с.ш. 33°37.4' в.д.	ВА, ЗИО, Средиземное, Эгейское	мягких грунтов, морских трав, эстуариев	эпибентич.	Болгачев и др., 2013; Yankova et al., 2013
18	<i>Diplodus sargus</i>	1926	Турция	–	–	ВА, ЗИО, Средиземное, Эгейское	скал, камней; песка	эпибентич.	Световидов, 1964
19	<i>Centracanthus cirrus</i>	2004	Румыния	–	–	ЦВА, Средиземное, Эгейское	скал, камней	эпибентич.	Abaza et al., 2006; Fishes of..., 1986a

20	<i>Sphyræna pinguis</i>	–	–	1999	Балаклава 44°29.7' с.ш. 33°35.6' в.д.	ИО, ЗТО, Средиземное, Эгейское	пелагиали прибрежных биотопов	пелагическая	Voltachev, 2009
21	<i>Micromesistius poutassou</i>	–	–	1999	м. Айя 44°28.7' с.ш. 33°37.3' в.д.	СА, Средиземное, Эгейское, Мраморное,	мезо- пелагиали	пелагическая	Болтачев и др., 2010
22	<i>Heniochus acuminatus</i>	–	–	2003	Балаклава 44°29.7' с.ш. 33°35.6' в.д.	ИО, ЗТО	коралловых рифов	эпибентич.	Болтачев и др., 2010
23	<i>Epinephelus caninus</i>			2013	м. Айя 44°28.8' с.ш. 33°37.4' в.д.	СА, Средиземное, Эгейское	мягких грунтов	эпибентич.	Voltachev, Karpova, 2013
24	<i>Serranus hepatus</i>	2012	Шиле, Турция	–	–	ЦВА, Средиземное, Эгейское, Мраморное	мягких грунтов, камней	эпибентич.	Dalgic et al., 2013
25	<i>Dactylopterus volitans</i>	1979	Одесский залив, Украина	2013	Севастополь пгт Любимовка 44°38.3' с.ш. 33°31.3' в.д.	АО, Средиземное, Эгейское, Мраморное	мягких грунтов	бентическая	Болтачев и др., 2013; Мовчан, 2011

Примечание: АО – Атлантический океан; ВА – Восточная Атлантика; СВА – Северо-Восточная Атлантика, ЦВА – Центрально-Восточная Атлантика; ИО – Индийский океан, ЗИО – Западная часть Индийского океана, ЗТО – Западная часть Тихого океана, СЗТО – Северо-Западная часть Тихого океана.

В Чёрном море ранее была известна по единичным находкам возле берегов Турции, Грузии (Батуми), Болгарии (Варненский зал.) и Румынии (Констанца) [Световидов, 1964; Васильева, 2007]. В последние годы сальпа стала значительно чаще встречаться вдоль всех черноморских берегов. Начиная с 1995, она ежегодно регистрируется в северо-западном Черноморье в Тендровском, Ягорлыцком заливах и в прибрежной морской зоне Кинбурнской косы и о. Тендра [Ткаченко, 2012]. В декабре 2007 г. впервые отмечена в северо-восточной части моря возле пос. Лазоревское (Краснодарский край) [Пашков, Решетников, 2012]. Ареал вида охватывает шельф Восточной Атлантики от Северного моря (52° с. ш.) до Южной Африки, а также Средиземное, Эгейское и Мраморное моря. Вектор вселения – медитерранизация [Fishes of..., 1986a; Marine Species..., 2000].

В прибрежной зоне и бухтах Севастополя сальпа регулярно встречается в стаях численностью до 100 и более особей, иногда довольно крупных, с индивидуальной массой около 1 кг. И облавливается в качестве прилова ставными промысловыми неводами и жаберными сетями, а также подводными охотниками. Вектор вселения – медитерранизация.

***Sparus aurata* Linnaeus, 1758** – **золотистый спар** (коллекция ИнБИОМ № АВ-0114) – пойман возле выхода из Балаклавской бух. в августе 1999 г. и в последующие годы регулярно регистрируется в прибрежной зоне Севастополя преимущественно возле скал, валунов и крупных камней, покрытых цистозирой [Болтачев, Юрахно, 2002; Болтачев и др., 2009]. В Чёрном море ранее отмечены редкие находки вида у берегов Турции, Болгарии, Румынии и Грузии (Сухумская бух.) [Световидов, 1964; Васильева, 2007]. По устному сообщению Л.П. Салеховой, экземпляр этого вида был выловлен в марте 1987 г.

в верхней части Севастопольской бух., но документально этот случай не зарегистрирован. Начиная с 2004 г. в количестве до десяти и более особей довольно регулярно встречается в северо-западной прибрежной акватории Чёрного моря возле Кинбургской косы, Тендровском, Ягорлыцком заливах и Днепровско-Бугском лимане [Ткаченко, 2012]. Обычно встречаются поодиночке либо парами, реже небольшими группами. В тёплый период 2013 г. золотистый спар отмечался довольно часто и, только по имеющимся у нас достоверным сведениям, подводными охотниками на участке от м. Херсонес до м. Айя было добыто более 10 особей, имевших стандартную длину 410–460 мм и массу 1.4–2.1 кг. Типичный демерсальный вид, распространён в Восточной Атлантике от Британии до островов Зелёного Мыса (Кабо-Верде), а также обычен для большинства морей Средиземноморского бассейна, но более часто встречается в его восточной и юго-восточной части [Fishes of..., 1986a; Marine Species..., 2000]. Вектор вселения – медитерранизация.

***Parablennius incognitus* (Bath, 1968)** – **зелёная собачка** (коллекция ИнБИОМ №№ АВ-0104, 0109, 0277, 0424, 0804) у крымского побережья впервые зарегистрирована в районе Севастополя летом 2002 г., а уже в 2003 г. весьма часто встречалась на открытых скалистых участках побережья от Севастопольской бух. до м. Фиолент [Болтачев и др., 2009]. Согласно данным, полученным в 2013 г., распространилась вдоль всего Южного берега Крыма вплоть до м. Опук и по численности не уступает популяциям нативных видов морских собачек (рис.). Первая находка в Чёрном море отмечена у берегов Абхазии в 2001 г. [Богородский, 2006] и, примерно в это же время, возле Турции, а также в Керченском проливе [Васильева, 2007; Keskin, 2010; Marine Species..., 2000]. Не исключено, что *P. incognitus* вселился в Чёрное море значительно раньше. В 1930-е гг. Сластененко

описал новый вид сем. Blenniidae – *Blennius ponticus* Slastenenko, 1934, однако, впоследствии Световидовым [1971] было показано, что его оригинальное описание выполнено на смешанном материале, включавшем два вида – *P. zvonimiri* (Kolombatović, 1892) и *P. incognitus* (Bath, 1968). Причём, *P. incognitus* был выделен в самостоятельный вид уже в конце 1960-х гг. Батом при ревизии 300 экземпляров *P. zvonimiri* из Средиземного и Адриатического морей [Bath, 1968, цит. по Световидов, 1971]. Ареал зелёной собачки охватывает восточную Атлантику от Азорских и Канарских о-вов до побережья Камеруна, Пиренейский п-ов, большинство морей Средиземноморского бассейна, включая Мраморное [Fishes of..., 1986b]. Вектор вселения – медитерранизация. Следует отметить, что, информация о распространении этого вида возле берегов Турции [Shiganova, Öztürk, 2010; Шиганова и др., 2012] со ссылкой на работы Voltachev [2006] и Öztürk [2006] не вполне корректна, в связи с отсутствием в этих работах упоминания о турецкой локализации данного вида.

***Apletodon dentatus bacescui* (Murgoci, 1940) – малоголовая рыба-присоска** известна по немногочисленным находкам в узкой прибрежной зоне Румынии и одному экземпляру, пойманному возле Турции в районе Синопа в мае 2000 г. [Fishes of..., 1986b; Mediterranean..., 1987; Bat et al., 2006]. Малоизученный мелкий вид, распространён в Восточной Атлантике вдоль берегов Англии, Шотландии и к югу от пролива Ла-Манш до Гибралтара, Средиземное (преимущественно западная часть), Эгейское и Мраморное моря [Васильева, 2007; Fishbase, 2012]. Очевидно, относится к группе криптобентических видов, проникших в Чёрное море в результате медитерранизации.

***Chromogobius quadrivittatus* (Stindachner, 1863) – хромогобиус четырёхполосый** (коллекция ИнБЮМ

№№ АВ-0790, 0791) – возле крымских берегов впервые был пойман на боковой поверхности подводной пещеры Тарханкутского полуострова в условиях отсутствия освещённости в августе 2012 г. в количестве одного экземпляра [Ковтун, 2013]. Летом 2013 г. О. Ковтуном совместно с авторами статьи в нескольких пещерах Тарханкута было отловлено 4 разноразмерных особи и ещё несколько отмечено визуально, что позволяет предположить наличие в этом районе Чёрного моря локальной популяции четырёхполосого хромогобиуса. В Чёрном море впервые был описан в конце 1930-х гг. З.М. Пчелиной как новый валидный эндемичный вид *Relictogobius kryzhanovskii* (Ptchelina, 1939) из солёного озера в районе Новороссийска, а позже единично отмечался у Сочи, в Варненском и Одесском заливах, но уже переопределённый, как *C. quadrivittatus* [Световидов, 1964; Виноградов, 2006]. С начала 1970-х гг. в солёных озёрах на побережье Северного Кавказа этот вид не встречается [Пашков и др., 2013]. Известен по единичным находкам возле берегов морей Средиземноморского бассейна, Эгейского и Мраморного морей [Fishes of..., 1986b]. Вектор вселения – медитерранизация.

***Chromogobius zebratus* Kolombatovic, 1891 – хромогобиус зебровый** (коллекция ИнБЮМ № АВ-0789) – впервые зарегистрирован в Чёрном море в подводной карстовой пещере «Тарзанка» Тарханкутского полуострова в августе 2013 г., где был пойман один экземпляр, и ещё несколько особей, имевших аналогичный тёмный полосатый окрас, отмечены визуально [Ковтун, Карпова, в печати]. Хромогобиус зебровый, как и оба вышеуказанных вида, встречался на вертикальных стенках пещер, придерживался сумеречной зоны и, очевидно, также вселился из Средиземного моря, сформировав здесь самовоспроизводящую популяцию. Криптобентический довольно редкий

вид, распространён в северной и восточной части Средиземного моря от Гибралтарского пролива до Израиля, у о. Родос и южной части Эгейского моря [Engin, Dalgıç, 2008].

***Gammogobius steinitzi* Bath, 1971** – **бычок Штейница** (коллекция ИнБЮМ № АВ-0781) впервые в Чёрном море обнаружен в подводных пещерах и гротах Тарханкутского полуострова в июле 2009 г., исключительно в сумеречной и неосвещённой зоне на их вертикальных стенках и сводах [Ковтун, 2012] (рис.). Мало изученный средиземноморский эндемичный вид, относится к очень редким криптобентическим, то есть ведущим скрытый образ жизни, рыбам. Известен по немногочисленным находкам в северной части Средиземноморского бассейна, где отмечен в прибрежной зоне и подводных пещерах материка и ряда островов Испании, Франции, Италии и Хорватии [Fishes of..., 1986b; Ковтун, 2012]. В районе Тарханкута, очевидно, сформировал самовоспроизводящуюся популяцию. Несомненно, бычок Штейница проник из Средиземного моря, но когда именно – установить весьма сложно, так как тщательное изучение ихтиофауны подводных пещер началось сравнительно недавно. Не исключено, что этот вид относится к категории автохтонной фауны. Предполагается, что он может быть обнаружен в других подводных пещерах Чёрного моря, имеющих аналогичное строение.

***Gobius cruentatus* Gmelin, 1789** – **красноротый бычок** (коллекция ИнБЮМ, №№ АВ-0098, 0099, 0365, 0367, 0411, 0438, 0500, 0578, 0802) впервые зарегистрирован в Чёрном море в 2002 г. у Севастополя (Мартынова бух.) и возле берегов Турции в районе Синопа [Engin et al., 2007; Болтачев и др., 2009]. К настоящему времени этот вид распространён вдоль побережья юго-западного Крыма от Балаклавской бух. до м. Толстый (рис.). Немногочислен,

но встречается регулярно в уловах рыболовов-любителей и промысловых донных ловушек. По нашим наблюдениям придерживается биотопов россыпей камней и мягких песчаных, илисто-песчаных грунтов в диапазоне глубин от 2 до 40 м. Красноротый бычок широко распространён в Восточной Атлантике от Юго-Западной Ирландии до Марокко и южнее вплоть до Сенегала, а также в морях Средиземноморского бассейна [Fishes of..., 1986b]. Очевидно, вид самостоятельно проник через Босфор, то есть его вектором вселения является естественный процесс медитерранизации.

***Gobius xanthocephalus* Heymer et Zander, 1992** – **златоглавый бычок** (коллекция ИнБЮМ №№ АВ-0105, 0192, 0212, 0416, 0533, 0632) – пять экземпляров были пойманы в Казачьей бух. (гор. Севастополь) летом 2007 г. [Болтачев и др., 2009]. Несколько ранее в 2003 г. он обнаружен у восточных берегов Чёрного моря возле Абхазии [Васильева, Богородский, 2004]. Однако, согласно переопределению, сделанному Е.Д. Васильевой, впервые шесть экземпляров этого вида были выловлены в бух. Круглой Севастополя летом 1967 г. и первоначально определены как *Cabotia schmidti*, затем отнесены к виду золотистый бычок *Gobius auratus* [Световидов, 1972; Гордина, 1976], и лишь значительно позднее переопределены как *G. xanthocephalus* [Васильева, Богородский, 2004]. В последующие 40 лет этот вид под Севастополем не попадался, был внесён в Красную книгу Украины 1994 г. издания, и вероятность его обитания в исследуемом районе большинством ихтиологов ставилась под сомнение. В настоящее время златоглавый бычок довольно обычен, но не многочислен в прибрежной зоне юго-западного Крыма от м. Толстый до м. Фиолент, а также возле м. Тарханкут (рис.). Этот вид предпочитает донные биотопы с крупными обломками известняка, скалистый ландшафт. Рыбы придерживаются укрытий в виде

расщелин и гротов на вертикальных поверхностях или в нижней части скал и камней, вне которых постоянно находятся в «парящем» положении, а не на субстрате. Естественный ареал охватывает Восточную Атлантику у побережья Португалии, Канарских островов и Средиземное море у берегов Франции [Fishes of..., 1986b; Васильева, 2007]. Вектор вселения – медитерранизация. В плане систематики относится к проблемным, так как валидность некоторых видов бычков, включенных в группу «*G. auratus*», окончательно не установлена и, по мнению некоторых исследователей, *G. xanthocephalus* может быть цветовой морфой *G. fallax* Sarato, 1889 [Васильева, 2007] и достоверное установление видовой принадлежности довольно сложно [Васильева, Богородский, 2004; Болтачев и др., 2009]. По своим морфологическим признакам исследованные экземпляры, выловленные возле Севастополя и м. Тарханкут, соответствуют описанию *G. xanthocephalus*, приведённому Васильевой и Богородским [2004].

Необходимо обратить внимание, что в некоторых списках рыб Чёрного моря одновременно приводятся *G. xanthocephalus* и *G. auratus*, что весьма сомнительно и может быть связано либо с ошибочной идентификацией вида, либо не корректным цитированием литературных источников [Болтачев, 2013]. В частности, в статьях [Shiganova, Öztürk, 2010; Шиганова и др., 2012] указывается, что *G. auratus* полностью натурализовался в Чёрном море и достиг высокой численности в его северо-восточной части у берегов Кавказа со ссылкой на диссертационную работу Надолинского [2004], в которой, в действительности, автор констатирует, что данный вид в этом районе не зарегистрирован. В этих же статьях указывается, что *G. xanthocephalus* зарегистрирован возле Турции со ссылкой на ряд работ [Öztürk, 1998, 2006; Boltachev, 2006] в которых этот вид не упоминается.

По устному сообщению Б. Озтюрка, в черноморских водах Турции отмечен именно *G. auratus*, но конкретные ссылки на соответствующие публикации им предоставлены не были. В обобщающей публикации, подготовленной ихтиологами черноморских стран, посвящённой чужеродным видам, из бычков группы «*G. auratus*», указывается только *G. xanthocephalus* [Yankova et al., 2013].

***Millerigobius macrocephalus* (Kolombatovic, 1891)** – **большеголовый бычок Миллера** (коллекция ИнБИОМ №№ АВ-0361, 0158) в количестве 40 разноразмерных ювенальных и половозрелых особей был обнаружен в апреле 2009 г. при отборе проб гидробионтов-обрастателей с искусственных мидийных коллекторов, установленных в нижней части Севастопольской бух. вблизи входного мола [Болтачев и др., 2010]. Последующие исследования показали, что на этом участке вид сформировал самовоспроизводящуюся локальную популяцию (рис.). Ведёт скрытный образ жизни, в качестве убежища использует друзы мидий. Учитывая небольшие размеры, не превышающие 44 мм (*TL*), бычок Миллера мог быть занесён на подводной части корпусов судов, обросших двустворчатыми моллюсками и другими гидробионтами, либо с балластными водами. В других районах Чёрного моря этот вид не отмечен, в связи с чем, вектор его самопроизвольного вселения на настоящий момент нуждается в дополнительном исследовании. Эндемичный вид, распространён вдоль северного и восточного побережья Средиземноморского бассейна от Испании до Израиля, и в Эгейском море [Fishes of..., 1986b; Bogorodsky et al., 2010].

***Pomatoschistus bathi* Miller, 1982** – **лысун Бата** (коллекция ИнБИОМ №№ АВ-0101, 0102, 0163, 0490, 0523, 0637, 0644, 0674) регулярно регистрируется нами с начала 2000-х гг. в бухтах Севастополя, а несколько позже –

прибрежной зоне Юго-Западного Крыма от м. Сарыч до м. Толстый [Болтачев и др., 2010]. Вплоть до настоящего времени наблюдается устойчивое увеличение его численности и распространение вдоль черноморских берегов Крыма; так массовые скопления этого вида обнаружены в 2008 г. в озере Донузлав, в 2011 – в районе полуострова Тарханкут, а в 2013 г. в восточном направлении вдоль Южного берега Крыма вплоть до Карадага (рис.) Обычно держится группами на песчаном и ракушечном дне, в основном поблизости от камней, поросших цистозирой, либо зарослей zostеры, особенно многочислен в закрытых от волнения бухтах и лиманах. Глубина в местах обитания обычно составляет от 0.5–1 м в бухтах и до 10–12 м у открытого побережья [Болтачев, Карпова, 2012]. Нативный ареал вида включает Средиземное, Эгейское и Мраморное моря [Fishes of..., 1986b]. В Чёрном море единичные находки отмечены в 2003 г. возле побережья Кавказа в районе Гагры, Пицунды и м. Утриш [Васильева, Богородский, 2004; Васильева, 2007]. Предполагается, что вид вселился в Чёрное море в результате проникновения через пролив Босфор с последующим расширением ареала вдоль берегов Кавказа и Крыма (медитерранизация).

***Tridentiger trigonocephalus* Gill, 1859 – полосатый трёхзубый бычок** (коллекция ИнБИОМ №№ АВ-0041, 0242, 0267, 0313) впервые в Чёрном море был зарегистрирован в 2006 г. в верхней части бух. Севастопольской в эстуарной зоне впадающей в неё реки Чёрная, а в последующие годы обнаружен и в других участках бухты [Болтачев, Карпова, 2010] (рис.). Придерживается преимущественно вертикальных поверхностей, реже встречается на дне, всегда среди развитых поселений мидий, что, очевидно, является необходимым условием образования локальных популяций этого вида. Возможно,

что дальнейшее распространение полосатого трёхзубого бычка, как и бычка Миллера за пределы бух. Севастопольской лимитировано депрессивным состоянием популяций крупных двустворчатых моллюсков возле юго-западного побережья Крыма. Естественный ареал этого вида приурочен к прибрежным и эстуарным зонам Японского, Жёлтого и Южно-Китайского морей, откуда он с балластными водами торговых судов, а также в результате массового экспорта из морских хозяйств Японии молоди и маточного стада гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*), на створках которых могла быть оплодотворённая икра бычка, проник в прибрежные воды Калифорнии (США) и Австралии, где полностью натурализовался [Пинчук, 1992; Global Invasive..., 2007]. В морях Средиземноморского бассейна достоверно известна поимка лишь одной особи этого вида в гавани Ашдод (Ashdod), расположенной на юге средиземноморского побережья Израиля [Goren et al, 2009]. Информация о регистрации полосатого трёхзубого бычка возле берегов Турции [Shiganova, Öztürk, 2010] не соответствует действительности, так как в работе [Болтачев, 2009], на основании которой делается это заключение, этот вид не упоминается вовсе.

Наиболее вероятным вектором вселения этого вида является бракеражная интродукция, так как в начале 1980 гг. нескольких десятков особей бычков были привезены из залива Посьета (Дальний Восток) для декоративного содержания в Севастопольском аквариуме, но в связи с их недостаточно зрелищной для демонстрации окраской, все они были выпущены в живом виде в Севастопольскую бухту и, очевидно, послужили основой для формирования локальной независимой популяции.

***Zebrus zebrus* (Risso, 1826) – бычок-зебра** в количестве 4 особей был обнаружен в нижней части Севастопольской бух. в мае 2013 г.,

на коллекторах мидийной фермы, где ранее был зарегистрирован *M. macrocephalus*. До настоящего времени в Чёрном море был известен по одной неполовозрелой особи, которая была поймана с помощью применения анестетика Quinaldine у турецкого побережья возле м. Ясон, расположенного в 25 км западнее г. Орду в октябре 2007 г. [Kovačić, Engin, 2009]. Криптобентический мелкий донный вид, ранее известен только вдоль берегов Средиземного и Эгейского морей [Fishes of..., 1986b; Kovačić, Engin, 2009].

Группа, эпизодически
встречающихся видов

***Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847)** – круглая сардинелла (коллекция ИнБЮМ № АВ-0076) – весьма редко встречается возле Крыма, как и в Чёрном море в целом, отмечены находки возле Бургаса, Констанцы, Батуми [Световидов, 1964]. Возле побережья Крыма по одной особи официально зарегистрировано возле Карадага в 1981 и 1988 гг. [Салехова, Костенко, 1989], в Севастопольских бухтах – Балаклавской в октябре 1998 г. и Стрелецкой в июле 2008 г. [Болтачев и др., 2010], хотя по сообщениям промысловых рыбаков сардинелла встречается в их уловах чаще. Пелагический вид, активный мигрант, распространён на шельфе западной Африки от Гибралтарского пролива до южной оконечности, возле западных берегов Атлантики от м. Код до Рио-де-Жанейро, в западной части Тихого океана от Японии до Филиппин, Средиземном, Эгейском и Мраморном морях [Fishes of..., 1986a; Marine Species..., 2000; Васильева, 2007]. Очевидным вектором появления является медитерранизация, заключающаяся в эпизодических миграциях в Чёрное море в тёплый период года.

***Chelon labrosus* (Risso, 1827)** – кефаль губач – впервые зарегистрирован в Балаклавской бух. в октябре 1999 г. и на протяжении

последующих примерно 10 лет губач регулярно регистрировался возле юго-западного побережья Крыма между мысами Херсонес и Айя (рис.) [Болтачев, Юрахно, 2002; Болтачев и др., 2009]. Подход этого вида начинался в мае, и в летние месяцы можно было встретить его стаи численностью до 40–50 крупных особей. В холодный период года губач возле берегов Крыма отсутствовал, в связи с чем, он был отнесён к экологической группе средиземноморских мигрантов, нагул которых проходит в Чёрном море в тёплое время года, а нерест – в зимние месяцы в Средиземном [Болтачев и др., 2009.]. Однако, с начала 2010-х гг. вид не отмечается, что может быть связано со сложностью его поимки или цикличностью подходов к крымским берегам.

Несмотря на более ранние неоднократные упоминания о находках губача в различных районах Чёрного моря эта информация ранее и вплоть до настоящего времени подвергалась сомнению, либо вовсе исключалась [Световидов, 1964; Marine Species..., 2000]. Согласно данным Л.П. Салеховой с соавторами [1987], возле берегов Крыма малёк губача был пойман в 1981 г. в оз. Донузлав и взрослый экземпляр в 1983 г. у м. Фиолент, причём, в последнем случае дайверами визуально отмечались его стаи, насчитывавшие до 10–15 крупных особей. К сожалению, в этой работе не приводятся видовые характеристики исследованных экземпляров, что, возможно, и послужило поводом для сомнений в правильности идентификации указанных в ней экземпляров. Помимо Крыма, губач зарегистрирован возле Турции и Болгарии [Васильева, 2007]. Ареал включает прибрежные воды Восточной Атлантики от Южной Норвегии до островов Зелёного Мыса, Северную Атлантику, где распространён в западном направлении от Европы до Южной Исландии; многочислен в морях Средиземноморского бассейна, включая

Мраморное [Fishes of..., 1986a; Marine Species..., 2000]. Совершает самостоятельные сезонные миграции в Чёрное море.

***Syngnathus acus* Linnaeus, 1758** – **обыкновенная игла-рыба** (коллекция ИнБЮМ № АВ-0027, 0261) – в количестве двух экземпляров (самец и самка) была поймана в верхней части Севастопольской бух. в биоценозе морских трав в эстуарии р. Чёрная в ноябре 2006 г. и ещё одна самка – в этом же месте год спустя [Болтачев и др., 2009]. Несмотря на регулярность отбора ихтиологических проб, вид более не встречался. В Чёрном море впервые упоминается Кесслером [1877], но в дальнейшем этот вид был переопределён как *S. variegatus* Pallas, 1814 и исключён из списков черноморских рыб [Световидов, 1964]. Сравнительно недавно обнаружен у берегов Турции [Васильева, 2007]. Нативный ареал включает восточную Атлантику от побережья Норвегии, Фароса и Британских островов до западной Сахары, включая Средиземное и Эгейское моря, а также участок от Намибии до Юго-Восточного побережья ЮАР [Fishes of..., 1986a; Marine Species..., 2000]. Обнаружен возле побережья Гонконга, Вьетнама и у о. Реюньон, расположенного в 200 км юго-западнее Мадагаскара [Dawson, 1985; Phung, Thi, 1994; Ni, Kwok, 1999, цит по: Болтачев и др., 2009]. В связи с поимкой в Севастопольской бух. разнополых половозрелых особей было высказано предположение о начале натурализации этого вида в исследованном районе [Болтачев и др., 2010], что нуждается в подтверждении. Вектор проникновения установить сложно, предположительно это медитеранизация, либо проникновение с балластными водами.

***Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758)** – **белый сарг** найден в выбросах макрофитов на южном побережье Ягорлыцкого залива в октябре 2008 г. [Ткаченко, 2013]. В Чёрном море известен по более ранним единичным

находкам возле побережья Турции и Болгарии, а также по одному экземпляру, пойманному в 1950 г. у Севастополя, однако, правильность идентификации последнего сомнительна [Световидов, 1964; Васильева, 2007]. Также нуждаются в подтверждении поимки белого сарга рыбаками-любителями возле побережья Северного Кавказа [Артамонов, 2007]. Распространён в Восточной Атлантике от Бискайского зал. до Южной Африки, включая Мадейру и Канарские о-ва, в морях Средиземноморского бассейна отдельные находки в западной части Индийского океана возле Мозамбика и Мадагаскара, а также у Омана [Fishbase, 2012; Wikipedia, 2013]. По данным визуальных подводных наблюдений авторов, распространён в Мраморном море в прибосфорском районе возле Принцевых о-вов. Самостоятельное проникновение.

***Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758)** – **землерой атлантический** (коллекция ИнБЮМ, № АВ-0759) – в Чёрном море известен по единичным находкам у берегов Болгарии в Варненском зал. [Васильева, 2007] и Румынии [Stanciu, Pie, 1980, цит по: Yankova et al., 2013]. Одна особь выловлена промысловой донной ловушкой в прибрежной зоне Юго-Западного Крыма возле м. Айя в июне 2013 г. [Болтачев и др., 2013]. Демерсальный придонный вид, обитает на шельфе и в эстуарных зонах, ареал охватывает Восточную Атлантику от Бискайского зал. до м. Доброй Надежды, моря Средиземноморского бассейна, обитает в Красном море и южнее Мозамбика [Fishes of..., 1986a; Mediterranean..., 1987; Marine Species..., 2000]. Данные, размещённые в Fishbase [2012], о широком распространении этого вида в прибрежной зоне Чёрного и Азовского морей со ссылкой на Fishes of... [1986a] не соответствуют действительности, а также нуждается в проверке информация о его неоднократных поимках рыбаками-

любителями в районе Большого Сочи [Артамонов, 2007]. К юго-западному побережью Крыма, очевидно, проник самостоятельно.

Centracanthus cirrus Rafinesque, 1810 – усатый центракант зарегистрирован в 2004 г. в водах Румынии, где вплоть до 2013 г. поймано всего 3 экземпляра [Abaza et al., 2006; Radu, личное сообщение]. Информация о значительном увеличении численности вида и включении его в состав промысловых рыб на шельфе Румынии, а также о находках усатого центраканта, который стал обычным и натурализовался в турецких водах [Shiganova, Öztürk, 2010; Шиганова и др., 2012] со ссылками на работы Abaza et al. [2006] и Ozturk [2006] не соответствуют действительности, так как в первой из них указывается на увеличение встречаемости пиленгаса *Mugil soiuu* в уловах в южной части румынского шельфа, а во второй центракант не упоминается. Распространён в Восточной Атлантике от Португалии до Анголы, Мадейры, Азорских о-вов и в Средиземном море [Fishes of..., 1986a; Marine Species..., 2000]. Единичные случаи самостоятельного проникновения.

Группа случайно обнаруживаемых видов (единичные находки)

Micromesistius poutassou (Risso, 1827) – северная путассу выловлена в возле м. Айя в январе 1999 г. [Болтачев и др., 2010] (рис.). Атлантическо-бореальный пелагический вид, активный мигрант, населяющий мезо- и мезобентопелагические океанические биотопы, распространён от Шпицбергена до Канарских о-вов вдоль берегов Европы, Северо-Западной Африки до м. Бохадор, и с востока на запад от Баренцева моря до Исландии, Гренландии и далее вдоль Новой Шотландии до северо-восточного побережья США; в открытых океанических водах вид концентрируется вблизи подводных возвышенностей [Световидов, 1948;

Fishes of..., 1986a; Marine Species..., 2000]. Обитает в большинстве морей Средиземноморского бассейна, включая Эгейское и Мраморное моря, однако более обычен в западной части Средиземного [Mediterranee..., 1987].

Следует обратить внимание на то, что в публикации [Shiganova, Öztürk, 2010] отмечается, что несколько экземпляров северной путассу было поймано возле м. Айя и она является обычным видом на протяжении ряда лет для турецких вод, со ссылкой на источники [Boltachev, 2006; Fishbase; Öztürk, 2006], в которых, подобная информация в действительности отсутствует и до настоящего времени достоверно известен лишь один случай поимки одного экземпляра только возле м. Айя.

Учитывая потенциальные возможности дальних миграций северной путассу, возможность её проникновения через прилив Босфор в Чёрное море к Южному берегу Крыма вполне реальна, но акклиматизация сомнительна в связи с тем, что вид стеногалинен, обитает в морских водах с солёностью не ниже 33‰ [Световидов, 1948], в то время, как в Чёрном море солёность воды около 18‰.

Sphyræna pinguis Gunther, 1874 – красная барракуда (Национальный природоведческий музей НАН Украины, Киев, № 6525) в количестве двух экземпляров была выловлена в Балаклавской бух. в августе 1999 г. и первоначально определена первым автором, как *S. obtusata* Cuvier, 1829, syn. *S. chrysotaenia* Klunzinger, 1884 [Болтачев, Юрахно, 2002]. В результате переопределения, в соответствии с результатами последней систематической ревизии барракуд группы “*Sphyræna obtusata*” [Doiuchi, Nakabo, 2005], оба экземпляра были отнесены к виду *S. pinguis* [Boltachev, 2009]. Пелагический стайный мигрирующий вид, широко распространён в Индо-Вест-Пацифике вдоль шельфа Восточной Африки от Красного моря до Мозамбика и ЮАР вдоль берегов

Азии от Аравийского полуострова до Индонезии; в Тихом океане от Южного Приморья, о. Хоккайдо до Папуа – Новой Гвинеи и Южной Австралии [Doiuchi, Nakabo, 2005]. Через Суэцкий канал красная барракуда проникла в восточную часть Средиземного моря (Лессепсов мигрант), где впервые зарегистрирована у берегов Палестины в 1931 г. [Golani et al., 2002]. В последующие годы вид распространился вдоль берегов Египта, Израиля, Ливана, Турции, включая Эгейское море, а также встречается возле Мальты и полностью натурализовался в Восточном Средиземноморье [Fishes of..., 1986b; Golani et al., 2002]. Ареал близкого вида *S. obtusata* в Индийском океане аналогичен *S. pinguis*, но в Западной Пацифике он более сужен в меридиональном направлении и простирается от южных берегов Японии до Юго-Восточной Австралии [Doiuchi, Nakabo, 2005]. Следует обратить особое внимание, что в Средиземное море этот вид проник сравнительно недавно – в 1992 г., где по настоящее время является довольно редким и встречается единично [Golani et al., 2002]. Именно с обнаружением индо-пацифических барракуд группы «*Sphyræna obtusata*» в Чёрном море связана наибольшая путаница, как в плане правильности видовой идентификации, так и точек находок. Так, в одной из работ, посвящённых проникновению чужеродных видов в Чёрное море [Shiganova, Öztürk, 2010] указывается на одноразовую находку в Прибосфорском районе нескольких экземпляров *S. obtusata* в 1999 г., со ссылкой на статью [Öztürk, 2006], в которой конкретно этот вид не упоминается, но уже на основе этой информации вид включается в список видов рыб турецкого сектора Чёрного моря, пойманного возле побережья Шиле (Şile) [Keskin, 2010]. В обобщающей работе М. Орала [Oral, 2010], посвящённой чужеродным видам рыб в Средиземноморско-Черноморском бассейне для Чёрного

моря указываются *S. obtusata* и *S. chrysotaenia*, но установить первичный литературный источник не представляется возможным, так как список литературы включает более 370 источников без конкретных ссылок на них в тексте. При этом в перечне чужеродных видов не отмечена *S. pinguis*, хотя ссылка на соответствующую работу [Boltachev, 2009] имеется. Несмотря на наши обращения к турецким ихтиологам с просьбой предоставить результаты морфометрического анализа, фотографий или фиксированных экземпляров индо-пацифических барракуд, выловленных в турецких водах, эта просьба не была удовлетворена. Очевидно, вектором проникновения к крымским берегам является самопроизвольная миграция.

***Heniochus acuminatus* (Linnaeus, 1758) – белопёрая рыба-бабочка** известна в Чёрном море по единственной находке в октябре 2003 г. в Балаклавской бух. [Болтачев и др., 2010]. Этот экзотический индо-вест-пацифический вид не мог самостоятельно мигрировать в Чёрное море и, вероятно, был занесён с балластными водами.

***Epinephelus caninus* Valenciennes, 1834 – зубатый групер** пойман в апреле 2013 г. в прибрежной зоне Юго-Западного Крыма в районе м. Аяя и в живом виде доставлен в демонстрационный Севастопольский аквариум, в котором содержится уже более полугодя в черноморской воде при солёности около 18‰ [Boltachev, Karpova, 2013]. Это первая находка *E. caninus* и, в целом, представителя рода *Epinephelus* в Чёрном море. Зубатый групер – типичный придонный демерсальный вид, распространён в Восточной Атлантике от Португалии до Анголы, возле Канарских о-вов и в морях Средиземноморского бассейна, включая Эгейское море. [Fishes of..., 1986a; Heemstra, Randall, 1993]. Никогда ранее не встречался в Мраморном и Чёрном морях, в связи с чем,

информация, размещённая в Fishbase [2012] об обитании *E. caninus* вдоль берегов Чёрного моря со ссылкой на известную монографию Groupers of the World [Heemstra, Randall, 1993] не соответствует действительности, так как в этой работе его ареал в восточной части Средиземноморского бассейна в северном направлении ограничивается Эгейским морем. Вектор проникновения – медитерранизация.

***Serranus hepatus* (Linnaeus, 1758) – коричневый каменный окунь** известен по единственному экземпляру, выловленному в марте 2012 г. у берегов Турции в Прибосфорском районе у побережья Шиле (Şile) примерно в 38 км к востоку от пролива Босфор [Dalgic et al., 2013]. Демерсальный вид, распространён в Восточной Атлантике от Португалии до юга Сенегала, возле Канарских о-вов и в Средиземном море [Fishes of..., 1986a; Mediterranean..., 1987]. Самостоятельная миграция.

***Dactylopterus volitans* (Linnaeus, 1758) – средиземноморский долгопёр** обнаружен в конце июня 2013 г. плавающим на поверхности воды у Севастополя в пляжной зоне посёлка Любимовка (рис.). Этот экземпляр, имевший небольшие размеры – около 40 мм, был выловлен руками, сфотографирован в различных ракурсах и выпущен в живом виде, а его фотографии переданы для идентификации в ИнБЮМ сотрудницей Восточно-Черноморской рыбоохраны Е. Даньшиной. Несмотря на то, что малёк имел весьма характерные видовые признаки, и запрос был сделан официальным лицом, данный случай в определённой степени носит предварительный характер, так как фиксированный образец отсутствует, а до настоящего времени в Чёрном море известен лишь один официально зарегистрированный случай находки этого вида в Одесском зал. в сентябре 1979 г. [Мовчан, 2011]. Однако, у авторов имеется экземпляр средиземноморского долгопёра, найденный в штормовых выбросах в районе

Керченского пролива, но находилась ли данная особь в Чёрном море или была привезена в качестве сувенира рыбаками океанического промысла, а затем выброшена – не установлено. Вид относится к донным рыбам, но изредка встречается на поверхности воды, где свободно держится благодаря очень большому, хорошо развитому грудным плавникам, и такой случай был отмечен первым автором в Центрально-Восточной Атлантике. Распространён в Восточной и Западной Атлантике к югу от пролива Ла-Манш до Анголы и от Массачусетса (США) до Аргентины соответственно, а также у островов Мадейры, Азорских и в морях Средиземноморского бассейна [Mediterranee..., 1987; Marine Species..., 2000]. Определить вектор проникновения малька долгопёра к берегам Крыма довольно сложно – это может быть пассивный перенос течениями либо сброс с балластными водами.

Обсуждение

Итак, все 25 вышеуказанных новых видов, 21 из которых были обнаружены в прибрежной зоне Крыма и исследованы непосредственно авторами, могут быть объединены в несколько групп по степени их встречаемости и натурализации с момента их первой регистрации. Около половины – 13 видов – могут быть включены в группу натурализовавшихся рыб, с допущениями в отношении некоторых из них. Основу их составляют мелкие бентические, как правило, малоизученные редкие рыбы преимущественно семейства Gobiidae, которое представлено 9 видами из 7 родов. Большинство из них относятся к редким криптобентическим видам, ведущим очень скрытный образ жизни. Они населяют биотопы скал и камней, покрытых водной растительностью, испещрённых различными расселинами, углублениями и/или покрытых плотными поселениями мидий, которые используются как убежища, места для нереста и подкарауливания объектов

питания. Обитают на глубинах от прибойной зоны до 5 реге – 10 м и несколько более. Три вида родов *Gammogobius* и *Chromogobius* в прибрежной зоне Крыма зарегистрированы только в подводных пещерах в условиях отсутствия либо слабой освещённости, а *T. trigonocephalus*, *Z. zebrus* и *M. macrocephalus* – среди мидийных друз. Для большинства видов характерны весьма небольшие размеры до 3–5 см и небольшая продолжительность жизни – в среднем до 1+ (*P. bathi*) – 2+ (*T. trigonocephalus*). Возможно, к этой группе можно отнести и *A. dentatus bacescui*, который к настоящему времени известен по единичным находкам у берегов Турции, и у Румынии.

По приуроченности к биотопу, образу жизни, поведению и численности от большинства представителей криптобентической ихтиофауны отличается *P. bathi*, который обитает преимущественно над песчаным грунтом на высоте 30–50 см от него небольшими стайками; в случае опасности стремительно опускается на дно и может закапываться в песок на глубину до нескольких сантиметров [Болтачев, Карпова, 2012]. Наиболее существенные отличия характерны для *G. cruentatus*, имеющего относительно крупные для семейства Gobiidae размеры – до 18 см, и населяющего различные биотопы в диапазоне глубин преимущественно от 15 до 40–60 м, реге – возле берега – 2–3 м, придерживающегося различных участков дна и периодически встречающегося в уловах рыболовов-любителей в прибрежной зоне Севастополя наряду с другими объектами прибрежного рыболовства. В связи с этим, правомерность включения этого вида в криптобентическую группировку [Kovačić, Engin, 2009] довольно сомнительна. Два остальных вида – *S. salpa* и *S. aurata* являются довольно крупными промысловыми демерсальными рыбами, причём первый из них ведёт стайный образ жизни и

ближе к пелагическим видам, а второй – держится поодиночке либо парами и относится к бентопелагическим, то есть придонным. На основании полученных данных можно констатировать, что виды, отнесённые к рассматриваемой группе, сформировали самовоспроизводящиеся популяции возле Крыма и, вероятно, также у других черноморских берегов.

Вектором вселения только одного дальневосточного эндемика *T. Trigonocephalus* является хозяйственная деятельность, а именно, несанкционированный выпуск нескольких десятков половозрелых особей, привезённых из залива Посьета Японского моря [Болтачев, Карпова, 2010], а все остальные, относящиеся к восточно-атлантическо-средиземноморским либо к средиземноморским эндемикам, проникли в результате перманентного процесса медитерранизации, хотя не исключено внесение мелких криптобентических видов среди поселений гидробионтов-обрастателей на подводных частях корпусов судов и с балластными водами [Болтачев и др., 2010]. Время их вселения установить сложно и наиболее вероятно, что это произошло значительно раньше описываемого периода, а их массовые находки в последние годы связаны с более детальными ихтиофаунистическими исследованиями прибрежной зоны с применением различных орудий лова, современного подводного снаряжения и анестезирующих препаратов, что совпадает с мнением ряда исследователей [Kovačić, Engin, 2009]. Не исключено, что к этой же группе можно отнести активного пелагического мигранта *Ch. labrosus*. В начале 1980-х гг. у м. Фиолент дайверами наблюдались стаи до 15–20 особей этого вида [Салехова и др., 1987], но в последние примерно 15 лет он возле Крыма не встречался. Затем подходы губача к крымским берегам для нагула в тёплый период года регулярно отмечались, начиная с 1999 г. [Болтачев и др., 2009]. Однако с 2006 г.

кефаль губач у Крыма не регистрируется, что может быть связано с цикличностью миграций в Чёрное море, либо с отсутствием реальной информации о его обнаружении.

Ещё 5 видов, которых мы относим к факультативным, известны по немногочисленным эпизодическим находкам и вопрос об их натурализации является открытым – это *S. acus*, *S. aurita*, *L. mormyrus*, *C. cirrus* и *D. sargus*.

В группу случайных, включены 6 видов, достоверно известных по единичным случаям их поимок за описываемый период: *S. pinguis*, *M. poutassou*, *H. acuminatus*, *E. caninus*, *D. volitans* и *S. hepatus*. Следует отметить, что наибольший объём дезинформации приходится именно на представителей этой группы.

К сожалению, информация о находках некоторых новых для ихтиофауны Чёрного моря видов нуждается в более достоверном подтверждении. Так, при проверке исходных данных о поимках в турецком секторе Чёрного моря восточно-атлантическо-средиземноморского вида *Thalassoma pavo* (Linnaeus, 1758) и индо-пацифического лессепсового мигранта *Lagocephalus spadiceus* (Richardson, 1845) [Shiganova, Öztürk, 2010], установлено, что в работах, на которые приводятся ссылки для каждого из этих видов Öztürk [2006] и Tuncer et al. [2008] соответственно, в действительности указывается на увеличение встречаемости первого из них и первой регистрации – второго, но только в Мраморном море. Не упоминаются эти виды для Чёрного моря и в Fishbase [2012]. Упоминание о распространении изумрудного губана *Centrolabrus trutta* (Lowe, 1834) возле берегов Кавказа [Шиганова и др., 2012] нуждается в ревизии, так как до настоящего времени этот восточно-атлантический вид был известен только у островов Мадейра (где наиболее обычен), Азорских, Канарских, Зелёного Мыса (Кабо-Верде), а в Средиземноморском бассейне

упоминается поимка лишь трёх экземпляров этого вида в 1967 г. возле берегов Франции [Fishbase, 2012; Marine Species..., 2000]. Также нуждается в серьёзной проверке информация о распространении *G. auratus* и *S. obtusata* в черноморском секторе Турции. Помимо этих пяти для целого ряда чужеродных видов недостаточно аргументировано указываются места их локализации, а также частота встречаемости. В качестве примера можно указать две работы [Shiganova, Öztürk, 2010; Шиганова и др., 2012], в которых приводятся подобные данные более чем для 10 как новых, так и редких для Чёрного моря рыб, якобы обнаруженных у берегов Турции и Кавказа, причём, некоторые из них указываются как «обычные», – *M. poutassou*, *T. trigonocephalus*, *P. incognitus*, *G. xanthocephalus*, *C. cirrus*, и др. [Болтачев, 2013]. При этом в качестве одной из наиболее цитируемых в них обозначена научно-популярная статья, в которой автор рассматривает общие проблемы, связанные с процессом глобального потепления, последствия которого коренным образом могут изменить всю экосистему Чёрного моря, да и Мирового океана в целом, но не описывает находки конкретных новых видов [Öztürk, 2006].

Заключение

Благодаря постоянным ихтиологическим наблюдениям, осуществляемым на базе ИнБЮМ и, несколько ранее, Карадагской биологической станции, представляется возможным провести более или менее репрезентативный анализ динамики количества первых находок новых для черноморской прибрежной зоны Крыма, за более чем полувековой период, с конца 1950-х гг. по настоящее время, разбив его на два интервала – с 1959 по 1997 г. и 1998–2013 гг., взяв за основу обобщающие работы Л.П. Салеховой с соавторами и наши исследования. За первый период упоминается лишь 4 таких вида:

Cabotichthys schmidti, *Sardinella aurita*, *Chelon labrosus* и *Balistes capriscus* [Гордина, 1976; Салехова и др., 1987, 2007]. Из них только один вид *C. schmidti* (переопределён позже, как *G. auratus* и далее – *G. xanthocephalus*) нигде в Чёрном море ранее не регистрировался, но, как указывалось выше, на протяжении примерно 4 десятилетий после его первого обнаружения, этот криптобентический вид не встречался. Существовала ли малочисленная популяция *G. xanthocephalus* все эти годы либо произошло новое вселение вида в побережье Юго-Западного Крыма однозначно ответить сложно [Болтачев и др., 2009]. Во второй временной интервал была подтверждена встречаемость у берегов Крыма *S. aurita* и *Ch. labrosus*, а также доказана натурализация *G. xanthocephalus*, и 18 видов рыб были зарегистрированы впервые. В качестве основных причин значительного увеличения числа таких находок могут быть указаны регулярность и тщательность наблюдений, разнообразие используемых орудий лова в сочетании с подводными наблюдениями. Так, из 13 вышеуказанных новых для ихтиофауны Чёрного моря натурализовавшихся видов, 10 относятся к мелким, в основном, криптобентическим, довольно сложным в плане определения видовой принадлежности рыбам, и установить более или менее точное время их вселения довольно проблематично. Увеличение частоты встречаемости и численности некоторых чужеродных видов рыб может быть связано с общим улучшением экологической ситуации в прибрежной зоне Крыма в описываемый период наблюдений.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность всем коллегам, рыбакам, дайверам, принявшим участие в сборе ихтиологического материала на

протяжении всего периода исследований. Работа выполнена с использованием фондов Коллекции гидробионтов Мирового океана ИнБЮМ, признанной распоряжением Кабинета Министров Украины №472-р от 19.08.2002 г. Национальным достоянием Украины (Свидетельство НБ № 000387), создание и поддержание на соответствующем уровне которой осуществляется благодаря ежегодной, начиная с 2005 г., финансовой поддержки со стороны НАН и МОН Украины (Свидетельство НБ № 58).

Литература

- Артамонов А. Морские караси // Рыбачьте с нами. 2007. № 9. С. 174–179.
- Богородский С.В. Обнаружение *Parablennius incognitus* (Blennidae) у восточного побережья Чёрного моря, северная Абхазия // Вопр. ихтиол. 2006. Т. 46. № 1. С. 22–28.
- Болтачев А.Р. Уточнение видовой принадлежности барракуды группы *Sphyaena obtusata* (Pisces: Sphyaenidae), обнаруженной в Чёрном море // Вопр. ихтиол. 2009. Т. 49. № 1. С. 135–137.
- Болтачев А.Р. Псевдо-экспансия адвентивных видов рыб на примере Чёрного моря, или ещё раз о проблеме научной этики // Морской экологич. журнал. 2013. Т. 12. № 3. С. 100–106.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Натурализация тихоокеанского полосатого трёхзубого бычка *Tridentiger trigonocephalus* (Perciformes, Gobiidae) в Чёрном море (Крым, Севастопольская бухта) // Вопр. ихтиол. 2010. Т. 50. № 2. С. 231–239.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Морские рыбы Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ, 2012. 224 с.
- Болтачев А.Р. Карпова Е.П., Данилюк О.Н. Находки новых и редких видов рыб в прибрежной зоне Крыма (Чёрное море) // Вопр. ихтиол. 2009. Т. 49. № 1. С. 318–332.

- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Кирин М.П. Первая находка землероя атлантического *Lithognathus mormyrus* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) в черноморской прибрежной зоне Крыма // Морской экологич. журнал. 2013. Т. 12. № 4. С. 96.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Климова Т.Н., Чесалин М.В., Чесалина Т.Л. Рыбы (Pisces) // В кн.: Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Чёрного морей. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. С. 76–113.
- Болтачев А.Р., Юрахно В.М. Новые свидетельства продолжающейся медитерранизации ихтиофауны Чёрного моря // Вопр. ихтиол. 2002. Т. 42. № 6. С. 744–750.
- Васильева Е.Д. Рыбы Чёрного моря: Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 238 с.
- Васильева Е.Д., Богородский С.В. Два новых вида бычков (Gobiidae) в ихтиофауне Чёрного моря // Вопр. ихтиол. 2004. Т. 44. № 5. С. 599–606.
- Виноградов А.К. Рыбы. Общая характеристика // В кн.: Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. Киев: Наукова думка, 2006. С. 305–309.
- Гордина А.Д. Распределение и сезонные изменения численности взрослых рыб в зарослевых биоценозах Чёрного моря // Биология моря. 1976. Т. 39. С. 78–92.
- Зайцев Ю.П. Введение в экологию Чёрного моря. Одесса: Эвен, 2006. 224 с.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 740 с.
- Кесслер К.Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области. СПб.: Типография М. Стасюлевича, 1877. 360 с.
- Ковтун О.А. Первая находка бычка *Gammogobius steinitzi* Bath, 1971 (Actinopterygii, Perciformes, Gobiidae) в морских подводных пещерах западного Крыма (Чёрное море) (Предварительное сообщение) // Морской экологич. журнал. 2012. Т. 11. № 3. С. 56.
- Ковтун О.А. Новая находка редкого бычка *Chromogobius quadrivittatus* (Steindachner, 1863) (Actinopterygii, Perciformes, Gobiidae) в морской подводной пещере полуострова Тарханкут (Чёрное море) // Морской экологич. журнал. 2013. Т. 12. № 1. С. 18.
- Ковтун О.Н., Карпова Е.П. *Chromogobius zebratus* (Kolombatovic, 1891) (Actinopterygii, Perciformes, Gobiidae) – новый для Чёрного моря вид бычка из морской подводной пещеры полуострова Тарханкут (Западный Крым) // Морской экологич. журнал. (в печати).
- Мовчан Ю.В. Риби України. Київ: Золоті ворота, 2011. 444 с.
- Надолинский В.П. Структура и оценка запасов водных биоресурсов в северо-восточной части Чёрного моря: Дисс. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону. 2004. 171 с.
- Пашков А.Н., Решетников С.И. Первая поимка сальпы *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Perciformes, Sparidae) в водах России // Вопр. ихтиол. 2012. Т. 52. № 5. С. 601–603.
- Пашков А.Н., Решетников С.И., Махров А.А. К вопросу о встречаемости в водах Краснодарского края четырёхполосого хромогобиуса *Chromogobius quadrivittatus* (Steindachner, 1863) (Pisces, Gobiidae) // В сб.: Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона: Мат. VIII межд. конф. Керчь, 26–27 июня 2013 г. Керчь: ЮГНИРО, 2013. С. 83–87.
- Пинчук В.И. О фауне бычков (Gobiidae) Приморья и Сахалина // Вопр. ихтиол. 1992. Т. 32, вып. 4. С. 30–36.
- Салехова Л.П., Гордина А.Д., Климова Т.Н. Ихтиофауна прибрежных вод Юго-

- Западного Крыма в 2003–2004 гг. // Вопр. ихтиол. 2007. Т. 47. № 2. С. 173–187.
- Салехова Л.П., Костенко Н.С. Рыбы // Флора и фауна заповедников СССР. Фауна Карадагского природного заповедника: оперативно-информационный материал. М., 1989 С. 21–33.
- Салехова Л.П., Костенко Н.С., Богачик Т.А., Минибаева О.Н. Состав ихтиофауны в районе Карадагского государственного заповедника (Чёрное море) // Вопр. ихтиол. 1987. Т. 27, вып. 6. С. 898–905.
- Световидов А.Н. Трескообразные // Фауна СССР. Рыбы. Том IX, вып. 4. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1948. 222 с.
- Световидов А.Н. Рыбы Чёрного моря. М.; Л.: Наука, 1964. 546 с.
- Световидов А.Н. О так называемых эндемичных черноморских видах *Blennius ponticus* и *B. knipowitschi* и их систематических отношениях со средиземноморскими *P. zvonimiri*, *P. incognitus* и *P. trigloides* // Зоологический журнал. 1971. Т. 50, вып. 1. С. 72–83.
- Световидов А.Н. О систематическом положении *Cabotichthys schmidtii* (F. De Buen) (Pisces, Gobiidae) // Зоологический журнал. 1972. Т. 51, вып. 8. С. 1201–1207.
- Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря / Отв. ред. С.М. Коновалов. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1995. 214 с.
- Ткаченко П.В. Рыбы Тендровского, Ягорлыцкого заливов и прилегающей акватории Чёрного моря // В сб.: Природничий альманах. Біологічні науки, випуск 18. Збірник наукових праць. Херсон: ПАТ «Херсонська міська друкарня». 2012. С. 181–193.
- Ткаченко П.В. Первая находка морского карася *Diplodus sargus sargus* в северо-западной части Чёрного моря // Морской экологич. журнал. 2013. Т. 12. № 3. С. 54.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А., Ступникова А.Н., Засько Д.Н., Анохина Л.Л., Сивкович А.Е., Гагарин В.И., Булгакова Ю.В. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Чёрном море // РЖБИ. 2012. № 2. С. 61–99.
- Abaza V., Boicenco L., Moldoveanu M., Timofte F., Bologa A. S., Sburlea A., Dumitrache C., Staicu I., Radu G. Evolution of Marine Biodiversity Status at the Romanian Black Sea Coast As Result of Anthropogenic Modifications in the Last Decades // 1st Biannual Sci. Conf. Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond. Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution. Abstract. Istanbul. Turkey. 2006. P. 50–51.
- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Lyashenko A., Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine (электронный журнал) // Aquatic Invasions (2007) Vol. 2. № 3. P: 215–242. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2007.2.3.8> URL: <http://www.aquaticinvasions.ru> Проверено 23.01.2014.
- Aleksandrov B., Gomoiu M.-T., Mikashavidze E., Moncheva S., Ozturk B., Shiganova T. Non-Native Species of the Black Sea // The 4-th Bi-annual Black Sea Scientific Conference: 28–31 October 2013, Constanta, Romania Black Sea – Challenges towards good environmental status: abstracts book. Romania. Constanta: Editura Boldas, 2013. P. 62–63.
- Bat L., Demirci G.G., Öztürk M. Occurrence of *Apletodon dentatus bacescui* (Murgoci, 1940) (Gobiesocidae) and *Coryphoblennius galerita* (Linnaeus, 1758) (Blenniidae) at the central Black Sea coast of Turkey // J. Black Sea / Mediterranean Environment. 2006. Vol. 12. P. 59–65.
- Bogorodsky S., Kovačić M., Ozen O., Bilecenoglu M. Records of two uncommon goby species (*Millerigobius macrocephalus*, *Zebrus zebrus*) from the Aegean Sea // Acta Adriatica. 2010. V. 51. № 2. P. 217–222.

- Boltachev A.R. The modern state and changes of ichthyofauna in coastal sea water of the Crimea (Black Sea) // 1st Biannual Sci. Conf. Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond. Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution. Abstract. Istanbul (Turkey). 2006. P. 114–116.
- Boltachev A.R. Specifying Species Belonging of Barracuda of Group *Sphyraena obtusata* (Pisces: Sphyraenidae) Found in the Black Sea // J. Ichthyology. 2009. Vol. 49. No. 1. P. 128–131.
- Boltachev A., Karpova E. First record of dogtooth grouper *Epinephelus caninus* (Valenciennes, 1834), Perciformes, Serranidae, in the Black Sea (электронный журнал) // BioInvasions Records. 2013. Vol. 2. Issue 3. P. 257–261. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2013.2.3.14>. Проверено 15.11.2013
- Dalgıç G., Gümüş A., Zengin M. First record of brown comber *Serranus hepatus* (Linnaeus, 1758) for the Black Sea (электронный документ) // Turkish Journal of Zoology (ISI). 2013. P 1–6. doi: <http://dx.doi.org/10.3906/zoo-1209-28> // <http://journals.tubitak.gov.tr/zoology/>. Проверено 18.11.2013.
- Doiuchi R., Nakabo T. The *Sphyraena obtusata* group (Perciformes: Sphyraenidae) with a description of a new species from southern Japan // Ichthyol. Res. 2005. Vol. 52. № 2. P. 132–151.
- Engin S., Dalgıç G. First record of *Chromogobius zebratus* (Gobiidae) for the Mediterranean coast of Turkey // Turkish Journal of Zoology (ISI). 2008. P. 197–199.
- Engin S., Turan D., Kovacic M. First record of the red-mouthed goby, *Gobius cruentatus* (Gobiidae), in the Black Sea // Cybium. 2007. Vol. 31. P. 87–88.
- Fishbase. 2012. (Электронный документ) // (<http://www.fishbase.org/summary>). Проверено 22 октября 2013.
- Fishes of the North-Eastern Atlantic and Mediterranean (FNAM) / Eds. P.J.P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen, E. Tortonese. Paris: UNESCO, 1986a. V. 2. P. 517–1007.
- Fishes of the North-Eastern Atlantic and Mediterranean (FNAM) / Eds. P.J.P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen, E. Tortonese. Paris: UNESCO, 1986b. V. 3. P. 1015–1473.
- Global Invasive Species Database. 2007. (Электронный документ) // *Tridentiger trionocephalus* // (<http://www.issg.org/database>). Проверено 28.10.2013.
- Golani D., Orsi-Relini L., Massuti E., Quignard J.-P. CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean. Fishes. Monaco: CIESM Publishers, 2002. 254 p.
- Goren M., Gayer K., Lazarus N. First record of the Far East chameleon goby *Tridentiger trionocephalus* (Gill, 1859) in the Mediterranean Sea (электронный журнал) // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4. Issue 2. P. 413–415. // (<http://www.reabic.net>). Проверено 28.10.2013.
- Heemstra P.C., Randall J.E. FAO species catalogue. Volume 16. Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date. FAO Fisheries Synopsis. Vol. 16. №. 125. Rome: FAO, 1993. 382 pp.
- Keskin Ç. A review of fish fauna in the Turkish Black Sea // J. Black Sea / Mediterranean Environment. 2010. Vol. 16. № 2. P. 195–210.
- Kovačić M., Engin S. First record of the zebra goby, *Zebrus zebrus* (Gobiidae) in the Black Sea // Cybium. 2009. Vol. 33. №. 1. P. 83–84.
- Marine Species Identification Portal. 2000. (Электронный документ) // (www.species-identification.org). Проверено 20.11.2013
- Mediterranee et Mer Noire. Vol. 2. Vertebres. Fiches; d'identification des especes pour les besoides de la peche /

- Eds. W. Fischer, W. Schneider, M.-L. Banchot. Rome: FAO; CEE; Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, 1987. P. 763–1529.
- Oral M. Alien fish species in the Mediterranean – Black Sea Basin // J. Black Sea / Mediterranean Environment. 2010. Vol. 16. № 1. P. 87–132.
- Öztürk B. Black Sea biological diversity Turkey // Turkish National report. Black Sea Environmental series. 1998. Vol. 9. 144 pp.
- Öztürk B. Küresel ısınma ve Türkiye denizleri için ekolojik bir yaklaşımın // Bilim ve ütopia. 2006. № 139. P. 28–32. (in Turkish).
- Shiganova T., Öztürk B. Trend on increasing Mediterranean species arrival into the Black Sea // Climate forcing and its impacts on the Black Sea Marine Biota. No 39 in CIESM Workshop Monographs / Ed. F. Briand. Monaco: CIESM, 2010. P. 75–91.
- Tuncer S., Aslan Cihangir H., Bilecenoglu M. First record of the Lessepsian migrant *Lagocephalus spadiceus* (Tetraodontidae) in the Sea of Marmara // Cybium. 2008. Vol. 32. № 4. P. 347–348.
- Turan C., Boero F., Boltachev A., et al. I – Executive Summary of CIESM Workshop 39 // Climate forcing and its impacts on the Black Sea Marine Biota. No 39 in CIESM Workshop Monographs / Ed. F. Briand. Monaco: CIESM, 2010. P. 5–24.
- Wikipedia. 2013 (Электронный документ) // (<http://en.wikipedia.org/wiki/Sargo>). Проверено 15.11.2013.
- Yankova M., Pavlov D., Ivanova P., Karpova E., Boltachev A., Bat L., Oral M., Mgeladze M. Annotated check list of the non-native fish species (Pisces) of the Black Sea // J. Black Sea / Mediterranean Environment. 2013. V. 19. № 2. P. 247–255.

FAUNISTIC REVISION OF ALIEN FISH SPECIES IN THE BLACK SEA

© 2014 Boltachev A.R, Karpova E.P.

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas,
99011, Nakhimov ave., 2, Sevastopol, Russia;
e-mail: a_boltachev@mail.ru, karpova_jev@mail.ru

According to the results of original and literary data for the period of 1998 to 2013, it was reliably established the findings of 25 alien marine species in the Black Sea, 16 of which were registered for the first time, and nine, previously known at single specimens, were found in new areas of the coastal zone of the sea. The greatest number of these new species (21) was found near the Black Sea coast of Crimea. Naturalization is assumed to 13 species, six species are assigned to the group of facultative fish, and six – to random species. The main vectors of introduction and reasons for the increase of registrations of allochthonous fish are considered for the last fifteen years.

Key words: the Black Sea, fish, alien species, naturalization, mediterrization.

ОЦЕНКА ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ КОРМОВ РЕЧНОГО БОБРА (*CASTOR FIBER L.*) И ИЗМЕНЕНИЕ СТРАТЕГИИ КОРМОДОБЫВАНИЯ ПРИ ИХ ИСТОЩЕНИИ

© 2014 Горяйнова З.И.¹, Кацман Е.А.¹, Завьялов Н.А.²,
Хляп Л.А.¹, Петросян В.Г.¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, zoyag@yandex.ru

² Государственный природный заповедник «Рдейский»,
175270, Новгородская обл., г. Холм, Челпанова, 27

Поступила в редакцию 2.07.2014

Представлены результаты сравнительного анализа количественных характеристик древесно-кустарниковых кормов в активных и заброшенных поселениях на территории Приокско-Террасного заповедника в бассейне р. Таденка, где бобры обитают более 60 лет. С использованием однофакторного дисперсионного анализа по фактору типа поселения (активные, заброшенные) показано, что многолетнее кормодобывание в поселениях приводит к уменьшению видового богатства ($P=0.068$) древостоя. Представлены различные гипотезы избирательного кормового воздействия бобров на различные ярусы растительного покрова (древостоя, подрост-подлеска). Обсуждаются факты, приводящие к разреживанию и изменению возрастной структуры древостоя и подрост-подлеска. Наблюдается изменение видового состава, сопровождающееся увеличением доли мало поедаемых и непоедаемых видов. Сделан вывод о том, что если при первичном использовании полоса кормодобывания не превышала 50 м, то при многократном использовании поселения и при отсутствии хищников зона кормодобывания расширяется до 165 м. Этот вывод подтверждается на основе точного критерия Фишера ($P=0.005$), χ^2 с поправкой Йетса ($P=0.002$), отношения правдоподобия ($P=0.0002$). При повторных заселениях в ранее использованные поселения с не восстановившимися кормовыми ресурсами в бассейне р. Таденки основным местом заготовки древесно-кустарниковых кормов становится удалённая зона в пределах от 50 до 165 м от берега.

Ключевые слова: речной бобр, кормодобывание, древостой, подлесок, полоса кормодобывания, кормовой ресурс, пресс хищников.

Введение

Широкомасштабное расселение речных бобров (*Castor fiber L.*) на территории Советского Союза началось с 1927 г. [Жарков, 1969; Дёжкин и др., 1986] и было особенно активным в 1950–1970-е гг. В настоящее время бобр стал обычным видом во многих регионах лесной полосы европейской части России, заселив преимущественно малые реки [Речной бобр..., 2012;

Завьялов, 2013]. Результаты его кормодобывающей и строительной деятельности хорошо заметны, и во многих местах его длительного обитания наблюдается переэксплуатация кормовых ресурсов. Изучение возможностей существования бобров в таких условиях, оценка потенциальной ёмкости местообитаний и кормодобывания бобров при разных условиях обеспеченности пищевыми ресурсами является актуальной задачей.

Речной бобр – фитофаг, основу осенне-зимнего рациона которого составляют кора и ветви деревьев и кустарников. Наиболее предпочитаемые виды: осина, тополь, ивы, на севере также используются берёза, рябина, черёмуха [Шилов, 1952; Паровщиков 1961; Дьяков, 1975; Феклистов, 1984; Катаев, Брагин, 1986; Смирнова и др., 2001; Завьялов и др., 2005]. Известно, что для бобров основополагающее значение имеет не только состав древо-стоя, но и его размерные характеристики, а также пространственное распределение стволов поедаемых пород [Rosell et al., 2005; Завьялов, 2013].

Исследования избирательности бобров при кормодобывании показали, что бобры являются фуражирами с центральным местом кормёжки. По мере удаления от этого места кормовое предпочтение определяется не только видом дерева/кустарника, но и его размерами, удалённостью, энергетическими затратами на подгрызание и транспортировку корма к воде [Jenkins, 1980; Pinkowski, 1983; Fryxell, Doucet, 1991 и др.]. Такого рода избирательность в наибольшей мере проявляется в местообитаниях высшего качества, где большая доступность кормовых единиц разных типов создала лучшие возможности для выбора оптимальных кормодобывающих решений [Gallant et al., 2004]. Избирательность бобров не всегда соответствует прогнозам центрального места кормёжки, возможно, что именно доступность и обилие древесно-кустарниковых кормов играют главную роль при их выборе бобрами [Klenner-Fringes, Schröpfer, 2003]. Известно, что использование бобрами своих местообитаний происходит по так называемой «переложной» [Дёжкин и др., 1986] схеме – то есть чередуются периоды обитания и забрасывания. Особенности кормодобывания бобров в повторно заселённых местообитаниях остаются плохо изученными. Цель данного исследования – дать количественную оценку состояния

древесно-кустарниковых кормов бобра и выявить характер их использования при повторном и многократном заселении местообитаний.

Материалы и методы

1. Район и сроки полевых работ, краткая характеристика обследованных бобровых поселений.

Исследования проведены на территории Приокско-Террасного заповедника (ПТЗ) в бассейне р. Таденки. По лесорастительному районированию заповедник расположен в подзоне тенистых широколиственных лесов, а в системе геоботанического районирования – в подтаёжных (хвойно-широколиственных) лесах. В заповеднике преобладают средневозрастные сосняки (40%) и березняки (35%). Из других лесобразующих пород заметную роль играют осина, ель, дуб, липа и чёрная ольха [Атлас..., 2005].

Река Таденка впадает в Оку и имеет протяжённость 8.7 км, из которых 6.5 км находится в заповеднике. Площадь водосборного бассейна – 27.2 км², уклон русла – 8 м/км; питается река как водами атмосферных осадков, так и многочисленными родниками, в засуху заметно мелеет, а на некоторых участках поверхностный сток прекращается полностью [Речной бобр..., 2012].

Начало бобровой популяции на р. Таденке дала пара бобров, выпущенных здесь в 1948 г. [Заблоцкая, 1979]. Период роста численности популяции растянулся примерно на 50 лет, что заметно отличает бобров Таденки от характерного для других бобровых популяций эруптивного типа динамики численности. Крупные хищники в заповеднике практически отсутствовали и на развитие бобровой популяции не влияли. Современная плотность населения относительно высокая – 0.9 поселений/км русла. Для бобров бассейна Таденки характерны высокая степень подвижности поселений,

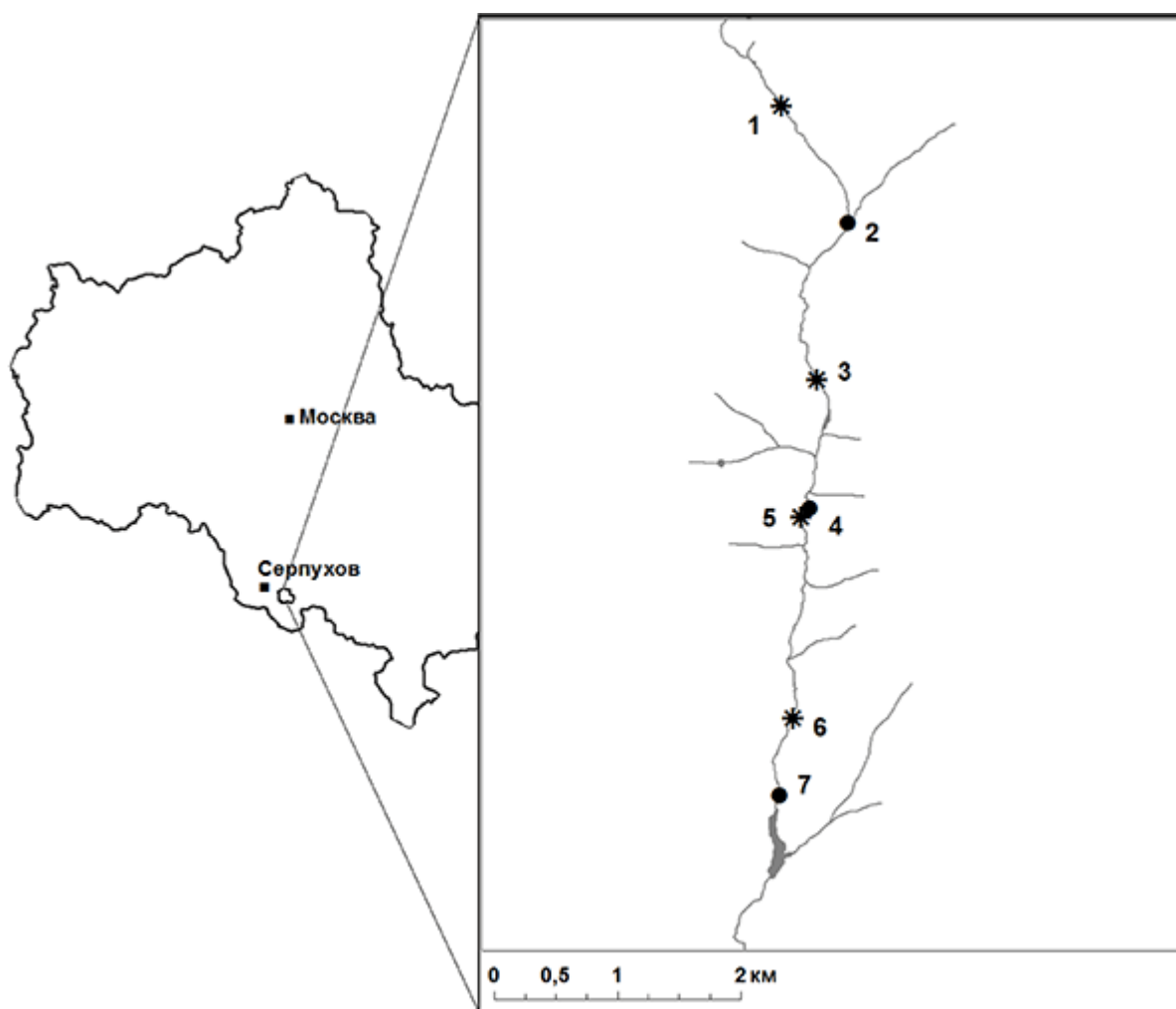


Рис. 1. Район исследований и размещение изученных поселений (звёздочками обозначены жилые поселения, кругами – заброшенные, цифры – номер поселения).

активная строительная деятельность и использование удалённых ресурсов кормов. В 2009 г. средняя длина бобровых троп к подгрызаемым деревьям и кустарникам составила 39.6 ± 23.9 м ($n=28$) [Завьялов и др., 2010; Речной бобр..., 2012]. В настоящее время в бассейне р. Таденки имеются бобровые поселения на разных этапах своей истории – от заброшенных до повторно заселённых. За многие годы русло и прибрежная полоса Таденки и её основных притоков практически повсеместно подверглись преобразующей деятельности бобров. Анализ многолетней динамики численности бобров р. Таденки и прогноз её дальнейшего состояния показали, что в долгосрочной перспективе бобры не исчезнут, их динамика численности стремится к стационарному решению при наличии квазипериодической составляющей, период которой растёт

со временем от 14 до 26 лет [Петросян и др., 2012].

В питании бобров Приокско-Террасного заповедника преобладают древесные корма, роль водных растений меньше, чем в других популяциях, что объясняется слабым развитием водной растительности в реках заповедника [Заблоцкая, 1979]. Недавние исследования выявили низкие показатели биомассы ассоциаций макрофитов как в русле, так и по берегам реки, и практически нулевую степень зарастания водными растениями и водотоков, и прудов бассейна Таденки [Речной бобр..., 2012]. Таким образом, именно древесно-кустарниковая растительность определяет перспективы дальнейшего обитания бобров в бассейне этой реки.

Материалы получены в ходе полевых работ в июне – августе 2010 г. и в мае 2013 г, всего обследовано семь бобровых поселений (рис. 1).

В 2010 г. было исследовано четыре поселения (№№ 2, 3, 4, 7; рис. 1), одно из которых было жилым (поселение № 3), а три – заброшенными. В 2013 г. было обследовано ещё три жилых поселения (№№ 1, 5, 6; рис. 1).

Поселение № 1 расположено на ручье Ниговце (правый приток р. Таденки) в 9-м квартале. В архивных материалах сведений о зимовках здесь бобров не имеется. В зиму 2009/2010 гг. здесь жил бобр одиночка, а в 2012/2013 гг. – зимовала семья из 3–5 бобров.

Поселение № 2 находится в месте впадения Ниговца в Таденку. Здесь в пойме сохранились фрагменты валов многократно перестраиваемых старых плотин. Летом 2010 г., когда была выполнена оценка кормовых запасов, бобры здесь не обитали.

Поселение № 3 расположено в центральной части Таденки на севере квартала 19а. Это одно из немногих поселений, где бобры зимовали 3 года подряд, реконструировав к осени 2009 г. старую плотину. Зимний запас корма состоял из ивняка и имел объём примерно 10 м³. Состояние кормов оценивали здесь после первой зимовки 3–5 бобров. В последующие годы количество бобров в этом поселении увеличилось.

Поселение № 4 находится на границе кварталов 31 и 19а. Трансекты и площадки были заложены на левом берегу. За многолетнюю историю бобры здесь зимовали неоднократно, однако с 2007 по 2013 г. заготовок корма здесь не отмечали.

Поселение № 5 лежит южнее поселения № 4, на севере 31-го квартала. Оценка кормовых запасов проводили на правом берегу реки, где в предшествующую нашим работам зиму (2012/2013 гг.) крупная (более 5 особей) семья бобров заготовливала осины. В 2008–2012 гг. бобры в этом поселении не зимовали, хотя фрагменты старых плотин здесь отмечены.

Поселение № 6 расположено на границе кварталов 37 и 31а. Здесь бобры неоднократно зимовали. Начиная

с 2007 г. мы регистрировали остатки разрушающихся плотин, а с осени 2012 г. здесь осталась на зимовку крупная семья бобров. Состояние кормовых ресурсов оценено весной 2013 г.

Поселение № 7 лежит при впадении р. Таденки в пруд 40-го квартала. Судя по архивным данным, бобры не зимовали в этом поселении порядка 10–15 лет. Состояние древесно-кустарниковых кормов было оценено в июле 2010 г., а в середине августа ниже этой плотины бобрами была построена новая, 20 м в длину и 1 м в высоту. В сентябре она была достроена до 53 м в длину и 1.2 м в высоту. Образовался большой пруд, затопивший старую плотину. Однако зимовали бобры не в нём, а в северной части пруда 40-го квартала.

2. Оценка древесно-кустарниковых кормов в полевых условиях.

Для количественной оценки древесно-кустарниковых кормов применялась методика Джонстон и Наймана [Johnston, Naiman, 1990]. В каждом поселении прокладывали перпендикулярно урезу воды серию трансект длиной от 35 до 160 м – в зависимости от размещения самых дальних бобровых погрызов. Расстояние между трансектами составляло 30 м. На каждой трансекте закладывали два типа круговых площадок с общим центром: на площадке радиусом 5 м (площадь 50 м²) подсчитывали деревья с толщиной стволов больше 10 см, определяя видовую принадлежность и диаметр на высоте бобровых погрызов (30–40 см); на площадке радиусом 1.25 м (площадь 5 м²) регистрировали подрост-подлесок (толщина стволиков от 1 до 10 см). В анализ не включались виды, встреченные в количестве один ствол на площадку или только на одной из площадок. Центр первых площадок на трансекте располагался в 5 м от уреза воды, следующие площадки располагались с интервалом в 15 м. Центры площадок были смещены до 10 м в левую или правую сторону от линии

трансекты. Направление и расстояние для этого выбирали случайным образом.

Дополнительно на каждой площадке регистрировали сваленные бобрами деревья и бобровые погрызы. Оценку древесно-кустарниковых кормов проводили в весенне-летний период, поэтому бобровые погрызы, которые мы называем прошлогодними, характеризуют заготовку и поедание кормов в последний осенне-зимний период. Старым погрызам более 1 года.

В общей сложности была заложена 41 трансекта с 195 площадками радиусом 5 м и столько же – радиусом 1.25 м: в поселении № 1 – 6 трансект и 32 сдвоенные площадки; в поселении № 2 – 8 трансект и 34 площадки; в поселении № 3 – 8 трансект и 24 площадки; в поселении № 4 – 5 трансект и 18 площадок; в поселении № 5 – 4 трансекты и 36 площадок; в поселении № 6 – 4 трансекты и 30 площадок; в поселении № 7 было заложено 6 трансект и 21 площадка.

По полученным результатам были рассчитаны отдельно для каждого вида древостоя и подрост-подлеска количество стволов на гектар (КС) и суммы площадей сечения на гектар (СПС). Средние для каждого поселения показатели и их стандартная ошибка приведены в таблицах 1, 2, 4, 5.

3. *Определение эффективного запаса древесно-кустарниковых кормов.*

Известно, что различные виды деревьев не одинаковы по пищевой ценности для бобров. Чтобы учесть это при оценке эффективного запаса древесно-кустарниковых кормов нами был введён коэффициент предпочтения бобрами древесно-кустарниковых пород (w). Коэффициент предпочтения был определён с помощью экспертных оценок с учётом анализа долей отдельных видов в рационе питания бобра на основе литературных данных [Шилов, 1952; Паровщиков 1961; Дьяков, 1975; Феклистов, 1984; Катаев, Брагин, 1986, Соловьёв, 1991] и собственных наблюдений. Коэффициент w принимает значения от 0 до 1,

и чем более предпочитаем вид деревьев или кустарников, тем выше значение коэффициента. Значения w распределились следующим образом: осина – 1; ивы, берёза – 0.9; дуб, липа, рябина – 0.6; ольха, вяз, черёмуха – 0.4; крушина – 0.2; ель, сосна – 0.1.

Помимо вида дерева для бобров важны и его размерные характеристики. По мере увеличения размеров увеличивается не только объём потребляемой бобрами коры, но и возрастают затраты на валку дерева, его разделку и транспортировку. Отсюда, по мере увеличения размеров подгрызаемых бобрами деревьев, объём коры (количество корма) увеличивается нелинейно [Aldous, 1938]. В работе Алдоса [Aldous, 1938] приводятся данные автора по степени утилизации бобром осины для различных значений диаметра ствола. Утилизация понимается как изъятие древесных частей с места непосредственного подгрызания, даже если в дальнейшем древесный материал использовался для строительной деятельности, или терялся в процессе транспортировки. На основе данных Алдоса нами была построена функция степени утилизации осины в зависимости от диаметра ствола (рис. 2). Из расчётов были исключены значения утилизации для диаметра 25 и 28 см, так как Алдос рассчитал доступную массу для деревьев этих размеров путём ошибочной экстраполяции данных, на что впоследствии указал Дженкинс [Jenkins, 1980].

Для нахождения зависимости эффективного количества корма от диаметра ствола дерева нами использовалась модель нелинейной регрессии типа:

$$y = \frac{1}{(-2.5042 \cdot 10^{-3} + 0.008\sqrt{X})},$$

где y – степень утилизации (%), X – диаметр ствола (см).

Адекватность этой модели подтверждается следующими статистическими показателями: коэффициент корреляции – 0.96, коэффициент детерминации R –

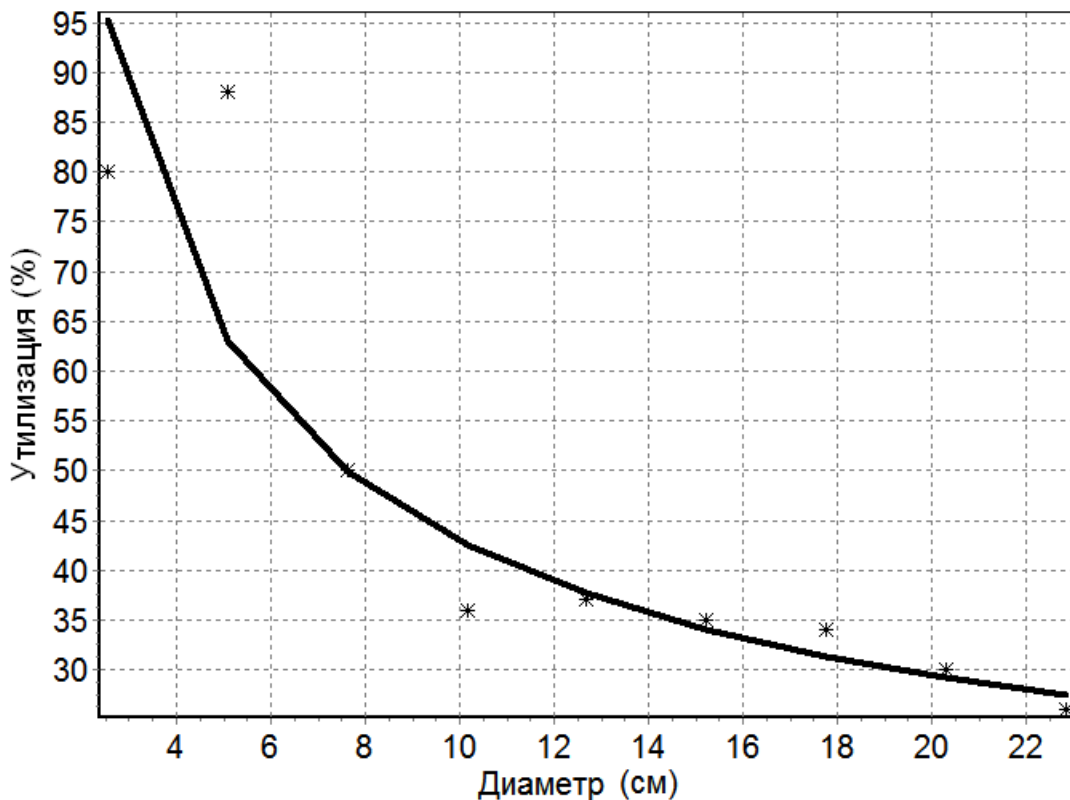


Рис. 2. Кривая зависимости степени утилизации бобром осины, построенная на основе литературных данных [Aldous, 1938; Jenkins, 1980] (звездочки – фактические данные, линия – кривая нелинейной регрессии).

91.76%, статистика Дарбина-Ватсона – 2.04 [Афифи, Эйзен, 1982]. Данная модель имеет ограничение для минимального диаметра ствола в 2.45 см, меньше которого степень утилизации начинает превышать 100%. Для данной работы было принято допущение о том, что для стволов с диаметрами ≤ 2.45 см степень утилизации равна 100%, а также, что рассчитанная зависимость справедлива для всех видов деревьев и кустарников на изучаемой территории.

Кроме того, мы исключили из итоговых подсчетов запасов корма сосны и ели диаметром более 10 см, так как бобры крайне редко подгрызают такие деревья.

Значения суммарного эффективного запаса (E_z) древесно-кустарниковых кормов для каждого поселения складывались из соответствующих значений по всем видам в древостое

и подросте-подлеске с учётом их диаметров, то есть в общем виде суммарный эффективный запас поселения определялся по следующей формуле:

$$E_z = \sum_i^D \sum_j^V n_{ij} w_{ij} y_{ij} z_{ij} + \sum_i^S \sum_j^P m_{ij} w_{ij} y'_{ij} z'_{ij}$$

где n_{ij} , m_{kj} – количество i -го вида с диаметром ствола j древостоя и подросте-подлеска соответственно; w_{ij} – коэффициент предпочтения i -го вида с диаметром ствола j древостоя и подросте-подлеска; y_{ij} , y'_{ij} – степень утилизации предпочтения i -го вида с диаметром ствола j древостоя и подросте-подлеска соответственно; z_{ij} , z'_{ij} – площади сечения i -го вида с диаметром ствола j древостоя и подросте-подлеска соответственно; D , S – количество видов древостоя и подросте-подлеска соответственно; V , P – количество различных групп

диаметров древостоя и подрост-подлеска соответственно.

Итак, суммарный эффективный запас E_z характеризует величину суммарной площади сечения древесно-кустарниковых кормов, которая может использоваться бобрами в каждом из поселений.

Сравнение видового богатства, СПС, КС, эффективных запасов древостоя и подрост-подлеска между поселениями двух типов (жилые, заброшенные) проводилось с использованием метода однофакторного дисперсионного анализа [Афифи, Эйзен, 1982].

4. Методы сравнительного анализа пространственного распределения мест заготовки кормов.

Сравнительный анализ пространственного распределения мест заготовки кормов проводился с помощью точного критерия Фишера, хи-квадрат, хи-квадрат с поправкой Йетса и отношения правдоподобия [Афифи, Эйзен, 1982]. При этом сравнивались 2 зоны (полосы): № 1 – полоса кормодобывания до 50 м от уреза воды и № 2 – полоса кормодобывания, удалённая на 50 м и более от уреза воды.

Результаты

Результаты характеристик древостоя в семи поселениях представлены в таблицах 1 и 2. В этих поселениях были зарегистрированы следующие виды деревьев: осина (*Populus tremula* L.), ивы (*Salix* sp.), берёзы (*Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh.), дуб (*Quercus robur* L), липа (*Tilia cordata* Mill), ольха чёрная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), вяз (*Ulmus laevis* Pall.), черёмуха (*Padus avium* Mill.), ель (*Picea abies* (L.) Karst.), сосна (*Pinus sylvestris* L.). Поскольку тонких отличий в кормовой ценности разных видов ив предшествующими исследованиями не выявлено, несколько видов, встречающихся в пойме р. Таденки, были объединены в одну группу. Таким же образом поступили с двумя встречающимися видами берёз.

Сравнительный анализ видового богатства древостоя жилых и заброшенных поселений на основе однофакторного дисперсионного анализа показывает, что различие между средними значениями по фактору типа поселения (жилыми, 6 ± 1.2 вида и заброшенными, 3.6 ± 1.5 вида) близко к достоверному ($P = 0.068$, рис. 3). Это различие также не отклоняется по критерию Краскела-Уоллиса на уровне значимости $P=0.064$. Самый бедный по составу древостой в заброшенном поселении № 4. Здесь отмечено всего 2 вида. В остальных заброшенных поселениях – по 4 и 5 видов. Разнообразие древостоя в жилых поселениях составляет 5–7 видов. Самый разнообразный древостой (7 видов) отмечен в активных поселениях № 1 и № 5.

Все изученные поселения также характеризуются доминированием в древостое малопоедаемых (ольха, дуб, липа, вяз) или непоедаемых (ель, сосна) видов. Однако, среднее значение в процентах малопоедаемых или непоедаемых пород в заброшенных поселениях (№№ 2, 4, 7) выше, чем в активных (№№ 1, 3, 5, 6), и составляет 85% и 66% соответственно.

Применение однофакторного дисперсионного анализа для сравнения средних значений СПС и КС древостоя по фактору типа поселения (СПС: жилые поселения – 114.2 ± 18.7 ; заброшенные – 120.7 ± 26.1 ; КС: жилые – 1709 ± 443 ; заброшенные – 1428 ± 713) показало, что между ними не существует статистически значимого различия на уровне значимости $P=0.71$ и $P=0.55$ для СПС и КС, соответственно. Результаты этого анализа позволяют сформулировать гипотезу о том, что многолетнее воздействие бобра приводит к сохранению в древостое небольшого количества крупных деревьев (увеличивается СПС и уменьшается КС). Например, поселение № 4 характеризуется минимальным показателем КС (табл. 1), но поскольку в древостое

Таблица 1. Характеристика древостоя (КС) в поселениях (шт/га) *

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	212±37	594±222	309±912		162±25	518±71	467±76
Липа	806±202	510±90			255±90	159±32	573±172
Ольхачер		446±168	446±83	127±0	191±29	498±108	
Вяз	127±0				127±90		297±170
Дуб	255±127				127±0		297±85
Ива			254±90				
Черёмуха			191±64				
Ель	328±47	309±83		478±272	353±44	364±47	184±43
Сосна	319±51		127±0				
Осина	229±66				170±42	303±99	
Итого	2276±245	1859±306	1329±168	605±363	1386±128	1843±75	1819±249

*Средние значения КС, а также показатели в таблицах 2–6 представлены со стандартной ошибкой среднего

Таблица 2. Средние значения суммы площадей сечения (СПС) древостоя в поселениях (м²/га)

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	10.5±2.3	21.9±5.7	18.4±4.2		9.6±2.0	24.1±2.9	28.3±4.3
Липа	24.2±6.0	11.0±1.8			18.1±8.9	1.6±0.2	18.1±4.1
Ольха чёрная		35.5±11.6	45.6±13.4	43.8±20.4	11.8±2.5	22.5±8.4	
Вяз	2.6±0.8				12.4±8.8		10.9±4.8
Дуб	5.1±3.4				19.4±5.6		12.1±2.7
Ива			10.1±2.6				
Черёмуха			2.8±1.0				
Ель	12.9±2.9	30.4±11.0		105.9±61.0	23.6±3.9	24.8±3.7	43.9±32.5
Сосна	52.8±8.2		49.5±5.2				
Осина	15.8±4.7				24.7±3.9	13.2±3.6	
Итого	124.1±14.0	99.0±17.4	126.4±17.9	149.7±84.7	119.7±12.3	86.4±4.7	113.3±37.7

преобладали ели более 100 см в диаметре, значение СПС для поселения было максимальным (табл. 2).

Более 80% деревьев во всех поселениях имеют диаметры стволов больше 20 см (табл. 3). Это справедливо и для трёх основных кормовых пород. Осина отсутствует в четырёх из семи поселений, а там, где она есть, представлена деревьями диаметром 23–44 см. Берёза есть во всех поселениях, но также представлена крупными деревьями – 24–30 см в диаметре. Ива была обнаружена только в одном поселении № 3, и её размеры меньше, чем у осины и берёзы – 22 см.

Средние значения доли (табл. 1) малопоедаемых или непоедаемых видов деревьев древостоя для заброшенных поселений №№ 2, 4, 7 составляет 86%. Эти же показатели для активных поселений №№ 1, 3, 5, 6 составляют 63%.

В таблицах 4 и 5 приведены характеристики подрост-подлеска для исследованных поселений. В этом ярусе были отмечены все виды, зарегистрированные и в древостое, кроме осины и сосны. Кроме того, отмечали рябину (*Sorbus aucuparia* L.) и крушину (*Rhamnus cathartica* L.).

Проведённый однофакторный дисперсионный анализ показал

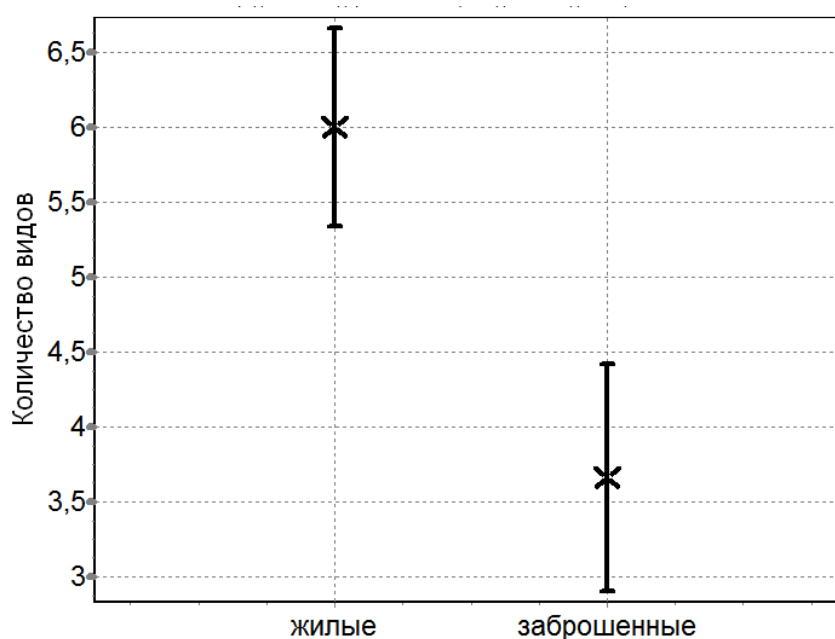


Рис. 3. Среднее значение видового богатства древостоя двух типов поселений (по оси X – тип поселения, по оси Y – количество видов древостоя).

Таблица 3. Средний диаметр стволов деревьев в поселениях (см)

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	25±9(6)*	24±2(18)	24±3(17)		30±9(10)	24±0.7(57)	27±2(44)
Липа	21±9(6)	15±1(17)			29±17(3)	11±0.6(5)	19±1(36)
Ольха чёрная		31±2(14)	34±2(28)	63±15(5)	31±13(6)	23±1(39)	14±0(4)
Вяз	16±11(4)						19±4(7)
Дуб					43±25(3)		22±3(7)
Ива			22±2(8)				
Черёмуха			14±1(5)				
Ель	23±9(7)	28 ±3(17)		52±3(15)	26±5(27)	26±2(61)	27±4(13)
Сосна	46±15(9)		70±4(4)				
Осина	26±12(5)				44±18(6)	23±1(19)	

*В скобках указан объём выборки.

отсутствие статистически значимых различий между жилыми и заброшенными поселениями по видовому богатству подроста-подлеска (жилые поселения – 3.5 ± 0.8 , заброшенные – 2 ± 0.9 , уровень значимости $P=0.28$). Этот результат на том же уровне значимости подтверждается при сравнении по критерию Краскела-Уоллиса.

Сравнение с помощью дисперсионного анализа средних значений СПС и КС подроста-подлеска по фактору типа поселения (СПС: жилые поселения – 14.6 ± 12.9 , заброшенные – 8.7 ± 5.2 ; КС: жилые – 17577 ± 13330 ,

заброшенные – 17964 ± 9766) также не выявило статистических различий на уровне значимости $P=0.5$ и $P=0.97$ для СПС и КС соответственно. Однако эти результаты показывают, что при одинаковых значениях СПС для активных и заброшенных поселений в последних имеется тенденция к уменьшению среднего размера стволиков подлеска. Возможно, это связано с разнонаправленным результатом воздействия бобров на подрост и подлесок. В заброшенных поселениях идёт восстановление ранее съеденного подроста-подлеска, там

Таблица 4. Среднее количество стволов (КС) подроста-подлеска (шт/га) в поселениях

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	3397±679		3567±1529				
Липа	6115±4076	16985±9141				3057±1019	18053±6839
Ольха чёрная						4368±1128	
Дуб	4076±2038						
Ива			10599±3554				
Рябина	6485±1284		6114±2038	4755±1358			
Черёмуха	2038±0.0	8153 ±6115	6988±1982				
Ель				3397±1359	3312±1481	2038±0.0	
Крушина		2547±510	4076±2038				
Итого	26187±4288	27686±10431	31345±5362	8152±1921	3312±1481	9463±1656	18053±6839

Таблица 5. Средние суммы площадей сечения (СПС) подроста-подлеска (м²/га) в поселениях

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	1.9±0.6		3.4±2.4				
Липа	11.5±10.7	11.8±8.2				2.4±0.7	4.9±2.3
Ольха чёрная						1.2±0.4	
Дуб	2.9±1.8						
Ива			9.9±4.1				
Рябина	2.0±0.4		5.4±5.1	6.1±5.6			
Черёмуха	1.5±0.8	2.2±1.3	4.8±2.1				
Ель				0.4±0.3	2.8±1.3	1.9±1.2	
Крушина		0.7±0.1	7.0±4.1				
Итого	19.8±9.2	14.7±8.3	30.5±7.6	6.6±5.6	2.8±1.3	5.4±1.3	4.9±2.3

Таблица 6. Средние значения эффективного запаса древесно-кустарниковых кормов (м²/га)

Поселение	1	2	3	4	5	6	7
эффективный запас	20.4±3.5	16.1±2.4	22.7±3.3	4.9±2.1	14.0±1.7	13.7±1.0	14.7±1.9

преобладают тонкие стволы, в жилых – тонкие стволы уже съедены. Общее количество стволов в подросте-подлеске на фазах восстановления и выедания может и не различаться.

Для всех поселений характерно полное отсутствие в подросте-подлеске осины. Берёза представлена только в двух поселениях. Также нужно отметить, что во многих случаях при проведении полевых исследований были зафиксированы площадки, на

которых подрост-подлесок отсутствовал полностью. В поселении № 5 таких площадок было 44% от общего числа, в поселении № 1 – 38%, в поселении № 6 – 33%.

Полученные данные позволили рассчитать эффективный запас древесно-кустарниковых кормов бобра, выявить различия в количестве и доступности древесных кормов в активных и заброшенных поселениях (табл. 6). Максимальное значение

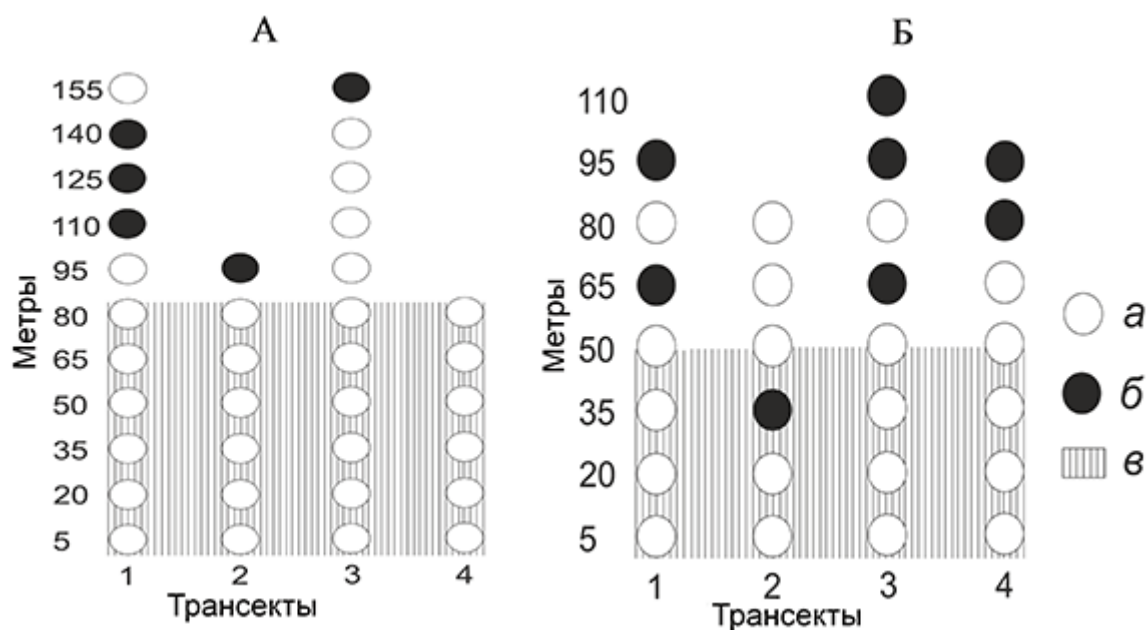


Рис. 4. Схема расположения бобровых погрызов в активных поселениях № 5 (А) и № 6 (Б). а – площадки без прошлогодних бобровых погрызов, б – площадки с прошлогодними погрызами, в – зона старых погрызов.

эффективного запаса наблюдается в активном поселении № 3, где основную долю древесного корма составляет ива. Минимальное значение эффективного запаса было в заброшенном поселении № 4, характеризующемся наиболее разрушенным в результате деятельности бобров древостоем. Тем не менее, статистические тесты (однофакторный дисперсионный анализ) показывают, что различие по эффективному запасу между жилыми и заброшенными поселениями (жилые поселения – 17.7 ± 4.6 , заброшенные – 11.9 ± 6.1) статистически не существенно на уровне значимости $P=0.21$. Хотя из этой оценки видно, что средние значения эффективного запаса древесно-кустарниковых кормов для активных поселений незначительно выше.

В предыдущих публикациях была отмечена широкая полоса кормовой активности бобров в бассейне Таденки [Завьялов и др., 2010; Речной бобр..., 2012]. Настоящее исследование позволило получить количественные оценки и установить закономерности использования удалённых от воды кормовых ресурсов. В пяти из семи поселений ширина полосы старых

бобровых погрызов составляла 35–60 м вдоль берега. В поселении № 1 бобры использовали в основном липу, не далее 30 м от воды, и осину на расстоянии 35–50 м. В поселении № 3 бобры кормились ивой, за которой отходили на расстояние до 50 м. Самые дальние бобровые погрызы были обнаружены в поселениях № 5 и 6 (рис. 4).

В этих поселениях чётко видна зона старых погрызов, оставшихся от предыдущих вселений бобров: шириной 50 м в поселении № 6 и 80 м в поселении № 5. В этой зоне отсутствует осина, но сохранилась берёза. И, тем не менее, вернувшись в 2012 г. в эти поселения, бобры предпочли совершать дальние переходы (от 65 до 160 м от берега пруда) за осиной, игнорируя зачастую более тонкие стволы берёзы, расположенные ближе к берегу. Только на двух площадках в поселении № 6 были отмечены сваленные бобрами берёзы.

Сравнительный анализ показал, что первая (до 50 м) и вторая (50–160 м) зоны статистически достоверно различаются по количеству прошлогодних погрызов (точный критерий Фишера: $P=0.0005$; χ^2 : $P=0.0005$; χ^2 с поправ-

кой Йетса: $P=0.002$; отношение правдоподобия: $P=0.0002$) на уровне значимости $P<0.01$. Таким образом, на примере поселений №№ 5 и 6 можно утверждать, что при повторном заселении участка Таденки с истощённым вблизи воды кормовым ресурсом, основным местом заготовки древесно-кустарниковых кормов стала удалённая вторая зона (полоса).

Обсуждение

Проведённый нами сравнительный анализ показал, что существует близкое к достоверному различие видового разнообразия древостоя в четырёх активных и трёх заброшенных поселениях. Анализ обширного массива литературы по влиянию *Castor fiber* на структуру прибрежных лесов не даёт каких-либо сравнительных данных для наших результатов. Но, исследования по влиянию экологически близкого речному бобру канадского бобра (*Castor canadensis*) на состав и структуру прибрежных лесов Северной Америки дали противоречивые результаты. Донкор и Фрайксил [Donkor, Fryxell, 1999] сравнивая видовое богатство, разнообразие количества стволов (stem density) и суммы площадей сечений (basal areas), пришли к выводу о наличии статистически достоверных различий между 15 жилыми и одним заброшенным поселением. Однако, Бернс и Маллик [Barnes, Mallik, 2001] провели аналогичное исследование на большей выборке. Они сравнивали показатели видового богатства, разнообразия и выровненности лесных сообществ на 8 жилых (заселены менее 5 лет) и 15 заброшенных (из них 7 заброшены менее 12 лет назад, 8 – более 12 лет) поселениях, и на 12 участках, не заселённых бобрами. Результаты этого сравнения не выявили статистически значимых различий, что могло быть связано с большой изменчивостью характеристик участков [Barnes, Mallik, 2001]. Таким образом, ограниченное количество данных пока не позволяет сделать однозначного вывода о том,

может ли фитофагия бобров привести к изменению видового богатства древостоев.

Проведённый нами однофакторный дисперсионный анализ сравнения СПС и КС древостоя активных и заброшенных поселений позволяет выдвинуть гипотезу о том, что избирательное воздействие бобров приводит к разреживанию древостоев за счёт изъятия наиболее предпочитаемых видов и некрупных стволов. Для проверки этой гипотезы необходимы дополнительные исследования.

В подросте-подлеске не отмечено значимого различия видового богатства в жилых и заброшенных поселениях. Анализ данных КС и СПС подросто-подлеска показывает, что в жилых поселениях диаметр стволиков крупнее, чем в заброшенных, что возможно связано с изъятием бобрами наиболее тонких стволиков в жилых поселениях и, наоборот, восстановлением древесно-кустарниковых видов в заброшенных поселениях. В Северном Онтарио в заброшенных поселениях канадского бобра КС кустарников было достоверно меньше, чем на контрольных участках, что авторы объясняют интенсивным изъятием стволиков для корма и строительства плотин [Barnes, Mallik, 2001]. Таким образом, и по подросто-подлеску мы имеем слишком мало данных для сравнений.

В целом, проведённые количественные оценки характеристик древостоя и подросто-подлеска в семи бобровых поселениях демонстрируют различия в состоянии древесно-кустарниковой растительности, характеризующиеся разной степенью её нарушенности в процессе эксплуатации бобрами. Прежде всего, пересчёты показали, что в 50-метровой полосе прибрежных лесов р. Таденки кормовая база бобров сильно истощена многолетней эксплуатацией как в заброшенных, так и во вновь заселяемых активных поселениях. Например, в Дарвинском заповеднике, значения СПС и КС на площадках, исследованных в 1999–2001

гг. [Завьялов и др., 2005], в 2–4 раза больше отмеченных нами значений в ПТЗ. Это говорит о много большей истощённости кормовых ресурсов бобра в последнем. Расширение полосы кормодобывания в Приокско-Террасном заповеднике связано именно с этим явлением.

Осина – наиболее предпочитаемый вид деревьев в кормовом рационе бобра [Шилов, 1952; Дьяков, 1975; Дёжкин и др., 1986], и в первые годы после выпуска бобров на р. Таденке, именно она составляла основу их зимнего корма [Заблоцкая, 1979]. Однако, уже за несколько лет своего обитания бобры использовали здесь всю легкодоступную осину и стали валить берёзу [Речной бобр..., 2012]. Результаты наших полевых исследований показывают, что в настоящий момент осина отсутствует в 30-метровой полосе вдоль русла Таденки и в древостое, и в подросте. Однако дальше от берега осину ещё можно встретить. По-видимому, единственной общей закономерностью влияния бобров обоих видов на прибрежные леса является повсеместное изъятие осины [Дёжкин и др., 1986; Novak, 1987; Barnes, Mallik, 2001 и др.; Завьялов и др., 2005].

Берёза – ещё один из главных древесных кормов бобра, хоть и присутствует в древостое всех поселений, но представлена в основном крупными деревьями диаметром 24–30 см. Известно, что по отношению к берёзе бобры проявляют чётко выраженную размерную избирательность, предпочитая использовать деревья толщиной до 20 см [Семёнов-Тян-Шанский, 1938; Каньшиев, 1983; Завьялов, 2002]. Это может быть связано как с тем, что степень утилизации деревьев с крупными стволами более 20 см значительно ниже, чем у молодых деревьев с диаметрами до 10 см (рис. 2), так и с энергетическими трудностями, которые представляют собой процессы подгрызания и «разделки» крупных берёзовых стволов [Завьялов, 2002].

Таким образом, наличие и сравнительное обилие берёзы в исследованных нами поселениях не является показателем обеспеченности бобров древесными кормами.

Липа довольно многочисленна в поселениях №№ 1, 4 и 7, однако её значение в качестве корма невелико из-за низкой калорийности. Тем не менее, в поселении № 1 этот вид составляет основу древесных кормов, как в древостое, так и в подросте. Переход бобров на питание малопоедаемой ими липой, служит ещё одним свидетельством истощения кормовой базы бобра на р. Таденке.

Подрост-подлесок скуден практически во всех поселениях. Из предпочитаемых кормов значительное количество стволиков берёзы и ивы имеется только в поселении № 3. Во всех остальных поселениях подрост и подлесок представлен или непоедаемыми видами, или поедаемыми видами с количеством стволов, делающим их использование неэффективным. Отсутствие в подросте осины, берёзы и ивы практически на всём протяжении берегов Таденки говорит о том, что древесные корма истощены и восстанавливаются медленно. Возобновляющийся подрост-подлесок, как показывает анализ полученных данных, быстро уничтожается бобрами.

Сравнительный анализ эффективного запаса кормов в активных и заброшенных поселениях также свидетельствует о повсеместном истощении древесной кормовой базы, по крайней мере, в 50-метровой полосе прибрежных лесов. При таких обстоятельствах, основными факторами, определяющими вероятность повторного вселения бобров, становятся наличие адекватных по составу и размерным характеристикам древесно-кустарниковых кормов на удалении более 50 м от берега, и, что может быть более важным, наличие условий для быстрого создания или восстановления инфраструктуры бобровых поселений

(хаток, нор, прудов, троп), позволяющей эти удалённые кормовые ресурсы эксплуатировать.

В трёх заброшенных поселениях в Новгородской области также отмечено отсутствие кормов для бобров в древостое: осины нет, а берёза представлена крупными стволами, потребление которых энергетически затратно. В подросте-подлеске характерно неудовлетворительное возобновление осины, но ива и берёза были представлены большим количеством стволов в двух из трёх поселений. Однако, размерные характеристики (диаметр менее 1 см) делают их потребление неэффективным. Отсюда следует, что повторное заселение покинутых поселений возможно только тогда, когда фитомасса главных кормов сможет компенсировать усилия на их поиск среди малопоедаемых растений [Завьялов, 2012]. Эти выводы перекликаются с нашими результатами.

Помимо повсеместного изъятия осины, существует и вторая общая закономерность влияния фитофагии бобров на прибрежные леса – это наличие чётко выраженного градиента кормодобывания: подавляющая часть сгрызенных бобрами деревьев находится на расстоянии не более 30–50 м от кромки воды [Donkor, Fryxell, 1999; Barnes, Mallik, 2001 и др.; Завьялов и др., 2005]. В качестве вероятных причин, ограничивающих расширение зоны кормодобывания у бобров, называют следующие.

1) У бобров существует определённый стереотип кормодобывающего поведения [Fryxell, 1992].

2) Теоретически бобры могут кормиться и на удалении до 253 м от берега пруда, но практически действуют жёсткие временные и энергетические ограничения и по мере удаления от воды резко падает скорость получения кормов [Belovsky, 1984].

3) Наличие регулирующей роли хищников. При появлении волчьего запаха на тропах частота обнаружения

бобров на этих тропах снижалась на 95% [Severud et al., 2011]. Бобрам приходится выбирать компромиссные решения между стремлением максимально быстрого получения энергии и сведения к минимуму риска подвергнуться нападению хищника [Basey, Jenkins, 1995].

4) Действуют температурные ограничения, связанные с чрезмерным нагреванием (или охлаждением) животных [Barnes, Mallik, 2001].

5) Это результат специфики древесных растений, наклонённых к воде и имеющих больше ветвей, чем растения на удалении от воды [Barnes, Mallik, 2001].

В литературе имеются сведения о дальних наземных переходах бобров за осиной на 60–188 м [Northcott, 1971; Müller-Schwarze, Schulte, 1999; Горшков и др., 2001]. Но, такие случаи немногочисленны и встречаются в двух ситуациях. Прежде всего, в условиях, когда осина не была основой древесно-кустарниковых кормов [Northcott, 1971; Nolet et al., 1994; Горшков и др., 2001]. В таких ситуациях дальние вылазки за осиной могут быть обусловлены получением дефицитных элементов питания и микроэлементов. Во втором варианте, а именно на р. Таденке и в национальном парке Аллегейни [Müller-Schwarze, Schulte, 1999], дальние наземные перемещения бобров отмечены в «климаксных» неэксплуатируемых популяциях, в которых вследствие непрерывного многолетнего обитания произошло заметное истощение кормовой базы, и отсутствуют крупные хищники. Во всех других случаях анализ литературы и собственные наблюдения показывают наличие чётко выраженного градиента кормодобывания бобров, распространяющегося на далее 50 м от воды.

В поселениях, изученных в данном исследовании, бобры обнаружили вдали от берега осину и кормились исключительно ей, оставляя другую кормовую породу – берёзу – практически нетронутой. Осина при

этом была представлена преимущественно крупными (23 см) и очень крупными (44 см) стволами. Кормовая база бобров в данном случае увеличилась не за счёт её восстановления, но за счёт расширения зоны поиска корма.

Недавние исследования показали, что наличие крупных хищников (волка *Canis lupus* и рыси *Lynx lynx*) сдерживает дальность наземных перемещений бобра, радиус его поисковой активности, и в таких условиях зона кормёжки не превышает 30–35 м от берега [Баскин, Новосёлова, 2008; Завьялов и др., 2011; Barnes, Mallik, 2001]. Однако, практически полное отсутствие хищников в ПТЗ позволяет бобрам удаляться за кормом на расстояние от 100 до 165 м.

Сравнение состояния древостоев в жилых и заброшенных поселениях показывает сукцессионные изменения древесно-кустарниковой растительности в ходе эксплуатации бобром своих местообитаний, позволяет прогнозировать как состав и структуру прибрежных лесов, так и характер, и стратегию кормодобывания при повторном заселении бобров. Мы получили количественные оценки кормовых ресурсов бобров, дополняющие результаты предыдущих исследований. К сожалению, немногочисленность работ, содержащих количественные характеристики влияния фитофагии бобров на прибрежные леса, огромный ареал и разнообразные условия местообитаний, заселённых бобрами, затрудняют проведение сколько-нибудь корректных обобщений.

Заключение

Проведённый нами сравнительный анализ количественных характеристик древесно-кустарниковых кормов четырёх активных и трёх заброшенных бобровых поселений на территории Приокско-Террасного заповедника в бассейне р. Таденка позволил выявить ряд закономерностей и сформулировать гипотезы последствий селективного воздействия бобров на прибрежные

лесные сообщества. По-видимому, многолетнее обитание бобров приводит к уменьшению видового богатства древесного яруса за счёт изъятия осины из прибрежных лесов. Для повторного заселения бобры выбирают участки, где видовое разнообразие древесного яруса богаче. Различие видового богатства древостоев в жилых и заброшенных поселениях близко к достоверному при $P=0.068$. Причём уменьшение общего количества видов древостоя в заброшенных поселениях сопровождается увеличением доли малопоедаемых или непоедаемых пород.

Другая важная особенность кормодобывания бобров состоит в том, что в процессе селективного изъятия происходят изменения размерных характеристик древостоев. Наши предварительные оценки позволяют сформулировать следующую гипотезу: кормодобывание приводит к разреживанию древостоя и одновременному увеличению размера (диаметра) оставшихся деревьев. Там, где бобры давно не обитали, может начаться восстановление подроста и подлеска, но вновь поселившиеся бобры быстро их уничтожают.

Вывод о том, что если при первичном использовании поселения полоса кормодобывания не превышала 50 м, то при многократном использовании и при отсутствии хищников зона кормодобывания расширяется до 165 м, подтверждается на основе точного критерия Фишера ($P=0.005$), χ^2 с поправкой Йетса ($P=0.0005$, $P=0.002$) и отношения правдоподобия ($P=0.0002$). Эти оценки позволяют утверждать, что при повторном заселении участка Таденки с истощёнными кормовыми ресурсами вблизи воды (зона № 1) основным местом заготовки древесно-кустарниковых кормов становится удалённая зона № 2.

В целом, проведённые нами исследования демонстрируют высокую экологическую и этологическую пластичность бобра, способность

использовать даже истощённые его предшествующей деятельностью кормовые ресурсы, изменив стратегию кормодобывания. Изученные на примере бобров Приокско-Террасного заповедника закономерности взаимодействия этого животного со средой обитания вскрывают механизмы, обеспечивающие жизнедеятельность бобров даже в тех случаях, когда его существование в прибрежных лесных экосистемах малой реки кажется невозможным.

Благодарности

Авторы благодарят руководство Приокско-Террасного заповедника за помощь в проведении полевых работ, предоставление летописей природы ПТЗ и других архивных материалов. Авторы также выражают глубокую благодарность Румянцеву А.Б. и Альбову С.А. за помощь в проведении полевых работ.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 13-04-90807-мол_рф_нр.

Литература

- Атлас карт Приокско-Террасного заповедника / Под ред. М.Б. Бобровского, М.Н. Брынских. Пущино: Биопресс, 2005. 63 с.
- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 486 с.
- Баскин Л.М., Новосёлова Н.С. Опасность нападения хищников как один из факторов, влияющих на протяжённость пищевых маршрутов бобров (*Castor fiber*) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 226–230.
- Горшков Д.Ю., Горшков Ю.А., Истер-Пилчер А.Л., Пилчер Б.К. Особенности питания бобра, реинтродуцированного в Волжско-Камском заповеднике // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. Казань, 2001. Вып. 4. С. 127–139.
- Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Дьяков Ю.В. Бобры европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Жарков И.В. Восстановление запасов бобра // В сб.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-чернозёмное изд-во, 1969. Вып. XVI. С. 10–51.
- Заблоцкая Л.В. Интродукция охотничьих зверей и птиц на юге Подмосковья // Экосистемы южного Подмосковья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 198–233.
- Завьялов Н.А. Избирательное кормодобывание бобра и его влияние на разные типы прибрежных лесов Дарвинского заповедника // Лесоведение. 2002. № 6. С. 43–49.
- Завьялов Н.А. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения // Поволжский экологический журнал. 2012. № 2. С. 196–207.
- Завьялов Н.А. Бобры (*Castor fiber*, *C. canadensis*) – средообразователи и фитофаги // Успехи современной биологии. 2013. Том 133. №5. С. 502–528.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горьянова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне реки Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 39–61.
- Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблёв Н.П. Бобры бассейна р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2011. Т. 116. № 3. С. 12–23.

- 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.
- Каньшиев В.Я. Речной бобр в Ленинградской области // Зоол. журн. 1983. Т. 62. № 4. С. 603–610.
- Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // В сб.: Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М., 1986. С. 148–159.
- Паровщиков В.Я. Корма речных бобров под Архангельском // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 4. С. 623–624.
- Петросян В.Г., Голубков В.В., Горайнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber*) в бассейне малой реки Таденки притока Оки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 44–60.
- Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялов, В.Г. Петросян. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 152 с.
- Семёнов-Тян-Шанский О.И. Опыт реакклиматизации речного бобра в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1938. Вып. 1. С. 177–216.
- Смирнова О.В., Турубанова С.А.; Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 2. С. 144–159.
- Соловьёв В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л.: Изд-во ЛГУ. 1991. 208 с.
- Феклистов П.А. Влияние речного бобра на древесно-кустарниковую растительность в бассейне р. Уфтюги // Лесн. журн. 1984. Вып.6. С. 33–35.
- Шилов И.А. К вопросу о питании речного бобра (*Castor fiber* L.). // Зоологический журнал. 1952. Т. 31, вып. 6. С. 924–931.
- Aldous S.E. Beaver food utilization studies // Jour. Wildlife Management. 1938. V. 2. № 4. P. 215–22.
- Barnes D.M., Mallik A.U. Effect of beaver, *Castor Canadensis*, herbivory on streamside vegetation in Northern Ontario watershed // Canadian Field-Naturalist. 2001. V. 115. № 1. P. 9–21.
- Basey J.M., Jenkins S.H. Influences of predation risk and energy maximization on food selection by beavers (*Castor canadensis*) // Canadian Journal of Zoology. 1995. 73. P. 2197–2208.
- Belovsky G. Summer diet optimization by beaver // The American Midland Naturalist. 1984. V. 111. № 1. P. 209–222.
- Donkor N.D., Fryxell J.M. Impact of beaver foraging on structure of lowland boreal forests of Algonquin Provincial Park, Ontario // Forest Ecology and Management. 1999. V. 118. P. 83–92.
- Fryxell J.M. Space use by beavers in relation to resource abundance // Oikos. 1992. V. 64. P. 474–478.
- Fryxell J.M., Doucet C.M. Provisioning time and central place foraging in beavers // Can. J. Zool. 1991. V. 69. P. 1308–1313.
- Gallant D., Bérubé C.H., Tremblay E., Vasseur L. An extensive study of the foraging ecology of beavers (*Castor canadensis*) in relation to habitat quality // Can. J. Zool. 2004. V. 82. P. 922–933.
- Jenkins S.H. A size-distance relation in food selection by beavers // Ecology. 1980. V. 61(4). P. 740–746.
- Johnston C.A., Naiman R.J. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition // Canad. J. Forest. Res. 1990. V. 20. P. 1036–1043.

- Klenner-Fringes B., Schröpfer R. Selective diversity of woody plants and foraging behavior of *Castor fiber albicus* in a river valley in northwest Germany, five years after the reintroduction // Programme and abstracts of the Third International Beaver Symposium. Arnhem, The Netherlands, 13–15 October 2003. 2003. P. 49–50.
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // Beaver protection, management and utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999. P. 161–177.
- Nolet B.A., Hoekstra A., Ottenheim M.M. Selective foraging on woody species by the beaver *Castor fiber*, and its impact on a riparian willow forest // Biological Conservation. 1994. V. 70. P. 117–128.
- Northcott T.H.A. Feeding habits of beaver in Newfoundland // Oikos. 1971. V. 22. P. 407–410.
- Novak M. Beaver // Wild furbearer management and conservation in North America / Eds: M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, B. Malloch. Ontario: Ministry of Natural Resources, 1987. P. 283–312.
- Pinkowski B. Foraging behavior of beaver (*Castor canadensis*) in North Dakota // Journal of Mammalogy. 1983. V. 64. P. 312–314.
- Rosell F., Bozser O., et al. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Rev. 2005. 35. P. 248–76.
- Severud W.J., Belant J. L., Bruggink J.G., Windels S.K. Predator cues reduce American beaver use of foraging trails // Human–Wildlife Interactions. 2011. V. 5. № 2. P. 296–305.

EVALUATION OF TREE-SHRUB FORAGE OF EURASIAN BEAVER (*CASTOR FIBER L.*) AND CHANGES IN FORAGING STRATEGY AFTER FORAGE DEPLETION

© 2014 Goryainova Z.I.¹, Katsman E.A.¹, Zavyalov N.A.²,
Khlyap L.A.¹, Petrosyan V.G.¹

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia, zoyag@yandex.ru

² Rdeysky State Nature Reserve, Novgorod Region, 175270 Russia

The results of comparative analysis of tree-shrub beaver forage quantitative characteristics for active and abandoned beaver settlements in the basin of Tadenka River, Prioksko-Terrasny Nature Reserve, where beavers inhabit for more than 60 years, are presented. Using one-way ANOVA analysis with the settlement type (active or abandoned) as a factor, it was shown that long-term foraging of beavers in the settlements leads to a decrease in species richness ($P = 0.068$). Different hypotheses of the impact of beaver selective foraging on the forest layers (forest stand, undergrowth) were presented. The factors leading to thinning and changes in the age structure of the forest stand and undergrowth were discussed. The changes in the species composition were observed, which were accompanied by an increase of proportion of minor and uneaten species by beaver. The conclusion was made that while during the first time habitat utilization the foraging zone does not exceed 50 m, when the habitat is utilized repeatedly the foraging extends up to 165 meters in the absence of predators. This conclusion was confirmed using Fisher's exact test ($P = 0.005$), Yates' chi-squared test ($P = 0.002$), Likelihood ratio test ($P = 0.0002$). In case of beaver's repeated utilization of the Tadenka basin settlements with not recovered food resources, a distant zone within 50 to 165 m from the bank becomes the main zone for tree-shrub foraging.

Key words: Eurasian beaver, foraging, forest stand, undergrowth, foraging zone, food resource, predator press.

ПОСЛЕДСТВИЯ ИНТРОДУКЦИИ ТЕЛЕУТКИ *SCIURUS VULGARIS EXALBIDUS* (PALLAS, 1778) НА ТЕРРИТОРИЮ ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2014 Кассал Б.Ю.

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

Поступила в редакцию 25.10.12

На территории Омской области белка обыкновенная *Sciurus vulgaris* представлена тремя хорологическими группами с различными географическими и демографическими показателями. Первая – обитающая в подзонах южной тайги, северных смешанных и лиственных лесов аборигенная группа *S. v. martensi*. Вторая – сформировавшаяся в подзоне южных смешанных лесов в результате интродукции в 1957–1960 гг. *S. v. exalbidus* на территорию обитания *S. v. martensi* гибридная группа, отличная от аборигенной соотношением цветовых морф и динамикой численности и плотности. Третья – сформировавшаяся в центральной лесостепи в искусственных хвойных посадках в результате интродукции в 1976–1984 гг. *S. v. exalbidus* на свободную территорию, малочисленная с разреженной плотностью и характерным соотношением цветовых морф.

Ключевые слова: Омская область, ареал, белка обыкновенная, подвиды, интродукция, демографические показатели.

Введение

Искусственное расселение белки *Sciurus vulgaris* в СССР было начато в 1927 г., работы проводились в 18 республиках, краях и областях России, где всего было выпущено более 6 тысяч особей. К настоящему времени белка обитает в хвойных и смешанных лесах Евразии от Атлантического до Тихоокеанского побережья, на Сахалине, в Японии; акклиматизирована в Крыму, на Тянь-Шане и Кавказе. На Камчатку белка проникла ещё в 1929 г. в результате естественного расширения ареала [Бобров и др., 2008; Чужеродные виды..., 2012].

В Западной Сибири обитает несколько подвидов белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758. В основном это белка западносибирская *S. v. martensi* Matschi, 1901, кроме неё, телеутка *S. v. exalbidus* Pallas, 1778; а также алтайская белка, *S. v. altaicus* Serebrennikov, 1928 и калбинская белка

S. v. kalbinensis Selevin, 1935 [Огнев, 1940; Бобринский и др., 1965; Соколов, 1977; Колосов и др., 1979; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 2002; Машкин, 2007].

Самая крупная из них по размерам и наиболее ценная по меху – телеутка *S. v. exalbidus*, населяющая сосновые ленточные боры предальтайских степей южной полосы Западной Сибири и Казахстана [Ларин, 1953]. Её расселяли в места обитания аборигенных подвидов, в частности, в Татарстане, Новосибирской области, Алтайском и Красноярском краях. С 1946 по 1963 г. было произведено 19 выпусков и расселено 2667 особей, в том числе в сосновых лесах Средней России, Украины, Литвы, в Крыму и островных лесах Северного Казахстана [Павлов и др., 1973]. Было констатировано, что телеутка распространена в ленточных сосновых борах по рекам Иртыш и Обь на север до Новосибирска [Чужеродные виды..., 2012].

Таблица 1. Формализованные данные о соотношении цветовых морф среди представителей различных подвидов белки обыкновенной *Sciurus vulgaris*, в %

Цветовая морфа	Форма меланизма*	Телеутка <i>S. v. exalbidus</i>	Алтайская <i>S. v. altaicus</i>	Калбинская <i>S. v. kalbinensis</i>	Западносибирская <i>S. v. martensi</i>
Краснохвостки	феомеланисты	<50	~0	>50	~3
Бурохвостки	фео+эумеланисты	~0	~50	<50	~50
Темно-(черно)хвостки	эумеланисты	~0	~50	~0	~50
Серохвостки	М-меланисты	>50	~0	~0	~0

* Прим.: эумеланины дают окрашивание шерсти в коричневые и чёрные цвета, феомеланины – в красные и жёлтые; М-меланисты – особи с фенотипическим проявлением специфической мутации меланоцитов.

Вместе с тем, удалось установить, что выпуски телеутки в некоторых областях (Кировская, Брянская) с высокой численностью белок других подвидов успеха не имели. Переселенцы, скрещиваясь с местной белкой, настолько быстро растворялись в её более многочисленных популяциях, что уже через год-два в общей массе местной белки уловить какие-либо признаки, присущие завезённым зверькам, не удавалось. По мнению Н.И. Чеснокова [1989], выпуски телеуток в пределах ареала для улучшения качества меха местных популяций успеха не принесли. Ни в одном из районов выпусков не было зарегистрировано улучшения меховых качеств. И дело здесь вовсе не в том, что работа была поставлена примитивно и без научного контроля, а в том, что она не имела научного обоснования. Без статистической, экологической и генетической основы мероприятия по внутривидовой гибридизации обречены на неудачу.

Поскольку в окраске белки хорошо выражена географическая и индивидуальная изменчивость, проявляющаяся в вариациях размера белого брюшного поля, в окраске спины и кисточек ушей, особенно заметная в окраске хвоста, она образует определенные цветовые морфы (красно-, буро-, темно-, черно- и серохвостки). Для каждого подвида в местах аборигенного обитания характерно типичное количественное соотношение особей с определённой расцветкой меха (табл. 1).

Анализа результатов интродукции телеутки *S. v. exalbidus* на территорию Омской области до настоящего времени не проводилось.

Цель работы: оценить последствия интродукции телеутки *S. v. exalbidus* на территорию Омской области.

Задачи работы:

- изучить особенности интродукции телеутки на территорию области;
- выявить последствия интродукции телеутки на территорию Омской области.

Материалы и методы

Настоящая работа охватывает полевыми наблюдениями период в 19 лет (с 1994 по 2012 г.). Исходные материалы получены во время экологических экспедиций по Омской области и при анализе биологического материала и архивных данных Омского областного управления охотничьего хозяйства, а также при библиографическом исследовании. Оценка численности белки сделана по материалам зимних маршрутных учётов и заготовок шкур. Соотношение цветовых морф оценивали по материалам областных заготовок беличьей пушнины, учёта и фотографирования телеуток в Красноярско-Чернолуценской зоне. Природное зонирование области приведено по [Зайков, 1977].

Работа выполнена в Омской области, которая занимает обширную территорию в пределах лесной, лесостепной и степной природных зон юго-западной части Западно-Сибирской

Таблица 2. Места и время выпуска телеутки *Sciurus vulgaris exalbidus* на территории Омской области в 1957–1994 гг.

Годы выпуска	Количество особей	Места выпуска
1957	108	Муромцевский район, хвойные лесопосадки в окрестностях д. Ильинка
1958	200	
1960	173	
1976	5	Называевский район, хвойные лесопосадки в окрестностях г. Называевска
1978	9	
1979	15	
1982-1983	30	Называевский район, хвойные лесопосадки
1982-1983	393	Омский район, Красноярско-Чернолученская зона, Подгородная лесная дача, хвойные лесопосадки
1992	24	Любинский район, Государственные природные заказники «Лузинская дача» и «Пойма Любинская», хвойные лесопосадки
1994	19	Любинский район, окрестности д. Политотдел, хвойные лесопосадки
1994	6	г. Омск, хвойные лесопосадки Аграрного университета
ИТОГО	982	

равнины. Территория области простирается с севера на юг почти на 600 км (53–58° с. ш.) и с запада на восток – более чем на 300 км (70–76° в. д.). Она охватывает северную часть Ишим-Иртышского междуречья и довольно широкой полосой заходит на междуречье Иртыша и Оби. Географическое положение области определяет разнообразие её природных условий. Распределение растительности подчинено широтной зональности, отчётливо выраженной на равнинной территории.

Основные результаты

Белка обыкновенная западносибирская *S. v. martensi* заселяет хвойные насаждения в семи северных районах Омской области: Усть-Ишимском, Тевризском, Тарском, Знаменском, Седельниковском, Муромцевском и Большеуковском. Общая площадь этих районов составляет 62 507 км², площадь местообитаний белки – 25 430 км². За 1994–2010 гг. максимальная плотность **популяции** была зафиксирована в Усть-Ишимском и Тарском районах: средняя многолетняя плотность составляла 6.7–7.3 ос./10 км²,

при максимальной относительной численности 37.7 ос./10 км² в 2000 г. В Тевризском районе средняя многолетняя плотность составила 4.4–5.1 ос./10 км², в Знаменском районе – 2.0 ос./10 км², в Большеуковском районе, где хвойные и смешанные леса вырублены на значительных пространствах, – 0.54 ос./10 км². Средняя плотность населения белки в основных районах обитания Омской области составила около 4 ос./10 км² [Сидоров и др., 2009, 2011].

В 1927–1941 гг. телеутка *S. v. exalbidus* из приалтайских лесов была завезена в приобские боры Новосибирской области, откуда в 1957–1960 гг. она была вселена в Омскую область; было произведено несколько выпусков в окрестностях д. Ильинка Муромцевского района. Первый выпуск 108 телеуток был осуществлён в 1957 г.; второй – 200 особей – в октябре 1958 г.; третий – 173 особи – в октябре 1960 г. (табл. 2).

Вторая попытка интродукции состоялась в 1976 г.: пять особей телеутки из Новосибирской области были вселены в район культурных хвойных лесопосадок под г. Называевском. В контрольных

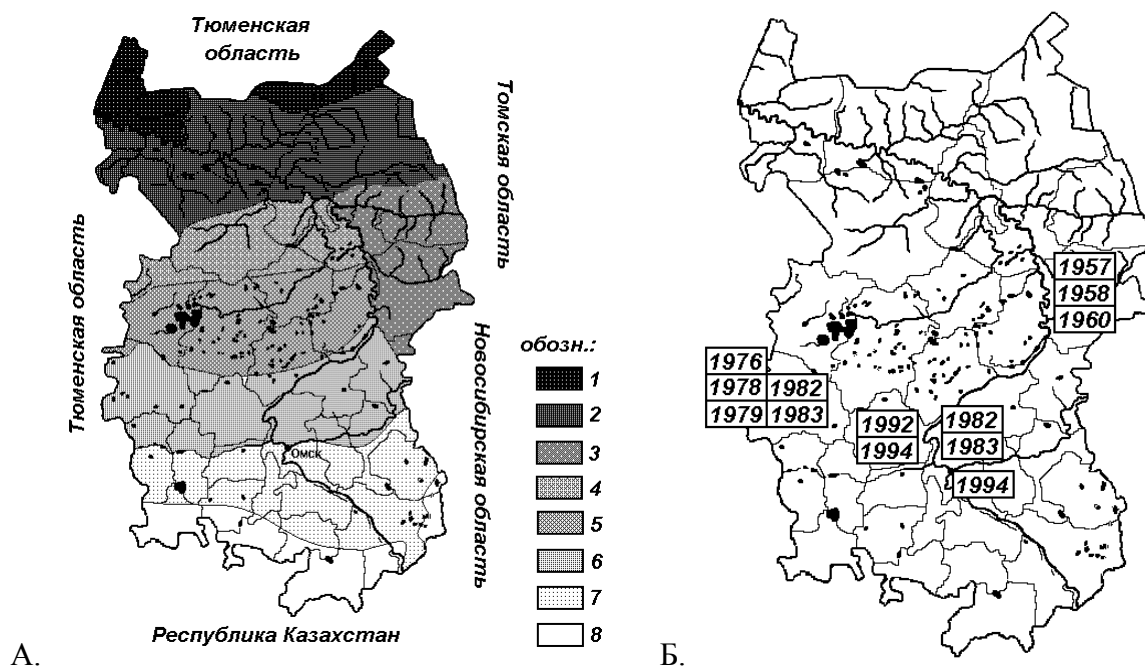


Рис. 1. Природные зоны Омской области (А): лесная (1 – подзона южной тайги; 2 – подзона северных смешанных лесов; 3 – подзона южных смешанных лесов; 4 – подзона лиственных лесов); лесостепная (5 – подзона северной лесостепи; 6 – подзона центральной лесостепи; 7 – подзона южной лесостепи); степная (8 – подзона северной степи); прямоугольниками указаны места и годы выпусков телеутки *Sciurus vulgaris exalbidus* на территории области (Б).

летних учётах 1978 г. были обнаружены бельчата нового поколения; в том же году были привезены ещё 9 особей, а в 1979 г. – ещё 15 особей телеуток, и при зимнем учёте 1979/1980 г. было установлено, что они живы и равномерно расселились по сосновым посадкам.

В 1982–1983 гг. Омским облохотобществом из других областей были завезены и выпущены 30 особей телеутки в Называевском районе и 393 особи в Омском районе (Красноярско-Чернолученская зона). С середины 1990-х гг. телеутку целенаправленно вселяли во вновь организуемые заказники Омской области, и в тех местах, где имелись сосновые посадки в Омском, Любинском, Называевском и некоторых других районах области, телеутка стала встречаться [Кадастр..., 2001] (рис. 1).

За 1994–2010 гг. средняя многолетняя плотность населения белки в тех местах, где в 1957–1960 гг. выпускали

телеутку, составила в Седельниковском районе 4.4–5.1 ос./10 км²; в северной части Муромцевского района – 2.0 ос./10 км², в южной части – 0.58 ос./10 км². Общая площадь двух муниципальных районов в подзоне южных смешанных лесов составляет 11 926 км², площадь местообитаний белки – 2919 км².

К 2010 г. телеутка стала обычна в Красноярско-Чернолученском бору, в северной половине Омского района в Прииртышских борах, в Подгородной лесной даче, на территории лесных насаждений Аграрного университета и Омского городского дворца творчества детей и юношества. В сосновых посадках Любинского и Называевского районов средняя многолетняя плотность населения составляет до 0.14 ос./10 км². Общая площадь трёх указанных муниципальных районов в подзоне центральной лесостепи составляет 12 920 км², площадь местообитаний белки – 2209 км².

Обсуждение

Основным определяющим результатом интродукции телеутки в новые для неё места обитания фактором является наличие достаточного количества подходящих для неё кормов. При оценке спектра кормов телеутки установлено, что в южной тайге и смешанных лесах Омской области, где отсутствуют привычные для неё виды корма (один из основных – орехи лещины; главные замещающие – жёлуди дуба и орешки бука), основными остаются семена сосны (в т. ч. кедра сибирского), с резким увеличением их пищевой роли, и становятся основными семена и зелёные побеги ели, семена лиственницы и пихты, а также плодовые тела грибов, в местах аборигенного обитания бывшие замещающими (табл. 3).

В местах интродукции телеутки на территорию Омской области в подзонах южной тайги, северных и южных смешанных лесов, семена сосны, семена и зелёные побеги ели, семена

лиственницы и пихты, а также плодовые тела грибов имеются в достаточном для прокорма количестве, тогда как в подзоне центральной лесостепи эти виды корма имеются, но в относительно ограниченном количестве, преимущественно в искусственных хвойных насаждениях.

В зависимости от состояния кормовых условий биотопов на территории Омской области нами был выявлен определённый сценарий проявления биологических особенностей белки *S. v. martensi*, основанный на урожайности основных кормов в предшествующем и настоящем годах. На одном из этапов (1997–2000 гг.) исследованного периода (1994–2010 гг.) урожайность кедра сибирского в подзонах южной тайги, северных и южных смешанных лесов увеличилась до средних значений, следствием чего стало увеличение плотности населения белки сначала в периферийной зоне ареала (в 1998 г.), затем – в центральной (в 1999 г.), с достижением наибольшей плотности в центральной и

Таблица 3. Спектр кормов телеутки *Sciurus vulgaris exalbidus*, по данным [Егоров, 1961; Наумов, 1963; Кирис, 1973; Доппельмаир и др., 1975; Соколов, 1977; Колосов и др., 1979; Формозов, 1936; Машкин, 2007; Учёты и ресурсы..., 2007]

Вид корма	Источник корма	Использование в борах предалтайских степей и южного Казахстана	Использование в южной тайге и смешанных лесах Омской области
Орехи лещины	Лещина обыкновенная (<i>Corylus avellana</i>)	Основной	Отсутствует
Семена сосны	Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i>)	Основной	Основной
	Сосна сибирская кедровая, кедр сибирский (<i>Pinus sibirica</i>)		
Семена и зелёные побеги ели	Ель сибирская (<i>Picea obovata</i>)	Замещающий	Основной
Семена лиственницы	Лиственница сибирская (<i>Larix sibirica</i>)	Замещающий	Основной
Семена пихты	Пихта сибирская (<i>Abies sibirica</i>)	Замещающий	Основной
Плодовые тела грибов	Шляпочные грибы, около 45 видов	Замещающий	Основной
Косточки кизила	Кизильник черноплодный (<i>Cotoneaster melanocarpus</i>)	Замещающий	Замещающий

Почки, серёжки, молодые листья, сок берёзы	Берёза повислая (<i>Betula pendula</i>)	Замещающий	Замещающий
	Берёза пушистая, опушённая (<i>Betula pubescens</i>)		
	Берёза низкая, приземистая (<i>Betula humilis</i>)		
	Берёза карликовая, малорослая, карличная (<i>Betula nana</i>)		
Сок и семена клёна	Клён остролистный, платановидный, платанолитный (<i>Acer platanoides</i>)	Замещающий	Замещающий
	Клён татарский, черноклён, неклён (<i>Acer tatáricum</i>)		
Серёжки ивы	Ива белая, серебристая, ветла, белолоз (<i>Salix alba</i>)	Замещающий	Замещающий
	Ива прутовидная (<i>Salix viminalis</i>)		
	Ива пятитычинковая, чернотал, чернолоз (<i>Salix pentándra</i>)		
Серёжки и кора осины	Осина обыкновенная, тополь дрожащий (<i>Populus tremula</i>)	Замещающий	Замещающий
Ягоды земляники	Земляника лесная, обыкновенная (<i>Fragaria vesca</i>)	Замещающий	Замещающий
Ягоды черники	Черника обыкновенная, миртолистная (<i>Vaccinium myrtillus</i>)	Замещающий	Замещающий
Ягоды брусники	Брусника (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)	Замещающий	Замещающий
Лишайники	Более 20 видов	Замещающий	Замещающий
Жёлуди дуба	Дуб черешчатый, летний, обыкновенный (<i>Quercus robur</i>)	Замещающий	Отсутствует вне культуры
Орешки бука	Бук европейский, лесной (<i>Fágus sylvática</i>)	Замещающий	Отсутствует
Животные	Жуки, муравьи, бабочки, их куколки, птицы и их яйца, мышевидные грызуны и др.	Замещающий	Замещающий

периферийной зонах, и средней – в пограничной (в 2000 г.). Показатели корреляционного анализа численности населения белки *S. v. martensi* и распределения плотностей населения в имеющихся зонах её ареала ($p < 0.05$; $r = 0.78$) подтверждают установленную закономерность. Показатели корреляционного анализа урожайности кедра сибирского и численности населения белки *S. v. martensi* ($p < 0.05$; $r = 0.42$), урожайности кедра сибирского и распределения плотностей населения в имеющихся зонах её ареала ($p < 0.05$; $r = 0.63$) на территории Омской области

в период 1997–2010 гг. свидетельствуют об однозначном влиянии кормовой базы на количественное и качественное состояние населения белки *S. v. martensi* [Кассал, 2012].

В 1997–2000 гг. в угодьях подзоны южной тайги (северная часть Тарского, Усть-Ишимский, Тевризский районы области) увеличение плотности населения белки обыкновенной произошло в 5–10 раз; в угодьях подзоны северных смешанных лесов (южная часть Тарского, Знаменский, Большеуковский районы области) увеличение произошло лишь в 1.2 раза (рис. 2 и 3).

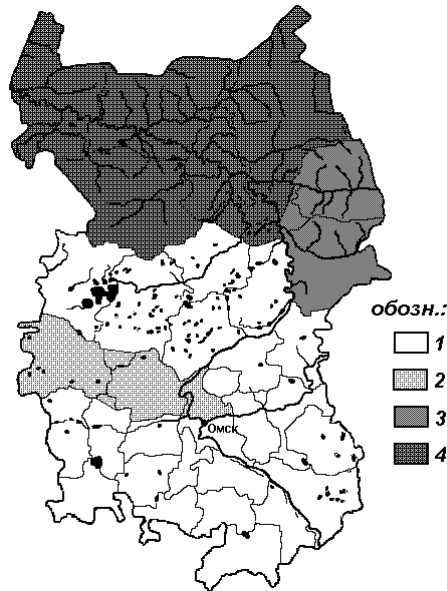


Рис. 2. Изменение численности белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* в течение 1997–2000 гг., из [Сидоров и др., 2009, 2011], с дополнениями: 1 – отсутствие вида; 2 – не изменившаяся очень невысокая; 3 – уменьшившаяся; 4 – увеличившаяся.

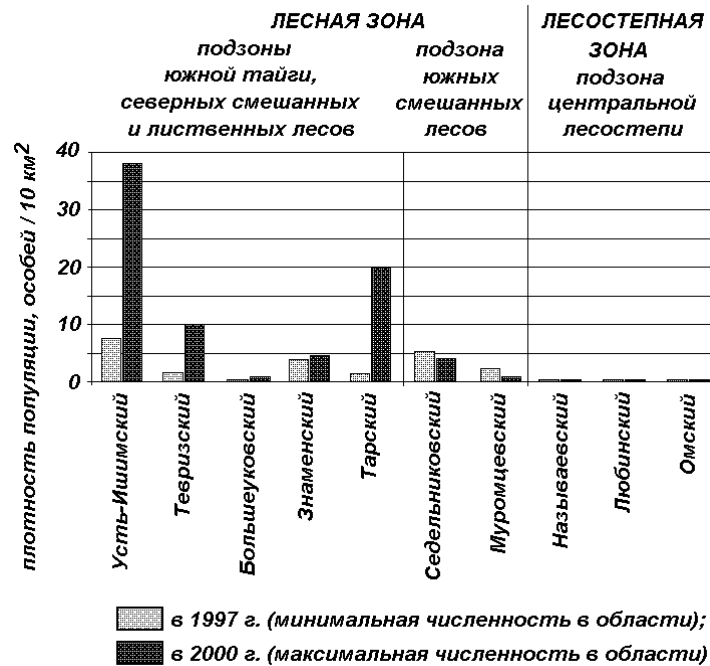


Рис. 3. Изменение плотности населения белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* на территории муниципальных районов Омской области в 1997 и 2000 гг.

В 1997–2000 гг. в угодьях подзоны южных смешанных лесов (Седельниковский и Муромцевский районы области) произошло изменение плотности населения белки в 0.7–0.4 раза. Судя по ответу на изменение кормовой базы на этой территории, возможности освоения большого

урожая кормов белками этой части населения отличались от возможностей белок в остальной части. Наиболее вероятно, это было обусловлено присутствием потомков интродуцированных в 1957–1960 гг. на эту территорию 481 особи *S. v. exalbidus*, давших гибридное потомство с

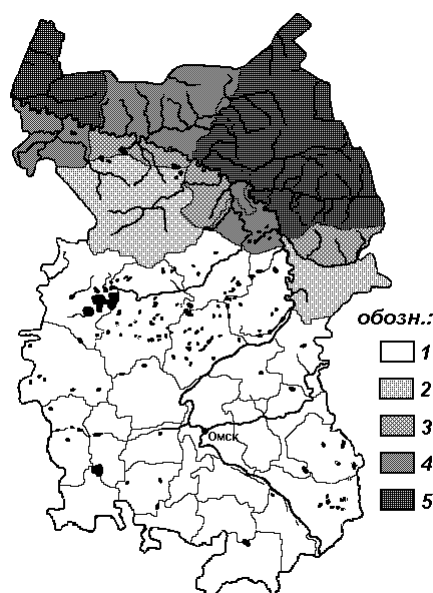


Рис. 4. Заготовка шкурок белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* на территории Омской области в 1991–1995 гг., среднемноголетние данные, из [Сидоров и др., 2009, 2011]: 1 – отсутствие заготовок; 2 – очень низкая плотность (менее 0.2 экз./10 км²); 3 – низкая плотность (0.2–0.5 экз./10 км²); 4 – средняя плотность (0.6–0.9 экз./10 км²); 5 – высокая плотность (более 0.9 экз./10 км²).

местными белками *S.v. martensi*. На территории в 12 тыс. км² в Омской области реализовался тот же процесс, каковой наблюдался и в других регионах России, с утратой фенотипических признаков *S.v. exalbidus* у большинства гибридов первого и последующих поколений, но в этом случае – с утратой полноценного освоения основных и замещающих кормов.

Заготовка шкурок белки обыкновенной *S. vulgaris* на территории Омской области с наиболее высокой плотностью происходила в подзонах южной тайги и северных смешанных лесов; с низкой и очень низкой плотностью – в подзонах южных смешанных и лиственных лесов (рис. 4).

Анализ беличьей пушнины с установленным географическим происхождением позволил выявить следующее. До начала XXI в. в фенотипической структуре населения белки *S.v. martensi* на территории Омской области преобладали «бурохвостки», составлявшие 93.7%: окраска зимнего меха серая, средней

темноты или светло-серая, палевая со слабой сероватой рябью, летний мех рыжий или буроватый, хвост и кисточки на ушах бурые, остевые волосы на хвосте у основания серые, посередине коричневые, на верхушке чёрные, отличаются слабыми репродуктивными возможностями [Соколов, 1977; Кадастр..., 2001]. «Краснохвостки» имели светло-серую окраску зимнего меха; летний мех ярко-рыжего цвета, хвост и кисточки на ушах рыжие; остевые волосы у основания хвоста серые, а на его вершине рыжие; они составляли не более 2.9% населения, но являлись наиболее плодовитыми [Ларин, 1953]. «Чернохвостки» имели зимний мех тёмно-серого цвета, летний – чёрный, хвост и кисточки на ушах чёрные; у «темнохвосток» зимний мех тёмно-серый, летний бурый или черноватый, кисточки на ушах черноватые, хвост чёрный, остевые волосы на хвосте с сероватыми основаниями [Соколов, 1977], на их долю приходилось 3.4% населения [Кадастр..., 2001].

Среди вселённых на территорию Омской области телеуток *S.v. exalbidus*

Таблица 4. Представленность цветовых морф среди белок обыкновенных *Sciurus vulgaris* на территории Омской области (N=154), в %

Цветовая морфа	В конце XX в.	В начале XXI в.		
	лесная зона (подзоны южной тайги и северных и южных смешанных и лиственных лесов)	лесная зона (подзоны южной тайги и северных смешанных и лиственных лесов)	лесная зона (подзона южных смешанных лесов)	лесостепная зона (подзона центральной лесостепи)
Краснохвостки	2.9	3.7	5.5	2.2
Бурохвостки	93.7	94.2	69.6	1.1
Темно-(черно)хвостки	3.4	2.1	1.8	0.0
Серохвостки	0.0	0.0	23.1	96.7

«бурохвостки» были представлены единично, «темнохвостки» отсутствовали, во всех интродуцированных партиях преобладали «серохвостки» – окраска их хвоста серая с примесью рыжеватых и серо-черноватых тонов, окраска зимнего меха серебристо-серая, очень светлая, летний мех светлый, кисточки на ушах обычно рыжие; у меньшей части хвост красноватый, летняя окраска светло-рыжая, некоторые особи с рыжеватой полосой по хребту.

При анализе беличьей пушнины, добытой в разных районах Омской области, было установлено, что соотношение цветовых морф белки в разных зонах и подзонах различается (табл. 4).

Соотношение цветовых морф среди белок, добытых в конце XX в. в подзонах южной тайги и северных и южных смешанных и лиственных лесов Омской области, сохранилось без существенных изменений и в начале XXI в. среди белок, добытых в подзонах южной тайги и северных смешанных и лиственных лесов. Это было характерно для аборигенной белки *S. v. martensi*. Однако среди белок, добытых в начале XXI в. в подзоне южных смешанных лесов, соотношение цветовых морф изменилось: на треть уменьшилась доля бурохвосток и до четверти от общего количества особей увеличилась доля серохвосток, что стало следствием выпуска в этих местах 481 особи телеутки *S. v. exalbidus* и формиро-

ванием гибридов *S. v. martensi* x *S. v. exalbidus*.

Среди белок, наблюдаемых в начале XXI в. в подзоне центральной лесостепи, соотношение цветовых морф характерно для телеуток *S. v. exalbidus*, со значительным преобладанием серохвосток.

Таким образом, население белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* на территории Омской области состоит из трех хорологических групп, показатели которых различаются (табл. 5).

Подзоны южной тайги, северных смешанных и лиственных лесов, населяет сохранившаяся исконная хорологическая группа белки обыкновенной западносибирской *S. v. martensi*. Площадь её местообитаний составляет 44.5% от общей площади занимаемой территории; при среднемноголетней численности 22 500 особей и охотничьей добыче около 10% особей плотность населения составляет 10.0 ос./10 км². Подзону южных смешанных лесов населяет сформировавшаяся с 1957–1960 гг. по настоящее время гибридная *S. v. martensi* x *S. v. exalbidus* хорологическая группа. Площадь её местообитаний составляет 24.5% от общей площади; при среднемноголетней численности 3300 особей и охотничьей добыче менее 4.4% особей плотность населения составляет 11.3 ос./10 км². Подзону центральной лесостепи населяет сформировавшаяся с 1976 г. по настоящее время хорологическая группа телеутки

Таблица 5. Среднедолголетние показатели хорологических групп белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* в Омской области в 1994–2010 гг.

Зона (подзона)	Муниципальные районы Омской области	Подвидовая принадлежность	Площадь обнаружения		Среднедолголетние демографические показатели				
			общая, км ²	местообитаний км ²	доля от общей, %/о%	Кол-во, ос.	плотность, ос./10 км ²	добытых шкурок, экз./10 км ²	Доля добываемых, в %/о%
Лесная зона (подзоны южной тайги, северных смешанных и лиственных лесов)	Тарский, Знаменский, Большешуковский, Тевризский, Усть-Ишимский	Западносибирская <i>S. v. martensi</i>	50 581	22 511	44.5	22 500	10.0	~1.0	~10
Лесная зона (подзона южных смешанных лесов)	Муромцевский, Седельниковский	Гибридная <i>S. v. martensi</i> x <i>S. v. exalbidus</i>	11 926	2919	24.5	3300	11.3	<0.5	<4.4
Лесостепная зона (подзона центральной лесостепи)	Называевский, Любинский, Омский	Телеутка <i>S. v. exalbidus</i>	12 920	2209	17.1	670	3.0	0.0	0.0
ИТОГО		–	75 427	27 639	36.6	26 470	–	–	–

S. v. exalbidus. Площадь её местообитаний составляет 17.1% от общей площади; при среднемноголетней численности 670 особей при отсутствии охотничьей добычи плотность населения составляет 3.0 ос./10 км².

Выводы

1. К настоящему времени на территории Омской области население белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* представлено тремя хорологическими группами с различными географическими и демографическими показателями.
2. На территории обитания белки обыкновенной западносибирской *S. v. martensi* в лесной зоне (подзоны южной тайги, северных смешанных и лиственных лесов) Омской области динамика численности имеет особый сценарий однозначного влияния кормовой базы на количественное и качественное состояние населения и характерное соотношение цветковых морф.
3. В результате интродукции в 1957–1960 гг. телеутки *S. v. exalbidus* на территорию обитания белки обыкновенной западносибирской *S. v. martensi* в месте выпуска в лесной зоне (подзоне южных смешанных лесов) Омской области сформировалась гибридная хорологическая группа *S. v. martensi* × *S. v. exalbidus* с разнообразием цветковых морф и отличной от хорологической группы *S. v. martensi* динамикой численности и плотности.
4. В результате интродукции в 1976–1984 гг. телеутки *S. v. exalbidus* на свободную от других белок территорию в центральной лесостепи в искусственных хвойных посадках Омской области сформировалась малочисленная хорологическая группа с разреженной плотностью и характерным соотношением цветковых морф.

Литература

- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 382 с.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.М. Неронова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Зоологический ин-т РАН, 1995. 522 с.
- Доппельмаир Г.Г., Мальчевский А.С., Новиков Г.А., Фалькенштейн Б.Ю. Биология лесных птиц и зверей. М.: Высшая школа, 1975. 383 с.
- Егоров О.В. Экология и промысел якутской белки. М., 1961. 286 с.
- Зайков Г.И. Ботанико-географическое районирование, классификация и типология лесов с участием ели сибирской Омской области // Природное районирование Омского Прииртышья. Омск, Омск. гос. пед. ин-т, 1977. С. 73–82.
- Кадастр охотничье-промысловых видов животных Омской области / Сост. В.С. Крючков, Г.Н. Сидоров, Э.В. Кузнецов, Н.Г. Дубинина. Новосибирск: Зап.-Сиб. филиал ВНИИОЗ, 2001. 195 с.
- Кассал Б.Ю. Белка обыкновенная: популяционный ответ на урожайность кедра сибирского // Омская биологическая школа: Межвуз. сб. науч. тр. Ежегодник / под ред. Б.Ю. Кассала. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2012. Вып. 9. С. 133–139.
- Кирис И.Д. Белка. Киров: Волго-Вятское изд-во, 1973. 447 с.
- Колосов А.М., Лавров Н.П., Наумов С.П. Биология промыслово-охотничьих зверей СССР. М.: Высш. школа, 1979. 416 с.

- Ларин С.А. Белка. М.: Изд-во МСХ и заготовок СССР, 1953. 87 с.
- Машкин В.И. Биология промысловых зверей России. Киров: Вятская ГСХА, 2007. 424 с.
- Наумов Н.П. Экология животных. М., 1963. 618 с.
- Огнёв С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 752 с.
- Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В. Наземные звери России (справочник-определитель). М.: Изд-во КМК, 2002. 253 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев И.И., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров, 1973. 536 с.
- Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Фролов К.В., Гончарова О.В. Пушные звери Среднего Прииртышья (Териофауна Омской области): Монография. Омск: Изд-во Наука; Полиграфический центр КАН, 2009. 808 с.
- Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Гончарова О.В., Вахрушев А.В., Фролов К.В. Териофауна Омской области (Промысловые грызуны): Монография. Омск: Издательство Наука; «Амфора», 2011. 542 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Т. 2. Отряды: зайцеобразных и грызунов. М.: Высшая школа, 1977. 494 с.
- Учёты и ресурсы охотничьих животных России / Под ред. В.И. Машкина. Киров: ВНИИОЗ РАСХН, 2007. 302 с.
- Формозов А.Н. Миграции обыкновенной белки в СССР // Труды ЗИН АН СССР. М.; Л., 1936. Т. 3. С. 97–164.
- Чесноков Н.И. Акклиматизация диких животных // Природа. 1989. №4. С. 59–68.
- Чужеродные виды на территории России // <http://www.sevin.ru/invasive/invasion/mammals.html> (дата обращения 10.10.2012).

CONSEQUENCES OF INTRODUCTION OF TELEUT *SCIURUS VULGARIS EXALBIDUS* IN OMSK OBLAST

© 2014 Kassal B.Yu.

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

In Omsk oblast the *Sciurus vulgaris* is represented by three chorological groups with different geographic and demographic characteristics. The first one lives in the southern taiga subzone, northern mixed and deciduous forests and represents an indigenous group of *S. v. martensi*. The second one formed in the southern subzone of mixed forests as a result of the introduction in 1957–1960 of *S. v. exalbidus* into the territory of habitation of *S. v. martensi* and represents a hybrid group different from the aboriginal one by the ratio of native color morphs and population dynamics and density. The third one formed in the central forest-steppe in artificial pine plantations as a result of the introduction in 1976–1984 of *S. v. exalbidus* into the free area, it is small with sparse density and a characteristic ratio of color morphs.

Key words: Omsk oblast, range, ordinary squirrel, subspecies, introduction, demographic indices.

ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КАТИОНОВ ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ ПОДДЕРЖАНИЯ ИОННОГО БАЛАНСА МЕЖДУ ОРГАНИЗМОМ ВСЕЛЕНЦА *ELODEA CANADENSIS* MISNAUX И ПРЕСНОЙ ВОДОЙ

© 2014 Мартемьянов В.И.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия, martem@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 01.12.2012

Содержание натрия, калия, кальция, магния у вселенца *Elodea canadensis* в полевых условиях составило, соответственно, 14.5 ± 0.7 , 56.2 ± 0.9 , 241.5 ± 15.2 , 26.4 ± 0.2 ммоль/кг сырой массы; различных фракций воды: общей $80.3 \pm 0.7\%$, свободной $77.5 \pm 0.8\%$, связанной $2.73 \pm 0.14\%$. Пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом растения и средой составляют 0.0014 – 0.0021 , 0.00013 – 0.00024 , 0.12 – 0.16 , 0.0056 – 0.0075 ммоль/л, соответственно. Уменьшение минерализации воды сопровождалось снижением уровня натрия, кальция, магния в растениях и увеличением градиентов концентрации катионов между организмом и средой, усиливая нагрузку на системы поддержания водно-солевого обмена. При этом доля сухого вещества в растениях снижалась, а воды – увеличивалась. При таких напряжённых условиях затраты внутренних ресурсов на поддержание жизнедеятельности организма преобладают над процессами накопления органических веществ. На основе данных по пороговым концентрациям катионов в среде для различных видов гидробионтов приводится сравнительный анализ их способности осваивать низко минерализованные пресноводные водоёмы.

Ключевые слова: вселенец, *Elodea canadensis*, натрий, калий, кальций, магний.

Введение

Исходный ареал *Elodea canadensis* расположен в Северной Америке [Bowmer et al., 1995]. В работе [Базарова, Пронин, 2010] приведены этапы и скорость распространения элодеи канадской в пресноводные водоёмы Европы и Азии. В настоящее время этот вид натурализовался в водоёмах Ярославской области [Тремасова и др., 2012]. Вселение *Elodea canadensis* в новые места обитания приводит к перестройке структуры фитоценозов коренной высшей водной растительности, обеднению флористического состава фитоэпифитона, снижая видовое

разнообразие [Кравцова и др., 2010]. Элодея канадская в огромных количествах заполняет различные пресные водоёмы, из-за чего получила название «водная чума». Чтобы понять такую высокую приспособляемость растения и осуществить прогноз о возможностях дальнейшего расселения этого вида, необходимы сведения о предельных способностях элодеи адаптироваться к основным факторам среды.

Минеральный состав воды является важнейшим экологическим фактором, который существенно влияет на продуктивность, развитие, рост, устойчивость, физиологические и биохимические процессы гидробионтов.

Ионы натрия, калия, кальция, магния являются необходимыми элементами для осуществления различных сторон жизнедеятельности растений [Pottosin et al., 1997; Tikhonova, et al., 1997; Lavon, Goldschmidt, 1999; Shabala, Newman, 1999]. Для растений особое значение имеют ионы магния. Входя в структуру хлорофилла, он выполняет ключевую роль в процессах фотосинтеза. Дефицит этого иона в растениях существенно снижает скорость фотосинтеза [Fischer, 1997; Sun, Payn, 1999; Ridolfi, Garrec, 2000]. Магний оказывает влияние на транспортные процессы ионов водорода, калия и кальция через плазматические мембраны растительных клеток [Shabala, Hariadi, 2005], принимает активное участие в функционировании многих ферментов, включая полимеразы РНК, АТФ-азы, протеинкиназы, фосфатазы, глутатионсинтетазы, и карбоксилазы [Shaul, 2002]. Показано важное значение ионов магния во многих других биохимических реакциях в клетках организма растений [Cakmak, 1994; Cakmak et al., 1994; Allen, Sanders, 1997; Pottosin et al., 1997; Tikhonova, et al., 1997; Bruggemann et al., 1999; Lavon, Goldschmidt, 1999; Pei et al., 1999; Pottosin, Muniz, 2002].

Содержание ионов натрия, калия, кальция, магния в организме гидробионтов, включая водоросли, существенно выше, чем в пресной воде [Мартемьянов, Борисовская, 2012а,б; Мартемьянов, Маврин, 2012; 2013а]. Наличие ионных градиентов между гидробионтами и средой обуславливает диффузию электролитов из организма в пресную воду. Гидробионты имеют специализированные структуры, которые поглощают электролиты из внешней среды, полностью компенсируя их потери [Виноградов, 2000]. В результате содержание ионов в организме поддерживается на устойчивых уровнях. Минимальные концентрации тех или иных ионов в среде, при которых достигаются предельные возможности ионных

насосов полностью компенсировать потери электролитов из организма, являются пороговыми. При концентрации ионов в воде ниже пороговых значений, транспортные структуры не способны полностью компенсировать потери ионов из организма, вследствие чего он погибает из-за обессоливания. Поэтому границы ареала вида в низко минерализованных водоёмах определяются минимальным содержанием того или иного иона в воде, при котором возможно поддержание баланса между организмом и средой. Предельно низкие концентрации ионов в воде, характеризующие адаптивные способности и границы ареала элодеи канадской в пресных водоёмах, до сих пор не известны.

В настоящей работе определяли пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в пресной воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом *Elodea canadensis* и средой. Ставится задача на основе данных о содержании электролитов в пресных водоёмах разных регионов осуществить прогноз о ее дальнейшем распространении.

Материал и методика

Объектом исследования послужила *Elodea canadensis*, обитающая в пруду, расположенном около 50-го км шоссе Брейтово – Ярославль, GPS N 58°01'690", E 38°13'324". Растения осторожно выкопали 02.08.2012 г, слой грунта от корней удалили промыванием в воде, затем поместили в ёмкость с прудовой водой и доставили в лабораторию экспериментальной экологии ИБВВ РАН. Для определения концентрации катионов в растениях, верхние части основного побега длиной около 10 см отрезали от стебля, тщательно ополаскивали дистиллированной водой, промокали фильтровальной бумагой и быстро взвешивали на лабораторных весах ВЛР-200 с точностью до 0.05 мг. Всего было взято 10 проб от разных растений. В течение 2 суток пробы сушили при

комнатной температуре, а затем помещали на 2 суток в сушильный шкаф при температуре 105 °С. Индивидуальные пробы по очереди изымали из нагретого сушильного шкафа и быстро взвешивали в «горячем» состоянии. Разность между сырой и сухой массой представляет общую (тотальную) фракцию воды. После этого пробы не менее 3-х недель находились на воздухе при комнатной температуре 18–22 °С. Показано [Мартемьянов, 2014], что при хранении высушенные пробы впитывают определённое количество влаги. Эта часть воды оценивалась как связанная фракция. Разность между общей и связанной представляет свободную долю воды. Высушенные пробы помещали в пластиковые пробирки и добавляли 1 мл азотной кислоты для растворения проб. Затем добавляли дистиллированную воду до разведения в 100 раз, исходя из сырой массы навески.

Перед началом эксперимента индивидуальные растения 3 раза промывали в пределах 1 минуты в дистиллированной воде. Затем их помещали в 3-литровые банки (10 штук), заполненные дистиллированной водой. Ёмкости были выставлены на подоконник окна с южной стороны. Свежая дистиллированная вода имеет кислую реакцию. Нейтрализацию кислоты осуществляли за счёт пропускания через воду воздуха в течение 2–3 суток до начала эксперимента. Сразу после помещения растений в индивидуальные ёмкости, из них с суточными интервалами отбирали пробы воды для анализа в ней содержания натрия, калия, кальция, магния. Спустя 11 суток от начала эксперимента в каждую ёмкость добавили по 250 мл водопроводной воды. В последующие 15 суток продолжали отбор проб воды для анализа уровня катионов. По окончании эксперимента от каждого растения были взяты пробы, как описано выше, на определение катионов в элодее.

Концентрацию натрия и калия в растворённых пробах и экспериментальной воде определяли в воздушно-пропановом пламени на фотометре Flapho-4, фирмы CarlZeiss, Iena, Германия. Содержание кальция и магния определяли в воздушно-ацетиленовом пламени в абсорбционном режиме на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS-1, фирмы CarlZeiss, Iena, Германия. Концентрация катионов в элодее выражена в ммоль/кг сырой массы, в пробах воды в ммоль/л. Фракции воды в растениях – в %. Результаты обработаны статистически, используя пакет прикладных программ Excel. На рисунке и таблицах данные представлены средними значениями и их ошибками.

Результаты и их обсуждение

Весь пруд был полностью заполнен зарослями элодеи (рис. 1). Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния в элодее канадской существенно выше, чем в среде обитания (табл. 1). Это указывает на то, что элодея способна поглощать эти ионы из воды.

После помещения растений в дистиллированную воду, в течение 4 суток наблюдалось постепенное повышение концентрации натрия в среде до 0.0025 ммоль/л, свидетельствуя об утечке ионов из организма (рис. 2а). В последующие 2 суток содержание натрия в экспериментальной воде несколько снизилось и в дальнейшем стабилизировалось в узкой зоне концентраций 0.0014–0.0021 ммоль/л (на рис. 2а ограничены сплошными линиями, параллельными относительно оси абсцисс). Стабильное содержание натрия в воде во времени указывает на достижение баланса между организмом и средой. При пороговых концентрациях натрия в воде градиент между элодеей и средой существенно увеличился (табл. 2) по сравнению с таковым для растений из природных условий (табл. 1).



Рис. 1. Внешний вид водоёма с мощными зарослями *Elodea canadensis*.

Таблица 1. Содержание катионов и воды в элодее канадской в природных условиях

Ион	Элодея, ммоль/кг сырой массы (C ₁)	Природная вода, ммоль/л (C ₂)	Градиент между организмом и средой C ₁ /C ₂	Вода, %		
				Общая	Свободная	Связанная
Натрий	14.5±0.7	0.12	121	80.3±0.7	77.5±0.8	2.73±0.14
Калий	56.2±0.9	0.0017	33059			
Кальций	241.5±15.2	0.46	525			
Магний	26.4±0.2	0.26	101.5			

При добавке пресной воды на 11-е сутки эксперимента, содержание натрия в среде увеличилось в среднем до 0.072 ммоль/л (рис. 2б). В последующие 4 суток концентрация натрия в воде постепенно снизилась до 0.063 ммоль/л, указывая на поступление этого иона в организм. Полученные результаты показывают способность растений извлекать ионы натрия из воды и регулировать его уровень в организме в физиологических пределах.

В начальный период опыта концентрации калия в дистиллированной воде постепенно увеличивалась

в течение 4 суток до 0.00017 ммоль/л, свидетельствуя об утечке ионов из организма растений (рис. 2а). В дальнейшем, содержание калия в воде стабилизировалось в узкой зоне концентраций 0.00013–0.00024 ммоль/л (на рис. 2а ограничены сплошными линиями, параллельными относительно оси абсцисс). Стабильное содержание калия в воде во времени указывает на достижение равенства между его потерями из организма и обратным поглощением из воды. При пороговых концентрациях калия в воде градиент между элодеей и средой увеличился на

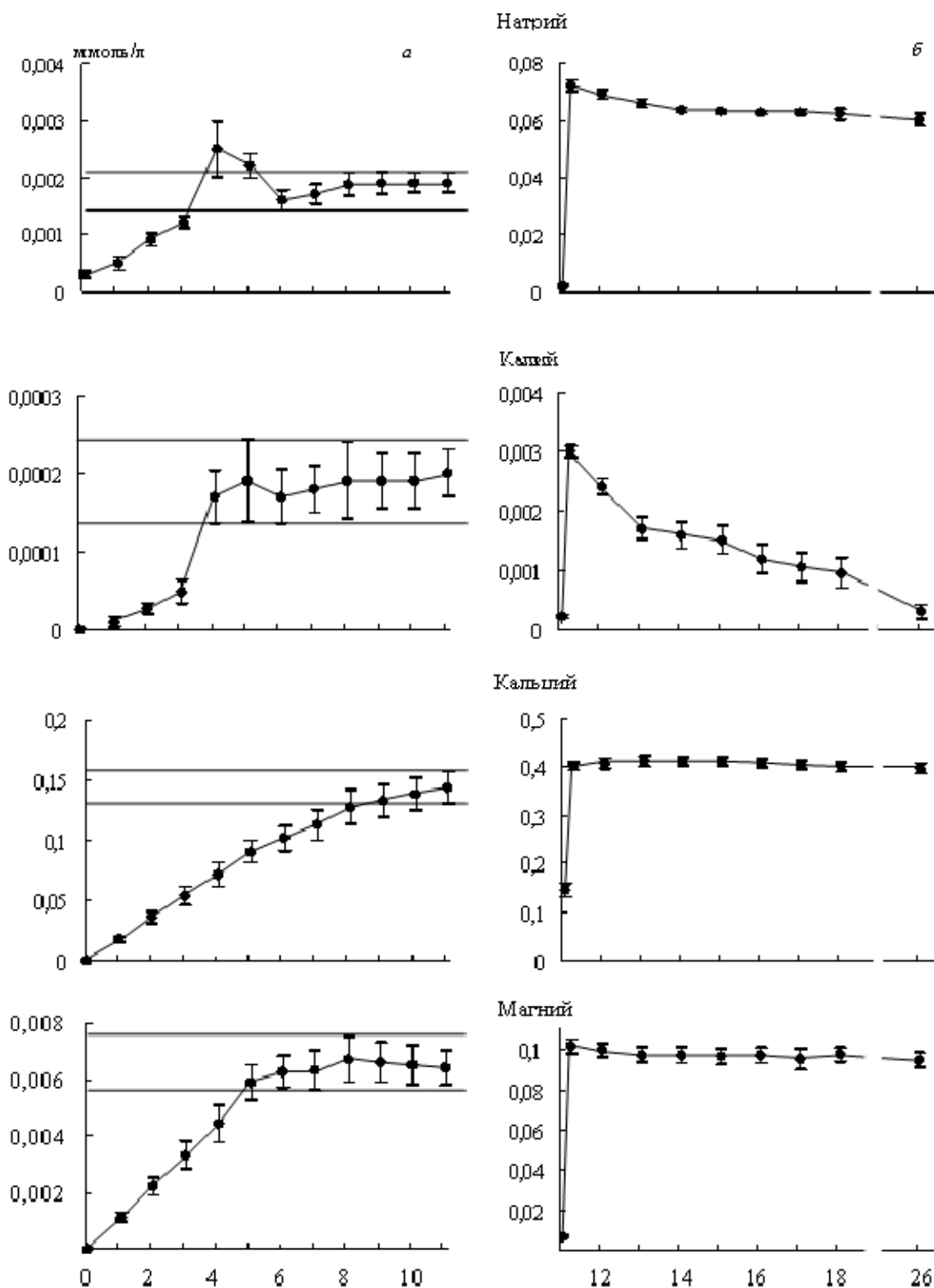


Рис. 2а. Динамика содержания катионов в дистиллированной воде после внесения растений в экспериментальные ёмкости. Сплошные линии, параллельные относительно оси абсцисс, ограничивают пороговые концентрации ионов во внешней среде.

Рис. 2б. Динамика содержания катионов после добавки в экспериментальные ёмкости пресной воды. По оси абсцисс: время, сутки; ординат – содержание ионов в дистиллированной воде.

Таблица 2. Содержание катионов и воды в элодее канадской в экспериментальных условиях

Ион	Элодея, ммоль/кг сырой массы (C ₁)	Пороговые концентрации, ммоль/л (C ₂)	Градиент между организмом и средой C ₁ /C ₂	Вода, %		
				Общая	Свободная	Связанная
Натрий	8.1±1.2	0.0014–0.0021	4765	88.9±0.4	87.3±0.5	1.59±0.09
Калий	55.6±1.7	0.00013–	308889			
Кальций	67.6±3.6	0.00024	483			
Магний	4.6±0.2	0.12–0.16	708			
		0.0056–0.0075				

порядок (табл. 2) по сравнению с таковым для растений из природных условий (табл. 1). Поддержание градиента ионов калия между организмом и водой возможно только при наличии структур, компенсирующих диффузию этого иона из растений. В случае отсутствия такого механизма, содержание калия в растениях и воде выровнялось бы между собой за счёт диффузии ионов из организма. Пороговая концентрация калия в воде на порядок ниже, чем для натрия. Это показывает, что способность элодеи извлекать ионы калия из среды выше по отношению к натрию.

При добавке пресной воды в экспериментальные ёмкости, содержание калия в среде увеличилось в среднем до 0.003 ммоль/л (рис. 2б). В последующий период опыта концентрация калия в воде постепенно снижалась, достигнув пороговых значений к концу эксперимента. Уменьшение уровня калия в воде указывает на поглощение ионов в организм.

Элодея накапливает большие количества кальция. Высокие концентрации свободных ионов кальция в жидкостях являются токсичными для организма. Поэтому основная масса кальция связана в растениях, возможно, «цементируя» клеточные стенки для придания им прочности. Небольшое количество кальция находится в элодее в свободной форме. Помещение растений в дистиллированную воду сопровождалось в течение 11 суток

утечкой свободных ионов кальция из организма до пороговых значений 0.12–0.16 ммоль/л (рис. 2а). Концентрация ионов кальция в цитоплазме растений составляет около 0.0001 ммоль/л [Демидчик, 2012], что на три порядка ниже пороговых значений. Поэтому накопление ионов кальция в воде не могло осуществляться за счёт его поступления из цитоплазмы клеток. Концентрация ионов кальция в межклеточной жидкости организма животных и растений поддерживается на более высоком уровне. Вследствие этого диффузия ионов кальция из межклеточной жидкости происходит не только в цитоплазму, но и во внешнюю среду. Наблюдаемое в ходе эксперимента увеличение содержания кальция в дистиллированной воде происходит за счёт диффузии ионов из внеклеточного пространства элодеи. Установление стабильного содержания ионов кальция в воде указывает на достижение ионного баланса между организмом и средой. Элодея не сможет выживать в водоёмах, где содержание ионов кальция ниже пороговых значений из-за отсутствия возможности достаточного поступления этого иона в организм. Повышение содержания кальция в среде не усиливало поступление этого иона в организм (рис. 2б).

Помещение элодеи в дистиллированную воду сопровождалось в течение 6 суток увеличением концентрации ионов магния в среде до среднего значения 0.006 ммоль/л, свидетельствуя

об утечке этого иона из организма (рис. 2а). В последующий период эксперимента содержание ионов магния в воде стабилизировалось в пределах 0.0056–0.0075 ммоль/л, указывая на достижение баланса между организмом и средой. Большая часть магния в растениях связана с хлорофиллом. Наличие диффузии ионов магния из организма в среду свидетельствует о том, что определённая часть магния в растениях находится в свободной форме. В ответ на повышение содержания магния в среде элодея не усиливала поступление этого иона в организм (рис. 2б).

При снижении концентрации катионов в воде до пороговых значений градиенты между элодеей и средой для натрия, и особенно для калия, существенно увеличиваются (табл. 2) по сравнению с таковыми для растений из природных условий (табл. 1). Эта ситуация усиливает нагрузку на системы обеспечения осмотического и ионного баланса организма, требуя на это дополнительных энергетических затрат. Показано, что с уменьшением минерализации воды энергетические затраты на осмотическую и ионную регуляцию у пресноводных животных увеличиваются на 20–40% [Furspan et al., 1984]. Визуально чётко было видно отделение с поверхности листьев элодеи пузырьков кислорода. Этот факт указывает на то, что при пороговых концентрациях ионов в среде, несмотря на снижение уровня ионов в растениях, в элодее осуществлялись процессы фотосинтеза. Однако, по сравнению с элодеей в природных условиях содержание общей воды в растениях после эксперимента увеличилось от 80.3 до 88.9%, показывая уменьшение на соответствующую величину доли сухого вещества. При таких напряжённых условиях, несмотря на фотосинтез, затраты внутренних ресурсов организма на поддержание жизнедеятельности преобладали над процессами накопления органических веществ. Полученные результаты

свидетельствуют о том, что при пороговых концентрациях катионов в среде элодея не способна наращивать биомассу.

Вероятно у элодеи существенную роль в поглощении катионов из среды выполняет корневая система. В ходе экспериментов у 8 растений из 10 в зоне ответвления побегов выросло по одному длинному корню (рис. 3). Известно, что у пресноводных животных структуры, ответственные за транспорт ионов натрия, калия, кальция, магния из воды, расположены главным образом в жаберном эпителии [Виноградов, 2000]. Возможно, у элодеи наиболее существенную роль в поглощении ионов из воды выполняют корни. Поэтому отрастание корня может быть адаптивной реакцией на снижение минерализации воды с целью увеличения возможностей для обеспечения баланса ионов между организмом и средой. Для выяснения роли корней в регуляции водно-солевого обмена у водных растений требуется проведение дополнительных исследований.

Пороговые концентрации отражают условия среды, в которой формировались способности к поддержанию ионного гомеостаза у исходной материнской популяции *Eloдея canadensis*. Низкие пороговые уровни натрия, калия, магния в среде, указывают на то, что такая высокая способность поглощать эти ионы из воды могла сформироваться у элодеи в водоёмах, имеющих такие же пониженные концентрации. Более высокая пороговая концентрация для кальция свидетельствует, что исходная материнская популяция элодеи канадской обитала в среде, имеющей повышенные уровни этого иона. Соответствующие способности закреплены генетически и передаются последующим поколениям.

По окончании экспериментов от каждого растения были взяты пробы на определение катионов в элодее. Содержание натрия, кальция, магния



Рис. 3. Отрастание корня у элодеи канадской в ходе эксперимента.

в элодее было ниже (табл. 2), соответственно, в 1.8, 3.6, 5.7 раза по отношению к растениям из пруда (табл. 1). Поскольку при добавке водопроводной воды элодея поглощала ионы калия из среды до пороговых значений (рис. 2б), уровни этого катиона у растений из пруда и после эксперимента не отличались между собой. Результаты свидетельствуют, что при уменьшении минерализации среды элодея снижает концентрацию натрия, кальция, магния в организме, тогда как содержание ионов калия стремится поддерживать на постоянном уровне.

Сравнительный анализ показывает, что содержание ионов натрия в организме элодеи (табл. 1) и пресноводного рачка бокоплава (табл. 3) не различаются между собой. Концентрация натрия в организме рыб в 2 и более раз выше, чем у элодеи и рачка. Наиболее высокий уровень натрия зарегистрирован в организме нитчатой водоросли *Spirogyra* sp., который более чем в 5 раз выше такового элодеи и рачка и более 2 раз, чем у рыб. Концентрация калия в

организме элодеи более чем в 2 раза выше, чем у спирогиры и рачка и приближается к таковой рыб. При этом, у элодеи и рыб концентрация калия в организме преобладает над содержанием натрия, у рачка является сходной, а у нитчатой водоросли наблюдается обратная закономерность. Результаты показывают, что ионы натрия, наряду с калием, также являются необходимым элементом для жизнедеятельности растений.

Концентрация кальция в элодее близка к таковой ракообразных и позвоночных животных, у которых этот ион находится в связанной форме в панцире и скелете. Содержание магния в организме разных видов различается между собой (табл. 1, 3). Концентрация магния в организме элодеи приближается к таковой плотвы. Содержание воды в организме различных видов различается между собой. Доля веществ в организме способных связывать воду также имеет межвидовые различия.

Следует отметить, что по ионному составу и содержанию воды элодеи

близка к позвоночным животным (табл. 3), особенно к сеголеткам плотвы *Rutilus rutilus*. По содержанию ионов и воды в организме, элодея в большей степени отличается от нитчатой водоросли *Spirogyra* sp. Просматривается тенденция, что по содержанию электролитов в организме наибольшие различия наблюдаются между позвоночными и беспозвоночными животными, а у растений между высшими и низшими видами. Поскольку элодея обладает высокой продуктивностью и содержит в себе значительные количества жизненно важных катионов, особенно кальция, возникает необходимость рационального использования этого растения в виде пищевых добавок и в качестве удобрения, особенно для кислых почв. Включать элодею в пищевой рацион рекомендуют при выращивании раков [D'agaro et al., 2004]. Возможно использование элодеи окажется важным в виде биодобавок в медицинской практике и ветеринарии. В этом плане необходимо проведение дополнительных исследований.

Данных по пороговым концентрациям ионов во внешней среде для других видов гидробионтов мало. По убыванию эффективности ионной регуляции (возрастанию пороговых концентраций) изученные виды (табл. 4) располагаются в следующей последовательности. По отношению к ионам натрия: *Elodea canadensis* → *Lithoglyphus naticoides* → *Spirogyra* sp. → *Perca fluviatilis* → *Astacus astacus* → *Rutilus rutilus* → *Carassius auratus* → *Dreissena polymorpha* → *Sphaerium sueticum*. Видно, что *E. canadensis* способна извлекать ионы натрия при более низких его концентрациях в воде по сравнению с другими гидробионтами.

Изученные виды по убыванию способности поглощать ионы калия из воды располагаются в следующей последовательности: *Elodea canadensis* → *Lithoglyphus naticoides* → *Dreissena polymorpha* → *Spirogyra* →

Sphaerium sueticum → *Astacus astacus* → *Carassius auratus* → *Perca fluviatilis* → *Rutilus rutilus*. Сравнение показывает, что способность поглощать ионы калия из воды у *E. canadensis* на порядок и более выше, по сравнению с другими видами гидробионтов. У речного рака и шаровки эта способность является сходной. Хуже всех способны извлекать из внешней среды ионы калия рыбы: карась, окунь и плотва. Поскольку, как было показано выше, элодея снижает в замкнутых водоёмах концентрацию калия в воде до чрезмерно низких уровней, то это может создавать неблагоприятные условия для рыб, которым требуется более высокое содержание калия в среде. Следует отметить, что до вселения элодеи данный водоём посещался рыбаками-любителями для ловли карася. После массового развития элодеи, рыбаков у водоёма не замечено. При визуальном осмотре нами также не было обнаружено присутствие рыбы.

Пороговые концентрации ионов кальция в воде для изученных видов возрастают в следующей последовательности: *Perca fluviatilis* → *Spirogyra* → *Rutilus rutilus* → *Astacus astacus* → *Lithoglyphus naticoides* → *Sphaerium sueticum* → *Carassius auratus* → *Elodea canadensis* → *Dreissena polymorpha*. Способность извлекать ионы кальция из внешней среды наиболее высокая у окуня и *Spirogyra* и несколько ниже у плотвы и рака (табл. 4). Пороговые концентрации ионов кальция в воде для карася и шаровки не различаются, но существенно выше, чем у плотвы и рака. Элодея и особенно дрейссена хуже всех способны поглощать ионы кальция из воды. Пороговая концентрация ионов кальция в среде для элодеи и дрейссены существенно выше по сравнению с другими видами.

Результаты свидетельствуют, что изученные виды имеют эффективные структуры, позволяющие извлекать ионы магния при низких его концентрациях в воде. Пороговые

Таблица 3. Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния и воды в организме различных видов гидробионтов

Вид	Содержание ионов в организме, ммоль/кг сырой массы					Вода, %			Ссылка
	Na	K	Ca	Mg	Общая	Свобод.	Связан.		
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	15.4±0.6	14.8±0.8	376±19	43±3	72.2±0.8	69.2±0.9	3.01±0.15	Мартемьянов, Борисовская, 2012а	
<i>Proterorhinus marmoratus</i>	38.8±1.2	74.3±1.1	161±14	5.9±0.3	79.7±0.3	77.7±0.3	2.05±0.06	Мартемьянов, Борисовская, 2012б	
<i>Rutilus rutilus</i>	31.1±0.4	66.5±0.3	241±4	21.2±0.2	81.9±0.1	81.4±0.1	0.38±0.01	Маврин, Мартемьянов, 2011	
<i>Spirogyra</i> sp.	84.3±0.8	23.9±0.5	3.5±0.2	8.5±0.2	92.5±0.2	92.3±0.2	0.18±0.01	Мартемьянов, Маврин, 2012	

Таблица 4. Пороговые концентрации катионов в среде для различных видов гидробионтов

Вид	Пороговые концентрации катионов в среде, ммоль/л				Ссылка
	Натрий	Калий	Кальций	Магний	
<i>Elodea canadensis</i>	0.0014–0.0021	0.00013–0.00024	0.12–0.16	0.0056–0.0075	Таблица 3 Мартемьянов, Маврин, 2012 Мартемьянов, 2011 Виноградов и др., 1987 Мартемьянов, 2012 Мартемьянов, Маврин, 2013а Martemyanov, Mavrin, 2012 Мартемьянов, Маврин, 2013б Виноградов, Комов, 1988
<i>Spirogyra</i>	0.003–0.007	0.002–0.003	0.0017–0.0022	0.0012–0.0018	
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.07	0.0015	0.30	0.01	
<i>Sphaerium suecicum</i>	0.10	0.0049	0.05	–	
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	0.0024–0.0047	0.0014–0.0025	0.025–0.038	0.0023–0.0032	
<i>Astacus astacus</i>	0.0087–0.0174	0.0046–0.0087	0.0105–0.0222	0.0012–0.0033	
<i>Rutilus rutilus</i>	0.015–0.019	0.012–0.015	0.006–0.009	0.002–0.003	
<i>Percu fluviatilis</i>	0.0045–0.0051	0.0099–0.0112	0.0005–0.0007	0.0004–0.0005	
<i>Carassius auratus</i>	0.02–0.03	0.008–0.015	0.05–0.06	0.05	

концентрации для магния располагаются по возрастанию в следующем порядке: *Perca fluviatilis* → *Spirogyra* → *Astacus astacus* → *Rutilus rutilus* → *Lithoglyphus naticoides* → *Carassius auratus* → *Elodea canadensis* → *Dreissena polymorpha*. Как и в случае с кальцием, элодея и дрейссена хуже всех изученных видов способны извлекать из воды ионы магния. Сравнение показывает, что последовательность расположения видов по эффективности транспорта кальция и магния является сходной. Это указывает на то, что способность гидробионтов поглощать из воды ионы кальция и магния связана между собой. Вид, обладающий лучшей способностью извлекать из воды ионы кальция, также лучше поглощает и ионы магния.

Данные по пороговым концентрациям ионов в воде позволяют прогнозировать границы ареала, а также те водоёмы, которые тот или иной вид гидробионтов может осваивать. Ранее нами [Мартемьянов, 2012] представлены данные по содержанию катионов в ряде пресноводных водоёмов различных континентов и стран. Сопоставление результатов показывает, что нет водоёмов, где содержание натрия, калия, магния было бы ниже пороговых, полученных для элодеи. Это указывает на то, что по этим ионам для данного вида нет ограничений для расселения по пресным водоёмам Земли. Во многих пресных водоёмах северо-запада России, Камчатки, Сахалина, Вьетнама, рек Южной Америки (Амазонка, Парана, Ориноко) концентрация кальция в воде ниже пороговых, полученных для элодеи. В таких водоёмах этот вид в свободном от грунта состоянии не сможет жить. Выживание элодеи канадской в такой воде возможно только за счёт пополнения кальция корневой системой из грунта. Для определения такой возможности необходимы дополнительные исследования.

Заключение

Элодея канадская поддерживает концентрацию ионов натрия, калия, кальция, магния в организме выше, чем в среде. Пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом растения и средой составляют 0.0014–0.0021, 0.00013–0.00024, 0.12–0.16, 0.0056–0.0075 ммоль/л, соответственно. Уменьшение минерализации воды сопровождается существенным увеличением градиентов ионов натрия и калия между растениями и средой, усиливая нагрузку на системы поддержания водно-солевого обмена. При этом доля сухого вещества в растениях снижалась, а воды увеличивалась. Это указывает на то, что при таких напряжённых условиях затраты внутренних ресурсов на поддержание жизнедеятельности организма преобладают над процессами накопления органических веществ. По сравнению с другими изученными видами гидробионтов, элодея обладает наилучшей способностью извлекать из воды ионы натрия и, особенно, калия. За исключением дрейссены, элодея хуже остальных видов поглощает ионы кальция и магния. Имеются водоёмы, где содержание кальция в воде ниже пороговых значений, полученных для элодеи. Такие водоёмы элодея канадская не сможет осваивать.

Литература

- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. *Elodea canadensis* Michaux на границе мирового водораздела Ледовитого и Тихого океанов // Росс. журн. биол. инвазий. 2010. № 3. С. 2–8.
- Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.
- Виноградов Г.А., Клерман А.К., Комов В.Т. Особенности ионного обмена пресноводных моллюсков в условиях высокой концентрации ионов водорода

- и низкой минерализации внешней среды // Экология. 1987. № 3. С. 81–84.
- Виноградов Г.А., Комов В.Т. Ионный обмен у золотого карася и карпа при акклимации к воде низкой минерализации // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28. № 1. С. 124–131.
- Демидчик В.В. Мембранные механизмы регуляции активности ионов кальция в цитоплазме клеток высших растений // Труды БГУ. 2012. Т. 7. Ч. 1. С. 99–105.
- Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В., Помазкина Г.В., Белых О.И. Натурализация *Elodea canadensis* Mich. в озере Байкал // Росс. журн. биол. инвазий. 2010. № 2. С. 2–17.
- Маврин А.С., Мартемьянов В.И. Связь размерно-массовых показателей сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) с содержанием катионов в теле рыб // В кн.: Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов / Ред. В.К. Голованов, Ю.В. Герасимов, М.И. Шатуновский. М.: АКВАРОС, 2011. Т. 2. С. 481–488.
- Мартемьянов В.И. Влияние минерального состава внешней среды на показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище дрейссены *Dreissena polymorpha* Pallas // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 120–134.
- Мартемьянов В.И. Пороговые концентрации катионов в воде, определяющие границы ареала вселившегося в Рыбинское водохранилище брюхоногого моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) // Росс. журн. биол. инвазий. 2012. № 4. С. 67–79.
- Мартемьянов В.И. Методы определения общей, свободной и связанной фракций воды в организме и тканях гидробионтов // Вода: химия и экология. 2014. № 2. С. 86–91.
- Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В. Показатели водно-солевого обмена у вселившегося в Рыбинское водохранилище *Gmelinoides fasciatus* Stebbing в зависимости от солёности среды // В сб.: Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод / Ред. Н.М. Коровчинский, С.М. Жданова, А.В. Крылов. Кострома: Костромской печатный дом, 2012а. С. 224–226.
- Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В. Показатели водно-солевого обмена у вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* Pallas и аборигенного карпа *Cyprinus carpio* L. в зависимости от солёности среды // Росс. журн. биол. инвазий. 2012б. № 1. С. 46–57.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы выживания нитчатой водоросли *Spirogyra* в пресных водоёмах // Сибирский экологический журнал. 2012. № 3. С. 345–350.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы распространения речного рака *Astacus astacus* в пресных водоёмах // Сибирский экологический журнал. 2013а. № 6. С. 877–884.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Влияние меди на ионный обмен у окуня *Perca fluviatilis* L. при пороговых концентрациях катионов в пресной воде // Вода: химия и экология. 2013б. № 10. С. 63–67.
- Тремасова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярославский педагогический вестник. 2012. Т. 3 (естественные науки). № 1. С. 103–111.
- Allen G.J., Sanders D. Vacuolar ion channels of higher plants // Adv. Bot. Res. 1997. V. 25. P. 218–252.
- Bowmer K.H., Jacobs S.W.L., Sainty G.R. Identification, biology and management of *Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae // J. Aquat. Plant Manage. 1995. V. 33. P. 13–19.

- Bruggemann L.I., Pottosin I.I., Schonknecht G. Cytoplasmic magnesium regulates the fast activating cation channel // *J. Exp. Bot.* 1999. V. 50. P. 1547–1552.
- Cakmak I. Activity of ascorbate-dependent H₂O₂-scavenging enzymes and leaf chlorosis are enhanced in magnesium- and potassium-deficient leaves, but not in phosphorus-deficient leaves // *J. Exp. Bot.* 1994. V. 278. P. 1259–1266.
- Cakmak I., Hengeler C., Marschner H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants // *J. Exp. Bot.* 1994. V. 278. P. 1251–1257.
- D'agaro E., Renai B., Gherardi F. Evaluation of the American waterweed (*Elodea canadensis* Michx.) as supplemental food for the noble crayfish, *Astacus astacus* // *Bull. Fr. Peche Piscic.* 2004. № 372–373. P. 439–445.
- Fischer E.S. Photosynthetic irradiance curves of *Phaseolus vulgaris* under moderate or severe magnesium deficiency // *Photosynthetica.* 1997. V. 33. P. 385–390.
- Furspan P., Prange H.D., Greenwald L. Energetic and osmoregulation in the catfish *Ictalurus nebulosus* and *I. punctatus* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1984. V. 77A. № 4. P. 773–778.
- Lavon R., Goldschmidt E.E. Effect of potassium, magnesium, and calcium deficiencies on nitrogen constituents and chloroplast components in Citrus leaves // *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 1999. V. 124. P. 158–162.
- Martemyanov V.I., Mavrin A.S. Threshold environmental concentrations of cations defining the range of roach *Rutilus rutilus* L. in freshwater reservoirs // *Inland Water Biology.* 2012. V. 5. № 1. P. 91–95.
- Pei Z.M., Ward J.M., Schroeder J.I. Magnesium sensitizes slow vacuolar channels to physiological cytosolic calcium and inhibits fast vacuolar channels in Fava bean guard cell vacuoles // *Plant Physiol.* 1999. V. 121. P. 977–986.
- Pottosin I.I., Muniz J. Higher plant vacuolar ionic transport in the cellular context // *Acta Bot. Mex.* 2002. V. 60. P. 37–77.
- Pottosin I.I., Tikhonova L.I., Hedrich R., Schonknecht G. Slowly activating vacuolar ion channel cannot mediate Ca²⁺-induced Ca²⁺ release // *Plant. J.* 1997. V. 12. P. 1387–1398.
- Ridolfi M., Garrec J-P. Consequences of an excess Al and a deficiency in Ca and Mg for stomatal functioning and net carbon assimilation of beech leaves // *Ann. For. Sci.* 2000. V. 57. P. 209–218.
- Shabala S., Hariadi Y. Effects of magnesium availability on the activity of plasma membrane ion transporters and light-induced responses from broad bean leaf mesophyll // *Planta.* 2005. V. 221. P. 56–65.
- Shabala S.N., Newman I.A. Light-induced transient changes in hydrogen, calcium, potassium, and chloride ion fluxes and concentrations from the mesophyll and epidermal tissues of bean leaves. Understanding the ionic basis of light-induced bioelectrogenesis // *Plant Physiol.* 1999. V. 119. P. 1115–1124.
- Shaul O. Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg // *BioMetals.* 2002. V. 15. P. 309–323.
- Sun O.J., Payn T.W. Magnesium nutrition and photosynthesis in *Pinus radiata*: clonal variation and influence of potassium // *Tree Physiol.* 1999. V. 19. P. 535–540.
- Tikhonova L.I., Pottosin I.I., Dietz K-J., Schonknecht G. Fast-activating cation channel in barley mesophyll vacuoles. Inhibition by calcium // *Plant. J.* 1997. V. 11. P. 1059–1070.

THRESHOLD CONCENTRATIONS OF CATIONS IN EXTERNAL ENVIRONMENT REQUIRED FOR IONIC BALANCE MAINTENANCE BETWEEN ORGANISM OF INVADER *ELODEA CANADENSIS* MICHAUX AND FRESH WATER

© 2014 Martemyanov V.I.

I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Borok, Nekouzsky district, Yaroslavl oblast, Russia, martem@ibiw.yaroslavl.ru

The content of sodium, potassium, calcium, magnesium in invader pondweed *Elodea canadensis* in field conditions constituted 14.5 ± 0.7 , 56.2 ± 0.9 , 241.5 ± 15.2 , 26.4 ± 0.2 mmol/kg wet mass, respectively; and content of various fractions of water was as followed: general $80.3 \pm 0.7\%$, free $77.5 \pm 0.8\%$, connected $2.73 \pm 0.14\%$. Threshold concentrations of sodium, potassium, calcium, magnesium in the water, necessary for maintenance of ionic balance between organism of plants and medium were 0.0014–0.0021, 0.00014–0.00024, 0.11–0.16, 0.0056–0.0075 mmol/l, respectively. Reduction of water mineralization was accompanied by essential drop of levels of sodium, calcium, magnesium in plants and augmentation of concentration gradients of cations between organism and medium, enhancing load on systems for maintenance of water-salt exchange. At that, the portion of dry substance in plants lowered, and the portion of water increased. Under such intense conditions the power expenses for maintenance of vital activity of organism prevail above the processes of accumulation of organic substances. On the basis of the data of threshold cation concentrations in the medium, the comparative analysis for ability of various species of aquatic organisms to master low mineralized freshwater reservoirs is given.

Key words: invader, *Elodea canadensis*, sodium, potassium, calcium, magnesium.

МАССОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) НА КАВКАЗЕ И ВОЗМОЖНЫЕ ИСТОЧНИКИ ИНВАЗИИ

© 2014 Орлова-Беньковская М.Я.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Ленинский пр. 33, marinaorlben@yandex.ru

Поступила в редакцию 8.06.2013

Недавно было установлено, что божья коровка гармония изменчивая (*Harmonia axyridis*), быстро расселяющаяся по всему миру, акклиматизировалась на Кавказе. По нашим данным, область её массового размножения охватывает всё черноморское побережье Краснодарского края и часть побережья Абхазии, а также южные и северные предгорья Главного Кавказского хребта. К северу от водораздела хребта встречаются как светлые особи (форма *succinea*), так и тёмные (форма *spectabilis*), однако среди 220 экземпляров, собранных к югу от водораздела, не обнаружено ни одного тёмного. Это резкое различие между популяциями указывает на то, что они имеют разное происхождение. Предположительно, в Закавказье жуки появились в результате массовых выпусков в Грузии в 1980-е гг., а севернее – в результате более поздних выпусков в Краснодарском крае или вследствие самопроизвольного расширения европейского ареала. Появление нового массового многоядного хищника-доминанта не может не сказаться на состоянии энтомофауны Кавказа. Под угрозой оказались, прежде всего, местные божьи коровки, а также бабочки, гусеницы которых развиваются на листьях. Кроме того, *H. axyridis* способна повреждать фрукты и виноград, поэтому может нанести ущерб кавказскому плодоводству и виноделию.

Ключевые слова: *Harmonia axyridis*, гармония изменчивая, Coleoptera, Coccinellidae, вредитель, инвазивный вид, Кавказ.

Введение

Азиатская божья коровка, или гармония (хармония) изменчивая (*Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)), – один из самых известных инвазивных видов жуков в мире. Массовое размножение *H. axyridis* в Европе и Америке привело к целому ряду негативных последствий. Гармония наносит большой ущерб плодоводству и виноделию, так как питается зрелыми плодами [Koch, Galvan, 2008]. Если жуки попадают в сырьё вместе с виноградом, то вино приобретает неприятный привкус. В некоторых регионах вид-вселенец стал доминантным и вытесняет местных божьих коровок и других насекомых [Roy et al., 2012]. Кроме того, жуки причиняют беспокойство людям, так

как в массе собираются в здания на зимовку. Укусы коровок вызывают на коже вздутия, напоминающие укусы комаров [Ramsey, Losey, 2012], а выделения жуков имеют неприятный запах, оставляют пятна на стенах и мебели и вызывают тяжёлые аллергические реакции: ринит, крапивницу и астму [Goetz, 2009].

Естественный ареал *H. axyridis* располагается в Восточной Азии: от Алтайского края до Японии [Routsma et al., 2008]. С 1916 г. до недавнего времени во многих странах этих чрезвычайно прожорливых и плодовитых коровок разводили и выпускали на сельскохозяйственные угодья для борьбы с тлями, трипсами, белокрылками и листоблошками. При

этом акклиматизации не происходило [Кузнецов, 1993]. Первые популяции, натурализовавшиеся в природе, были обнаружены в США в 1988 г. С тех пор происходит быстрое расселение гармонии по разным странам и континентам. За 25 лет *H. axyridis* натурализовалась по меньшей мере в 39 государствах Европы, Африки, Северной и Южной Америки [Brown et al., 2011; Zakharov et al., 2011].

В девяностые годы отдельные находки были зарегистрированы во Франции, Греции, Германии, Бельгии и Нидерландах, а с 2002 г. началось «победное шествие» *H. axyridis* по Европе [Brown et al., 2011]. Практически ежегодно публикуются сообщения о заселении гармонией всё новых и новых стран. Три года назад инвазионный ареал азиатской божьей коровки достиг западных рубежей России. В 2010 г. были зафиксированы популяции в Калининградской области [Zakharov et al., 2011]. В 2012 г. единичные особи были отмечены в Белгородской и Липецкой областях [Орлова-Беньковская, 2013; Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, в печати].

С 2002 по 2011 г. отдельные экземпляры *H. axyridis* были найдены на Кавказе: в 2002 г. – в восточной Грузии [Merkviladze, Kvavadze, 2002], в 2005 г. – на черноморском побережье Абхазии [Коротяев, в печати], в 2006 г. – в Адыгее [Украинский, Шаповалов, 2010], а в 2011 г. – на черноморском побережье Краснодарского края [Украинский, 2013]. Однако эти единичные находки не доказывали, что вид акклиматизировался. На Кавказе в разное время проводились массовые выпуски гармонии [Белякова, Поликарпова, 2012], поэтому найденные особи могли быть расселившимися лабораторными насекомыми.

В июне 2012 г. зеленоградский школьник Тимофей Могилевич обнаружил очаг размножения *H. axyridis* в посёлке Лоо (Краснодарский край, городской округ Сочи) и опубликовал информацию о своей

находке на сайте Зоологического института РАН [Могилевич, 2012]. Правильность определения материала была проверена специалистом по Coccinellidae А.С. Украинским. В сентябре того же года были найдены очаги размножения гармонии в Сочи и Лазаревском [Белякова, Поликарпова, 2012].

В апреле – мае 2013 г. мы провели полевые сборы жуков в окрестностях 12 населённых пунктов Краснодарского края, Адыгеи и Абхазии. Гармония изменчивая была найдена повсеместно, причём оказалась самым массовым видом божьих коровок. Обобщение собственных и литературных данных позволяет сделать вывод о том, что область распространения *H. axyridis* на Северном Кавказе не ограничивается отдельными очагами, а охватывает обширную территорию.

Массовые выпуски *H. axyridis* на Кавказе

С 1930-х гг. по настоящее время гармонию выпускают на Кавказе для борьбы с тлями и другими вредителями [Белякова, Поликарпова, 2012]. С 1982 по 1988 г. была проведена попытка акклиматизировать вид в Грузии. Из Приморского края и с Сахалина было доставлено более 100 тысяч имаго *H. axyridis*. Однако впоследствии акклиматизировавшихся популяций выявить не удалось [Кузнецов, 1993]. Последние наводняющие выпуски были проведены в 2009 и 2010 гг. [Бугаева и др., 2011].

Результаты

Информация о наших находках *H. axyridis* с 30 апреля по 14 июня 2013 г., а также о находках, известных по литературным данным, обобщена на рисунке и в таблицах 2, 3 и 4.

В 2012 г. очаги размножения гармонии были обнаружены только в населённых пунктах, расположенных на черноморском побережье [Могилевич, 2012; Белякова, Поликарпова, 2012]. По нашим данным, гармония в массе

Таблица 1. Некоторые выпуски *Harmonia axyridis* на Кавказе

Местонахождение	Десятичные координаты	Год выпуска	Источник информации
Грузия, Аджария, Батуми	41.57, 41.67	1982–1988	[Кузнецов, 1988, 1993]
Грузия, Мцхетинский район, ущелье Армази	41.83, 44.69	1982–1988	[Кузнецов, 1988, 1993]
Краснодарский край, Крымский район, Новокрымский	44.93, 37.79	2009, 2010	[Бугаева и др., 2011]

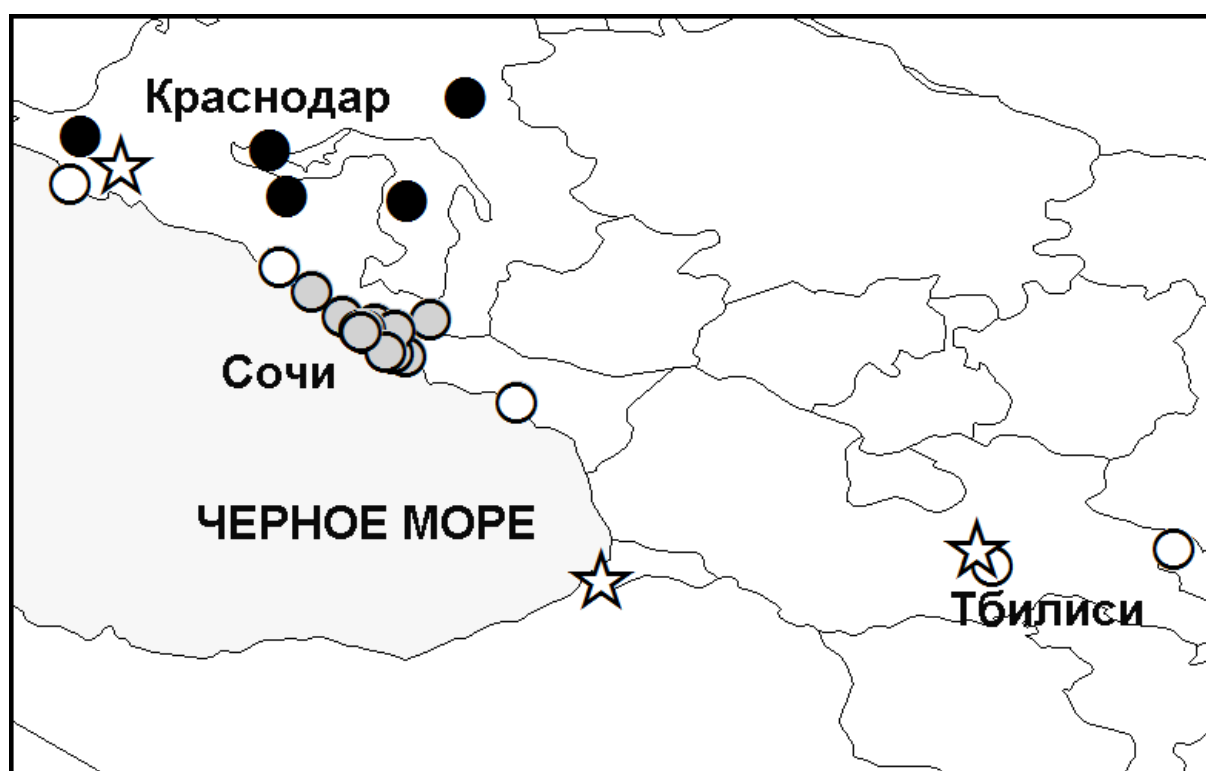


Рисунок. Места находок и массовых выпусков *H. axyridis* на Кавказе. Звездочки – места некоторых преднамеренных выпусков, кружки – места находок *H. axyridis* в природе. Чёрные кружки – места, где присутствует форма *spectabilis* (тёмно окрашенные имаго) (Таблица 2). Серые кружки – места, где отсутствует форма *spectabilis* (Таблица 3). Белые кружки – места, где форма *spectabilis* также не обнаружена, но малый объём материала не позволяет сделать достоверный вывод о её отсутствии (Таблица 4).

встречается не только на побережье, но и в горных лесах на расстоянии до 40 км от моря. В горах найдены и имаго, и личинки. Это говорит о том, что гармония проходит там полный жизненный цикл.

Во всех обследованных биотопах: на кустарниках в пойме реки, в широколиственном горном лесу и в городских зелёных насаждениях

гармония существенно превосходила по численности божьих коровок других видов. В некоторых местах, например, в микрорайоне Бытха города Сочи, личинки буквально кишели повсюду: на траве, почве и стенах домов. Их плотность превышала несколько сотен на квадратный метр.

На Северном Кавказе лабораторное разведение *H. axyridis* для выпуска в

Таблица 2. Местонахождения *H. axyridis*, в которых обнаружена форма *spectabilis*

Местонахождение	Число личинок и куколок	Число имаго	Число имаго формы <i>spectabilis</i>	Десятичные координаты	Дата	Источник информации
Адыгея, Родниковый	0	1	1	44.61,40.09	29.06.2006	[Украинский, Шаповалов, 2010]
Краснодарский край, Большой Разнокол	0	1	1	45.14,37.47	30.04.2012	[Коротяев, в печати]
Краснодарский край, Кропоткин	0	26	7	45.44,40.56	6.04.2013	[Коротяев, в печати]
Краснодарский край, Горячий Ключ	8	5	1	44.65,39.13	12.05.2013	Собственные сборы
Краснодарский край, Краснодар, Покровские озёра	0	132	24	45.03,38.99	14.6.2013	Собственные сборы
Адыгея, посёлок Новый	0	42	8	45.01,38.98	14.6.2013	Собственные сборы

Таблица 3. Местонахождения, где собрано значительное число имаго *H. axyridis*, но особи формы *spectabilis* не обнаружены

Местонахождение	Число личинок и куколок	Число имаго	Десятичные координаты	Дата	Источник информации
Краснодарский край, Лоо	более 20	более 20	43.70,39.59	9.06–13.07.2012	[Могилевич, 2012]
Краснодарский край, Лазаревское	39	8	43.90,39.34	27.09, 1.10.2012	[Белякова, Поликарпова, 2012]
Краснодарский край, Сочи	39	3	43.70,39.59	28.09.2012	[Белякова, Поликарпова, 2012]
	12	7	43.59,39.72	30.09.2012	[Белякова, Поликарпова, 2012]
	0	2	43.57,39.75	30.04.2013	Собственные сборы
	более 100	7	43.56,39.76	8.05.2013	Собственные сборы
Краснодарский край, Раздольное	более 100	более 70	43.59,39.77	1.05.2013	Собственные сборы
Краснодарский край, Абазинка	33	6	43.59,39.82	6.05.2013	Собственные сборы
Краснодарский край, Семёновка	10	3	43.64,39.85	4.05.2013	Собственные сборы

Краснодарский край, Адлер	0	более 20	43.42,39.93	11.2012	А.А.Мохрин, личное сообщение
	0	24	43.42,39.93	11.05.2013	Собственные сборы
Краснодарский край, Весёлое	более 100	24	43.40,39.99	11.05.2013	Собственные сборы
	более 20	8		2.05.2013	Собственные сборы
Краснодарский край, Монастырь	0	40	43.59,40.01	3.05.2013	Собственные сборы
Краснодарский край, Роза-Хутор	0	11	43.68,40.29	3.05.2013	Собственные сборы
Абхазия, Цандрыпш	более 100	4	43.38,40.09	9.05.2013	Собственные сборы

Таблица 4. Местонахождения, где в популяциях *H. axyridis* форма *spectabilis* также не обнаружена, но малый объём материала не позволяет сделать достоверный вывод о её отсутствии

Местонахождение	Число личинок и куколок	Число имаго	Десятичные координаты	Дата	Источник информации
Грузия, Кахетия, Лагодехский национальный парк	?	?	41.82,46.27	до 2002 г.	[Merkviladze, Kvavadze, 2002]
Абхазия, Сухум	0	1	43.01,40.99	12.2005	[Коротяев, в печати]
Краснодарский край, Большой Утриш	0	1	44.76,37.39	15–25.08.2011	[Украинский, 2013]
Грузия, Тбилиси, крепость Нарикала	?	?	41.69,44.81	16.06.2012	[Schlüter, 2012] информация вывешена в Интернет натуралистом-любителем и не проверена специалистами
Краснодарский край, Туапсе	2	1	44.10,39.08	7.05.2013	Собственные сборы

теплицы потеряло смысл. Имаго и личинок можно непосредственно собрать в природе.

Примечательно, что за 13 дней сборов нам попало всего 4 экземпляра *Coccinella septempunctata* (Linnaeus, 1758) и 3 экземпляра *Harmonia quadripunctata* (Pontoppidan, 1763). Можно предположить, что появление

вида-вселенца привело к резкому падению численности некоторых местных божьих коровок, как это произошло в ряде регионов Западной Европы [Roy et al., 2012]. Чтобы проверить эту гипотезу, нужно провести количественные учёты и наблюдения в разные сезоны.

Соотношение цветовых форм и возможные источники инвазии

К югу от водораздела Главного Кавказского хребта в разное время и в разных точках было собрано по меньшей мере 220 экземпляров имаго *H. axyridis*. Однако среди них не обнаружено ни одного экземпляра с тёмной окраской (форма *spectabilis*). В то же время из 207 экземпляров, собранных на северном макросклоне Главного Кавказского хребта и в равнинных районах Краснодарского края, 42 экземпляра – тёмные. Тип окраски элитр у данного вида наследуется моногенно и контролируется мультиаллельным локусом [Захаров, Блехман, 2001]. Резкое различие в соотношении фенотипов свидетельствует о различиях в генетической структуре популяций. Вероятно, это различие объясняется тем, что на севере гармонии происходят из одного источника, а на юге – из другого. Отсутствие формы *spectabilis* может свидетельствовать об эффекте основателя, то есть о том, что южная популяция происходит от небольшого числа особей, среди которых не было тёмных.

Предположительно, в Закавказье гармонии акклиматизировались в результате выпусков, проведённых в Грузии в 1980-е гг. Первые особи *H. axyridis* на Кавказе были найдены именно в Грузии [Merkviladze, Kvavadze, 2002]. В то время – в начале 2000-х гг. – проникновение экземпляров из Европы было крайне маловероятно, так как восточная граница европейского инвазионного ареала проходила намного западнее – по Германии [Brown et al., 2011].

Как же объяснить, что со времени выпуска гармонии в 1980-е гг. до 2002 г. экземпляров в природе не отмечали? Во-первых, мониторинг энтомофауны кавказского региона был ослаблен из-за тяжёлой экономической и политической ситуации 1990-х гг. Во-вторых, популяция могла быть локальной и малочисленной. Временной разрыв

между инвазией и вспышкой численности характерен для многих чужеродных видов насекомых [Масляков, Ижевский, 2011].

К северу от водораздела главного Кавказского хребта гармонии могли появиться в результате более поздних выпусков в Краснодарском крае или вследствие самопроизвольного расширения европейского ареала.

Возможные последствия массового размножения гармонии на Кавказе

Ранее было высказано предложение о внесении *H. axyridis* в список карантинных видов [Орлова-Беньковская, 2013]. Однако сейчас это предложение уже потеряло актуальность. На Кавказе, как и во многих других регионах мира, процесс расселения и размножения гармонии вышел из-под контроля. Не разработано действенных мер, которые могли бы ограничить численность чужеродной божьей коровки или предотвратить дальнейшее расширение ареала. Остаётся только наблюдать за тем влиянием, которое окажет новый массовый вид на местные природные сообщества и хозяйственную деятельность человека.

Вселение *H. axyridis* может вызвать как положительные, так и отрицательные последствия. С одной стороны, гармония способна существенно снизить численность тлей на сельскохозяйственных угодьях и в городских зелёных насаждениях. За прожорливость ее называют «шестиногим аллигатором». В течение жизни одна особь поглощает до 5000 тлей [Nedvěd et al., 2010]. А если уменьшится наносимый тлями ущерб, то можно будет сократить применение пестицидов, что благоприятно скажется на состоянии окружающей среды.

С другой стороны, гармония уничтожает как вредоносных, так и безвредных насекомых, причём не только в агроценозах, но и в естественных сообществах. Массовое размножение нового многоядного

хищника-доминанта не может не отразиться на структуре местной энтомофауны. Под угрозой оказались прежде всего кавказские Coccinellidae. Известно, что в ряде стран с появлением гармонии произошло резкое снижение численности местных божьих коровок, а некоторые виды при этом вообще исчезли [Roy et al., 2012]. Азиатские коровки вытесняют местных по нескольким причинам. Во-первых, из-за высокой плодовитости и прожорливости они подрывают кормовую базу. Во-вторых, личинки гармонии поедают яйца и личинок других коровок. В-третьих, *H. axyridis* выделяет на растения вещества, препятствующие яйцекладке других видов [Pell et al., 2008].

От *H. axyridis* страдают не только божьи коровки, но и другие членистоногие. Она поедает листоблошек, клещей, кокцид, личинок листоедов и долгоносиков и гусениц бабочек [Koch, 2003]. Массовое размножение гармонии изменчивой может негативно сказаться на популяциях редких, эндемичных и охраняемых видов насекомых в Сочинском национальном парке, Кавказском биосферном заповеднике, да и во всём регионе. Особенно уязвимы бабочки, гусеницы которых развиваются в местах скопления гармонии – на листьях. В Америке инвазия *H. axyridis* привела к снижению численности бабочки *Danaus plexippus* (Linnaeus, 1785) [Koch, Galvan, 2008].

У себя на родине – в Восточной Азии – гармония не наносит вреда сельскому хозяйству. Однако в инвазионном ареале, прежде всего в Европе и Америке, она считается серьёзным вредителем плодоводства и виноделия: повреждает яблоки, груши, цитрусовые культуры и виноград [Branquart, Koch, 2010]. Массовое размножение гармонии на Кавказе может привести к снижению качества кавказских вин.

Наконец, если коровки будут скапливаться в зданиях, как это

происходит в других регионах [Koch, Galvan, 2008], то условия отдыха и лечения на курортах Северного Кавказа станут менее комфортными.

Перспективы исследований

Массовое размножение гармонии в ряде регионов Северного Кавказа указывает на то, что, возможно, её инвазионный ареал на юге России не ограничивается этой областью. Необходимо провести обследование колеоптерофауны примыкающих областей, чтобы определить границы ареала.

Гармония может оказать существенное влияние на структуру местных сообществ, поэтому повышается значимость мониторинга энтомофауны кавказского региона. Особенно важно следить за состоянием популяций местных божьих коровок и бабочек.

В настоящее время область, где встречаются особи формы *spectabilis*, соприкасается с областью, где таких особей нет. Очевидно, скоро произойдет гибридизация между популяциями, имеющими разное происхождение. Изучение этого процесса представляет интерес и с теоретической, и с практической точек зрения, так как известно, что скрещивание неродственных популяций гармонии иногда приводит к появлению более крупных и более плодовитых особей [Facon et al., 2011].

Наконец, важно определить экономический эффект от акклиматизации коровки – выяснить соотношение между прибылями и убытками. Возможно, этот опыт поможет в будущем правильно оценивать перспективы применения тех или иных биологических методов борьбы с вредителями.

Благодарности

Я глубоко признательна Александру Ивановичу Мирошникову (Сочинский национальный парк) за приглашение принять участие в изучении фауны

жесткокрылых российского Закавказья, Юрию Юлиановичу Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) за организацию финансирования поездки и Александру Александровичу Мохрину (ООО «ВИОТИ») за ценную информацию. Исследование частично поддержано грантом Президиума РАН «Живая природа» – «Инвазии».

Литература

- Белякова Н.А., Поликарпова Ю.Б. Акклиматизация *Harmonia axyridis* Pall. и *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. (Coleoptera, Coccinellidae) на черноморском побережье Кавказа // Вестник защиты растений, 2012. № 4. С. 43–48.
- Бугаева Л.Н., Игнатъева Т.Н., Новиков Ю.П., Кашутина Е.В. Проблемы защиты овощных культур поля органического земледелия // Информационный бюллетень Восточно-палеарктической региональной секции Международной организации по биологической борьбе с вредными животными и растениями. СПб: ВИЗР, 2011. № 42. С. 32–35.
- Захаров И.А., Блехман А.В. Популяционная генетика кокциnellид: старые и новые проблемы // В сб.: Эволюция, экология, биоразнообразие. Материалы конференции памяти Николая Николаевича Воронцова. М.: Издат. отдел. УНЦ ДО, 2001. С. 134–149.
- Коротяев Б.А. О распространении азиатской коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae) в равнинной части Краснодарского края (Россия) // Энтомологическое обозрение (в печати).
- Кузнецов В.Н. Дальневосточные кокциnellиды в Закавказье // Защита растений, 1988. Вып. 5. С. 19.
- Кузнецов В.Н. Жуки-кокциnellиды (Coleoptera, Coccinellidae) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1993. 334 с.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 272 с.
- Могилевич Т.А. Мои опыты с божьей коровкой *Harmonia axyridis* (Электронный документ) // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи. 2012. // (<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/ru/mogilev1.htm>). Проверено 8.06.2013.
- Орлова-Беньковская М.Я. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) в европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 75–82.
- Украинский А.С. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) на Северном Кавказе // Евроазиатский энтомологический журнал. 2013. № 12. С. 35–38.
- Украинский А.С., Шаповалов М.И. Семейство Coccinellidae – Божьи коровки. // В кн.: Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов) (Конспекты фауны Адыгеи, № 1) / Ред. А.С. Замотайлов, Н.Б. Никитский. Майкоп: Издательство Адыгейского государственного университета, 2010. С. 199–201.
- Branquart E., Koch R. *Harmonia axyridis* (insect) (Электронный документ) // Global Invasive Species Database. 2010. // (<http://www.issg.org/database/welcome/>). Проверено 15.8.2012.
- Brown P.M.J., Thomas C., Lombaert E., Jeffries D.L., Estoup A., Lawson Handley L.J. The global spread of *Harmonia axyridis*: distribution, dispersal and routes of invasion // BioControl, 2011. V. 56. № 4. P. 623–641.
- Facon B., Crespin L., Loiseau A., Lombaert E., Magro A., Estoup A. Can things get worse when an invasive species hybridizes? The harlequin ladybird *Harmonia axyridis* in France as a case study // Evolutionary Applications. 2011. V. 4. Issue 1. P. 71–88.

- Goetz D.W. Seasonal inhalant insect allergy: *Harmonia axyridis* ladybug // Current Opinion in Allergy and Clinical Immunology. 2009. V. 9. Issue 4. P. 329–333.
- Koch R.L. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control and nontarget impacts // Journal of Insect Science. 2003. V. 3. P. 1–16.
- Koch R.L., Galvan T.L. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis* // BioControl. 2008. V. 53. № 1. P. 23–35.
- Merkviladze M.Sh., Kvavadze E.Sh. List of ladybirds (Coleoptera, Coccinellidae) of Georgia // Proceedings of the Institute of Zoology. 2002. V. 21. P. 149–155.
- Nedvěd O., Kalushkov P., Fois X., Ungerová D., Rozsypalová A. *Harmonia axyridis*: six-legged alligator or lethal fugu? // Bulletin of West Palaearctic Regional Section of International Organization for Biological and Integrated Control of Noxious Plants and Animals. 2010. V. 58. P. 65–68.
- Pell J.K., Baverstock J., Roy H.E., Ware R.L., Majerus M.E.N. Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: a review of current knowledge and future perspectives // BioControl. 2008. V. 53. № 1. P. 147–168.
- Poutsma J., Loomans A.J.M., Aukema B., Heijerman T. Predicting the potential geographical distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model // BioControl. 2008. V. 53. № 1. P. 103–125.
- Ramsey S., Losey J.E. Why is *Harmonia axyridis* the Culprit in Coccinellid Biting Incidents? // American Entomologist. 2012. V. 58. № 3. P. 130–192.
- Roy H.E., Adriaens T., Isaac N., Kenis M., Onkelinx T., San Martin G., Brown P.M.J. Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds // Diversity & Distributions. 2012. V. 18. P. 717–725.
- Schlüter H. *Harmonia axyridis* 16.7.2012. Georgien Tiflis. Narikala Fortres und Umgebung. (Сообщение в базе данных) // Naturgucker.de. 2012. // (<http://naturgucker.de/natur.dll/EXEC>). Проверено 15.8.2012.
- Ukrainsky A.S., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions // Biological Invasions (in press).
- Zakharov I.A., Goryacheva I.I., Suvorov A. Mitochondrial DNA polymorphism in invasive and native populations of *Harmonia axyridis* // European Journal of Environmental Sciences. 2011. V. 1. № 1. P. 15–18.

PROPAGATION OF INVASIVE HARLEQUIN LADYBIRD *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) IN THE CAUCASUS AND POSSIBLE SOURCES OF INVASION

© 2014 Orlova-Bienkowskaja M.Ja.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, Leninskiy pr. 33, marinaorlben@yandex.ru

Invasive Harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) has become a dominant ladybird species in the Black Sea coast of Krasnodar Region, in the part of the Black Sea coast of Abkhazia and in the southern and northern foothills of the Greater Caucasus. Both light and dark specimens (form *succinea* and form *spectabilis*, respectively) occur in Ciscaucasia. But there were no dark specimens among 220 beetles, collected in Transcaucasia. This dramatic difference between the populations points to their different origin. Probably, Transcaucasian population appeared as a result of the intentional introduction in 1980s. And the Ciscaucasian populations appeared as a result of some later releases of beetles or as a result of spontaneous expansion of European invasive range. Propagation of this alien predator can cause declines of native Caucasian ladybirds and some butterflies. Besides, *H. axyridis* can become a serious pest of Caucasian fruit and wine production.

Key words: *Harmonia axyridis*, Harlequin ladybird, Multicolored Asian lady beetle Coleoptera, Coccinellidae, pest, invasion, the Caucasus.

ПАРАЗИТЫ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (АСТИНОПТЕРЫГИИ: ОДОНТОБУТИДАЕ) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ХОЗЯИНА

© 2014 Соколов С.Г., Протасова Е.Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
e-mail: sokolovsg@mail.ru

Поступила в редакцию 17.10.2013

Водоёмы города Мирного (Архангельская область РФ) и его окрестностей являются наиболее северными точками регистрации интродуцированного ротана. Получены первые сведения о паразитофауне ротана в этом регионе; обнаружены *Trichodina mutabilis*, *Goussia* sp., *Spiroucleus* sp. и личинка Nematoda gen. sp.

Ключевые слова: *Perccottus glenii*, *Trichodina mutabilis*, *Goussia*, *Spiroucleus*, паразиты, вселенец, граница ареала, Архангельская область.

Введение

Ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 – пресноводная рыба сем. Odontobutidae с широким евразийским ареалом. С исторической и зоогеографической точек зрения его ареал состоит из двух частей – нативной и приобретённой [Решетников, 2009]. Нативная часть ареала приходится на Юг Дальнего Востока России, Северо-Восточный Китай и Северную Корею [Никольский, 1956; Fauna Sinica..., 2008]. Приобретённая часть существенно больше нативной и охватывает Центральную и Восточную Европу и северную часть Азии от Урала до бассейна Верхнего Амура [Решетников, 2009]. Колонизация ротаном территорий, составляющих приобретённую часть ареала, проходила под влиянием неоднократных случайных или целенаправленных интродукций и последующего саморасселения. Далее всего на север этот вид проник в Европейской России. Здесь северная граница ареала ротана проходит по линии Санкт-Петербург – Мирный – Сыктывкар [Решетников, 2009]. При этом водоёмы города Мирного (Архангельская обл. РФ) и его

окрестностей являются наиболее северными точками регистрации ротана, как в приобретённой, так и нативной частях ареала. Первые сообщения о регистрации ротана в данном регионе появились в начале 2000-х гг. [Новосёлов, 2003; Шляпкин, Тихонов, 2003]. Авторы указывали эту рыбу для расположенного на территории г. Мирного оз. Плесцы. Предполагается, что ротана занесли в данное озеро рыбаки-любители или аквариумисты в середине 90-х годов XX столетия [Шляпкин, Тихонов, 2003]. К настоящему времени ротан известен из нескольких водоёмов в окрестностях города Мирного. В литературе имеются данные о морфологии, питании, возрастной структуре и соотношению полов ротана в оз. Плесцы [Новосёлов и др., 2005; Плюснина, 2005; Касьянов, Горшкова, 2012]. Задача настоящей публикации – изучение паразитофауны интродуцированного ротана в его наиболее северном местообитании.

Материал и методы

Материал собран 6 июня 2013 г. из стоячего водоёма (62°44'57.94" с. ш., 40°4'37.96" в. д.) вблизи дачного

Таблица. Паразиты ротана в водоёме Малое Конеево (Архангельская обл.), n=17 экз.

Паразиты	Локализация	Встречаемость, интенсивность инвазии
<i>Goussia</i> sp.	кишечник	5.9±5.7%, –
<i>Spironucleus</i> sp.	кишечник	23.5±10.3%, –
<i>Trichodina mutabilis</i>	жабры	41.2±11.9%, –
Nematoda gen. sp.	кишечник	5.9±5.7%, 1 экз.

посёлка Малое Конеево, расположенного в ~13 км западнее города Мирного (Архангельская обл. РФ). По опросным данным, в нём обитает ротан и серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch, 1772); последний вид стал редок и в 2013 г. ещё не вылавливался.

Методом полного паразитологического вскрытия обследовано 17 экз. ротана с абсолютной длиной тела 85–180 (медиана 105) мм. Для всех групп паразитов, кроме кокцидий, применены стандартные методы фиксации и окраски материала [Быховская-Павловская, 1985]. Кокцидий изучали по временным витальным препаратам под микроскопом AXIO Imager A1 с контрастом Номарского. Используются стандартные показатели заражённости хозяев – встречаемость с ошибкой выборочной доли (для всех групп) и интенсивность инвазии (только для многоклеточных паразитов).

Результаты и обсуждение

В исследованном водоёме у ротана обнаружены инфузория *Trichodina mutabilis* Kazubski et Migala, 1968 и три неопределённые до вида формы паразитов: *Goussia* sp., *Spironucleus* sp. и личинка Nematoda gen. sp. (Таблица). Кокцидии *Goussia* sp., собранные в ходе текущего исследования, имеют овальные двустворчатые спороцисты (6–8 × 5 мкм) с червеобразными спорозоитами и мелкозернистым остаточным телом. Для уточнения видовой принадлежности этих паразитов необходим дополнительный материал. У диплонад р. *Spironucleus* Lavier, 1936 надёжная видовая идентификация на уровне световой микроскопии невозможна. Зарегистрированная личинка нематод не определена до

вида из-за плохой сохранности материала.

Известно, что рыбы, находящиеся вблизи границ своего ареала, имеют обеднённую паразитофауну [Догель, 1958]. Данная закономерность была установлена на примере видов-хозяев нативной фауны. С паразитологической точки зрения хозяева-интродуценты находятся в иных условиях по отношению к хозяевам, входящим в аборигенную фауну. Они определяются как весомой ролью элемента случайности в формировании паразитофауны интродуцента (занос и натурализация специфичных видов, присутствие в реципиентных водоёмах близкородственных интродуценту видов рыб – как вероятностные события), так и нередко наблюдающейся абсолютной изолированностью популяций интродуцента в приобретённой части ареала. Кроме того, в отличие от видов нативной фауны, границы ареалов интродуцентов зачастую определяются не географическими и экологическими факторами, а всего лишь временем, прошедшим с момента интродукции. В таких случаях интродуцент на границах ареала может находиться в благоприятных для него условиях существования. В этой связи, особенности паразитофауны хозяина-вселенца, обитающего у границ своего распространения, требуют уточнения.

Это первое сообщение о паразитах интродуцированного ротана на северной границе ареала. Географическая широта (62° с. ш.), для которой получены обсуждаемые сведения, на 7° выше широты, по которой проходит северная граница нативной части ареала данного вида

[Решетников, 2009]. В исследованном водоёме паразитофауна ротана имеет невысокое видовое богатство. Тем не менее, оно сопоставимо с таковым, отмеченным у ротана в ряде водоёмов средней полосы европейской части России [Соколов и др., 2012] и более южных районов Восточной Европы [Kvach et al., 2013]. Инфузорию *T. mutabilis*, зарегистрированную у ротана в ходе текущего исследования, ранее неоднократно отмечали у этой рыбы в других районах приобретённой части ареала [Sokolov et al., 2013]. Этот паразит не имеет строгой приуроченности к определённой систематической группе рыб. Неидентифицированные до вида кокцидии р. *Goussia* Labbé, 1896 и дипломонады р. *Spiroucleus* тоже известны для интродуцированного ротана [Molnár, 2009; Соколов, Мошу, 2013; наши неопубликованные данные]. Видов, достоверно относимых к специфичным паразитам ротана, не отмечено, однако данное заключение условно, поскольку гостальность *Goussia* sp. и *Spiroucleus* sp. не известна. Пока не ясно, относятся ли все указанные выше паразитические организмы к аборигенной фауне обследованного водоёма или принесены ротаном из водоёма(ов)-донора. Тем не менее, основной итог проведённых исследований не оспорим – на северной границе своего распространения ротан не остаётся интактным в отношении паразитов.

Благодарности

Авторы благодарны А.П. Новосёлову (Северный филиал ПИНРО, гор. Архангельск) за помощь в организации полевых исследований. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Литература

- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 9–54.
- Касьянов А.Н., Горшкова Т.В. Изучение морфологических признаков у ротана *Perccottus glenii* (Perciformes, Eleotrididae), интродуцированного в водоёмы европейской части России // Сиб. экологич. журн. 2012. № 1. С. 81–86.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Новосёлов А.Н. К вопросу о появлении чужеродных видов рыб в бассейне Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера. Тез. докл. Междунар. конф. Сыктывкар: Изд-во Коми научного центра УО РАН, 2003. С. 61.
- Новосёлов А.П., Фефилова Л.Ф., Еловенко В.Н. Биологические параметры и питание ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877, случайно вселённого в оз. Плещеецкое (Архангельская область) // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. Второго Междунар. симп. по изучению инвазийных видов. Борок: ИБВВ РАН, 2005. С. 159–160.
- Плюснина О.В. Питание ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в северной части современного ареала (Архангельская и Вологодская области) // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. Второго Междунар. симп. по изучению инвазийных видов. Борок: ИБВВ РАН, 2005. С. 163–164.
- Решетников А.Н. Современный ареал рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. 2009. Т. 1. № 1. С. 17–27.

- Соколов С.Г., Мошу А.Я. Первые сведения о паразитах ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) в водоёмах Республики Молдова // Изв. Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3. С. 213–221.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н., Шедько М.Б. Паразиты ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae), интродуцированного в водоёмы европейской части России // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132. № 5. С. 477–492.
- Шляпкин И.В., Тихонов С.В. Распространение и биологические особенности ротана *Perccottus glenii* Dybowski в водоёмах Верхнего Поволжья // В сб.: Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Мат. Российско-Американского симп. по инвазийным видам. Борок: ИБВВ РАН, 2003. С. 203–204.
- Fauna Sinica: Ostichthyes, Perciformes (V), Gobioidae / Eds H. Wu, J. Zhong. Beijing: Science Press, 2008. 951 p. (in Chinese with English abstract and Latin name).
- Kvach Y., Drobinia O., Kutsokon Y., Hoch I. The parasites of the invasive Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Fam. Odontobutidae), with the first report of *Nippotaenia mogurndae* in Ukraine // Knowl. Managt. Aquatic Ecosys. 2013. Issue 409. № 5. P. 1–11.
- Molnár K. Kokcidium OTKA zárójelentése (электронный документ) // Halélősködő kokcidiumok előfordulásának, fejlődésének, fajlagosságának és kórtani hatásának vizsgálata. 2009. // (<https://www.otka-palyazat.hu/download.php?type=zarobeszamolok&projektid=62136>). Проверено 14.10.2013.
- Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N. A checklist of parasites of non-native populations of the fish rotan *Perccottus glenii* (Odontobutidae) // J. Appl. Ichthyol. 2013. V. 29. № 6. (in press). doi: <http://dx.doi.org/10.1111/jai.12281>.

**PARASITES OF INTRODUCED ROTAN
PERCCOTTUS GLENII (ACTINOPTERYGII:
ODONTOBUTIDAE) AT THE NORTHERN BORDER
OF HOST RANGE**

© 2014 Sokolov S.G., Protasova E.N.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia;
e-mail: sokolovsg@mail.ru

The water bodies of the city of Mirny and its environs (Arkhangelsk oblast, Russian Federation) are the most northern sites of record for introduced rotan. The first data on rotan parasite fauna in this region are presented; the species *Trichodina mutabilis*, *Goussia* sp., *Spiroucleus* sp. and larvae of Nematoda gen. sp. were found during the investigation.

Key word: *Perccottus glenii*, *Trichodina mutabilis*, *Goussia*, *Spiroucleus*, parasites, invader, range border, Arkhangelsk oblast.