

INSS 1996–1499

2014 №4



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

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

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN – 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

Главный редактор
академик РАН Дгебуадзе Юрий Юлианович

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

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

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

Тематика журнала

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

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

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

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

Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.

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

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

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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Баженов Ю.А., Павленко М.В., Кораблёв В.П., Кардаш А.И.</i> Современное распространение полевой мыши (<i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771) в Восточном Забайкалье: новые находки в зоне дизъюнкции ареала	2
<i>Бурда Р.И., Голивец М.А., Петрович О.З.</i> Чужеродные виды во флоре природно-заповедного фонда равнинной части Украины	10
<i>Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л.</i> Факторы морфологического разнообразия краниометрических признаков американской норки (<i>Neovison vison</i>)	30
<i>Савельев А.П., Шар С., Скопин А.Е., Отгонбаатар М., Соловьёв В.А., Путинцев Н.И., Лхамсүрэн Н.</i> Полуводные млекопитающие – вселенцы Убсунурской котловины (распространение и экологические векторы натурализации)	55
<i>Семенченко В.П., Сон М.О., Новицкий Р.А., Квач Ю.В., Панов В.Е.</i> Чужеродные макробеспозвоночные и рыбы в бассейне реки Днепр	76
<i>Сёмин В.Л., Коваленко Е.П., Савикин А.И.</i> <i>Aracia</i> sp. (Polychaeta: Sabellidae) из дельты р. Дон	97

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771) В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ: НОВЫЕ НАХОДКИ В ЗОНЕ ДИЗЬЮНКЦИИ АРЕАЛА

© 2014 Баженов Ю.А.^{1,2}, Павленко М.В.³,
Кораблёв В.П.³, Кардаш А.И.⁴

¹ Государственный природный биосферный заповедник «Даурский», Забайкальский край, с. Нижний Цасучей, 674480

² Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, 672014, uran238@ngs.ru

³ Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, 690022, mv_pavlenko@mail.ru

⁴ Читинская противочумная станция Роспотребнадзора, Чита, 672014

Поступила в редакцию 12.11.2013

Представлены материалы по новым находкам полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в Забайкалье – в пределах территории, являвшейся ранее зоной дизъюнкции ареала этого вида (в бассейнах рек Онон и Ингода). Рассматриваются возможные варианты появления вида на этой территории, из которых наиболее вероятным считаем завоз вида из бассейна р. Аргунь с грузом сельхозпродукции в низовья р. Онон или верховье р. Шилка. В настоящее время полевая мышь – обычный вид пойменного кустарникового биотопа в низовьях рек Ингода и Онон.

Ключевые слова: полевая мышь (*Apodemus agrarius*), Восточное Забайкалье, инвазия, дизъюнкция ареала.

Введение

Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) – широко распространённый в Палеарктике и местами многочисленный вид грызунов, относящийся к группе агрофилов [Карасёва, Тоцигин, 1993; Тупикова и др., 2000]. Ареал вида представлен двумя обширными изолированными массивами – Европейско-Сибирско-Казахстанским и Дальневосточно-Китайским [Карасёва, 1979], что является примером классической европейско-восточноазиатской дизъюнкции [Матюшкин, 1976], приуроченной к аридным и горным районам Внутренней Азии. В России указанная дизъюнкция ареала полевой мыши приходится на Забайкалье (Республика Бурятия и Забайкальский край).

В последние десятилетия отмечено расширение ареала вида, которое в значительной мере связано с влиянием хозяйственной деятельности человека

[Карасёва и др., 1992; Тихонова и др., 1992; Тупикова и др., 2000; Костенко, 2000].

Целью нашего сообщения является описание современного распространения полевой мыши в Забайкалье на основе новых находок.

Материалы и методы

Представленный в работе материал получен в ходе совместных экспедиций сотрудников Даурского биосферного заповедника и Биолого-почвенного института ДВО РАН, а также при регулярных учётах грызунов, проводимых Читинской противочумной станцией (ПЧС) в степных и лесостепных районах Забайкальского края.

Результаты и обсуждение

Впервые полевая мышь в Забайкалье отловлена в 1948 г. в пади Верхний Калтан (15 км к юго-западу от

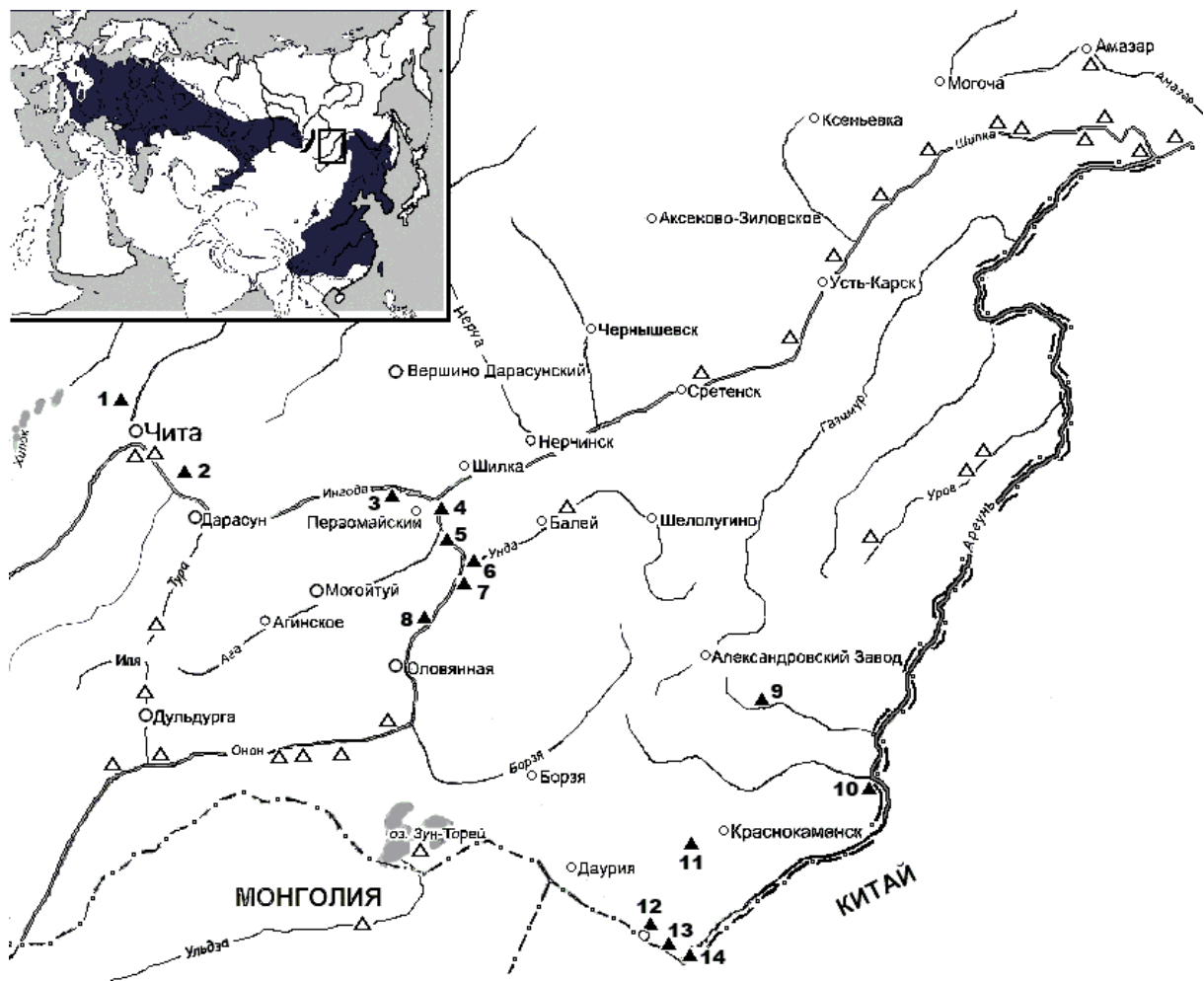


Рис. 1. Распространение полевой мыши в Восточном Забайкалье. Места отловов мелких млекопитающих в пойменных кустарниковых биотопах в 1999–2013 гг.: полевая мышь обнаружена (закрашенные треугольники) и не обнаружена (пустые треугольники). Номера локалитетов как в таблице 1. Карта мирового ареала по: [<http://www.sevin.ru/vertebrates/>]

с. Соктуй-Милозан) зоологом Хохловым [Липаев и др., 1957]. Позднее и до недавнего времени известные науке места обитания полевой мыши в регионе ограничивались поймой р. Аргунь в степной зоне региона вдоль государственной границы с Китаем [Липаев и др., 1957; Некипелов, 1960].

За период с 1999 по 2013 г. полевая мышь отловлена нами в Забайкалье далеко за пределами поймы Аргуни (табл. 1, рис. 1). Находки этого вида в бассейне Аргуни на сельскохозяйственно освоенных землях Забайкальского и Краснокаменского районов Забайкальского края были сделаны во время учётных отловов, проводимых Читинской ПЧС (точки 11–14). Следует отметить, что, несмотря на постоянные

учёты в районах указанных находок, полевые мыши регистрировались не ежегодно. В ходе экспедиционных кратковременных выездов по 1 экземпляру рассматриваемого вида были отловлены также в Приаргунском (точка 10) и Александрово-Заводском районах (точка 9). Указанные местонахождения полевой мыши относятся к степным районам бассейна р. Аргунь, но удалены от поймы этой реки до 50–70 км.

За пределами степного Приаргунья до наших отловов имелось лишь два малоинформативных указания на находки полевой мыши в Забайкальском крае. В числе 19 видов грызунов и зайцеобразных, отлавливавшихся в антропогенных станциях

Таблица 1. Места находок и численность полевой мыши в Забайкалье в 1999–2013 гг.

№	Место отлова (локалитет)	<i>n</i>	Год	Биотоп	Показатель численности (особей / 100 ловушко-суток)	Число ловушко/ суток
1	Читинский р-н, руч. Тыргывкен (приток р. Читы), 7 км западнее с. Верх- Чита	1	2012	Пойменные кустарники	0.1	1440
2	Читинский р-н, лев. берег р. Ингоды, пос. Новокручининский	1	2013	Пойменные кустарники	0.5	200
3	Шилкинский р-н, прав. берег р. Ингоды, 3 км западнее с. Красноярово	8	2013	Пойменные кустарники	7.4	108
4	Шилкинский р-н, лев. берег р. Онон в 6 км от устья	1	2013	Пойменные кустарники	1.9	53
5	Шилкинский р-н, лев. берег р. Онон, 6 км восточнее устья р. Аги	2	2012	Пойменные кустарники	1.9	52
6	Балейский р-н, лев. берег р. Унды в 2 км от впадения в Онон	1	2009	Пойменные кустарники	2.9	35
7	Граница Балейского и Оловянинского районов, прав. берег р. Онон, 10 км севернее с. Караксар	1	2004	Пойменные кустарники	2.5	40
8	Могойтуйский р-н, лев. берег р. Онон, 4 км севернее с. Нуринск	2	2013	Пойменные кустарники	4.0	50
9	Александрово- Заводский р-н, руч. Булдурутуй (приток р. Верхняя Борзя), 3 км севернее с. Савво-Борзя	1	2013	Пойменные кустарники	5.0	20
10	Приаргунский р-н, пос. Приаргунск	1	2006	Кустарники на залежах у лесополюс	5.0	20

11	Краснокаменский район, с. Соктуй-Милозан	2	1999	Поля	2	100
		13	2001	Поля	13	100
		1	2002	Поля	1	100
12	Забайкальский р-н, пос. Забайкальск	1	2010	Окраина поселка, дачи	1	100
13	Забайкальский р-н, 14 км восточнее пос. Забайкальск	1	1999	Поля	1	100
		8	2002	Поля	8	100
14	Забайкальский р-н, с. Абагайтуй	2	2006	Поля	2	100

в Борзинском районе в 1986–1988 гг., указана и полевая мышь [Пузанский, 1990]. Согласно карте в обзорной работе Е.В. Карасёвой и др. [1992] за пределами долины Аргуни указано лишь одно местонахождение рассматриваемого вида – на р. Шилка (предположительно в Нерчинском районе). К сожалению, более детальная информация по этим находкам отсутствует.

В нижнем течении р. Онон на его правом берегу в 10 км севернее с. Караксар (граница Бaleyского и Оловянинского районов, точка 7) в сентябре 2004 г. нами была добыта взрослая самка полевой мыши (рожавшая, с 11 плацентарными пятнами) [Павленко и др., 2007]. В ходе экспедиций в последующие годы (2009, 2012, 2013) полевая мышь отловлена ещё в 4 местах по берегам нижнего течения р. Онон (точки 4–8) и в 1 месте в низовье Ингоды (точка 3). Экземпляры мышей из этих 6 локалитетов были отловлены в пойменных густых прирусловых зарослях кустарников (ивняк, яблоня ягодная, шиповник), окаймляющих речные протоки и участки лугов.

В 2012 и 2013 гг. противочумной службой отловлено по 1 экземпляру полевой мыши в бассейне р. Ингоды в пределах Читинского района (точки 1–2). Следует подчеркнуть, что ни нами, ни другими исследователями полевая мышь в долине р. Ингоды в районе крупнейшего узлового транспортного пункта – г. Читы не регистрировалась, хотя отловы мелких млекопитающих

проводятся здесь более или менее регулярно. Недавние находки, скорее всего, связаны с расселением мыши вверх по долине Ингоды из низовья этой реки, где численность вида, судя по нашим отловам, в настоящее время высокая (табл. 1). Совместно с полевой мышью в пойменных кустарниках нижних течений рек Онон и Ингода нами отловлены следующие виды грызунов: полёвка Максимовича (*Microtus maximowiczii* Schrenk, 1859), красная полёвка (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779), восточноазиатская мышь (*Apodemus peninsulae* Thomas, 1907), серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) и сибирский бурундук (*Tamias sibiricus* Laxmann, 1769). Доля полевой мыши от всех добытых млекопитающих составила 37% (точки 3–6, 8).

Места находок полевых мышей в долинах рек Онон и Ингода крайне интересны, поскольку относятся к зоне дизъюнкции обширного ареала этого вида. Учитывая, что находки в долине Онона и в низовье Ингоды сделаны в процессе кратковременных исследований мелких млекопитающих (отловы за 1 ночь) при значительной доле вида среди отловленных грызунов, можно считать, что полевая мышь входит в состав доминирующих видов в пойменном сообществе нижнего течения этих рек, и, вероятно, верхнего течения реки Шилки. В то же время, в среднее течение р. Онон полевая мышь, видимо, ещё не проникла, так как отсутствует в наших отловах зверьков в районах населённых пунктов:

Усть-Борзя, Нижний Цасучей, Кубухай, Большевик, устье р. Или (рис. 1).

Поднимая вопрос о возможных путях проникновения полевой мыши в долины рек Онон и Ингода, следует рассмотреть распространение этого вида в соседних с Забайкальским краем регионах. На западе Забайкалья (Республика Бурятия) полевая мышь отсутствует [Борисова и др., 2001]. Восточный край западного массива ареала проходит в Предбайкалье (включая о. Ольхон), где это редкий вид с ограниченным ареалом [Тимошенко, Липин, 1988; Дурнев и др., 1996]. Для Северо-Восточного Китая полевая мышь указывается как обычный и широко распространённый вид, в частности, во Внутренней Монголии отмечена по Хайлару (Аргуни) и в районе Трёхречья [Yiching et al., 1986; Yongzu et al., 1997]. Современная информация о распространении, численности и экологии вида в соседних районах Монголии недостаточна [Clark, Munkhbat, 2006]. Ранее полевая мышь была известна на крайнем востоке Монголии в предгорьях Большого Хингана [Соколов, Орлов, 1980]. В приграничном с Россией монгольском заповеднике «Монгол Дагуур» полевая мышь не отмечена [Цэвээнмядаг, 2003]. Не известен этот вид и в южных приграничных с Монголией территориях в районе Даурского (наши данные) и Сохондинского заповедников [Ушакова, 2011], федерального заказника Цасучейский бор (наши данные).

Для объяснения находок полевой мыши в долине р. Онон и Ингода можно выдвинуть несколько гипотез. Предположение о давнем проникновении вида и длительном существовании локальной популяции, на наш взгляд, вряд ли может иметь место, так как степи Юго-Восточного Забайкалья относятся к наиболее хорошо изученным районам страны в отношении фауны мышевидных грызунов благодаря работе противочумной службы

[Карасёва и др., 1992; Карасёва, Тошигин, 1993]. В большинстве мест Забайкалья, где до начала 1990-х гг. проводились регулярные сборы грызунов, полевая мышь не найдена [Карасёва и др., 1992]. Единственная точка на р. Шилка указана на карте в работе Е.В. Карасёвой с соавторами [1992], но по работам зоологов, непосредственно работавших в Забайкалье, она нам не известна.

Вторая гипотеза – естественное расселение полевой мыши на запад из Амуро-Уссурийской части ареала. В данном случае можно выделить два основных варианта: с р. Амур вверх по р. Шилке и из степной части долины р. Аргунь через Онон-Аргунское междуречье. Первый вариант – маловероятен, так как малонаселённость и отсутствие пойменных биотопов на многих таёжных участках нижнего течения р. Шилки должны препятствовать проникновению вида. Кроме того, полевая мышь лишь недавно проникла до самых верховий Амура [Бобров и др., 2008]. Не был обнаружен этот вид и в ходе нашей экспедиции 2012 г. в долине нижней половины течения этой реки (рис. 1). В пойменных биотопах, сходных с теми, которые заняла полевая мышь в низовье Онона и Ингоды, здесь обитает преимущественно восточноазиатская мышь. Естественное расселение полевой мыши из степной поймы р. Аргунь могло иметь место с большей вероятностью. Обсуждая возможное расселение вида из восточного, Амуро-Уссурийского, массива ареала, следует отметить, что два из добытых нами на р. Онон экземпляров полевой мыши (из окрестностей Караксара и Приаргунска, точки 7 и 10) были исследованы генетически (кариотипированы и секвенирована последовательность гена цитохрома b митохондриальной ДНК). По своим признакам, как характеристикам кариотипа, так и гаплотипической принадлежности, они относятся к дальневосточной группе [Павленко и др., 2007; Sakka et al., 2010].

Третья гипотеза – случайный завоз полевой мыши железнодорожным или автомобильным транспортом. Первоначальный завоз мог произойти как по Транссибирской магистрали, так и по идущей вдоль неё автотрассе М 58 в район нижнего течения Ингоды или верхнего течения Шилки со стороны Амурской области, либо со стороны верхнего течения Аргуни. Последний вариант представляется наиболее вероятным. В последние десятилетия нижнее течение Онона и верховья Шилки – одни из немногих районов выращивания зерновых в Забайкальском крае. Случайный завоз этого вида с грузом зерна или иной сельхозпродукции из наиболее земледельчески освоенного района Забайкальского края (степное Приаргунье) с постоянной устойчивой популяцией полевой мыши очень вероятен. Завозу, скорее всего, благоприятствовало и естественное расселение мыши в степной зоне бассейна Аргуни.

Экспедиционные поездки были проведены при поддержке грантов РФФИ (№ 12-04-100047-к) и ДВО РАН (№№ 12-III-Д-06-007, 13-III-Д-06-016).

Литература

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

Борисова Н.Г., Абрамов А.В., Старков А.И., Бороньева Г.И., Дагдунова А.А. Фауна млекопитающих Республики Бурятия // В сб.: Фауна и экология млекопитающих Забайкалья. Труды Зоологического института РАН / Ред. А.В. Абрамов, Н.Г. Борисова. СПб.: ЗИН РАН, 2001. Т. 288. С. 3–95.

Дурнев Ю.И., Мельников Ю.И., Бояркин И.В., Книжин И.Б., Матвеев А.Н., Медведев Д.Г., Рябцев В.В., Самусенок В.П., Сониная М.В. Редкие и малоизученные позвоночные животные Предбайкалья. Иркутск: Изд-во

Иркутского госуниверситета, 1996. 288 с.

Карасёва Е.В. Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) // В сб.: Медицинская териология / Ред. В.В. Кучерук. М.: Наука, 1979. С. 194–203.

Карасёва Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в его разных частях // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 6. С. 106–115.

Карасёва Е.В., Тошигин Ю.В. Грызуны России: Образ жизни, значение в народном хозяйстве, методы изучения и контроль численности. М.: ИЭМиЭЖ, 1993. 166 с.

Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.

Липаев В.М., Дубовик И.М., Дубовик В.И., Бусоедова Н.М. Грызуны поймы реки Аргуни // Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока. 1957. Т. 16. С. 39–55.

Матюшкин Е.Н. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 9. С. 1277–1291.

Некипелов Н.В. Распространение млекопитающих в Юго-Восточном Забайкалье и численность некоторых видов // Биологический сборник. Иркутск: ИГУ. 1960. С. 3–48.

Павленко М.В., Кораблёв В.П., Картавцева И.В., Кардаш А.И. Изменение границ ареала полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (Rodentia, Muridae) в Забайкалье: новые находки из зоны дизъюнкции и их генетическая характеристика // В сб.: Природоохранное сотрудничество Читинской области (Российская Федерация) и автономного района Внутренняя Монголия (КНР) в трансграничных экологических регионах: Материалы конференции.

- Чита: Экспресс-издательство, 2007. С. 260–264.
- Пузанский В.Н. Численность мелких млекопитающих в лесостепи юго-восточного Забайкалья // В сб.: Материалы V съезда Всесоюзного териологического общества АН СССР / Ред. Н.Н. Воронцов и др. М., 1990. Т. 1. С. 297–298.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1980. 103 с.
- Тимошенко А.Ф., Липин С.И. Полевая мышь в хозяйственных ландшафтах Предбайкалья // В сб.: Проблемы экологии Предбайкалья: III Всесоюзная конференция: Тезисы докладов. Иркутск, 1988. С. 102.
- Тихонова Г.Н., Карасёва Е.В., Богомоллов П.Л. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30–40 лет // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: Наука, 1992. С. 301–322.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 4. С. 480–494.
- Ушакова М.С. Мелкие млекопитающие // В сб.: Кадастр животного мира юга Восточного Забайкалья: Труды Сохондинского заповедника / Ред. Е.Э. Малков. Чита: Экспресс-издательство, 2011. 76 с.
- Цэвээнмядаг Н. Наземные позвоночные заповедника «Монгол Дагуур» // Наземные позвоночные Даурии: Сборник научных трудов государственного природного биосферного заповедника «Даурский» / Ред. В.Е. Кириллук. Чита: Поиск, 2003. Вып. 3. С. 33–43.
- Clark E.L., Munkhbat J. Mongolian red list of mammals. Regional red list series / Eds S. Dulamtseren, J.E. Baillie, N. Batsaikhan, R. Samiya, M. Stubbe. Vol. 1. Zoological Society of London. London, 2006. 165 p.
- Sakka H., Quéré J.P., Kartavtseva I., Pavlenko M., Chelomina G., Atopkin D., Bogdanov A., Michaux J. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Quaternary climatic changes in their genetic structure // Biological Journal of the Linnean Society. 2010. V. 100. N 4. P. 797–821.
- Yiching M., Jizhen Ch., Chengzhao T. et al. Mammals of Heilongjiang Province. (Fauna Heilongjiangica). Harbin: Heilongjiang Sci. and Technol. Press., 1986. 250 p. + 16 pls. (In Chinese).
- Yongzu Zh. et al. Distribution of mammalian species in China. China Forestry Publishing House, 1997. 280 p.

THE CURRENT DISTRIBUTION OF THE STRIPEDFIELD MOUSE (*APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771) WITHIN THE EASTERN TRANSBAIKALIA: NEW FINDINGS IN THE DISJUNCTION AREA

© 2014 Bazhenov Yu.A.^{1,2}, Pavlenko M.V.³,
Korablev V.P.³, Kardash A.I.⁴

¹ State Nature Biosphere Reserve «Daursky», Zabaikalsky kray, Nizhny Tsasuchey, 674480,
e-mail: uran238@ngs.ru

² Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch of the Russian Academy
of Sciences, Chita, 672014

³ Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 690022, mv_pavlenko@mail.ru

⁴ Chita plague control station, Chita, 672003

Materials on the new findings of striped field mouse (*Apodemus agrarius*) within the Transbaikalia are presented. Earlier, the territory in the basins of the rivers Onon and Ingoda was the area of the species range disjunction. Some possible options for the appearance of striped field mouse in this territory are discussed. We consider the delivery of the species from the Argun River basin with a cargo of agricultural products to the lower reaches of the river Onon or the upper reaches of the river Shilka as the most likely event. Currently, striped field mouse is a common species of floodplain shrub in the lower reaches of the rivers Onon and Ingoda.

Key words: striped field mouse (*Apodemus agrarius*), Eastern Transbaikalia, invasion, disjunction area.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ПРИРОДНО-ЗАПОВЕДНОГО ФОНДА РАВНИННОЙ ЧАСТИ УКРАИНЫ

© 2014 Бурда Р.И., Голивец М.А., Петрович О.З.

Институт эволюционной экологии НАН Украины,
Научный центр экомониторинга и биоразнообразия мегаполиса НАН Украины,
Украина, 03143, г. Киев-143, ул. Академика Лебедева, 37,
rayburda@mail.ru, marina.golivets@gmail.com, petrovych.o@gmail.com

Поступила в редакцию 20.08.2013

Приведён анализ адвентивной фракции флор 23 особо охраняемых природных территорий в составе 2 биосферных, девяти отделений 5 природных заповедников и 12 национальных природных парков, расположенных в четырёх природных зонах на равнинной части Украины. Таксономическое разнообразие фракции составляют 484 вида из 278 родов и 72 семейств (около 60% отмеченных в стране). Выявлены значительные отклонения в таксономической и типологической структуре фракции антропофитов от аборигенной флоры. Распределение чужеродных видов растений в пространстве соответствует общебиологической закономерности: редкие виды представлены в значительном количестве, меньшее их число имеют среднюю степень постоянства, а повсеместно распространённые виды редки. Этим обстоятельством определяются низкие значения коэффициента сходства-различия адвентивной фракции изученных флор. Однако дендрит сходства-различия демонстрирует почти полное зональное различие изученных флор. Исключения составляют флоры некоторых объектов своеобразной функционально-территориальной структуры. Высказываются сомнения относительно эталонной ценности флор природно-заповедного фонда Украины.

Ключевые слова: адвентивная фракция флоры, чужеродные виды растений, природно-заповедный фонд, фитоинвазии, Украина.

Введение

Естественный процесс миграции растений обеспечивает континуальность и дискретность растительного покрова. В случае антропогенных миграций изменены все или отдельные обязательные составляющие процесса (принимающая экосистема, вид-вселенец и вектор переноса), явление убыстряется и принимает глобальный характер.

Интенсивность и скорость заноса и увеличения численности особей таковы, что ареалы множества видов, расширяясь, становятся плюрирегиональными. Быстрая адаптация вновь

образовавшихся местных популяций антропофитов¹ приводит к повсеместному, независимо от фитоценологических условий распространению биогеографически чужеродных видов. Априори, именно повсеместности этого явления могут противостоять особо охраняемые природные экосистемы, степень антропогенной трансформации которых в идеале ограничивается изоляцией.

В Украине особо охраняемые природные территории отнесены к природно-заповедному фонду (далее ПЗФ). Это отдельные участки территории, акватории и воздушное пространство над ними с природными

¹ Термины «антропофиты», «адвентивные виды» и «чужеродные виды» в данной статье использованы как синонимы, хотя они могут иметь неоднозначную трактовку в научной литературе.

комплексами, имеющими особую природоохранную, научную, эстетическую, рекреационную и другую ценность. Участки ПЗФ выделены с целью сохранения природного разнообразия ландшафтов, генофонда животного и растительного мира, поддержания общего экологического баланса и обеспечения фонового мониторинга окружающей природной среды (Закон України «Про природно-заповідний фонд України», 1992). Этим законом предусмотрено наличие зоны с абсолютно заповедным режимом охраны как обязательной составляющей в функционально-территориальной структуре трёх высших категорий объектов ПЗФ: биосферный заповедник (далее БЗ), природный заповедник (далее ПЗ) и национальный природный парк (далее НПП). В Кадастре ПЗФ Украины на 01.01.2013 г. 70 объектов этих категорий: БЗ – 4, ПЗ – 19 и НПП – 47.

В силу исторических причин система особо охраняемых природных территорий Украины формировалась поэтапно. Усовершенствование системы ПЗФ продолжается, теперь уже в рамках национальной экологической сети, с учётом принципов сплошной охраны и полифункциональности. Преимущественное большинство отобранных для исследования объектов ПЗФ создано на базе ранее существовавших особо охраняемых территорий иных категорий, или же они включили таковые в свой состав. Поэтому точно определить продолжительность режима особой охраны анализируемых флор не просто. Особенностью ПЗФ на равнинной части Украины является также значительное различие по площади его объектов. Площади особо охраняемых территорий в ранге трёх высших категорий ПЗФ составляют от нескольких сотен гектаров (участки степных ПЗ) до десятков тысяч гектаров (БЗ зоны степей, НПП зоны смешанных лесов, некоторые НПП в лесостепи, а также НПП в Черноморско-Азовской приморской полосе). Наибольший в

Украине и второй по площади в Европе НПП – Подольские Товтры. Впрочем, 57% территории этого НПП принадлежит к землям сельскохозяйственного типа природопользования, а 16% его древесных насаждений занимают культурные сообщества. Наличие в структуре ПЗФ древесных культурных фитоценозов из неаборигенных видов, достигших возраста плодоношения, – их третья особенность. В черте некоторых НПП остаются населённые пункты. К четырём специфическим чертам ПЗФ необходимо добавить также сильную степень хозяйственной освоенности окружающих угодий, их интенсивное использование, и как результат – фрагментированный характер оставшихся природных или близких к ним сообществ. Флоры агрофитоценозов, например, представлены на 68–72% территории, их формирование продолжается несколько тысячелетий. Видовое богатство не превышает 20% флоры Украины, таксономический состав упрощён, зато участие чужеродных видов составляет 54%. За 80 лет [Неіченко, 1927] число чужеродных видов на полях достигло 512, из которых свыше 14% распространены во всех природных зонах. ПЗФ занимает около 5% территории, время резервации не превышает 120 лет. Видовое богатство этого типа флор составляет в целом не менее 85% флоры Украины, таксономический состав репрезентативен последней. Отмеченные черты ПЗФ, безусловно, способствуют антропогенным миграциям растений.

Полные описания флоры с приведением таксономических списков опубликованы для всех БЗ, большинства ПЗ и ряда НПП. Поскольку Указы о создании многих НПП и некоторых отделений ПЗ изданы в последнее десятилетие, уточнение их границ и организация территории продолжают, а флористические списки пересматриваются и в конечном варианте не опубликованы. Наблюдения за чужеродными видами в рамках

Летописи природы научными сотрудниками в объектах ПЗФ проводятся эпизодически, в основном, ограничиваясь регистрацией наличия или появления вида. Характеристика адвентивной фракции флоры дана лишь для нескольких объектов ПЗФ упомянутых категорий. Тем не менее, отдельные сведения и конкретные факты, свидетельствующие о распространении антропофитов в пределах БЗ, ПЗ и НПП, публикуются постоянно.

Существующая система ПЗФ, создание и поддержание которой мотивировано необходимостью сохранения генофонда и в целом автохтонного биоразнообразия экосистем, превентивную роль в предотвращении распространения чужеродных видов растений не выполняет [Бурда, 2007б; Burda, 2013]. Однако объекты ПЗФ являются отличными моделями в изучении влияния чужеродных видов на биосистемы разного уровня организации. Информация о степени распространения чужеродных видов в ПЗФ важна для выявления угрозы их эталонной ценности, закономерностей динамики антропогенных миграций и определения фонового биологического загрязнения. Она актуальна для мониторинга и оценки экологических угроз, рисков и экономического ущерба от фитоинвазий.

Цель данной статьи – определить участие чужеродных видов во флорах ПЗФ четырёх природных зон на равнинной части Украины, и на основе сравнительного анализа таксономической и типологической структуры их адвентивной фракции наметить возможные угрозы и риски для сохранения биоразнообразия.

Материал и методы

В пределах материковой равнинной Украины расположены 3 БЗ, 11 ПЗ с 17 участками (Украинский степной и Луганский ПЗ кластерного типа с 4-я отделениями каждый) и 30 НПП. Для установления степени устойчивости

флор к вторжению видов-вселенцев в качестве объектов исследования среди них подобраны флоры 23 объектов. Подбор обусловлен наличием опубликованных списков флор, как и равномерным их расположением во всех четырёх природных зонах в пределах равнинной Украины. В таблице 1 они перечислены по природным зонам в направлении с запада на восток. Общие сведения почерпнуты из книги о разнообразии фитобиоты БЗ, ПЗ и НПП [Фіторізноманіття..., 2012]. Для анализа флор в настоящем исследовании использованы методы сравнительной флористики.

Для сравнения выбраны: видовое разнообразие адвентивной фракции флоры, её таксономическая и типологическая структура, равномерность пространственного распределения чужеродных видов - степень их постоянства по признаку «наличие – отсутствие» в изучаемых флорах.

Видовой состав флоры отдельных объектов ПЗФ и её адвентивной фракции установлены по общедоступным публикациям и, частично, по собственным наблюдениям. Источниками конкретной флористической информации для отдельных объектов являлись: Шацкий НПП [Шацкий..., 2004], Деснянско-Старогутский НПП [Панченко, 2005; Панченко, Мосякін, 2005], Яворивский НПП [Яворівський..., 2008], Подольские Товтры НПП [Новосад та ін., 2009], Голосеевский НПП [Бурда, 2007а], Ичнянский НПП [Бурда, Нестеренко, 2007], Каневский ПЗ [Нечитайло та ін., 2002; Чорна та ін., 2006; Абдулоєва та ін., 2009], ПЗ Михайловская целина (в старых его границах) [Український..., 1998], НПП Гомильшанские леса [Літопис... «Гомільшанські ліси», 2009], НПП Бугский Гард [Літопис ... «Бузький Гард», 2012], ПЗ Еланецкая степь [Літопис ... «Сланецький степ», 2012], БЗ Аскания-Нова [Веденьков, 1989], НПП Святые Горы [Бурда и др., 1997], ОУСПЗ Меловая флора,

Таблица 1. Общие сведения об анализируемых флорах объектов ПЗФ

Зона, объект ПЗФ	Видовое разнообразие флоры			Площадь, га	Год образования *
	Адвентивная фракция		Всего, видов		
	видов	%			
Зона смешанных лесов					
Шацкий НПП	107	12	862	32830.0	1983 (1974)
Деснянско-Старогутский НПП	126	16	798	16215.1	1999 (1970)
Зона широколиственных лесов					
Яворивский НПП	80	11	711	7108.0	1998 (1996)
Подольские Товтры НПП	273	18	1506	261316.0	1996 (1970)
Зона лесостепи					
Голосеевский НПП	154	15	1000	4525.5	2007 (1972)
Каневский ПЗ	145	14	1039	2027.0	1968 (1923)
Ичнянский НПП	71	11	673	9665.8	2004 (1972)
Михайловская целина ПЗ	51	10	531	882.9	1928
Гомильшанские леса НПП	157	20	811	14314.8	2004 (1929)
Зона степей					
Бугский Гард НПП	88	13	704	6138.1	2009 (1988)
Еланецкая степь ПЗ	66	14	488	1675.7	1996
Аскания-Нова БЗ	121	24	509	33307.6	1983 (1898)
ОУСПЗ** Каменные могилы	39	8	468	389.2	1927
ОУСПЗ Хомутовская степь	76	13	604	1030.4	1926
ОЛПЗ*** Провальская степь	62	9	729	587.5	1975
Святые Горы НПП	106	14	781	40448.0	1997 (1963)
ОУСПЗ Меловая флора	39	8	490	1134.0	1988
ОЛПЗ Станично-Луганское	71	11	631	498.0	1968
ОЛПЗ Стрельцовская степь	45	8	556	1036.5	1923
Черноморско-Азовская приморская полоса степной зоны					
Дунайский БЗ	161	17	950	50252.9	1998 (1964)
Азово-Сивашский НПП	143	22	659	52154.0	1993 (1923)
Приазовский НПП	188	18	1060	78126.9	2010 (1974)
Меотида НПП	137	21	643	20720.9	2009 (1927)

Примечание. * Приведён год присвоения указанной категории, а в скобках – год первоначального введения режима особой охраны на всей территории или её части.

** ОУСПЗ – отделение Украинского степного ПЗ. *** ОЛПЗ – отделение Луганского ПЗ.

Каменные могилы, Хомутовская степь [Український..., 1998], ОЛПЗ Станично-Луганское, Провальская степь, Стрельцовская степь [Кондратюк и др., 1988], Дунайский БЗ [Дубина та

ін., 2003], Азово-Сивашский НПП [Шеляг-Сосонко та ін., 1998], Приазовский НПП [Коломійчук, Яровий, 2011], НПП Меотида [Глухов и др., 2010].

Анализировался окончательный сводный список чужеродных видов флор БЗ, ПЗ и НПП, оформленный в матричной таблице в программе Microsoft Office Excel 2007. В типологическом анализе использованы категории видов, принятые в издании «Екофлора України» [2000]. По времени заноса: археофиты – занесены до XV в., кенофиты – в промежутке между XV и XX веками, неофиты – после XV в. до Первой мировой войны, эунеофиты – после Первой мировой войны; по способу заноса: ксенофиты – случайные виды, эргазиофиты – занесены человеком преднамеренно, «ушли» из культуры или же дичают периодически; по степени натурализации: агриофиты – натурализовались повсеместно, но преимущественно в природных группировках, эпекофиты – распространение ограничено антропогенными группировками, колонофиты – вторичного ареала не имеют, но способны образовать колонии или первичные популяции, эфемерофиты – появление очагов обусловлено многочисленными новыми заносами диаспор растений. Распределение видов по типам жизненной стратегии проведено по классификации Раменского и Грайма. Выделены первичные типы стратегии: конкуренты – это доминанты, произрастают в благоприятных условиях при отсутствии нарушений, стресс-толеранты – обитают в неблагоприятных условиях за счёт специальных адаптаций, рудералы – замещают конкурентов в неблагоприятных условиях при сильных нарушениях местообитаний; вторичные, переходные типы: конкуренты-стресс-толеранты, конкуренты-рудералы, рудералы-стресс-толеранты; а также антропофиты без достигнутой определённой стратегии.

Корреляционный анализ и оформление графического материала осуществлены в программном пакете Statistica 6.0 (StatSoft. Inc.). Кластерный анализ сходства-различия флор проведён методом невзвешенного

попарного арифметического среднего с использованием индекса сходства-различия Жаккара в программном пакете PAST Ver. 2.17 с [Hammer et al., 2001].

Результаты и обсуждение

На территории изученных объектов ПЗФ выявлены 484 чужеродных вида, принадлежащих к 278 родам и 72 семействам из трёх отделов – Polypodiophyta, Pinophyta и Magnoliophyta. Таксономическое разнообразие свидетельствует о высокой доле чужеродных видов растений, проникших в группировки в пределах ПЗФ на материковой равнинной части Украины. Она достигает 60% от общего числа чужеродных видов, указываемых для территории страны. Анализ спектров семейств по числу родов и видов, как и спектров родов по числу видов вскрыл главную особенность адвентивной фракции флоры ПЗФ: не только наличие, но в некоторых случаях главенство в них таксонов надвидового уровня (родов и семейств), отсутствующих в природной флоре (рис. 1–4). Среди 72 семейств адвентивной фракции в анализируемых списках 18 чужеродных семейств (25%). Главная часть спектра семейств (рис. 1) существенно отличается от таковой для флоры Украины (Asteraceae – Poaceae – Fabaceae – Rosaceae – Brassicaceae – Caryophyllaceae – Lamiaceae – Scrophulariaceae – Apiaceae – Cyperaceae) [Заверуха, 1985]. Из 278 родов 139, или 50% являются чужеродными. На первых двух ступенях родового спектра находятся полностью чужеродные для флоры Восточной Европы роды (*Amaranthus* и *Xanthium*), а последующие три места занимают те из них, в которых хотя и преобладают антропофиты, но наличествуют и аборигенные виды (*Chenopodium*, *Malva* и *Papaver*).

Фракция чужеродных видов характеризуется рядом особенностей типологической структуры (рис. 5).

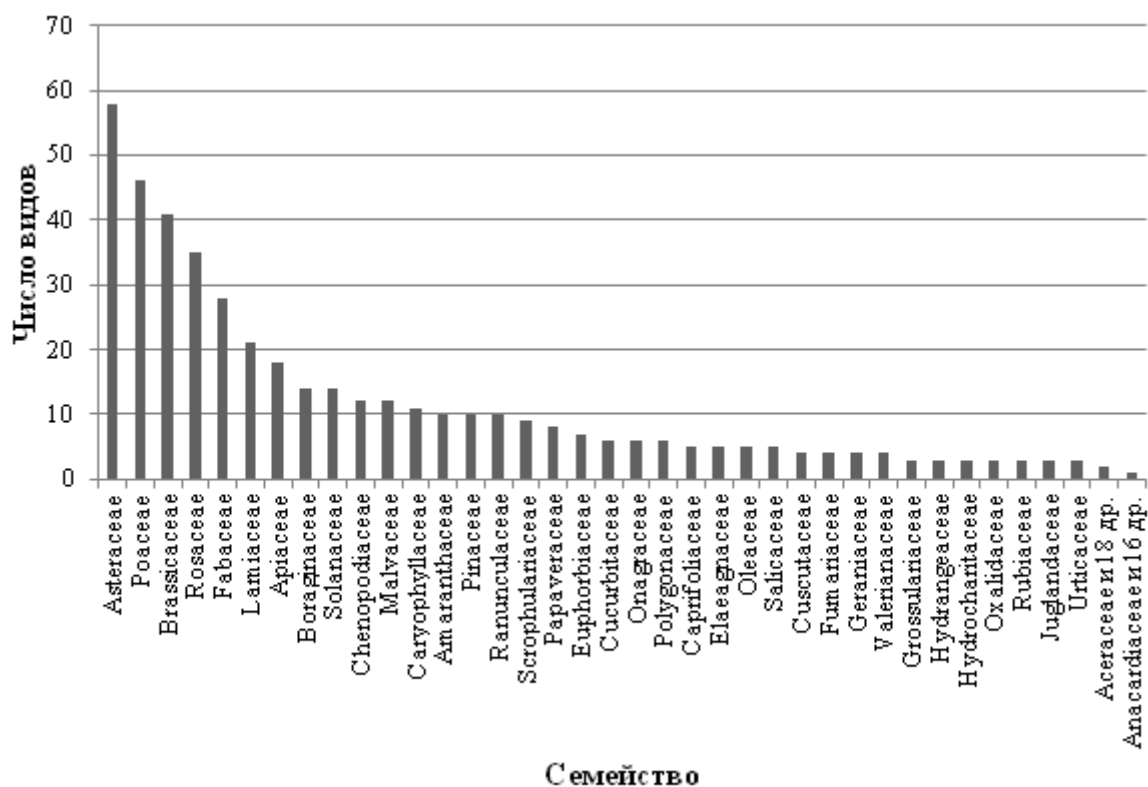


Рис. 1. Спектр семейств адвентивной фракции флоры по числу видов.

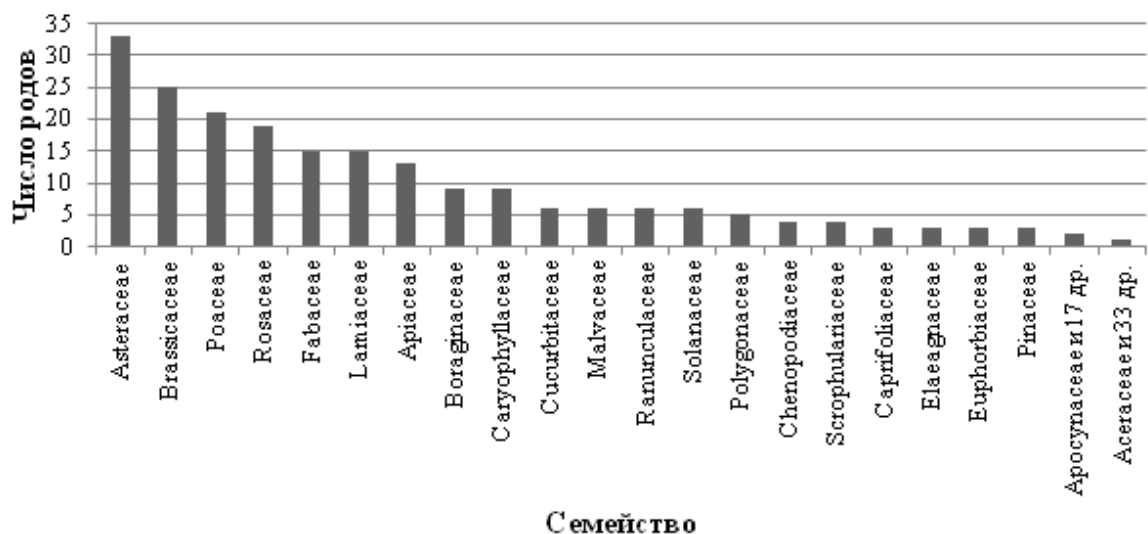


Рис. 2. Спектр семейств адвентивной фракции флоры по числу родов.

Преобладание терофитов (59%) приближает эту фракцию к биому пустынь или же флоре агрофитоценозов как типа антропогенной трансформации. Однако, в отличие от природной флоры здесь низкая доля гемикриптофитов (20%) и высокая – фанерофитов (19%).

Упомянутые соотношения в таксономической и типологической

структуре охраняемых флор заставляют уже сейчас серьезно задуматься о реальности выполнения флорами ПЗФ в равнинной части Украины их эталонной функции.

По способу заноса в адвентивной фракции эргазиофитов лишь немногим меньше чем ксенофитов. В распределении чужеродных видов по времени заноса значительно преобладают

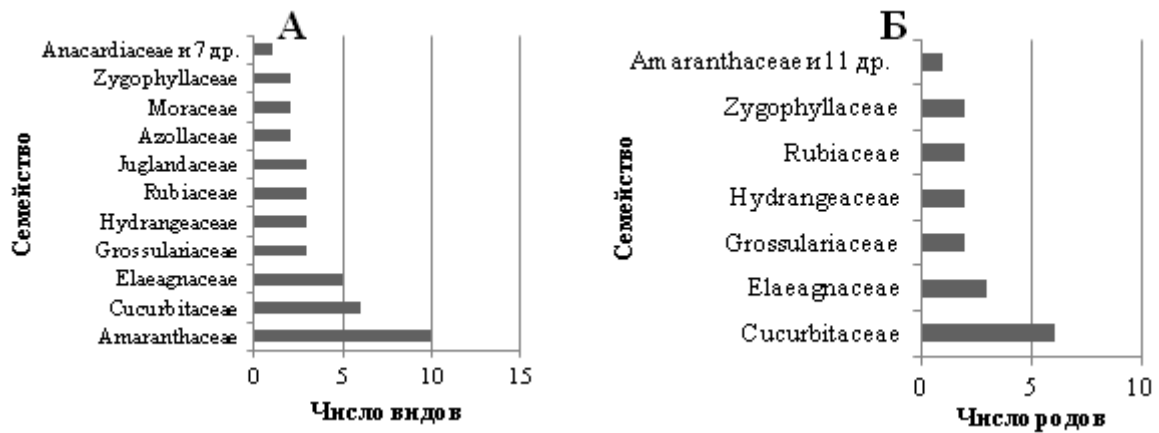


Рис. 3. Спектр чужеродных семейств по числу видов (А) и родов (Б).

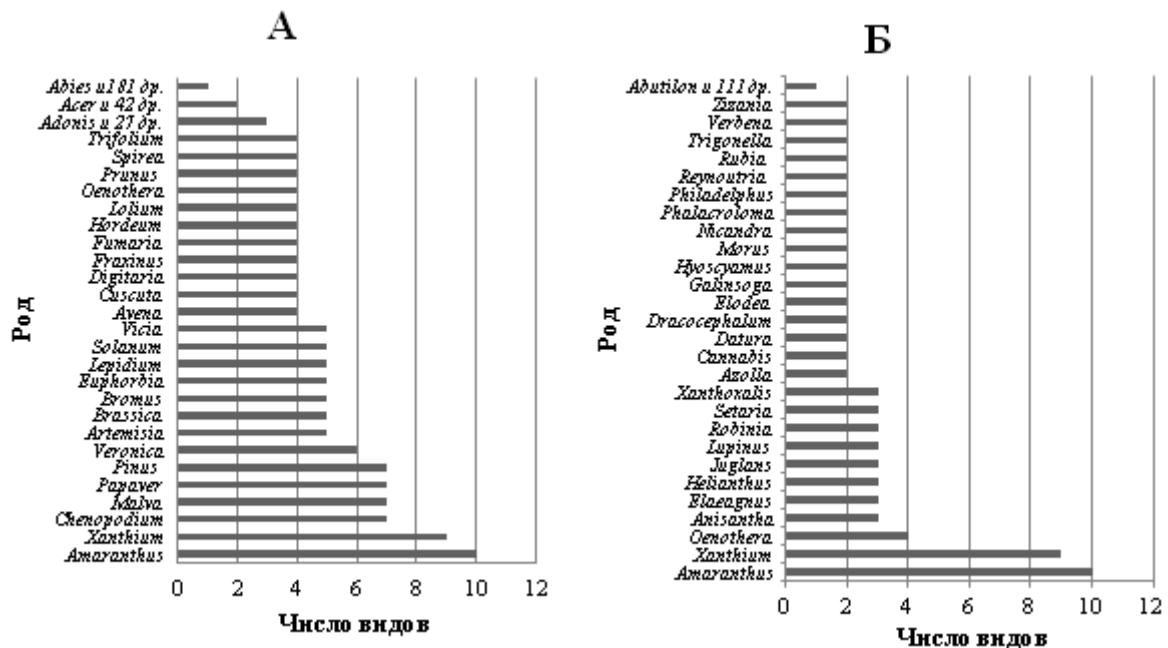


Рис. 4. Спектр родов всей адвентивной фракции флоры (А) и спектр чужеродных родов (Б), не содержащих аборигенных видов.

кенофиты, однако доля археофитов достигает трети. Состав фракции чужеродных видов по степени натурализации определяется не только временем заноса, но и степенью антропогенной трансформации охраняемых экосистем. Эфемерофиты и колонофиты, которые вторичного ареала ещё не сформировали, превышают третью часть адвентивной фракции флоры. Однако преобладают эпекофиты (57%), оставшаяся часть фракции – агриофиты – содержит лишь 7%. Господство эпекофитов в пределах

ПЗФ в Украине, видимо, представляет собой обычное явление, связанное с общей высокой антропогенной трансформацией флоры. Подобную картину наблюдала, например, Н.А. Багрикова [2011] во флорах ПЗ на Керченском полуострове (в Крыму). Флора Опукского ПЗ с долей участия 5% антропофитов включала 81% эпекофитов, а флора Казантипского ПЗ, в недавнем прошлом объединившая сельскохозяйственные поля, соответственно, – 10% и 67%. Итак, археофиты, в большинстве, в пределах

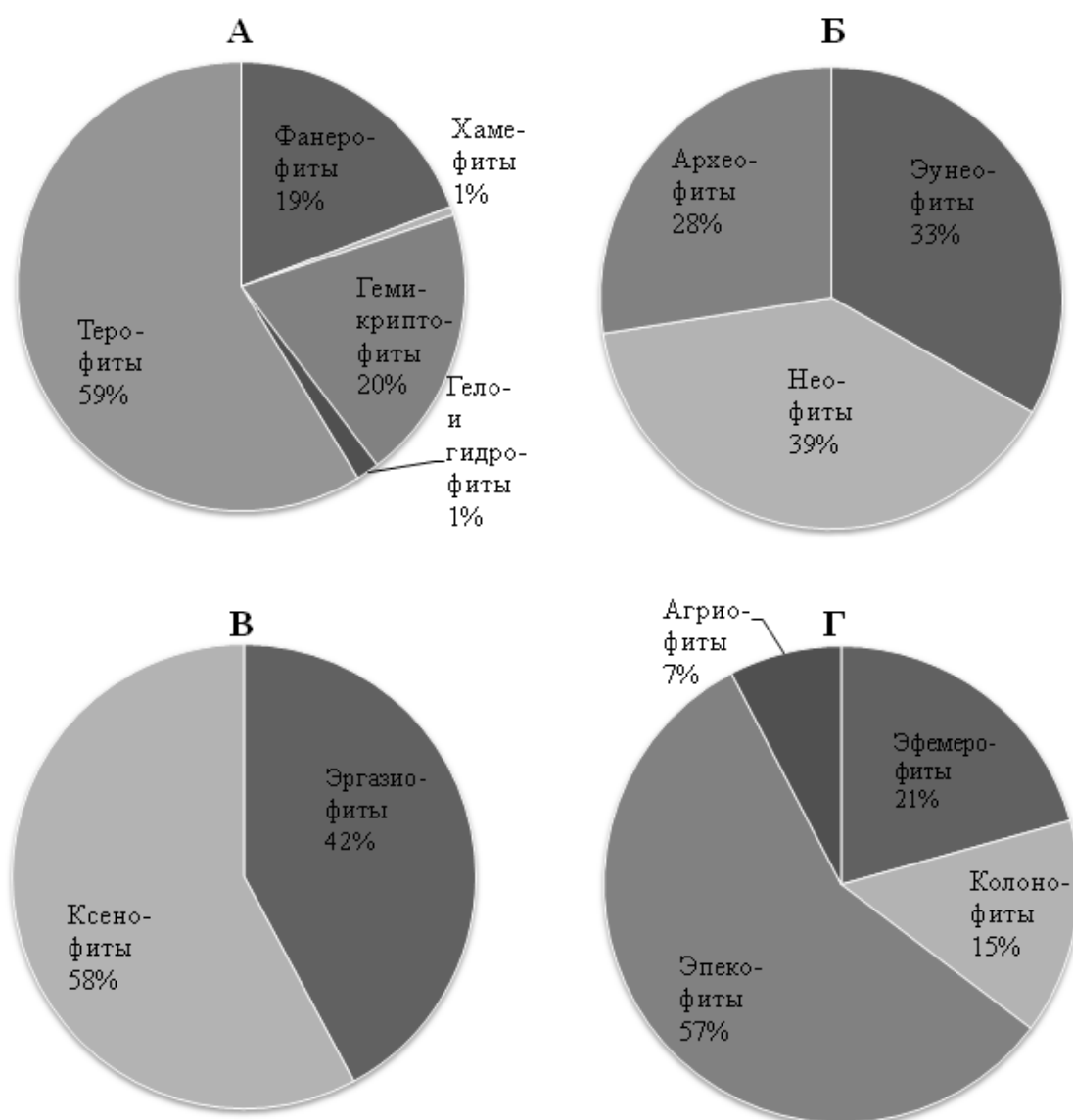


Рис. 5. Типологическая структура адвентивной фракции флор ПЗФ: А – по системе биологических типов Раункиера; Б – по времени заноса; В – по способу заноса; Г - по степени натурализации.

изученных флор из-за высокой антропогенной трансформации экосистем ПЗФ остаются эпекофитами.

Попытка анализа видов адвентивной фракции по типу их стратегии с использованием классификаций Грайма и Раменского не была удачной. Изначально были взяты флористические списки, составленные не только авторами статьи. Следует подчеркнуть, что из-за отсутствия достоверной информации для пятой части видов стратегию определить не удалось, включая случаи, когда виды обнаружены лишь в единичных

местонахождениях. Рассматривая результаты анализа как предварительный опыт, всё же рискнём предположить, что в сложившейся ситуации вполне реально преобладание рудералов. Собственно, по главным типам стратегии преобладают рудералы, а по переходным – рудералы-стресс-толеранты (рис. 6).

Анализ пространственного распределения чужеродных видов в пределах изученных флор обнаружил его неоднородность и невысокое сходство флор по признаку «наличие – отсутствие» вида. По численности

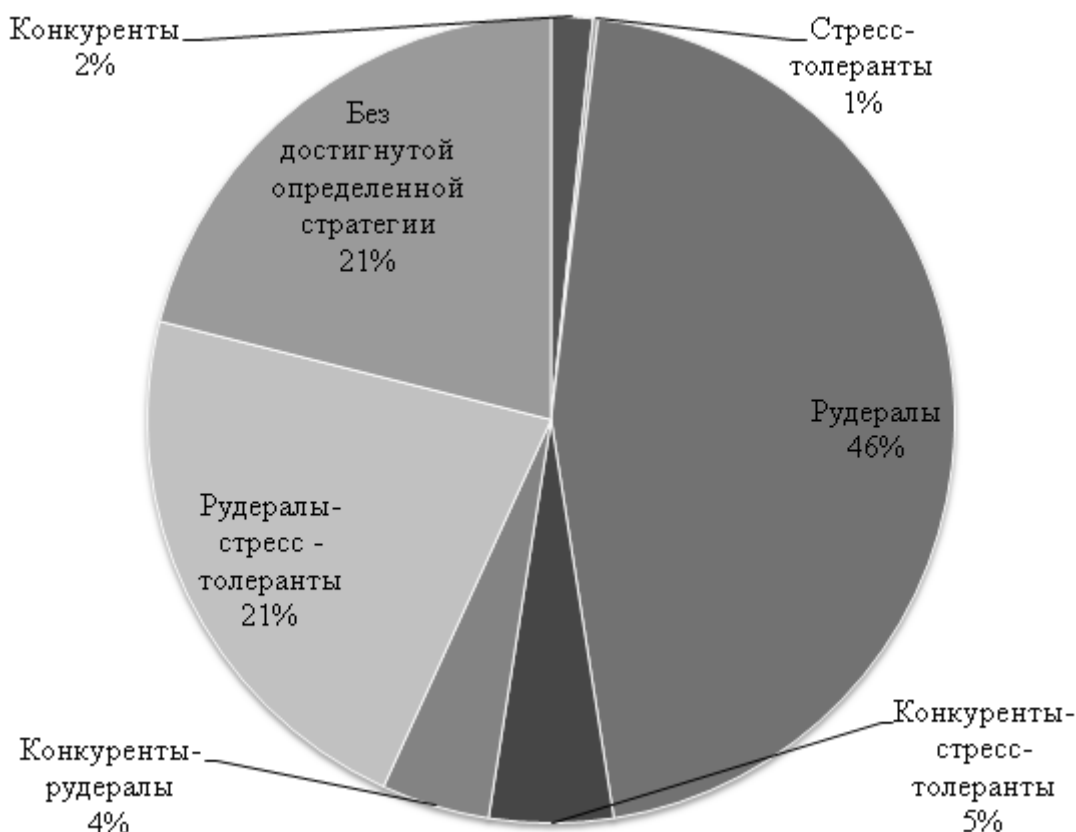


Рис. 6. Структура адвентивной фракции флоры ПЗФ по типам стратегии видов.

чужеродных видов флоры составляют пять групп: до 50 видов (Каменные могилы, Меловая флора, Стрельцовская степь), от 51 до 100 видов (Яворивский, Михайловская целина, Ичнянский, Бугский Гард, Еланецкая степь, Провальская степь, Станично-Луганское, Хомутовская степь), от 101 до 150 видов (Шацкий, Деснянско-Старогутский, Каневский, Аскания-Нова, Святые Горы, Азово-Сивашский, Меотида), от 151 до 200 видов (Голосеевский, Гомильшанские леса, Дунайский, Приазовский). Выделяется флора НПП Подольские Товтры, число чужеродных видов которой – 273 (табл. 1.).

По доле участия чужеродных видов в каждой флоре распределение выглядит несколько иначе. К группе флор с самым низким участием антропофитов (до 10%) принадлежат НПП Ичнянский, ПЗ Михайловская целина, Меловая флора, Каменные могилы, Провальская степь и Стрельцовская степь. Группу с

участием 11–15% составляют НПП Шацкий, Яворивский, ПЗ Каневский, Еланецкая степь, Станично-Луганское, Хомутовская степь, НПП Святые Горы; группу с участием 16–20% – НПП Деснянско-Старогутский, Подольские Товтры, Голосеевский, Гомильшанские леса, Приазовский и Дунайский БЗ; группу с участием 21–24% – НПП Азово-Сивашский, Меотида и БЗ Аскания-Нова. Таким образом, наивысшее биологическое загрязнение видового состава имеют флоры Черноморско-Приазовской приморской полосы с несомкнутым растительным покровом и лёгким заносом диаспор водой. Высокая доля участия антропофитов в составе флор БЗ Дунайский, Аскания-Нова и НПП Подольские Товтры со своеобразной функциональной организацией территории, а также НПП Голосеевский, находящегося в пределах городской агломерации Киева. Все упомянутые в последнем случае объекты ПЗФ с интенсивной рекреацией.

Обнаружена отрицательная зависимость числа антропофитов от продолжительности режима охраны и положительная связь числа видов-вселенцев с общим числом видов флоры и площадью объекта ПЗФ (рис. 7).

Флоры территорий с режимом охраны свыше 100 лет более устойчивы к миграциям чужеродных элементов. Существенное исключение составляет БЗ Аскания-Нова, в границах которого находятся большие по площади буферная зона и зона с традиционным природопользованием. Наиболее уязвимы к вторжению антропофитов динамические флоры приморской полосы Степной зоны, травяной покров которых имеет не высокую сомкнутость.

Как и следовало ожидать, мигрируют чужеродные виды по общим законам распределения видов в пространстве: множество видов встречаются редко, значительно меньше их – со средней степенью постоянства и совсем мало – массовых. Это касается как объектов ПЗФ из разных природных зон, так и равнинной части Украины в целом (рис. 8). Казалось бы, что распределение видов-вселенцев должно быть таким: больше всего их со средней степенью постоянства, а редких и массовых меньше. Насколько нам известно, многочисленные усилия экологов пока не смогли достоверно объяснить этот феномен [Гиляров, 2010].

Большинство чужеродных видов анализируемых флор встречаются редко. Как установлено, распространение 167 видов (33%) ограничено лишь одной флорой. Только в НПП Подольские Товтры отмечен 51 иммигрант, в том числе декоративные растения: деревья *Gymnocladus dioica* (L.) K. Koch., цветочно-декоративные *Papaver argemone* L., *P. orientale* L., *Helleborus niger* L., *Aquilegia vulgaris* L., *Ipomoea purpurea* (L.) Roth, *Salvia sclarea* L., давно известный, не широко распространённый сорняк *Silene gallica* L. и новое для Украины растение

многоцелевого использования *Bituminaria bituminosa* (L.) Stirton.

Флора Дунайского БЗ имеет 37 оригинальных чужеродных видов, в том числе, впервые обнаружены в Украине именно в этом БЗ: *Azolla caroliniana* Willd., *A. filiculoides* Lam., *Diplachne fasticularis* (Lam.) P. Beauv., *Eclipta prostrata* (L.) L., *Solanum retroflexus* Dunal, оригинальны *S. alatum* Moench и беженец из культуры *Roemeria hybrida* (L.) DC. [Дубина та ін., 2003].

Лишь в НПП Гомильшанские леса обнаружен 21 чужеродный вид. Здесь наблюдалось одичание древесных экзотов: *Phellodendron amurense* Rupr., *Populus* × *canescens* (Aiton) Smith, *P. deltoides* Marshall, *Juglans nigra* L., *Salix matsudana* Koidz., *Deutzia scabra* Thunb., *Philadelphus microphyllus* Gray., *Juniperus virginiana* L., *Larix decidua* Mill., *L. sibirica* Ledeb. и прибрежно-водного злака *Zizania aquatica* L.

Во флоре БЗ Аскания-Нова - 15 оригинальных чужеродных видов, в частности, *Sesbania herbacea* (Mill.) McVaugh, *Herniaria hirsuta* L., *Potentilla paradoxa* Nutt. ex Torr. & A. Gray и *Scandix pecten-veneris* L.

НПП Голосеевский отличается наличием одичавших древесных экзотов *Acer saccharinum* L., *Fraxinus americana* L., *F. juglandifolia* Lam., *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt., а также гигантского травянистого поликарпика *Heracleum sosnowskyi* Manden. и дичающего в прудах аквариумного вида *Pistia stratiotes* L.; всего в его флоре 10 оригинальных видов-вселенцев.

7 антропофитов, среди них одичавший *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, травянистые виды-беженцы из культуры *Camelina sativa* (L.) Crantz и *Fragaria moschata* (Duchesne) Weston встречаются только в Каневском ПЗ. Именно в этом ПЗ впервые в Украине зафиксирована находка *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John [Чорна та ін., 2006].

В границах НПП Меотида выявлены 7 оригинальных чужеродных видов, например, *Datura meteloides* DC., традиционный для местного населения

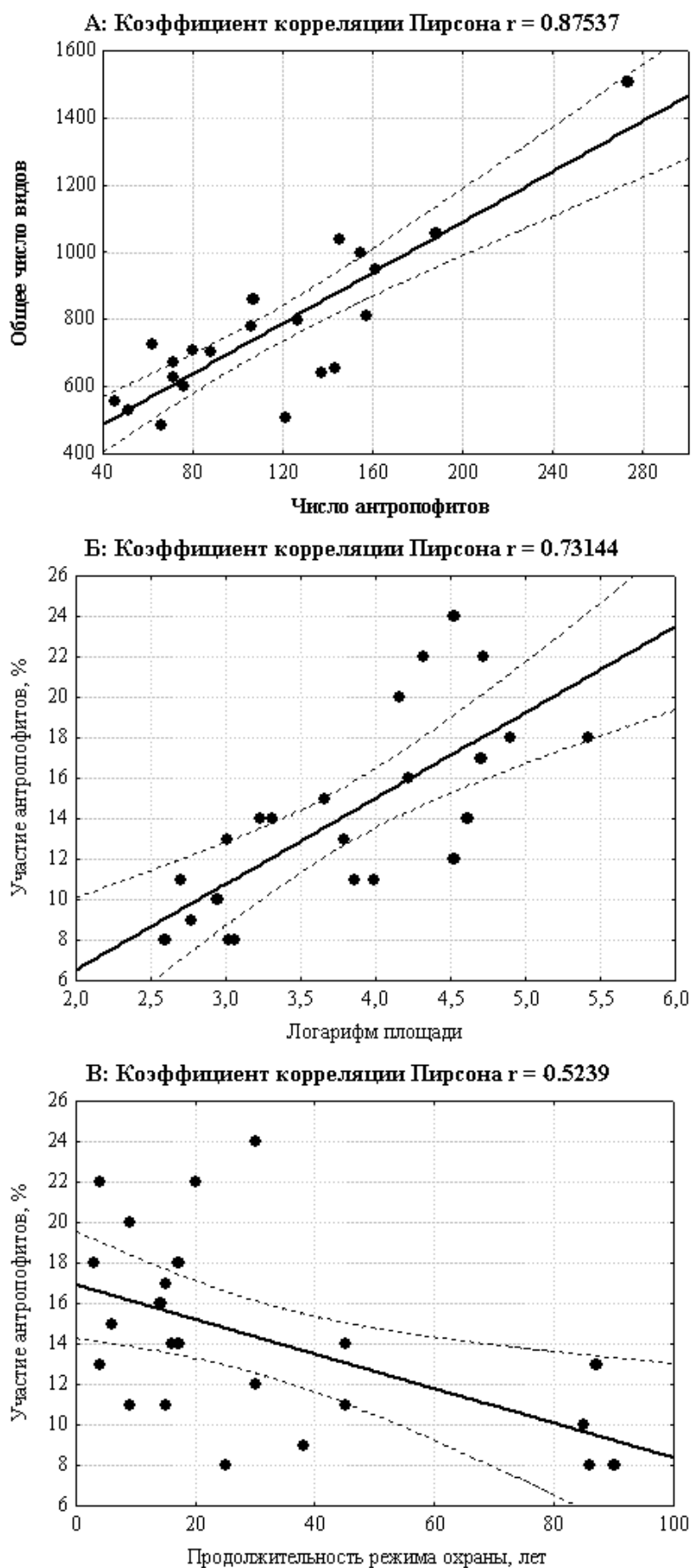


Рис. 7. Зависимость числа антропофитов от общего числа видов флоры (А), площади объекта ПЗФ (Б) и продолжительности режима охраны (В).

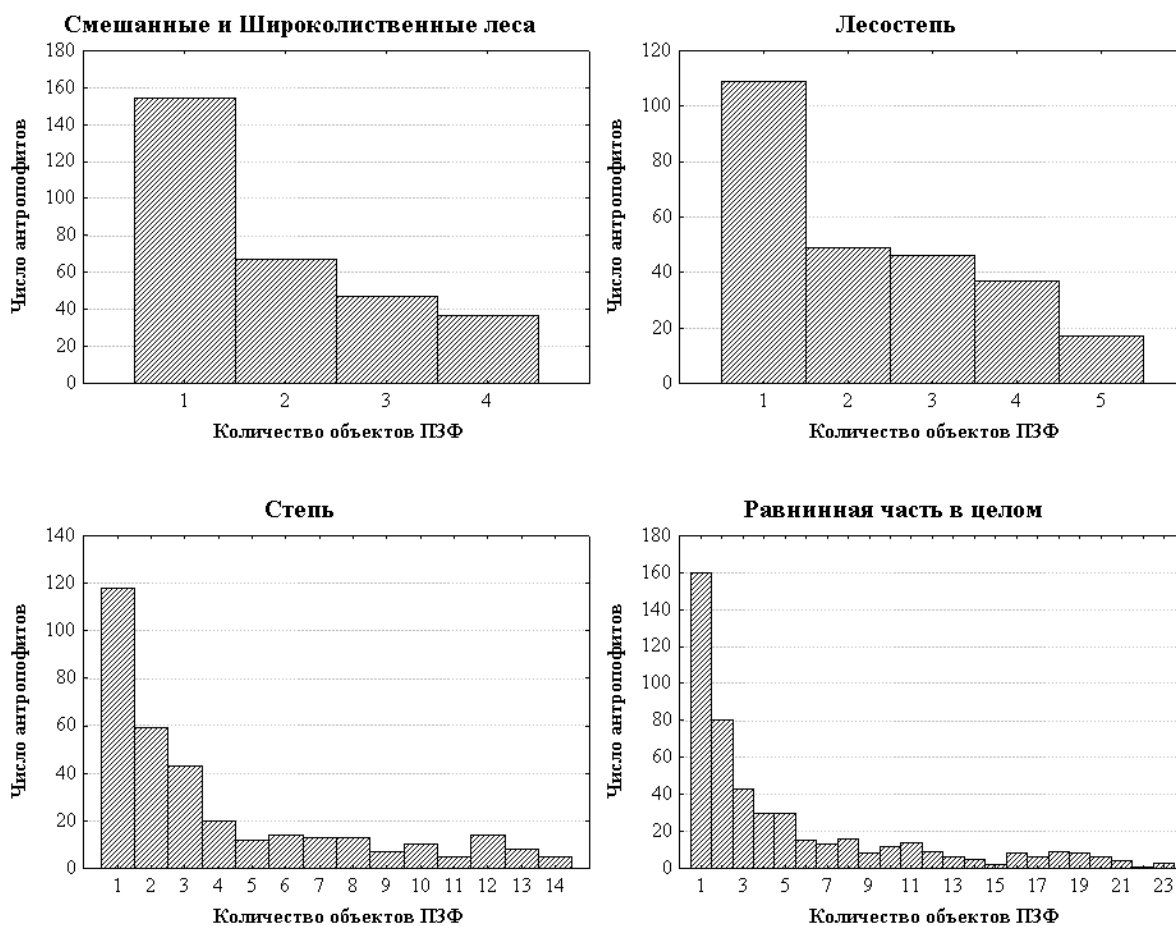


Рис. 8. Постоянство антропофитов в объектах ПЗФ.

греческого происхождения культивар *Molucella laevis* L., а также *Urtica pilulifera* L. и *Artemisia canadensis* Michx. Последний вид случайно обнаружен в 1981 г. [Кондратюк и др., 1985], с тех пор не упоминался, а современная судьба его популяции не известна.

Во флоре НПП Приазовский также обнаружено 7 оригинальных чужеродных видов, среди них *Celtis occidentalis* L., *Rubia tinctorum* L.; в НПП Азово-Сивашский - 6, среди которых *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss.

Среди 6 одичавших только во флоре Деснянско-Старогутского НПП отмечены эфемерофиты *Callistephus chinensis* (L.) Nees, *Nicotiana rustica* L., *Lupinus luteus* L., *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliot и ксенофиты *Epilobium pseudorubescens* A. K. Skvortsov и *Achyris amaranthoides* L. Последний вид известен для территории Украины

только в этом единичном местонахождении [Панченко, Мосякин, 2005]. Флора Шацкого НПП отличается 5 оригинальными видами-вселенцами: *Nicandra physaloides* (L.) P. Gaertn., *Sida hermaphrodita* (L.) Rusby, *Nigella sativa* L., а также *Spergula maxima* L. и *Veronica opaca* Fr. Флора НПП Яворивский имеет два оригинальных вида: *Lolium temulentum* L., *Quercus borealis* Michx., НПП Святые Горы - 2 вида: *Valerianella locusta* (L.) Laterr., *Sambucus racemosa* L. Флоры четырёх объектов ПЗФ содержат по одному оригинальному антропофиту: Ичнянский НПП - *Symphytum peregrinum* Lerech., НПП Бугский Гард - *Adonis annua* L., ПЗ Еланецкая степь - *Valerianella rimosa* Bast.; ПЗ Станично-Луганское отделение - *Anisantha diandra* (Roth) Tutin. В составе флор ПЗ Каменные могилы, Меловая флора, Михайловская целина, Провальская степь, Стрельцовская степь и

Таблица 2. Перечень наиболее распространённых во флорах ПЗФ чужеродных видов

Вид	Число флор	Вид	Число флор
<i>Cichorium intybus</i> L.	23	<i>Consolida regalis</i> S.F.Gray	17
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	23	<i>Reseda lutea</i> L.	17
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Löve	23	<i>Setaria glauca</i> (L.) P. Beauv.	17
<i>Hyoscyamus niger</i> L.	22	<i>Xanthium strumarium</i> L.	17
<i>Cardaria draba</i> (L.) Desv.	21	<i>Althaea officinalis</i> L.	16
<i>Conium maculatum</i> L.	21	<i>Datura stramonium</i> L.	16
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	21	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.	16
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	21	<i>Lactuca serriola</i> L.	16
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	20	<i>Lepidium ruderales</i> L.	16
<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski	20	<i>Solanum nigrum</i> L.	16
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P. Beauv.	20	<i>Urtica urens</i> L.	16
<i>Onopordum acanthium</i> L.	20	<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.	16
<i>Thlaspi arvense</i> L.	20	<i>Artemisia abrotanum</i> L.	15
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	20	<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill	15
<i>Acer negundo</i> L.	19	<i>Atriplex tatarica</i> L.	14
<i>Amaranthus albus</i> L.	19	<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	14
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	19	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	14
<i>Ballota nigra</i> L.	19	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	14
<i>Eragrostis minor</i> Host	19	<i>Xanthium spinosum</i> L.	14
<i>Saponaria officinalis</i> L.	19	<i>Amorpha fruticosa</i> DC.	13
<i>Sonchus arvensis</i> L.	19	<i>Cannabis ruderalis</i> Janisch.	13
<i>Viola arvensis</i> Murray	19	<i>Portulaca oleracea</i> L.	13
<i>Buglossoides arvensis</i> I. M. Johnst.	18	<i>Senecio vulgaris</i> L.	13
<i>Carduus acanthoides</i> L.	18	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	13
<i>Cyclachaena xanthiifolia</i> (Nutt.) Fresen.	18	<i>Xanthium albinum</i> (Widder) Scholz	13
<i>Fumaria schleicheri</i> Soy.-Willem.	18	<i>Acorus calamus</i> L.	12
<i>Lamium purpureum</i> L.	18	<i>Anagallis arvensis</i> L.	12
<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	18	<i>Geranium pusillum</i> L.	12
<i>Salix fragilis</i> L.	18	<i>Lycium barbarum</i> L.	12
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	18	<i>Malva pusilla</i> Smith	12
<i>Vicia villosa</i> Roth	18	<i>Oenothera biennis</i> L.	12
<i>Bromus squarrosus</i> L.	17	<i>Papaver dubium</i> L.	12
<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	17	<i>Setaria verticillata</i> Dumort.	12

Хомутовская степь оригинальных растительных иммигрантов не обнаружено; их флоры демонстрируют фоновое биологическое загрязнение.

Сходство флор проявилось в некотором совпадении списков чужеродных видов по составу (табл. 2). Во всех 23-х флорах ПЗФ встречались три вида, в 22-х – один, 21-й – четыре, в 20-ти – шесть. Почти все они являются широко распространёнными сегетальными или рудеральными сорняками. Еще в 11 флорах поселились 15 видов. Допускаем, что некоторые

из них в отдельных использованных инвентаризационных списках случайно пропущены. Считаем, что распространение видов-вселенцев во всех или в большинстве из охраняемых флор, служит основанием рассматривать их в качестве инвазионных или же склонных к инвазиям. Сам факт такого пространственного распределения вида является индикатором его способности к последующим инвазиям. Особое внимание вызывают древесные виды, имеющие высокую степень постоянства: *Acer negundo*, *Salix fragilis*,

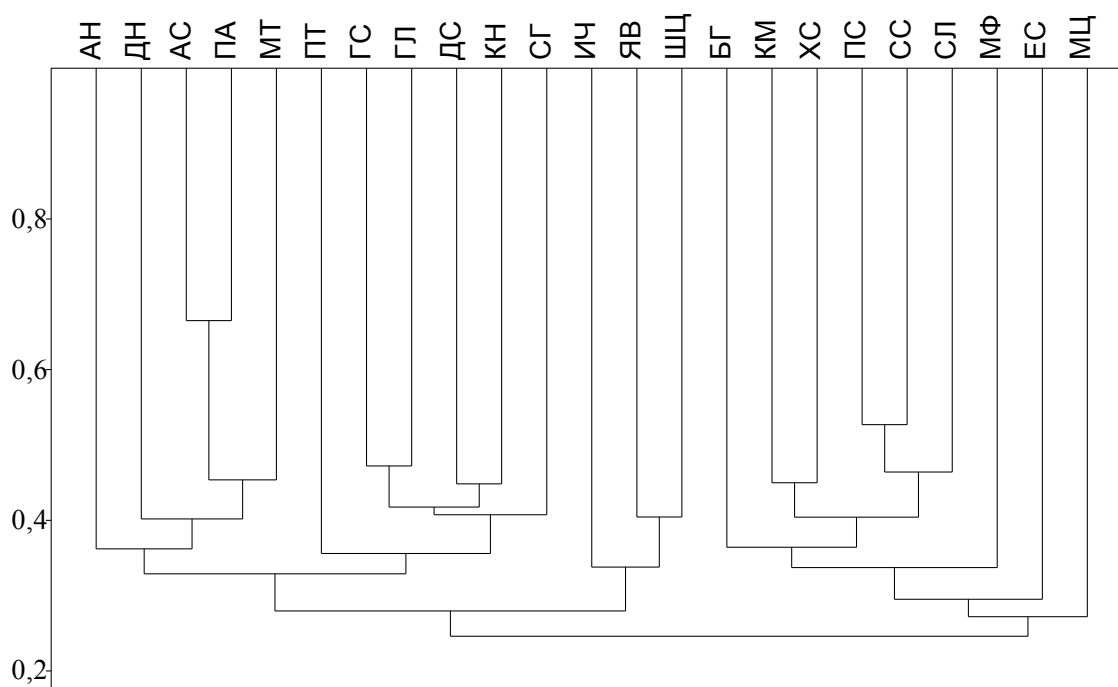


Рис. 9. Дендрит сходства-различия видового состава адвентивной фракции флор ПЗФ.
Сокращения: АН – Аскания-Нова БЗ, АС – Азово-Сивашский НПП, БГ – Бугский Гард НПП, ГЛ – Гомольшанские леса НПП, ГС – Голосеевский НПП, ДН – Дунайский БЗ, ДС – Деснянско-Старогутский НПП, ЕС – Еланецкая степь ПЗ, ИЧ – Ичнянский НПП, КМ – ОУСПЗ Каменные могилы, КН – Каневский ПЗ, МТ – Меотида НПП, МФ – ОУСПЗ Меловая флора, МЦ – Михайловская целина ПЗ, ПА – Приазовский НПП, ПС – ОЛПЗ Провальская степь, ПТ – Подольские Товтры НПП, СГ – Святые Горы НПП, СЛ – ОЛПЗ Станично-Луганское, СС – ОЛПЗ Стрельцовская степь, ХС – ОУСПЗ Хомутовская степь, ШЦ – Шацкий НПП и ЯВ – Яворивский НПП.

Robinia pseudoacacia, *Amorpha fruticosa* и *Lucium barbarum* (табл. 2). В довольно нарушенных лесах равнинной части Украины для этих видов велика вероятность перехода в статус «видо-трансформера». Вместе с тем, средняя для флоры равнинной Украины доля участия чужеродных видов (14-16%) отражает высокий общий уровень ее биологического загрязнения. Естественный процесс миграции видов, определяемый академиком В.И. Вернадским как «давление жизни», неизбежен. Эти обстоятельства, как и существующая степень нарушений растительного покрова объектов ПЗФ, также служат подтверждением тезиса о неотвратимости проникновения чужеродных видов в пределы особо охраняемых природных территорий из

прилегающих к ним угодий иных типов природопользования.

По признаку «сходство-различие» видового состава адвентивной фракции изученные флоры образуют дендрит по крайней мере с тремя ясно выраженными кластерами: флоры Черноморско-Азовской приморской полосы, лесостепные флоры и степные флоры. Флоры объектов ПЗФ в лесных зонах отдельно не выделяются, перемежаясь с лесостепными флорами (рис. 9).

Из-за небольших значений числа общих видов во флорах и, соответственно, коэффициента Жаккара, эти кластеры выражены не резко. Наибольшие значения коэффициента Жаккара ($C_j=0.66$) имеют флоры Азово-Сивашского и Приазовского НПП, территориально расположенные рядом.

Остальные флоры в этом кластере связаны на уровне $C_j=0.40$ и выше (до $C_j=0.46$). Флора НПП Подольские Товтры, имеющая связь с флорой Приазовского НПП на уровне $C_j=0.40$, подобна флоре НПП Голосеевский из соседнего лесостепного-степного кластера на уровне $C_j=0.39$. В лесостепном-степном кластере сходство-различие флор не выше $C_j=0.45$, кроме связи $C_j=0.47$ между флорами НПП Голосеевский и Гомильшанские леса. Флоры НПП Яворивский, Шацкий, Деснянско-Старугутский, находящиеся в зоне смешанных лесов, сходны между собой на уровне $C_j=0.39$, и напротив связаны с флорами лесостепного кластера на уровне $C_j=0.44$. В общем, несмотря на низкие значения коэффициента сходства-различия Жаккара, вырисовывается картина дендрита, дифференцированного по природным зонам: Яворивский и Шацкий НПП, связаны с Деснянско-Старогутским и Ичнянским НПП и Каневским ПЗ, а через него - с НПП Голосеевский, Гомильшанские леса, Святые Горы, Станично-Луганское отделение ПЗ, и далее с ветвью степных флор. Адвентивная фракция сухостепных флор Черноморско-Азовской приморской полосы по видовому составу несколько ближе к лесостепным, чем к степным флорам. Последнее обстоятельство, видимо, можно объяснить наличием на территориях тех и других объектов ПЗФ сообществ древесных культур, виды которых достигли возраста плодоношения и активно распространяются природными агентами без участия человека.

Таким образом, система особо охраняемых объектов ПЗФ высших категорий на равнинной территории Украины во всех четырёх природных зонах не является барьером для миграции чужеродных видов растений. В зависимости от истории формирования ПЗФ, их небольших площадей, короткого периода действия

заповедного режима у некоторых вновь созданных объектов, а также, что немаловажно, сильно трансформированных хозяйственной деятельностью человека прилегающих угодий, чужеродные виды проникли во все особо охраняемые флоры. Этот факт, а также довольно высокое среднее участие чужеродных видов во флорах охраняемых территорий (14.2%, 8–24%) отличает ПЗФ Украины по состоянию фитобиотического загрязнения от природных резерватов прилегающих и близлежащих стран. Так, на охраняемых природных территориях Чехии доля участия чужеродных видов составляет в среднем 6–7% (0–20.8%) [Rušek et al., 2002], в заповедниках Европейской России 8.5% (1.6–21.8%) [Морозова, Царевская, 2010]. Вероятно, это связано с тем, что в Чехии исследован значительный набор охраняемых территорий (302), различных по категориям охраны и площади, а на территории Европейской России — в большом диапазоне зон (от лесотундры до полупустынь). Вместе с тем, степные флоры ПЗ в Украине, продолжительность охраны которых приближается к сотне лет, отличаются довольно низкой долей участия видов-вселенцев. Присутствующие в них чужеродные виды в основном являются археофитами, входящими в состав не менее половины изученных флор. Создаётся впечатление, что участие чужеродных видов во флоре равнинной части Украины на уровне 8–9% является фоновым уровнем. Его следует использовать как базовый показатель при определении экологических угроз и экономического убытка, наносимого растениями-иммигрантами. Исключением среди степных флор с продолжительным периодом режима особой охраны является БЗ Аскания-Нова, где доля чужеродных видов составляет почти четверть флоры. Это объясняется, видимо, исконным характером природопользования в этом уникальном степном природоохранном центре Европы.

Вызывает сомнение и тот факт, что изученные флоры НПП, несмотря на имеющийся режим охраны, с течением времени станут более резистентными к проникновению чужеродных видов. Кроме естественных сообществ в них присутствуют культурные фитоценозы – лесные культуры неаборигенных видов, являющиеся источником фитоинвазий. Соблюдение принципа полифункциональности ПЗФ требует соответствующей функционально-территориальной структуры, в частности, в БЗ и НПП предусмотрены значительные площади для постоянного традиционного хозяйственного природопользования, что также составляет определённую угрозу антропогенных миграций растений.

В силу ряда факторов (расселение чужеродных видов природными агентами, небольшие площади объектов ПЗФ, структурно-функциональная организация их территорий и пр.) контролировать миграции антропофитов в пределах ПЗФ, как и поступление их диаспор с прилегающих территорий, без учёта экологической ситуации на окружающих угодьях, проблематично. Особенности территориальной организации объектов ПЗФ, их полифункциональность требуют дополнительных, в каждом случае конкретных усилий по контролю за расселением чужеродных видов. Для отслеживания динамики числа, постоянства и численности видов-вселенцев при целенаправленном вмешательстве человека перечень таких мероприятий и оценку полученных результатов необходимо ежегодно отражать в Летописи природы. Некоторый опыт таких действий, накопленный сотрудниками Черноморского БЗ доказал действенность активных вмешательств [Уманец, 2006].

При организации новых или обустройстве территорий существующих объектов ПЗФ необходимо принимать во внимание соотношение их площади и периметра. Территория с

более низким таким соотношением всегда меньше подвержена внешним влияниям. При организации природоохранных объектов кластерного типа следует учитывать, что близко расположенные территории играют роль источника возобновления или исчезновения вида, а извне приходящие виды возможно уже присутствуют в данном «архипелаге».

В Законе Украины «Про основні засади (стратегію) державної екологічної політики України на період до 2020 року», 2010 впервые упоминаются виды-вселенцы. Закон направляет усилия учёных, государственных служб и местных властей на «...создание к 2015 году системы предупредительных мер относительно видов-вселенцев и контроль проникновения таких видов в экосистемы...». Однако в Украине, как впрочем, и в России [Стародубцева, 2011] контроль и регулирование расселения чужеродных видов не стали принципом сохранения биоразнообразия, в том числе в пределах ПЗФ.

Заключение

По результатам сравнения опубликованных таксономических списков 23 флор БЗ, ПЗ и НПП установлена высокая доля участия чужеродных видов растений на материковой равнинной части Украины. Общий таксономический список флоры изученных объектов ПЗФ содержит 484 чужеродных вида, принадлежащих к 278 родам и 72 семействам из трёх отделов - Polypodiophyta, Pinophyta и Magnoliophyta, что достигает 60% от общего числа зафиксированных на территории страны. Их участие в составе охраняемых флор существенно изменяет спектры семейств и родов последних, вплоть до главенства в родовых спектрах чужеродных таксонов упомянутых рангов. Доля видов-вселенцев в локальных флорах ПЗФ колеблется от 8 до 24%; фоновое фитобиотическое загрязнение составляет 8–10%.

Среди биологических типов Раункиера больше половины составляют терофиты - 59%, фанерофиты - 19%, гемикриптофиты - 20%, что не отвечает пропорциям для местной флоры равнинной части. Обнаруженные изменения таксономической и типологической структуры флор ПЗФ ставят под сомнение эталонную функцию последних.

Адвентивная фракция изученных флор по времени заноса состоит в основном из кенофитов (в том числе эунеофитов - 33%), в свою очередь археофиты составляют около трети. По способу заноса немногим главенствуют ксенофиты (58%). По степени натурализации из-за значительной трансформации растительного покрова наиболее распространены эпекофиты (57%) при низком участии агриофитов (7%). Приведённые соотношения свидетельствуют о продолжающихся интенсивных процессах антропогенной трансформации особо охраняемых флор.

Распределение чужеродных видов по встречаемости сохраняет общие закономерности распределения. Больше всего среди них видов, которые встречаются редко, например, для 167 видов (33% адвентивной фракции) распространение ограничено лишь одной флорой. Как и вне ПЗФ, источниками и коридорами распространения чужеродных видов растений являются природные (пожарища, реки, обнажения материнских пород, морские побережья) и антропогенные (коммуникации, населённые пункты, противопожарные полосы, культурные фитоценозы, в частности культуры неаборигенных древесных пород) объекты.

Несмотря на общепризнанный глобальный характер антропогенных миграций, в дендрите по сходству-различию видового состава при невысоких значениях коэффициента Жаккара адвентивные фракции

изученных флор ПЗФ образуют довольно выраженные зональные кластеры. Впрочем, особенности территориальной организации НПП с наличием обширных насаждений неаборигенных древесных растений вносит в эту картину существенные отклонения.

Можно предложить ориентировочные показатели для разработки прогнозов возможных угроз фитоинвазий в объектах ПЗФ: площадь, продолжительность режима охраны, функционально-территориальная организация; а также для локальных флор равнинной части Украины: общее число видов, доля чужеродных видов, степень постоянства, частота и обилие видов-вселенцев, сходство-различие адвентивных фракций.

Главной принципиальной угрозой для флор ПЗФ является снижение их эталонной ценности и выполнения функции сохранения генофонда. Складывается реальная возможность смены доминантов различных ярусов группировок, включая зональные типы. Такой ход развития событий, весьма вероятно, приведёт к смене сукцессионных рядов с участием чужеродных видов растений. Вместе с тем, не исключены эволюционные аспекты влияния чужеродных видов растений на биосистемы различного уровня организации.

Литература

Абдулоева О.С., Шевчик В.Л., Карпенко Н.І. Інвазійні чужинні види вищих рослин у рослинних угрупованнях Канівського природного заповідника // Заповідна справа в Україні. 2009. Т. 15. Вип. 2. С. 31–36.

Багрикова Н.А. Анализ адвентивной фракции флоры природных заповедников Керченского полуострова (Крым) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2011. Вып. 4 (23). С. 27–34.

Бурда Р.І. Небезпека рослинних інвазій у Голосіївському лісі та заходи щодо їх запобігання // У кн.: Екологія

- Голосіївського лісу. Київ: Фенікс, 2007а. С. 42–60.
- Бурда Р.І. Резистентність природно-заповідного фонду до фітоінвазій // В сб.: Промышленная ботаника. Донецк: БИ, 2007б. Вып. 7. С. 11–21.
- Бурда Р.І., Нестеренко І.В. Неофіти Ічнянського національного природного парку // У зб.: Сучасні проблеми біології, екології та хімії: Матеріали міжнародної конференції. У 2-ох ч. Ч. 2. Запоріжжя: БВ, 2007. С. 374–376.
- Бурда Р.І., Остапко В.М., Глухов О.З., Шпильова Н.В. Національний природний парк «Святі Гори»: біологічна різноманітність рослинного покриву // Заповідна справа в Україні. 1997. Т. 3. Вип. 1. С. 10–17.
- Веденьков Е.П. Флора заповідника «Аскания-Нова» (Аннотированный список цветковых растений заповедной степи) / Сер. Флоры заповедников СССР. М.: Комиссия по сохранению биоразнообразия, 1989. 52 с.
- Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71. № 5. С. 386–401.
- Глухов А.З., Остапко В.М., Приходько С.А. Фиторазнообразие регионального ландшафтного парка «Меотида» // В сб.: Ландшафты, растительный покров и животный мир регионального ландшафтного парка «Меотида». Донецк: Ноулидж, 2010. С. 15–78.
- Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Жмуд О.І. та ін. Дунайський біосферний заповідник. Рослинний світ. Київ: Фітосоціоцентр, 2003. 459 с.
- Екофлора України: Том 1: Загальна частина. *Lycopodiophyta. Equisetophyta. Polypodiophyta. Pinophyta* / Я.П. Дідух, П.Г. Плюта, В.В. Протопопова, В.М. Єрмоленко, І.А. Коротченко, Г.М. Каркуцієв, Р.І. Бурда / Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 2000. 283 с.
- Заверуха Б.В. Сосудистые растения // В кн.: Природа Украинской ССР: Растительный мир. Киев: Наук. думка, 1985. С. 20–46.
- Коломійчук В.П., Яровий С.О. Конспект флори Приазовського НПП. Київ: Альтерпрес, 2011. 296 с.
- Кондратюк Е.Н., Бурда Р.І., Остапко В.М. Конспект флоры Юго-Востока Украины. Киев: Наук. думка, 1985. 272 с.
- Кондратюк Е.Н., Бурда Р.І., Чуприна Т.Т., Хомяков М.Т. Луганский государственный заповедник. Растительный мир. Киев: Наук. думка, 1988. 188 с.
- Літопис природи національного природного парку «Бузький Гард». Мигія: БВ, 2012. Т. 3. 283 с.
- Літопис природи національного природного парку «Гомільшанські ліси» / С.В. Влащенко, А.С. Влащенко, Н.Б. Саїдахмедова та ін. Харків: БВ. 2009. Т. 5. 482 с.
- Літопис природи ПЗ «Єланецький степ». Калинівка: БВ, 2012. Т. 16. 149 с.
- Морозова О.В., Царевская Н.Г. Участие чужеродных видов сосудистых растений во флорах заповедников Европейской России // Известия РАН, сер. географическая. 2010. № 4. С. 81–89.
- Неїченко Г. Матеріали до районування польових бур'янів // Труды сільськогосподарської ботаніки. 1927. Т. 1. Вип. 2. С. 147–175.
- Нечитайло В.А., Погребенник В.П., Грищенко В.В. Судинні рослини Канівського заповідника і околиць. Київ: Фітосоціоцентр, 2002. 226 с.
- Новосад В.В., Крицька Л.І., Любінська Л.Г. Фітобіота національного природного парку «Подільські Товтри». Судинні рослини. Київ: Фітон, 2009. 292 с.
- Панченко С.М. Флора національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» та проблеми охорони

- фіторізноманіття Новгород-Сіверського Полісся. Суми: Університетська книга, 2005. 170 с.
- Панченко С.М., Мосякін С.Л. *Axyris amaranthoides* L. (Chenopodiaceae Vent.) новий адвентивний вид у флорі України // Український ботанічний журнал. 2005. Т. 62. № 2. С. 213–217.
- Стародубцева Е.А. Чужеродные виды растений на особо охраняемых территориях (на примере Воронежского биосферного заповедника) // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 3. С. 26–40.
- Український природний степовий заповідник. Рослинний світ. / Під ред. Я.П. Дідуха. Київ: Фітосоціоцентр, 1998. 280 с.
- Уманець О.Ю. Комплекс заходів з обмеження інвазії адвентивних рослин на територію Чорноморського біосферного заповідника // У зб.: Синантропізація рослинного покриву України. Тез. доп. Київ; Переяслав-Хмельницький: Фітосоціоцентр, 2006. С. 195–197.
- Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України / Під ред. В.А. Онищенко, Т.А. Андрієнко. Ч. 1. Біосферні заповідники. Природні заповідники. Київ: Фітосоціоцентр, 2012. 406 с. Ч. 2. Національні природні парки. Київ: Фітосоціоцентр, 2012. 580 с.
- Чорна Г.А., Протопопова В.В., Шевера М.В., Федорончук М.М. *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John (Hydrocharitaceae) – новий для флори України вид // Український ботанічний журнал. 2006. Т. 63. № 3. С. 328–332.
- Шацький національний природний парк. Наукові дослідження 1994–2004 рр. Луцьк: БВ, 2004. 224 с.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Нейгойзлова З., Дубина Д.В. Конспект флори Азово-Сиваського національного природного парку // Інститут ботаніки НАНУ. Київ, 1998. № 365-Ук-98. Деп. У ДНТБ України. 53 с.
- Яворівський національний природний парк. До 10-річчя створення / Ред. Ю. Чорнобай, О. Кагало. Львів: ЗУКЦ, 2008. 166 с.
- Burda R.I. The spatial and temporal dynamics of plant invasions in the flatland part of Ukraine // Progr. & Book of Abs. Inter. Symp. Borok – IV «Invasion of Alien Species in Holarctic» (22–28 Sept. 2013) / Eds.: Yu. Yu. Dgebuadze et al. Yaroslavl: Publisher's bureau «Filigran», 2013. P. 46.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4, No. 1. 9 pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Pušek P., Jarošík V., Kučera T. Patterns of invasion in temperate nature reserves // Biological Conservation. 2002. V. 104. P. 13–24.

ALIEN SPECIES IN THE FLORA OF THE NATURE RESERVE FUND OF THE FLATLAND PART OF UKRAINE

© 2014 Burda R.I., Golivets M.A., Petrovych O.Z.

Institute for Evolutionary Ecology, Nat. Acad. Sci. of Ukraine, Kyiv
Megapolis Ecomonitoring and Biodiversity Research Centre
of the National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, 03143, Kyiv-143, Acad. Lebedeva Str., 37,
e-mail: rayburda@mail.ru, marina.golivets@gmail.com, petrovych.o@gmail.com

The current study presents a comparative analysis of the non-native floras of 23 protected areas, including 2 biosphere reserves, 5 nature reserves with 9 segregated units, and 12 national parks located in four natural zones of the flatland part of Ukraine. The taxonomic diversity of the studied floras comprises 484 species from 278 genera and 72 families (about 60% of those recorded in the country). The study reveals a considerable variation in taxonomic and typological structures of the alien floras. The spatial distribution of exotic plant species corresponds to the general biological pattern: the majority of the species occur rarely, less species have an average constancy, and only single species are widely dispersed. This pattern, consequently, determines a low similarity among the non-native floras. However, the cluster analysis shows an almost complete zonal differentiation of the studied floras. The exceptions are the floras of the nature reserve areas with a specific functional-territorial structure. The reference value of the natural reserve fund is questioned.

Key words: adventive flora, alien plant species, nature reserve fund, plant invasions, Ukraine.

ФАКТОРЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISON VISON*)

© 2014 Кораблёв Н.П.^{1,2}, Кораблёв М.П.^{3,4}, Кораблёв П.Н.⁴,
Туманов И.Л.⁵

¹ Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, Великие Луки,
cranlab@gmail.com

² Псковский государственный университет, Псков

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

⁴ Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская область

⁵ Западный филиал Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства им. Б.М. Житкова РАСХН, Санкт-Петербург

Поступила в редакцию 27.11.2013

Для выявления факторов морфологического разнообразия исследовали размерную изменчивость 441 черепа американской норки *Neovison vison* Baryshnikov and Abramov, 1997 (Schreber, 1777) девяти географически разобщённых популяций и популяционных группировок, включая животных, содержащихся на звероферме. В качестве рабочих гипотез морфологического разнообразия рассматривали фактор географического происхождения популяций и вероятную гибридизацию с domestцированными особями, контактирующими с дикими норками в результате побегов со звероферм. При этом фактор полового диморфизма нивелировали за счёт использования методов многомерного непараметрического анализа размерных признаков. Результаты проведённого исследования не выявили достоверного влияния звероводческих форм американской норки на размерную изменчивость черепа диких животных. Высказывается предположение об ограничительных механизмах широкомасштабной гибридизации из-за морфо-генетических различий диких и domestцированных животных, как следствие действия разнонаправленных факторов: стабилизирующего естественного отбора и искусственной селекции. Наряду с этим в диких популяциях присутствуют тенденции, ограничивающие морфологическое разнообразие и укладывающиеся в рамки известных биогеографических правил и модификационной изменчивости. Морфологическую неоднородность интродуцированных американских норок необходимо рассматривать с учётом новейшей истории формирования прапопуляций.

Ключевые слова: американская норка, морфологическая изменчивость, дикие и domestцированные популяции вида, гибридизация.

Введение

Полиморфизм популяций, в широкой трактовке термина, и следующее из этого морфологическое разнообразие – одно из фундаментальных свойств живой природы, неотъемлемая часть феномена биологического разнообразия [Пузаченко, 2009]. Основными

компонентами морфологического разнообразия служат такие формы изменчивости как: индивидуальная, половая, возрастная и др. [Нанова, Павлинов, 2009]. В целом, полиморфизм популяций рассматривается с точки зрения адаптивных свойств живой материи [Медников, 1969], а собственно внутривидовая изменчи-

вость связана с влиянием биотических (обилие и доступность пищевых ресурсов, конкуренция) и абиотических (климат, географическое положение) факторов окружающей среды и отражает адаптацию организмов к локальным условиям обитания [Медников, 1969; Gittelman, 1985; Meiri, 2004; Huston, Wolverson, 2011]. Вселение видов в новые места обитания многократно усиливает мощность воздействия этих факторов, и кроме того задействует генетико-автоматические процессы (дрейф генов, «эффект бутылочного горлышка»), что в совокупности приводит к диверсификации морфологического разнообразия в разных инвазионных популяциях.

Американская норка – яркий пример биологической инвазии, один из наиболее многочисленных интродуцированных хищников Евразии [Bonesi, Palazon, 2007], рекомендован в качестве приоритетного вида млекопитающих для исследований и контроля в Европейской части России [Дгебуадзе, 2014]. Помимо диких популяций вида существует много форм domesticiрованных американских норок, разводимых на фермах, гибридизация которых с вольно живущими давно привлекает внимание учёных [Данилов, Туманов, 1976; Kidd, 2008; Данилов, 2009; Дгебуадзе и др., 2009; Туманов, 2009; Genovesi et al., 2009]. Современные исследования полиморфизма ДНК вида вскрыли масштабность этого явления [Kidd, 2008; Zalewski et al., 2011] и позволили установить макроморфологические последствия гибридизации в некоторых частях естественного ареала вида [Tamlin et al., 2009]. Современные результаты изучения американской норки в Западной и Восточной Европе свидетельствуют о ярко выраженной пространственно-временной динамике морфологического разнообразия и обнаруживают тенденцию снижения размеров тела у животных во

временном аспекте [Zalewski, Bartoszewicz, 2012; Melero et al., 2012].

Ранее нами рассмотрены морфо-фенетические особенности американских норок в некоторых областях Европейской части России, входящих в Каспийско-Балтийский водораздел [Кораблёв и др., 2012]. В частности установлена достоверная изменчивость вида на относительно небольшом географическом пространстве и высказано предположение, что она может быть связана с гибридизацией вольно живущих и разводимых в неволе зверьков.

Оценка влияния биотических факторов среды на морфологическую изменчивость черепа американской норки и других куньих позволила установить, что степень проявления полового диморфизма у представителей этого семейства, занимающих близкие экологические ниши, может зависеть от степени напряжённости межвидовой конкуренции [Кораблёв и др., 2013а]. Высокий уровень полового диморфизма американской норки, как один из факторов внутривидового морфологического разнообразия, позволяет заполнять широкую экологическую нишу, постепенно вытесняя аборигенные виды со сходными биологическими требованиями [Кораблёв и др., 2013б].

Цель настоящей работы – исследовать особенности проявления морфологического разнообразия черепа американских норок из разных популяционных группировок Восточной Европы и выявить факторы, формирующие диверсификацию изменчивости в популяциях этого вида.

Материал и методы

В работе использовали 441 череп американской норки из девяти популяций и пространственно разобщенных группировок. Среди исследованных выборок восемь представлены дикими норками, а одна – особями, содержащимися

Таблица 1. Характеристика и объём исследованного материала

Номер	Место сбора	Объём, экз. всего	♂	♀	Пол не определён
1	Удомельский район Тверской обл.	40	22	18	–
2	Нелидовский район Тверской обл.	48	34	14	–
3	Оленинский район Тверской обл.	49	25	24	–
4	Торопецкий район Тверской обл.	49	25	24	–
5	Полистовский и Рдейский заповедники	36	22	14	–
6	Знаменский зверосовхоз	47	40	7	–
7	Центр и юго-запад Ленинградской обл.	121	68	46	7
8	Северо-запад Псковской обл.	16	11	5	–
9	Восточная Польша	35	25	10	–

в зверохозяйстве Тверской области (табл. 1, рис. 1).

На каждом черепе измеряли 19 признаков, включая билатерально симметричные (рис. 2).

Измерения выполнены электронным штангенциркулем с точностью до 0.01 мм. Используются только черепа животных старше одного года. Возраст определён визуальными методами по степени развития черепа (сагиттальный гребень, заглазничные отростки), облитерации носового шва, величине *os penis*, а также с использованием инструментальных методик по слоям цемента в апикальной части зуба (клыка) [Habermehl, 1986; Клевезаль, 2007].

Статистический анализ. Для снижения размерности морфологического пространства применяли многомерное непараметрическое шкалирование (МНШ) (Non-metric Multidimensional Scaling) к матрице морфологических дистанций между всеми парами особей выборки.

Преимущество этого методического подхода заключается в возможности дифференцировать различные типы морфологического разнообразия: половую, возрастную, географическую и прочую изменчивость, часто характеризующуюся нелинейным проявлением. Основные задачи в рамках подобного анализа – определение размерности и структуры морфопространства, описывающего дисперсию признаков [Пузаченко А., Загребельный, 2008]. Процедура расчётов основывалась на МНШ алгоритме, реализованном в программном продукте для статистического анализа экологических данных PC-ORD V6.08 (2011). Математический аппарат многомерного непараметрического шкалирования (МНШ) разработан для исследовательских задач в социальных науках, а позже адаптирован для экологических исследований [Kruskal, Wish, 1978; Clarke 1993; McCune, Grace, 2002; Пузаченко Ю., 2004]. Многомерные непараметрические

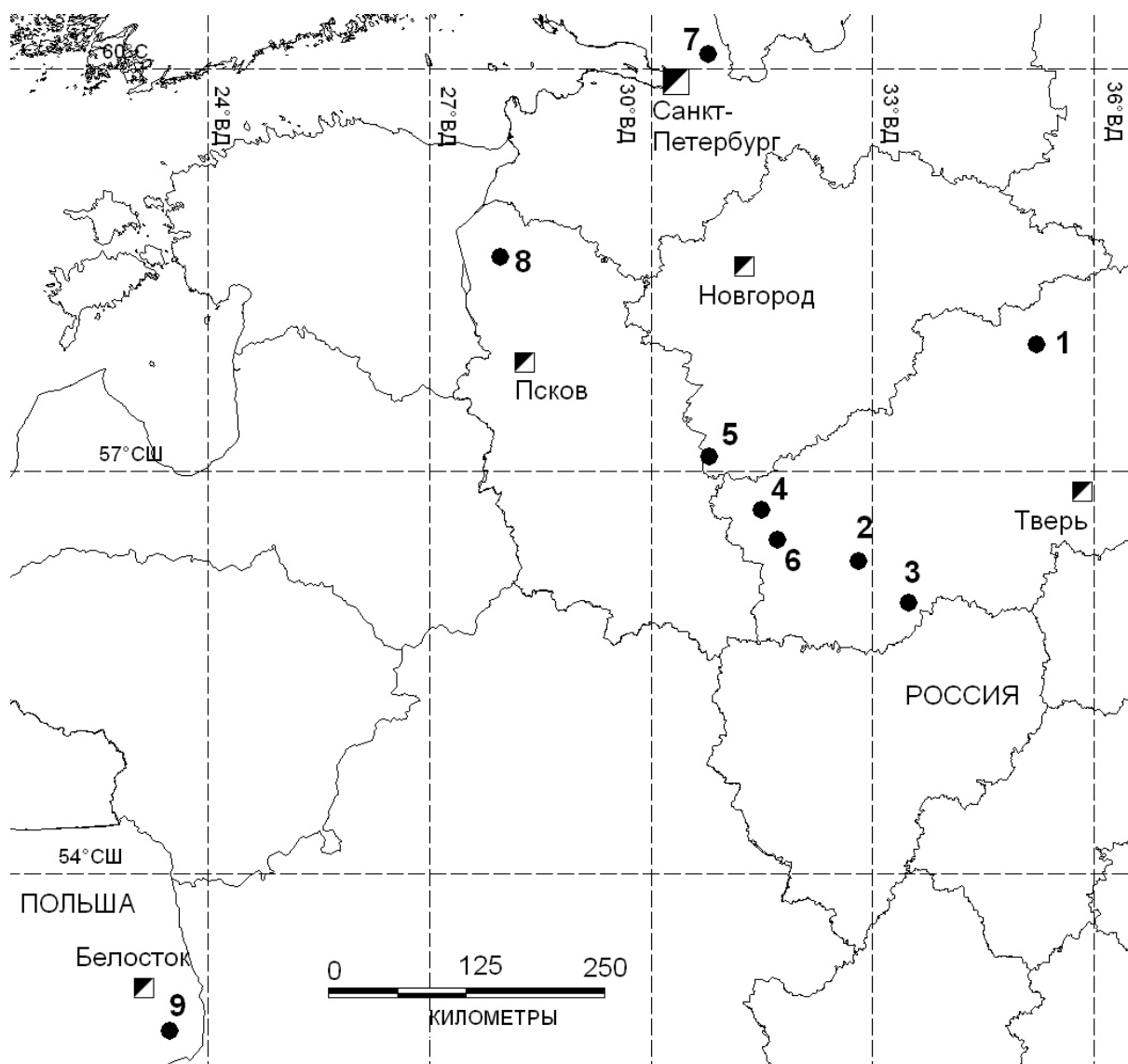


Рис. 1. Карта мест сбора материала. Номера выборок соответствуют приведённым в таблице 1.

методы прикладной статистики получают всё более широкое распространение в современных зоологических исследованиях [Ковалёва и др., 2013; Пузаченко А., 2013]. В качестве меры различий между особями использовали дистанцию Евклида, которая описывает, в основном, варьирование размеров черепа. Применяя к полученной матрице дистанций алгоритм МНШ получали новые, макропеременные – оси МНШ (ОМШ), представляющие собой координаты особей в многомерном морфологическом пространстве. Для содержательной биологической интерпретации осей МНШ применяли корреляционный анализ: вычисляли

ранговый коэффициент корреляции Спирмена осей МНШ с исходными промерами черепа. Непараметрический аналог одномерного дисперсионного анализа – тест Краскела-Уоллиса [Звычайная, Пузаченко, 2009] использовали для оценки вклада независимых факторов в значения той или иной оси МНШ. Кроме этого, оси МНШ использовались как независимые переменные в дискриминантном анализе. Для оценки совместного влияния географического и исторического (в смысле возможной гибридизации диких и domesticированных норок) факторов применяли двухфакторную модель общего дискриминантного анализа

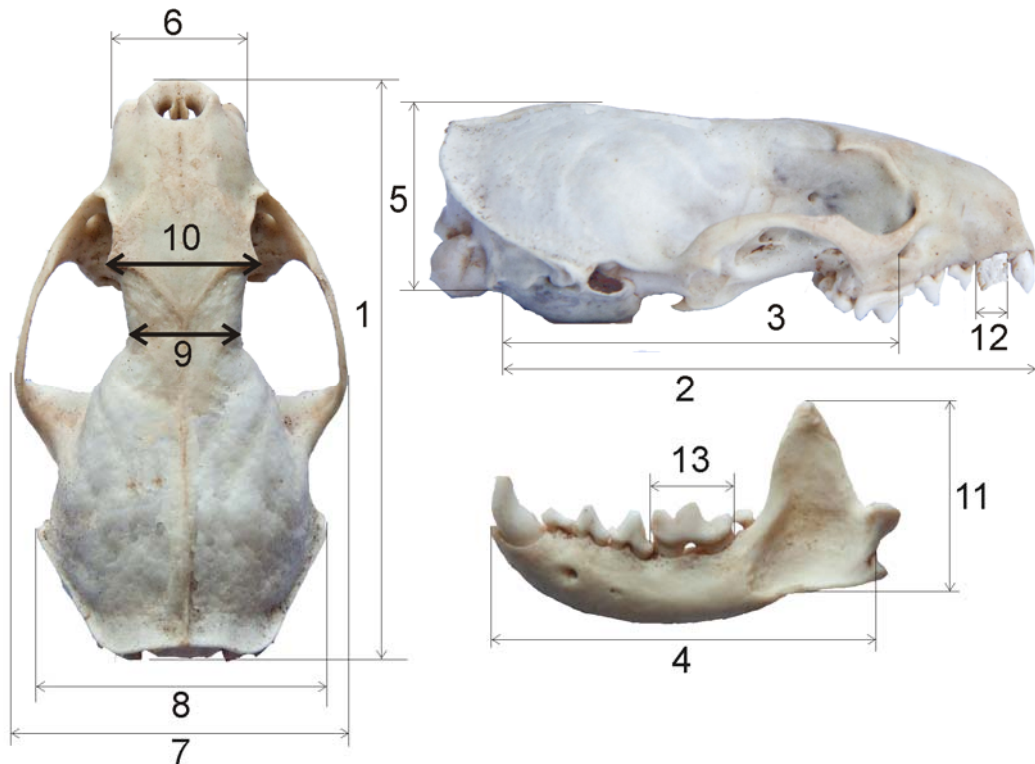


Рис. 2. Схема промеров черепа американской норки. 1 – кондилобазальная длина черепа; 2 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 3 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 4 – длина нижней челюсти – от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставным (*proc. condiloides*) и угловым (*proc. angularis*) отростками; 5 – наибольшая высота черепа в области барабанных камер; 6 – ширина рострума над клыками; 7 – скуловая ширина; 8 – мастоидная ширина – расстояние между латеральными краями сосцевидных отростков; 9 – ширина заглазничного сужения; 10 – расстояние между латеральными краями заглазничных отростков; 11 – наибольшая высота венечного отростка; 12 – ширина верхнего клыка у основания; 13 – коронарная длина M_1 .

(General Discriminant Analysis). Он позволяет оценивать степень мощности влияния каждого включённого в анализ фактора, а также их комбинацию на зависимые размерные признаки (<http://www.statsoft.com/Textbook/General-Discriminant-Analysis>). При этом фактор 1 обозначает географическое происхождение выборки, фактор 2 – потенциальное влияние domesticированных норок, а фактор 3 – половую принадлежность особей.

Поскольку межполовым различиям рассматриваемого вида мы уделяли внимание ранее [Кораблёв и др., 2013а], в данной работе рассмотрены также и иные предикторы, потенциально влияющие на морфологическое разнообразие черепа американской норки.

Задачу исключения из анализа фактора полового диморфизма решали следующим образом. Строили регрессионную модель, где предикторами выступали оси многомерного шкалирования (ОМШ), а зависимыми переменными – измеренные признаки черепа. Основная доля морфологического разнообразия – межполовые различия, поэтому в дальнейшем исследовали необъяснённую регрессионной моделью изменчивость (остатки «residuals»). Такой подход даёт возможность анализировать всю совокупность особей без разделения по полу. Теоретическое обоснование и практическая реализация подобного методического подхода, заключающегося в использовании

линейных моделей регрессии при исследовании морфологической изменчивости нижней челюсти крыс *Rattus*, выполнено Пузаченко Ю.Г. и Лапшовым В.А. [1994].

Для выявления фактора морфологического разнообразия, связанного с происхождением популяций, учитывали особенности их формирования в новейшей истории. При этом все выборки разделили на три группы: 1 – норки дикого типа, 2 – domestцированные, 3 – вероятно испытывающие гибридизацию с особями, убежавшими со звероферм. Критериями при классификации были история происхождения и расстояние в местах сбора черепов до ближайших зверохозяйств. Кроме того, принимали во внимание публикации, освещающие особенности формирования населения вида в исследуемых регионах и личные наблюдения авторов. Географическую изменчивость норок и возможное влияние гибридизации domestцированных и диких зверьков исследовали общим двухфакторным дискриминантным анализом, где фактор 1 фигурировал как – географический (отдельная популяция), а фактор 2 – исторический.

Анализировали признаки, проявившие наибольшую изменчивость в межпопуляционных сравнениях. С целью выявления однородных морфологических классов внутри выборок и выяснения доли их участия в каждой выборке непрерывное распределение преобразовывали в дискретное распределение Пуассона. Классы размерной изменчивости выделяли на основе характеристики статистического распределения по наблюдаемой частоте. Это дало возможность сравнивать выборки как относительно обособленные множества (состоящие из дискретных групп), что удобно для выявления микроэволюционных тенденций в популяциях [Шварц и др., 1966; Орлов, Окулова, 2001]. Анализ соотношения морфологически однородных долей

выборки позволяет исследовать направление отбора в популяциях под влиянием различных факторов среды. Уточнения, касающиеся методических приёмов, приводятся в последующих разделах. Статистические расчёты выполнены в программах Statistica 7.1 и MS Excel.

Результаты

Морфологическое разнообразие американской норки при используемой системе промеров воспроизводится двумя ОМШ. Для поиска оптимальной размерности модели МНШ использовали алгоритм, заложенный в программе PC-ORD. Он основан на значении «стресса» (чем меньше его величина, тем лучше качество модели), минимизация осуществляется посредством повторных расчётов (итераций), количество ОМШ, при котором стабилизируется величина «стресса» [Kruskal, Wish, 1978] (в нашем случае 3.589) принимается оптимальной.

Для оценки связи отдельных признаков с ОМШ выполнен анализ на основе непараметрического рангового коэффициента корреляции Спирмена (табл. 2).

Из приведённых данных следует, что ОМШ 1 значимо связана со всеми размерными переменными. Наибольшие значения коэффициентов корреляции ($r \geq -0.96$) обнаружены для признаков, описывающих общие размеры черепа, прежде всего его длину и ширину. Несколько ниже значения корреляций ОМШ 1 с признаками зубной системы ($r = -0.78 - -0.84$). Самые низкие значения этого показателя у высоты черепа и заглазничного сужения ($r = -0.72$ и -0.41).

ОМШ 2 в отличие от первой оси описывает существенно меньшую долю дисперсии промеров. Фактически она содержит некоторую часть варьирования признака «наибольшая высота черепа в области барабанных камер». Таким образом, дисперсия этого промера включает две независимые компоненты.

Таблица 2. Корреляция размерных признаков черепа с ОМШ

Признак	ОМШ 1	ОМШ 2
Кондилобазальная длина	0.961*	0.002
Расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости	0.987	-0.006
Расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия	0.977	0.029
Длина нижней челюсти	0.960	0.215
Наибольшая высота черепа в области барабанных камер	0.716	-0.326
Ширина рострума над клыками	0.908	0.091
Скуловая ширина	0.935	0.033
Мастоидная ширина	0.923	0.042
Ширина заглазничного сужения	0.406	0.064
Расстояние между латеральными краями заглазничных отростков	0.735	0.152
Наибольшая высота венечного отростка	0.948	0.092
Ширина верхнего клыка у основания	0.763	0.129
Коронарная длина М ₁	0.817	0.120

* Статистически значимые значения ($p \leq 0.05$) выделены полужирным шрифтом.

Таблица 3. Вклад полового диморфизма, географического происхождения выборок (география) и популяционного типа (популяция) в изменчивость ОМШ

ОМШ	Тест Краскела-Уоллиса		
	Пол	География	Популяция
1	H=258.68**	H=102.44**	H=96.48**
2	H=21.78**	H=156.21**	H=61.41**

* $p \leq 0.05$; ** $p < 0.001$

Для содержательной интерпретации ОМШ оценивали их взаимосвязь с географическим происхождением выборки, типом популяции (дикие, domestцированные, вероятно испытывающие гибридизацию) и половой принадлежностью животных, учитывая, что предыдущие исследования вида выявили высокий половой диморфизм в размерах черепа [см. Wiig, 1982; и др.].

Из проведённых расчётов (табл. 3) следует, что варьирование ОМШ 1 обусловлено, главным образом, половым диморфизмом, в то время как варьирование ОМШ 2 в основном связано с географическим происхождением выборки.

Популяционный тип также значимо воспроизводится двумя ОМШ. Таким

образом, интерпретация осей сводится к следующему: первая описывает главным образом половой диморфизм, а вторая – в большей мере географическую вариабельность и морфологическое разнообразие, связанное с типом популяции. При этом очевидно, что в дисперсии обеих осей присутствует компонента, связанная с половым диморфизмом.

Для количественной оценки влияния фактора полового диморфизма на значения ОМШ была использована и общая модель дискриминантного анализа, где предиктором выступает каждая из осей, а половая принадлежность особей рассматривается как зависимая переменная (табл. 4).

Дискриминантный анализ подтвердил высокий вклад межполовой

Таблица 4. Оценка влияния фактора полового диморфизма на значения ОМШ по результатам дискриминантного анализа

Оси шкалирования	Вилкоксон-ламбда	χ^2	Уровень значимости р	% корректной классификации		
				♂	♀	Всего
ОМШ 1	0.431	363.13	>0.001	93.38	87.04	91.01
ОМШ 2	0.949	22.44	>0.0001	94.85	12.35	64.06

изменчивости в ОМШ 1. Значения критериев Вилкоксон-ламбда и хи-квадрат указывают на надёжное распознавание самцов и самок; уровень корректной классификации составил более 90% при несколько лучшем распознавании самцов, чем самок. Вторая ОМШ характеризуется более высоким значением критерия Вилкоксон-ламбда и низким значением хи-квадрат, что указывает на худшую разрешающую способность этой переменной. Однако процент правильно классифицированных самцов, превышает аналогичный показатель ОМШ 1, но правильное распознавание самок значительно ниже, иными словами в этой оси содержится существенная доля информации о морфологическом разнообразии самцов американской норки. Вероятно, именно эти особенности проявляются в развитии сагиттального гребня самцов, что выражается в присутствии специфической компоненты варьирования высоты их черепа (рис. 2, табл. 2). Таким образом, проведённый анализ подтверждает исходную гипотезу о том, что половой диморфизм, исключая возрастную изменчивость, является ведущим фактором морфологического разнообразия черепа норок, что типично для кунных мелких и средних размеров [Шубин, Шубин, 1975; Wiig, 1982; и др.].

В таблице 5 показаны основные параметры многофакторной регрессионной модели, где гендерные различия, выступали как предикторы, а отдельные измеренные признаки, представляли зависимые переменные.

Остатки от регрессионных моделей (residuals), уже не содержащие информации о половом диморфизме, являются предметом последующего анализа вклада географического фактора в морфологическое разнообразие черепа норки.

Тестирование гипотезы влияния на морфологическое разнообразие черепа типа популяции, пола, совместного влияния типа популяции и пола выполнено для проверки пригодности методики анализа не половой изменчивости черепа.

Основные результаты многофакторного дискриминантного анализа представлены в таблице 6.

В ходе анализа выделены шесть признаков, значимо различающихся в разных популяциях. Значения F критерия дают представление о величине изменчивости отдельных промеров. Из таблицы 6 следует, что выборки в основном различаются по высоте черепа, мастоидной ширине, ширине клыка. В меньшей степени они различаются по длине нижней челюсти, межглазничному расстоянию и ширине заглазничных отростков. Величина показателя разрешающей способности промеров – критерий Вилкоксон-ламбда согласуется с величиной F критерия. Его значения существенно ниже для признаков, вклад которых в распознавание популяций статистически значим. Влияние фактора «тип популяции» на морфологическую дифференциацию статистически значимо. При этом хорошо распознаются только два типа популяций: дикие и domesticированные американские норки. Значения критерия

Таблица 5. Результаты регрессионного анализа размерных признаков черепа американской норки от половой принадлежности животных (переменная «пол»)

Признак	$\beta \pm \text{ошибка}$	$B \pm \text{ошибка}$	R^2	Уровень значимости p
Кондилобазальная длина	0.007±0.002	0.002±0.000	0.92	<0.001
Расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости	-0.383±0.003	-0.082±0.001	0.98	<0.001
Расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия	-0.193±0.003	-0.058±0.001	0.97	<0.001
Длина нижней челюсти	-0.208±0.002	-0.059±0.001	0.93	<0.001
Наибольшая высота черепа в области барабанных камер	-0.020±0.001	-0.009±0.000	0.60	<0.001
Ширина роострума над клыками	-0.009±0.001	-0.006±0.001	0.84	<0.001
Скуловая ширина	-0.077±0.002	-0.020±0.000	0.90	<0.001
Мастоидная ширина	-0.061±0.002	-0.018±0.000	0.88	<0.001
Ширина заглазничного сужения	-0.001±0.001	-0.001±0.001	0.14	<0.001
Расстояние между латеральными краями заглазничных отростков	-0.011±0.001	-0.007±0.001	0.61	<0.001
Наибольшая высота венечного отростка	-0.071±0.001	-0.035±0.001	0.87	<0.001
Ширина верхнего клыка у основания	-0.004±0.001	-0.009±0.003	0.67	<0.001
Коронарная длина M_1	-0.005±0.001	-0.009±0.002	0.72	<0.001

хи-квадрат для двух канонических осей дискриминантного анализа высоки – 801.87 (df=112)–357.86 (df=91) для первой и второй, соответственно. Качественная характеристика различия популяций дана на основе правильно классифицированных особей в априори заданные группы (табл. 7). Общий процент корректной классификации для

девяти выборок достаточно высок ($\approx 63\%$). Результаты канонического дискриминантного двухфакторного анализа представлены на графике рассеивания (рис. 3).

В первую очередь, здесь очевидны глубокие морфологические отличия domesticированных норок, которые на графике образуют обособленную

Таблица 6. Многомерная оценка значимости переменных с учётом трёх факторов морфологического разнообразия по результатам дискриминантного анализа

Краниометрические признаки и факторы полиморфизма	Вилкоксона- лямбда	F критерий	Уровень значимости p
Кондилобазальная длина	0.989	0.73	0.6273
Расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости	0.992	0.54	0.7799
Расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия	0.971	2.02	0.0613
Длина нижней челюсти	0.948	3.72	0.0013
Наибольшая высота черепа в области барабанных камер	0.689	30.67	0.0000
Ширина роострума над клыками	0.992	0.56	0.7620
Скуловая ширина	0.983	1.17	0.3221
Мастоидная ширина	0.865	10.62	0.0000
Ширина заглазничного сужения	0.906	7.08	0.0000
Расстояние между латеральными краями заглазничных отростков	0.963	2.64	0.0159
Наибольшая высота венечного отростка	0.975	1.72	0.1139
Ширина верхнего клыка у основания	0.870	10.15	0.0000
Коронарная длина M ₁	0.987	0.90	0.4931
Тип популяции	0.265	64.19	0.0000
Пол	0.973	1.89	0.0816
Тип популяции×Пол	0.985	0.52	0.9038

* Жирным шрифтом выделены значимые признаки.

Таблица 7. Качественная характеристика различия популяций по результатам дискриминантного анализа

Номер выборки	Процент корректного распознавания
1	25.00
2	56.25
3	38.78
4	61.22
5	52.78
6	85.11
7	86.84
8	31.25
9	68.57
Всего	62.90

группу с выраженным хиатусом. Выборка этих животных не гомогенна, и состоит из двух дискретных групп, занимающих противоположные области в координатном пространстве. Возможно, так проявляется эффект присутствия в выборке зверьков

различных породных типов (на звероферме «Знаменское» содержатся норки трёх породных линий: дикого окраса, крестового и голубого). Дикие норки морфологически более однообразны, выборки из популяций значительно трансгрессируют, при этом

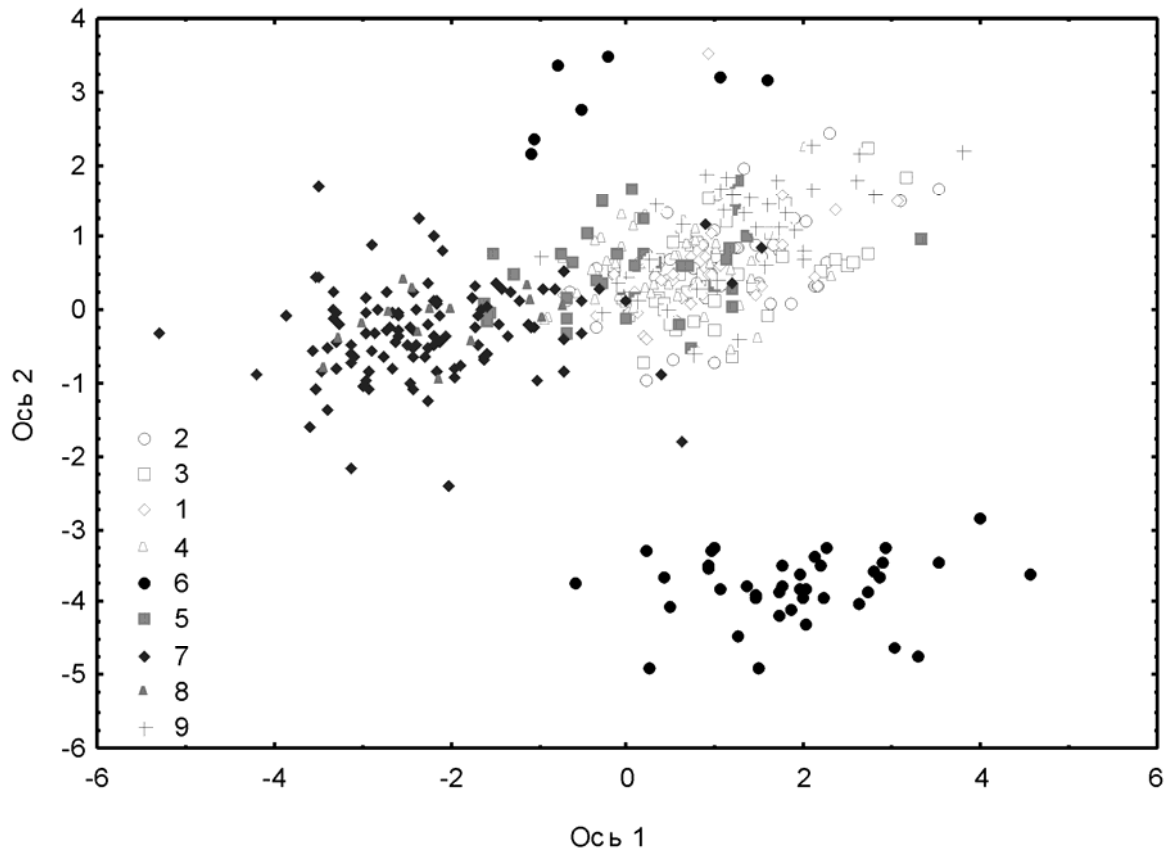


Рис 3. Различия выборок из девяти популяций американской норки в осях канонического анализа. Номера в легенде соответствуют обозначениям выборок в таблице 1.

животные Ленинградской области и Польши занимают противоположные полюса «облака рассеивания». Между ними в центре графика формируют плотное скопление животные из Тверской и Новгородской областей. Общей тенденцией можно назвать «широтный» характер распределения диких популяций от более мелких норок Польши к более крупным, населяющим северо-запад Европейской части России.

Характер варьирования признаков черепа, значимо различающихся в популяциях, представлен также графическим способом. Так на рис. 4 показана изменчивость признаков черепа относительно средних значений в исследованных выборках американской норки. Отклонения в большую или меньшую стороны выражены здесь в миллиметрах, что позволяет интерпретировать морфологическое разнообразие черепа, не зависимо от гендерных различий животных.

Оба признака значимо различаются в популяциях. Для заглазничного сужения значения теста Краскела-Уоллиса (KW-H) составили 45.26, F критерия 6.20 при $p < 0.0001$. Для ширины заглазничных отростков: KW-H = 66.33, F = 9.81 $p = 0.0000$. Наименьшие значения этих промеров обнаружены в популяционных группировках Тверской области, а среди них были минимальны у животных Удомельского района. Также минимальные значения этих признаков черепа наблюдаются и у domestцицированных норок. Максимальной величины эти промеры достигают у зверьков Полистово-Ловатской болотной системы и северо-запада Псковской области. Норки Ленинградской области и Польши по размерам указанных признаков не различаются. Межглазничная ширина у них средних размеров, а ширина заглазничных отростков несколько ниже среднего

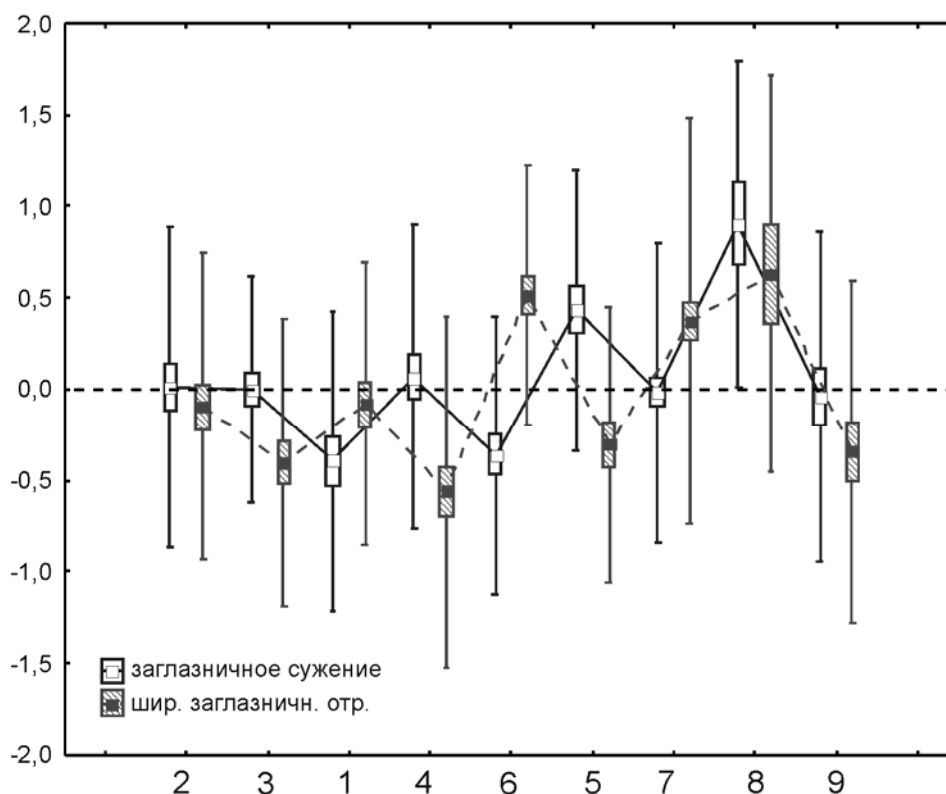


Рис 4. Варьирование ширины заглазничного сужения и расстояния между латеральными краями заглазничных отростков в популяциях американской норки (мм). На графике здесь и далее: точки – среднее значение признака; прямоугольная область – \pm ошибка среднего; лимиты – \pm среднеквадратичное отклонение.

значения признака, полученного для всех выборок норок.

Значения теста Краскела-Уоллиса (KW-H=139.58) и критерия Фишера (F=18.25) для признака длина нижней челюсти статистически значимы $p > 0.0001$. Аналогичные значения высоты черепа (KW-H=213.77; F=59.38) при столь же высоком уровне статистической значимости указывают на достоверную изменчивость признаков в исследованных популяциях американской норки (рис. 5).

Диапазон варьирования средних значений высоты черепа и длины нижней челюсти в целом пропорционален географической дистанции между природными популяциями норки. На короткой географической шкале, в пределах одной административной области изменчивость признаков находится на пороге статистической достоверности. У животных, популяционные группы

которых значительно удалены друг от друга, варьирование размеров более выражено и не перекрывает пределы статистической ошибки. По относительным размерам длины нижней челюсти наиболее мелкие норки населяют Тверскую область и граничащие с ней районы Псковской и Новгородской областей. Наибольшая длина нижней челюсти наблюдается у норок из Ленинградской области и граничащих с ней районов Псковской области. Средние значения признака – у норок из восточной части Польши. Доместицированные зверьки по этому признаку мало отличаются от норок Тверской области и имеют относительно короткую нижнюю челюсть. Высота черепа – признак в целом более изменчивый. Его варьирование в популяциях обратно пропорционально длине нижней челюсти при сохранении обозначенной тенденции. Наибольшая диспропорция

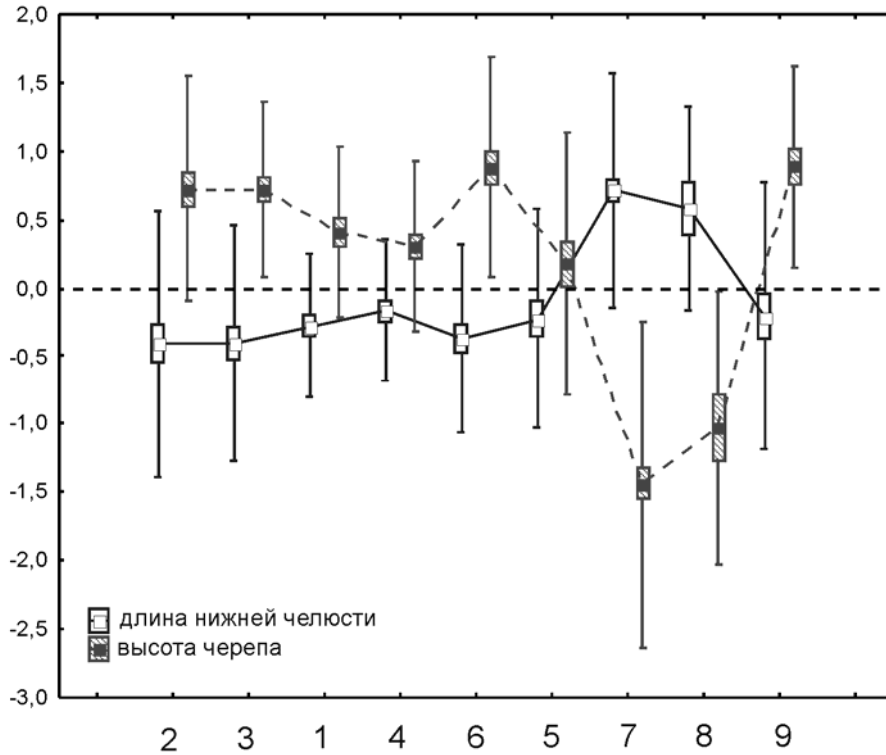


Рис. 5. Варьирование высоты черепа и длины нижней челюсти в популяциях американской норки (мм). Обозначения см. на рис. 4.

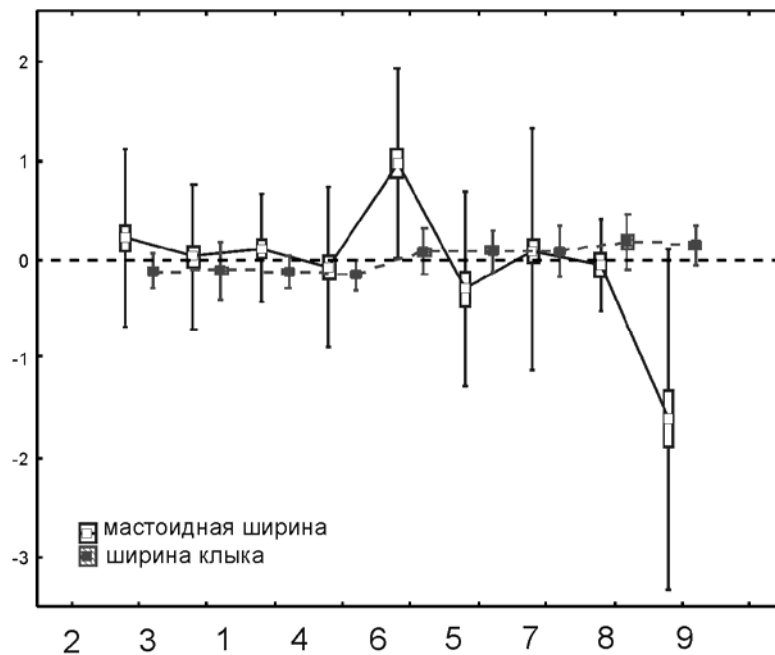


Рис. 6. Варьирование мастоидной ширины и ширины клыка в популяциях американской норки (мм). Обозначения см. на рис. 4.

в размерах высоты черепа и длины нижней челюсти у норок Ленинградской и северо-востока Псковской области.

Значения статистических параметров для признаков мастоидная

ширина и ширина клыка (рис. 6) составили: $KW-H=71.44$ и 91.46 ; $F=16.60$ и 14.12 соответственно, эта пара признаков в отдельных популяциях различается также на высоком уровне значимости $p>0.0001$.

Наибольшая мастоидная ширина обнаружена у норок, населяющих Тверскую область. У животных Псковской, Ленинградской и Новгородской областей этот признак имеет средние размеры. Норки с наименьшей мастоидной шириной обитают на востоке Польши. Максимальное значение этого признака у domesticiрованных зверьков. Ширина клыка наименьшая у норок Тверской области, наибольшие значения признака характерны для популяций северо-востока Псковской области и восточной Польши. Средняя ширина клыка отмечается у domesticiрованных животных, а также населяющих Полистово-Ловатскую водно-болотную систему. Для рассматриваемых признаков сохраняется тенденция увеличения масштаба различий между популяциями, разделёнными большим географическим расстоянием.

Для выявления паттернов морфологического разнообразия непрерывное распределение размеров особей преобразовывали в дискретное. Для каждого признака выделены не менее 5 размерных классов, каждый из которых представлен более чем 10 особями. Номера классов пропорциональны размерам животных, таким образом, минимальный класс соответствует наименьшим размерам, а максимальный – наибольшим. Затем исследовали процентную долю классов в отдельных популяциях и сравнивали частоты встречаемости зверьков различных размеров в выборке из каждого региона на основе непараметрического одномерного дисперсионного анализа (тест Краскела-Уоллиса).

Признак «длина нижней челюсти» разделён на 6 дискретных размерных групп. Распределение норок по этому признаку соответствует тенденции, отмеченной в рамках дискриминантного анализа, поскольку частоты встречаемости зверьков с кодами 3-й и 4-й преобладают в Тверской области

(в среднем 91.5%). В некотором смысле исключение – популяционная группировка Торопецкого района, где названные размеры присутствуют в одинаковых пропорциях, в то время как в остальных выборках преобладают размеры, соответствующие 3-му коду. Норки, населяющие граничащую с Тверской областью Полистово-Ловатскую болотную систему, характеризуются сходным с ними соотношением размерных классов (3-й и 4-й – 89%), но в небольшом количестве присутствуют животные с максимальным размером признака. Зверьки Ленинградской и сопредельных районов Псковской области отличаются распределением размерных классов в направлении увеличения длины мандибулы, так в обозначенных выборках преобладают 4-й и 5-й размерные коды и в относительно высокой пропорции представлены животные с максимальным размером признака (4–6 в среднем 79%). Норки, населяющие восточную Польшу по доли размерных классов близки к животным Тверской области – преобладают 3-я и 4-я размерные группы (89%), однако относительно высока доля животных с минимальными размерами мандибулы (5.7%). Доместцированные животные отличаются смещением размерных классов в направлении нижесредних значений – преобладают 2-й и 3-й размерные коды признака (72%). Обнаруживается тенденция смещения размерных классов в широтном градиенте – более крупные особи чаще представлены в «высокоширотных» популяциях. По частоте размерных классов норки Ленобласти, а также Нелидовские и Оленинские достоверно отличаются от Псковских, а Псковские – от зверосовхозных ($K-W H = 118.76$ $p = 0.000$).

Аналогично предыдущему, признак «мастоидная ширина» разделён на 6 размерных классов. Наиболее контрастно отличаются распределением размеров мастоидной ширины норки

из восточной части Польши. В этой выборке доминируют минимальные размеры признака (1–3-й классы 80%). Частоты размеров мастоидной ширины среди популяционных групп норки Тверской области незначительно флуктуируют, во всех случаях преобладают 3-й и 4-й размерные коды (в среднем 82%). Частота распределения размеров признака сходна и среди выборки норок из Полистово-Ловатской водно-болотной низменности (75%). Распределение размеров мастоидной ширины в популяции Ленинградской области практически соответствует нормальному – преобладают средние значения признака соответствующие 3-му и 4-му кодам (71%), однако высока доля норок с размерами выше средних (17% 5-го и 6-го размерных классов). В выборке из северо-востока Псковской области преобладают животные с размерами выше средних, соответствующие 4-му коду (56.3%), но достаточно часто встречаются животные со средними размерами признака (3-й класс – 37.5%). Доместичированные норки отличаются от природных популяций преобладанием значений признака выше средних – 4–6-й коды (87.3%), животные с минимальными размерами среди них отсутствуют. Таким образом, и здесь отмечается тенденция накопления в «высокоширотных» популяциях норок с размерами выше средних значений. По признаку мастоидная ширина достоверно отличаются польские норки от Ленинградских, Нелидовских и Оленинских, зверосовхозных, Удомельских, Торопецких. Кроме этого зверосовхозные особи по этому признаку отличаются от всех кроме Псковских ($K-W N = 78.75$ $p < 0.00001$).

Распределение частоты размеров высоты черепа норок, который подразделяется на 9 размерных классов, среди выборок Тверской области не подвержено значительным флуктуациям – преобладают размеры средние и выше

средних, соответствующие кодам 5–8-й (в среднем 86%). У животных Полистово-Ловатской водно-болотной низменности обнаруживается смещение распределения частот признака в сторону меньших значений – преобладают 4–7-й размерные коды (89% встречаемости). У норок северо-запада Европейской части России, населяющих Ленинградскую и граничные с ней районы Псковской области частоты признака заметно смещаются в направлении меньших размеров. В Ленинградской области преобладают размеры с 1-го по 4-й (83%). В Псковской в абсолютном выражении 1–3-й (56.3%), однако высока доля норок с размерными кодами 5–6-й (31.3%), таким образом, эта популяция, видимо, находится в переходном состоянии от больших к меньшим размерам, где практически мало представлены средние значения признака. Среди диких популяций максимальные размерные группы наиболее часто встречаются у норок восточной Польши с 6-й по 9-ю (83%). У доместичированных норок преобладают 6–9-я размерные группы (89%) и по этому признаку они самые крупные среди исследованных животных. Прослеживается тенденция накопления зверьков с малыми размерами признака в «высокоширотных» популяциях. Следует также отметить, что по высоте черепа достоверно отличаются норки из Ленинградской и Псковской областей от животных Тверской области, Польши и из зверохозяйства. От последних отличаются норки Полистово-Ловатской болотной низменности ($K-W N = 204.49$ $p = 0.000$).

Ширина клыка кодируется 8 размерными классами. Для этого признака распределение частот встречаемости указывает на преобладание животных с крупными клыками в популяциях северо-запада Европейской территории России, размерные коды 5–8-й (в среднем 61%). В популяционных группах Тверской

области преобладают норки с нижесредними размерами клыка: 1–6-й классы (96.4% в среднем). У животных Полистово-Ловатской низменности с высокой частотой встречаются норки с вышесредними значениями признака – 4–8-й классы. У животных, населяющих восточную Польшу высока частота присутствия норок с шириной клыка соответствующей 6–8-м классам (81%). У доместифицированных норок преобладают средние и вышесредние размерные классы: 4–5-й (36%) и 7–8-й соответственно (34%). Таким образом, данный признак в природных популяциях норок значительно флуктуирует и не соответствует отмеченной ранее «широтной» тенденции. По ширине клыка достоверные отличия найдены между норками из Ленинградской и Тверской областей (за исключением Оленинского района) от Польских, Полистово-Ловатских и животных северо-востока Псковской области. Норки Оленинского района Тверской области отличаются от Польских и Полистово-Ловатских. Зверьки Торопецкого района и зверосовхозные отличаются от Польских, Полистово-Ловатских и Псковских ($K-W N=92.55$ $p=0.0000$).

Признак «межглазничное сужение» кодируется 6 размерными классами. В Ленинградской области распределение размеров межглазничного сужения смещено в сторону вышесредних, преобладают 4–5-й классы (54%). На северо-востоке Псковской области размеры этого признака наиболее крупные – доминируют 5-й и 6-й классы (81.3%). В популяционных группировках Тверской области доминируют размерные классы со 2-го по 5-й (81.4%), но в Торопецком районе – тенденция к смещению размеров признака к максимальным значениям, а в Удомельском районе – к минимальным значениям. В Полистово-Ловатской низменности наиболее часто отмечаются 4–6-й размерные классы (80.6%). В Польше доминирующими размерами являются 1–4-й (74.3%),

то есть более мелкие. Животные зверосовхоза наименьшие по этому признаку – доминируют 1–4-й размерные классы (91.4%), отчётливо обнаруживается тенденция широтного увеличения признака. По этому признаку отличаются норки Псковские от Ленинградских, Оленинских и Польских. Удомельские и зверосовхозные от Полистово-Рдейских и Польских, а также Псковские и Торопецкие ($K-W N=44.146$ $p=0.0000$).

Размерные классы признака «ширина заглазничных отростков» (всего 7 размерных классов) распределены в популяциях следующим образом. Ленинградская область – доминируют средние значения признака (3–4-й классы – 48%). На северо-востоке Псковской области несколько крупнее, чаще встречается 3-й и 5–6-й размерные классы (69%). В Тверской области несколько мельче размеры этого признака, во всех выборках наиболее часты 1–5-й классы (91%). В зверохозяйстве характерны средние размеры признаков 2–6-й классы (96%). Полистово-Ловатские норки отличаются относительно мелкими размерами признака 1–4-й классы (92%). На территории Польши также доминируют 1–4-й размерные классы признака (92%). Следует отметить, что норки Ленинградской области достоверно отличаются от Оленинских, Полистово-Рдейских и Торопецких, а зверосовхозные от Нелидовских, Оленинских, Польских, Полистово-Рдейских и Торопецких. Зверьки, отловленные в Псковской области, также несколько отличаются от Торопецких и Оленинских ($K-W N=0.06$ $p=0.0000$). Таким образом, по этому признаку нет обозначенной широтной тенденции.

Многомерный регрессионный анализ показывает, что географическое положение места сбора материала достоверно влияет на изменчивость размеров черепа в диких популяциях американской норки, выраженную дискретным способом (табл. 8).

Таблица 8. Зависимость размеров черепа американских норок от географического происхождения выборки

Признак	R ²	F	p
Длина черепа	0.074	15.67	0.000
Резцовая кость – барабанная камера	0.102	22.15	0.000
Длина нижней челюсти	0.185	44.32	0.000
Высота черепа	0.440	153.74	0.000
Ширина мастоидная	0.137	31.03	0.000
Ширина заглазничных отростков	0.050	10.28	0.000
Ширина клыка	0.134	30.34	0.000
Длина коронки M ₁	0.029	5.81	0.003

Таблица 9. Значения коэффициентов Парето для анализируемых факторов – географических координат выборок американских норок

Зависимые факторы	Предикторы	
	Географическая долгота	Географическая широта
Длина черепа	3.44	4.11
Резцовая кость – барабанная камера	2.69	5.85
Длина нижней челюсти	4.66	7.77
Высота черепа	5.47	16.15
Ширина мастоидная	6.09	5.49
Ширина заглазничных отростков	0.56*	4.44
Ширина клыка	7.47	1.60*
Длина коронки M ₁	2.77	1.74*

* p<0.05 для остальных p>0.05.

Значения критерия Фишера (F) подтверждают наибольшую зависимость длины нижней челюсти, высоты черепа и ширины клыка от географического фактора.

При использовании в качестве предикторов более чем одного фактора, анализ их влияния на зависимые признаки удобно проводить с помощью коэффициентов Парето (α), которые отражают силу и статистическую значимость исследуемого фактора (табл. 9).

Изменчивость большинства признаков черепа связана с двумя географическими факторами, отражающими положение выборки в

пространстве, но в большей мере с географической широтой. Морфологическое разнообразие признаков зубной системы достоверно зависит только от географической долготы.

Суммарная изменчивость размерных признаков черепа, отражающая ординацию популяций в географическом пространстве, представлена на аддитивной дендрограмме (рис. 7).

На графике воспроизводится тенденция изменчивости метрических признаков черепа, проявляющая зависимость от географической широты. Территориально близкие выборки из популяций группируются в плотные кластеры с минимальной

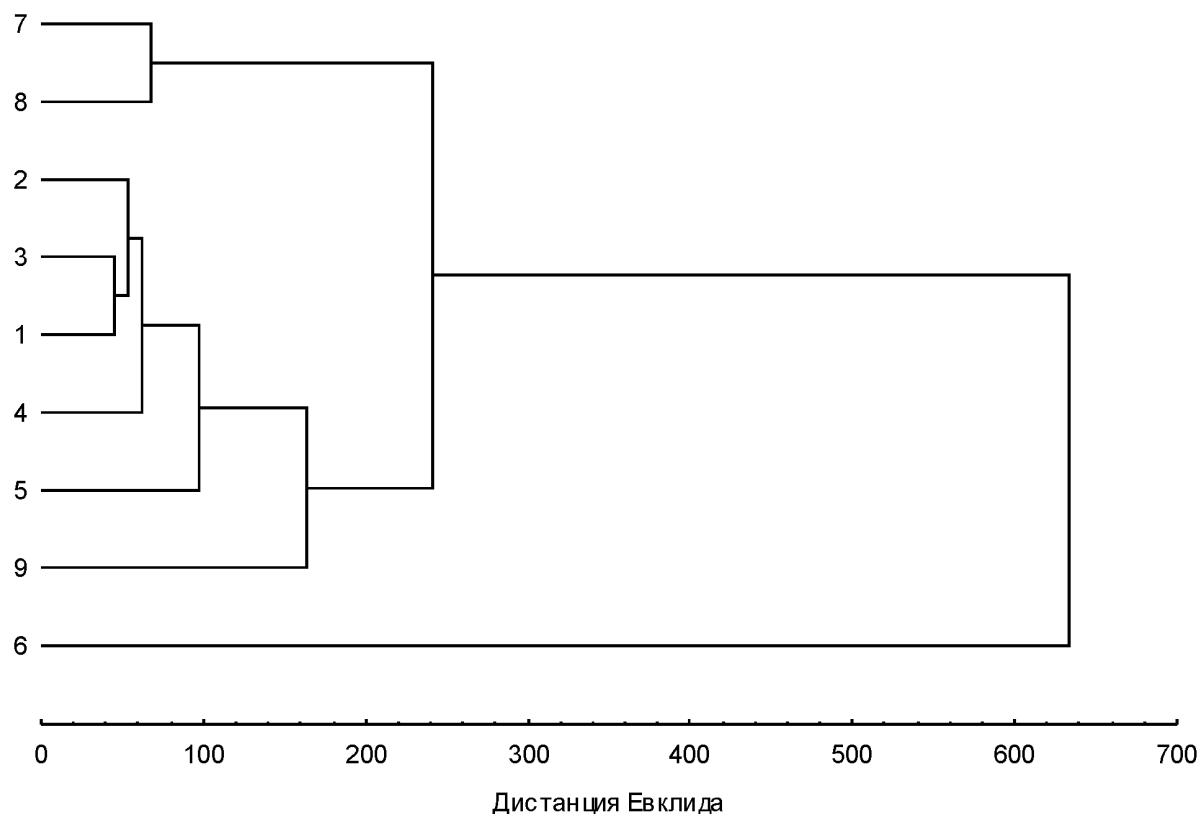


Рис. 7. UPGMA дендрограмма выборок американской норки на основе средневыворочных значений краниометрических признаков.

морфологической дистанцией. Отображаются три хорошо различимые группы кластеров: норки северо-запада Европейской части России (Ленинградская и северо-восток Псковской области), группа популяций Тверской области и граничащих на западе районов Псковской и Новгородской областей, с примыкающими к ним норками восточной части Польши. Доместичированные норки образуют хорошо обособленный кластер с максимальным значением морфологической дистанции от диких популяций.

Обсуждение

Ранее Meiri с соавторами [2004] показали, что размеры самцов и самок американской норки Неарктики в пределах 32.75° и 39.48° положительно коррелируют ($r=0.53-0.61$; $p=0.0000$) с географической широтой, то есть в границах естественного ареала

морфологическая изменчивость вида находится в соответствии с правилом Бергмана. Эта же тенденция подтверждена и нами для некоторых признаков черепа в местах интродукции в Палеарктике. Размерная изменчивость американской норки Восточной Европы [Zalewski, Bartoszewicz, 2012] коррелирует с географической широтой, что оказалось характерно только для самок, причём на Севере они мельче, чем на Юге. Эта тенденция, противоположная правилу Бергмана, наблюдалась и у других куньих [Meiri et al., 2004]. Некоторыми исследователями отмечается, что в целом морфологическая вариабельность представителей этого семейства не соответствует правилу Бергмана [Ashton et al., 2000]. Однако в Неарктике у самок такая закономерность обнаруживается [Meiri et al., 2004]. Высказывается предположение, что таким образом проявляется различное

давление естественного отбора на оба пола, что согласуется с существенным разделением экологических ниш вследствие значительного полового диморфизма [Кораблёв и др., 2013а]. Stevens и Kenndy [2006] установили, что размеры тела американской норки в пределах естественного ареала коррелируют с географической широтой, в то время как для самцов такая тенденция не отмечена. Одновременно устанавливается достоверная зависимость размеров тела обеих полов американской норки от географической долготы. Поскольку правило Бергмана всё же противоречиво в отношении кунных, было высказано предположение об отсутствии преимуществ укрупнения животных с точки зрения терморегуляции из-за особенностей формы их тела [Brown, Laziewski, 1972].

Melero и соавторы [2012] установили достоверную изменчивость морфологических признаков (вес и промеры тела) в популяциях американской норки Испании, связав это с рядом факторов. Во-первых, для интродукций использовались три подвида из Канады, северо-востока США и Аляски [Dunstone, 1993]. Во-вторых, популяции Испании происходят от норок, сбегавших со звероферм, где содержатся животные разных породных линий. И, наконец, различные условия окружающей среды (климат, кормовая база) оказывают влияние на их морфологию. Авторы также указывают на временную тенденцию снижения размеров норок. Пространственная изменчивость, по их мнению, связана с типом преобладающей добычи и локальными макроклиматическими факторами.

Вопрос влияния гибридизации между дикими и domestцированными популяциями американской норки на морфологическую изменчивость черепа остаётся открытым. Ранее нами [Кораблёв и др., 2012] было показано, что размеры вольно живущих норок существенно не изменились даже при

вероятной гибридизации с клеточными. В связи с этим выдвигаются предположения, объясняющие стабильность размеров натурализацией животных под влиянием факторов окружающей среды или элиминацией гибридов первого поколения из-за аутбредной депрессии. В настоящей работе также показано отсутствие значимости этого фактора для диверсификации морфологического разнообразия в популяциях. Возможное объяснение находим в работах Залевского, Бартошевича [Zalewski, Bartoszewicz, 2012] и Мелеро с соавторами [Melero et al., 2012]. В цитируемых статьях указывается, что сбегавшие с фермы норки плохо адаптируются к природным условиям и преимущественно погибают [Hammershoj, 2004 по Zalewski, Bartoszewicz, 2012]. П.И. Данилов [2009] отмечает, что domestцированные американские норки отличаются повышенной синантропностью, это также указывает на их невысокие приспособительные способности к природным условиям. Одной из причин этого являются глубокие морфологические различия между селекционными и дикими норками. Так, например, относительные размеры мозга domestцированных норок на 19.6% меньше, чем диких [Kruska, 1996]. В частности, Kruska и Sidorovich [2003] выяснили, что основные отличия диких американских норок Канады и интродуцированных в Белоруссии заключаются в более коротком лицевом отделе черепа и меньшем объёме мозговой капсулы последних. Авторы констатируют, что универсальными domestцикционными признаками для сельскохозяйственных животных, включая норок, служат укорочение лицевой части черепа и связанных с ним размеров челюстного аппарата, а также относительное уменьшение объёма мозгового отдела черепа. Поэтому основные причины различия норок двух континентов следует искать в новейшей истории интродуцированных

популяций, берущих начало от животных, в течение многих поколений содержащихся на фермах.

При работе с материалом мы обнаружили, что у domestцированных норок среди признаков лицевой части черепа несколько меньше длина нижней челюсти, но и она не отличается достоверно от диких норок Тверской области. Для уточнения относительного размера мозга диких и domestцированных норок, используемых в нашей работе, рассчитали индекс цефализации [Матюшкин, 1979] для 108 особей обеих полов и морфологических типов (54 диких и столько же domestцированных). Его значения в обоеполых выборках (количество самцов и самок пропорционально) составили 0.000237 ± 0.000005 для domestцированных и 0.000335 ± 0.000006 диких. Таким образом, относительные размеры головного мозга норок, содержащихся на звероферме Знаменское, на 29% меньше, чем диких особей территориально близких популяций, что подтверждается высокой статистической значимостью различий (критерий Вилкоксона $T=9$; $Z=6.32$; $p>0.00001$). В.Г. Гептнер и Е.Н. Матюшкин [1973], анализируя domestциационные изменения объёма мозговой коробки млекопитающих, отмечали: «первооснова уменьшения головного мозга... <заключается> в самом извлечении животного из природного окружения, которому способствует резкое упрощение среды – ограничение и стандартизация потока оптической, акустической и ольфакторной информации» (с. 361). Таким образом, считаем отмечаемую цитируемыми выше исследователями низкую адаптивность domestцированных норок к природным условиям не лишённой оснований. В методическом аспекте индекс цефализации может быть перспективным критерием для выяснения доли участие беглых норок в формировании фенотипического облика вольно живущих группировок вида,

а полученные данные могут являться отправными точками для экспертной оценки степени гибридации.

Исследователи, рассматривающие морфологическое разнообразие вида во временном аспекте [Zalewski, Bartoszewicz, 2012; Melero et al., 2012], пришли к выводу, что уменьшение размеров тела норок связано с сокращением в их диете доли крупной добычи. Этот быстрый фенотипический ответ на изменения среды есть следствие высокой экологической пластичности вида.

Описательная статистика не всегда даёт возможность обнаружить тенденции изменчивости в популяциях, однако это становится возможным при использовании параметров дискретного распределения [Шварц и др., 1966; Орлов, Окулова, 2001]. Анализ долей распределения размерных классов указывает на тенденцию накопления в «высокоширотных» популяциях животных с максимальными размерами признаков. С биологической точки зрения это можно трактовать, с одной стороны, как результат «энергетической» выгоды (крупные звери – меньшие теплопотери на единицу массы тела), с другой стороны, как давление факторов окружающей среды. В частности, установлено, что размеры норок тесно коррелируют с размером их жертвы [Zalewski, Bartoszewicz, 2012]. В этом контексте domestцированные норки отличаются от диких популяций преобладанием средних и нижесредних значений размеров признаков черепа, функционально важных в добывании корма. В то же время, среди них большой процент зверьков с максимальными классами общих линейных размеров черепа. Очевидно, что норки, содержащиеся в зверохозяйстве, не подвержены давлению естественного отбора, и отмеченные морфологические особенности черепа – следствие селекции на укрупнение размеров животных.

Отдельно необходимо рассмотреть функционально важный признак – ширину клыка, который не обнаружил отчётливой тенденции пространственной изменчивости. Возможно, большую роль в изменчивости этого признака играет пищевая специализация или конкурентные отношения с экологически близкими видами в гильдии куньих. В популяциях северо-запада Европейской части России и Польши преобладают животные с максимальными размерами признака. Этому есть объяснение: в Польше рацион норок включал много крупной добычи: ондатра, водяная полёвка [Zalewski, Bartoszewicz, 2012]. В Тверской области добыча норок в основном средних и мелких размеров, поэтому в популяциях преобладают средние размеры ширины клыка. Таким образом, отмеченная тенденция изменчивости, вероятно, имеет адаптивный характер.

Заключение

Результаты проведённых исследований не выявили достоверного влияния звероводческих форм животных на морфологическую изменчивость диких популяций американской норки. Вместе с тем, морфологические особенности интродуцированных норок Палеарктики рассматриваются некоторыми авторами с точки зрения влияния доместикационных процессов [например, Ktuska, Sidorovich, 2003]. Полагаем, что морфологическую неоднородность интродуцированных американских норок необходимо рассматривать с учётом влияния доместикации на стадии формирования прапопуляций, то есть новейшей истории их происхождения.

В диких популяциях присутствуют тенденции полиморфизма, укладываемые в рамки известных биогеографических правил и изменчивости адаптивной природы. В частности, в популяциях вольно живущих американских норок обнаруживается достоверная

морфологическая изменчивость некоторых признаков, соответствующая эмпирическому обобщению Бергмана. Этому правилу подчиняется варьирование линейных размеров черепа: мастоидная ширина, высота черепа, а так же длина нижней челюсти. Размерная изменчивость клыка и первого коренного зуба не согласуется с географическим широтным градиентом, и возможной причиной этого может служить пищевая специализация американской норки в отдельных регионах исследования. Вероятно, всё же нет единственного фактора, который объяснял бы морфологическое разнообразие этого вида. Следует полагать, что паттерны краниометрической изменчивости американской норки в отдельных пунктах её ареала зависят от многих причин: межвидовой конкуренции, особенностей кормового рациона, макроклиматических параметров и масштаба влияния на дикие популяции доместичированных форм вида.

Благодарности

Авторы выражают благодарность куратору коллекционных фондов Эльвире Шума (Elwira Szuma), профессору Анджею Залевскому (Andrzej Zalewski) за предоставленную возможность работы с остеологической коллекцией Института исследования млекопитающих Польской академии наук в Беловеже, рецензенту за объективные замечания и содержательную правку, которые позволили значительно улучшить статью. Исследования частично поддержаны грантами BIOCONSUS, РФФИ (14-04-97510) а также выполнялись в рамках базовой части государственного задания №2014/700 со стороны Минобрнауки России.

Литература

Гептнер В.Г., Матюшкин Е.Н. Доместикационные изменения объёма мозговой коробки млекопитающих в историческом аспекте (на примере

- кошки) // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34. № 3. С. 360–370.
- Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КАРНЦ РАН, 2009. 308 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука. 1976. 256 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Лущекина А.А., Неронов В.М. Чужеродные виды и биоразнообразие России // Экология и жизнь. 2009. № 3. Вып. 88. С. 32–39.
- Звычайная Е.Ю., Пузаченко А.Ю. Краниометрическая изменчивость рода *Capra* (Atriodyctyla, Bovidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 5. С. 607–622.
- Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК, 2007. 283. с.
- Ковалёва В.Ю., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М. Землеройки (Soricidae, Eulipotyphla) Сибири и Дальнего Востока: комбинирование и поиск конгруэнтности молекулярно-генетических и морфологических данных // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 11. С. 1383–1398.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 36–56.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии куньих Mustelidae, на примере четырёх видов: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes* // Известия Академии наук. Серия Биологическая. 2013а. №1. С. 70–78.
- Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Туманов И.Л. Характеристика полиморфизма исчезающей популяции Европейской норки (*Mustela lutreola*, Carnivora, Mustelidae) в районе Центрально-Лесного заповедника // Зоол. журн. 2013б. Т. 92. № 8. С. 1259–1268.
- Матюшкин Е.Н. Рыси Голарктики // Сб. трудов зоол. ин-та МГУ. 1979. Т. XVIII. С. 76–162.
- Медников Б.М. Ненаследственная изменчивость и её молекулярные механизмы // Усп. соврем. биол. 1969. Т. 68, вып. 3 (6). С. 399–411.
- Нанова О.Г., Павлинов И.Я. Структура морфологического разнообразия признаков черепа трёх видов хищных млекопитающих (Carnivora) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. №7. С. 883–891.
- Орлов В.Н., Окулова Н.М. Применение уравнения Харди-Вайнберга для анализа географической изменчивости желтогорлой мыши *Apodemus flavicollis* (Muridae, Rodentia) // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 5. С. 607–617.
- Пузаченко А.Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2013. 48 с.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, Carnivora, Canidae) Евразии // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия, 2004. 416 с.
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Пузаченко Ю.Г., Лапшов В.А. Анализ изометрических отображений в морфологии на примере нижней

- челюсти крыс (*Rattus*, *Rodentia*) // Журн. общ. биол. 1994. Т. 55. № 1. С. 96–109.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО «Бранко», 2009. 448 с.
- Шварц С.С., Добринский Л.Н., Большаков В.Н., Бирлов Р.И. Опыт разработки методики определения направленности естественного отбора в природных популяциях животных // Труды института биологии. Уральский филиал АН СССР. 1966. Вып. 51. С. 3–10.
- Шубин И.Г., Шубин Н.Г. Половой диморфизм и его особенности у куньих // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 2. С. 283–290.
- Ashton K.G., Tracy M.C., de Queiroz A. Is Bergmann's rule valid for mammals? // *The American Naturalist*. 2000. V. 156. P. 390–415.
- Bonesi L., Palazon S. The American mink in Europe: Status, impacts, and control // *Biol. Conservation*. 2007. V. 134. P. 470–483.
- Brown, J.H., Laziewski R.C. Metabolism of weasels: the cost of being long and thin // *Ecology*. 1972. V. 53. P. 939–943.
- Clarke K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // *Australian Journal of Ecology*. 1993. V. 18. P. 117–143.
- Dunstone N. The mink. T & A D Poyser Natural History, London. 1993. 232 p.
- Genovesi P., Bacher S., Kobelt M., Pascal M., Scalera R. Alien mammals of Europe. In *Handbook of Alien Species in Europe* / Edited by: DAISIE. Dordrecht: Springer. 2009. P. 119–128.
- Gittelman J.I. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates // *Oecologia*. 1985. V. 67. P. 540–554.
- Habermehl K.H. Altersbestimmung bei Wild- und Pelztieren. Hamburg; Berlin: Verlag P. Purey, 1986. 223 s.
- Huston M.H., Wolverton S. Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule and related phenomena // *Ecol. Monograph*. 2011. V. 81. P. 349–405.
- Kidd A.G. Mink gone wild: hybridization between escaped farm and wild American mink (*Neovison vison*) in a natural context // Thesis in the Masters of Science (M.Sc.) in Biology. Laurentian University Sudbury, Ontario, Canada. 2008. 68 p.
- Kruska D. The effect of domestication on brain size and composition in the mink (*Mustela vison*) // *J. Zool (London)*. 1996. V. 239. P. 645–661.
- Kruska D.C.T., Sidorovich V.E. Comparative allometrics in mink (*Mustela vison*) of Canadian and Belarus origin; taxonomic status // *Mammalian Biology*. 2003. V. 68. P. 257–276.
- Kruskal J.B., Wish M. *Multidimensional Scaling*, Sage University Paper series on Quantitative Application in the Social Sciences, 07-011. 1978. Beverly Hills and London: Sage Publications, 1978.
- McCune B., Grace J.B. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software. 2002. Gleneden Beach, Oregon 97388.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Carnivores, biases and Bergmann's rule // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2004. V. 81. P. 579–588.
- Melero Y., Santulli G., Gomez A., Gosalbez J., Rodrigues-Refojos C., Palazon S. Morphological variation of introduced species: The case of American mink (*Neovison vison*) in Spain // *Mammalian Biology*. 2012. V. 77. P. 345–350.
- Stevens R.T., Kenndy M.L. Geographic variation in body size of American mink (*Mustela vison*) // *Mammalia*. 2006. P. 145–152.
- Tamlin A.L., Bowman J., Hackett D. F. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics // *Wildl. Biol*. 2009. V. 15. № 3. P. 266–277.

Wiig O. Sexual Dimorphism in the Skull of the Feral American Mink (*Mustela vison* Schreber) // Zool. Scripta. 1982. V. 11. № 4. P. 315–316.

Zalewski A., Michalska-Parda A., Ratkiewicz M., Kozakiewicz M., Bartoszewicz M., Brzezina M. High mitochondrial DNA diversity of an introduced alien carnivore: comparison of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // Diversity and

Distributions. A Journal of Conservation Biogeography. 2011. V. 17. № 4. P. 757–768.

Zalewski A., Bartoszewicz M. Phenotypic variation of an alien species in a new environment: the body size and diet of American mink over the time and at local and continental scales // Biological Journal of the Linnean Society. 2012. V. 105. P. 681–693.

FACTORS OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF CRANIOMETRICAL SIGNS OF AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON*)

© 2014 Korablev N.P.^{1,2}, Korablev M.P.^{3,4}, Korablev P.N.⁴,
Tumanov I.L.⁵

¹ Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki, Pskov oblast

² Pskov State University

³ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

⁴ Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Nelidovo Region, Tver oblast

⁵ Zhitkov All-Russia Research Institute of Game Management and Animal Breeding, Western Office,
St. Petersburg 199004, Russia

We investigated craniometrical variability to assess factors of morphological diversity in populations of American mink *Neovison vison* Baryshnikov and Abramov, 1997 (Schreber, 1777) (n=441) from nine geographical segregated populations and subpopulations including domestic minks from fur farm. As the main hypothesis of morphological diversity, geographical origination of populations was accepted, as well as possible hybridization between feral and escaped from farms minks. Sexual size dimorphism was eliminated because of application of the methods of multidimensional non-metric scaling. Results of investigations did not revealed significant influence of animals from fur farm on morphological variability of feral minks. The supposition about limiting mechanisms of wide-ranging hybridizations based on morphogenetic differentiation of populations' groups as a result of different vectors of selections, i.e. the stabilizing selection in feral populations on the one hand and selection processes on the other hand, is suggested. Along with such biases in populations of feral minks, there are patterns of morphological diversity corresponding to well-known biogeography laws and modification variability. Morphological heterogeneity of introduced populations should be viewed accounting the latest history of formation of prapopulations.

Key words: American mink, morphological variability, feral and domestic populations, hybridization.

ПОЛУВОДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ – ВСЕЛЕНЦЫ УБСУНУРСКОЙ КОТЛОВИНЫ (РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ВЕКТОРЫ НАТУРАЛИЗАЦИИ)

© 2014 Савельев А.П.¹, Шар С.², Скопин А.Е.¹, Отгонбаатар М.³,
Соловьёв В.А.¹, Путинцев Н.И.^{4,5}, Лхамсүрэн Н.⁶

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. профессора Б.М.Житкова, Киров 610000 Россия, saveljev.vniioz@mail.ru

² Монгольский государственный университет, Улан-Батор, Монголия, shar@num.edu.mn

³ Ховдский государственный университет, Ховд, Монголия, otgonbaatar_2004@yahoo.com

⁴ Тувинский государственный университет, Кызыл 667000 Россия, ecotsu11@yandex.ru

⁵ Государственный природный биосферный заповедник «Убсунурская котловина», Кызыл, 667010 Россия

⁶ Дирекция особо охраняемых природных территорий Убсунурского бассейна, Улангом, Монголия, lhamaa_uvs@yahoo.com

Поступила в редакцию 5.12.2013

Исследован современный статус и популяционные тренды трёх полуводных видов млекопитающих – вселенцев в трансграничной экосистеме Убсунурской котловины (Монголия, Россия). Ондатра, американская норка и евразийский бобр (центральноазиатский подвид) имеют в этом регионе сопоставимые по площади «арены жизни», но различные популяционные тренды, разный успех натурализации и разную степень воздействия на нативные компоненты экосистем. Сделан вывод, что различия определяются не столько продолжительностью пост-интродукционной истории видов, или влиянием абиотических факторов, сколько шириной спектра и напряжённостью трофических связей в суровых условиях Центральной Азии. Констатируется, что в условиях резко континентального климата и жёсткого гидрорежима встраивание в новую экосистему легче произошло у фитофагов, имеющих более богатую и стабильную кормовую базу, нежели у хищника. Описаны поведенческие адаптации, способствовавшие натурализации вселенцев. Показана эволюционная устойчивость важнейшего для бобра строительного инстинкта при освоении новых местообитаний. Дана оценка утилитарного значения интродуцированных видов для населения данной территории.

Ключевые слова: Бобр евразийский, норка американская, ондатра, интродукция, натурализация, Убсунурская котловина, *Castor fiber birulai*, *Neovison vison*, *Ondatra zibethicus*.

Введение

Исследование процессов адаптации биологических объектов, которые по воле человека оказались в исторически новых условиях обитания, является важной задачей в познании эволюции и функционирования биосистем надорганизменного уровня. Эти вопросы совершенно справедливо нашли отражение в перечне 100

важнейших вопросов современной экологии [Sutherland et al., 2013]. Экосистема Убсунурской котловины находится на сопредельных территориях Монголии и Тувы (Россия) и является, по меткому выражению проф. В.В. Бугровского [1990], типичной «зоной сгущения жизни» аридного пояса Евразии. Особенно в этом плане показательны водно-

болотные угодья в пойме и дельтовой части р. Тэс. Три вида полуводных млекопитающих – вселенцев (евразийский бобр, ондатра и американская норка) являются исторически новыми для котловины экологическими факторами с чёткой временной и территориальной привязкой начала их воздействия. Однако экологическая роль интродуцентов в этом уникальном районе, отнесенном ЮНЕСКО к Объектам Всемирного наследия [UNESCO, 2003], оставалась по разным причинам вне поля зрения исследователей. Более того, практически ни в одной из териологических публикаций, содержащих описание ареала ондатры на территории Монголии, нет каких-либо указаний на присутствие этого вида в Убсунурской котловине [см., например: Dawaa et al., 1977, 1983; Hoffmann, 1977; Соколов, Орлов, 1980; Batsaikhan et al., 2010]. Чрезвычайно фрагментарны и сведения об американской норке этого региона [см.: Dulamsereen u.a., 1996], причём все они базируются на результатах зимней экспедиции ВНИИОЗ конца января – начала февраля 1991 г. [Савельев, Шурыгин, 1997].

Цель нашего исследования: выявить современное распространение и оценить роль трёх интродуцированных видов млекопитающих: евразийского бобра *Castor fiber birulai* (центральноазиатский подвид), американской норки *Neovison vison* и ондатры *Ondatra zibethicus* в экосистеме Убсунурской котловины.

1. Краткая характеристика района исследований

Убсунурская котловина представляет собой остатки доисторического реликтового водоёма, простиравшегося от Алтайских гор до Хангая. За последние 4000 лет снижение влажности, похолодание и сильная антропогенная нагрузка привели к опустыниванию территории,

сокращению площадей водоёмов и исчезновению лесных массивов [Dorofeyuk, 2010]. Убсунурская котловина имеет площадь 71.1 тыс. км² и является бессточной. С севера она ограничена хребтами Западный и Восточный Танну-Ола, нагорьем Сангилен, с юга – хребтом Хан-Хухий, с запада – хребтом Цаган-Шибэту. Эта территория по размерам сопоставима с Баварией. Самая низкая точка котловины – солёное оз. Убсу-Нур (монг. Увс-нуур), расположенное на высоте 760 м над ур. моря. Увс-нуур имеет площадь зеркала воды 3350 км² и максимальную глубину 22.1 м. В него впадают 44 реки [Оюунгэрэл, 2011], из которых самая крупная – р. Тэс (Тэсийн-гол, Тес-Хем), имеющая площадь водосборного бассейна 33.4 тыс. км² и длину 568 км (с учётом меандрирования – 865 км, об этом см. в разделе «Материалы и методы»). Река имеет быстрое течение (до 1.5–1.8 м/с). Ширина основного русла обычно не превышает 50–120 м, но в низовьях оно распадается на несколько водотоков, образуя широкую пойму. Расход воды ниже впадения основного притока – р. Эрзин – составляет 56 м³/с, пиковые значения (май) – в два раза выше. Площадь бассейна р. Тэс составляет почти половину – 47% – территории Убсунурской котловины [Paul, 2012]. Другие реки бассейна значительно меньше: Нарийн, Хундэлэн, Хархира, Барун-Туру, Цаган-гол и др. В летний период реки сильно мелеют. В зимний период реки и озёра покрыты льдом, который стаивает не раньше апреля [Batima et al., 2004]. Верховья р. Тэс начинаются в заболоченной долине на хребте Болнай (Хангай) на высоте 2000 м и расположены в зоне горнотаёжного пояса. Низовья р. Тэс, само оз. Увс и большая часть котловины лежат в зоне пустынных степей. Зона пустынных степей характеризуется мелкосопочным и ровным полупустынным ландшафтом с выходами скалистых возвышенностей. Значительную площадь котловины занимают щебнисто-песчаные и

щебнисто-глинистые равнины, а также барханно-грядовые пески [Мурзаев, 1952; Кузнецов, 1968; Макаров, 1999; Севастьянов и др., 1999; Даш, 2009; Забелин и др., 2012; Paul, 2012]. Среднегодовая температура в разных точках котловины варьирует от -2.8 до -4.3°C . В зимний период температуры могут опускаться до -58°C , а летом достигать $+40^{\circ}\text{C}$. Среднегодовое количество осадков составляет 123–218 мм в год, в основном они выпадают в летний период. Количество осадков в зимний период в районе озера не превышает 20–30 мм [Буян-Орших, 1992; Paul, 2012]. В восточной части котловины снеговой покров значительно толще, чем в западной, что создает там более благоприятные условия для полуводных млекопитающих в зимний период.

Характеризуя растительность как потенциальную кормовую базу вселенцев-грызунов, нужно отметить следующее. Пойменные биотопы р. Тэс являются основными местообитаниями млекопитающих-вселенцев. В верхнем течении они представлены открытыми ландшафтами. Через 150 км от истока реки появляются первые лесные массивы, представленные *Larix sibirica* и *Picea obovata*. Экосистемы с доминированием хвойных растений в пойме реки распространены лишь в пределах горнотаёжного пояса на протяжении 250 км. В 350 км от истока реки появляются первые растительные сообщества с тополем лавролистным *Populus laurifolia*. Эти сообщества часто включают также берёзу мелколистную *Betula microphylla*. В дальнейшем тополёвники становятся типичными сообществами поймы р. Тэс практически вплоть до самого Увс-нуура. Высота древесного яруса в тополёвниках составляет от 10 до 15 м. Сообщества ивняков представлены различными видами рода *Salix*: вблизи воды обычна *S. viminalis*, на возвышенных террасах поймы доминирует *S. ledebouriana*. Нередко значительна доля облепихи *Hippophaë*

rhamnoides. Ивняки произрастают на всём протяжении р. Тэс. Однако если в верховьях реки они не занимают более 2% поймы, то в нижнем течении локально достигают 40% и даже 50%. Из травянистых растений в пойменных угодьях важное значение (особенно – для ондатры) имеют заросли тростника *Phragmites australis*. Первые тростниковые заросли появляются в 400 км от истока р. Тэс в немногочисленных стоячих водоёмах. Проектное покрытие тростника здесь обычно не превышает 5%. Существенно большее значение в пойменных экосистемах тростник приобретает после вхождения р. Тэс в зону пустынных степей на территории Эрзинского района Тувы. Здесь площадь тростниковых зарослей в пойме составляет около 3%, а проективное покрытие в некоторых старицах – до 60%. На протяжении дальнейших 300 км русла площадь тростниковых зарослей не превышает этих показателей. Лишь в 15 км от побережья Увс-нуура доля тростниковых зарослей резко возрастает, вследствие доминирования солончаковых почв и устойчивости этого растения к засолению.

Рыбное население – важный драйвер инвазии ихтиофага – чрезвычайно бедное. В бассейне р. Тэс, а также в р. Нарийн-гол с её притоком Хойт-гол оно представлено карликовым алтайским османом *Oreoleuciscus humilis*, причём распространённым в Тэс, по нашим уловам, до самых верховьев. В небольших речках, окружающих Увс-нуур (например, Нарийн-гол, Хойт-гол, Ухэг-гол, Хандагайты, Эрзин и др.) встречается триплофиза Гундризера *Triplophysa gundriseri* [Kottelat, 2012; Paul, 2012]. Кроме того, известно [Paul, 2012; Путинцев Н.И., устн.сообщ.], что в р. Боршоо, несущей свои воды в Увс-нуур с северо-запада, существует единственная в котловине популяция монгольского хариуса *Thymallus brevirostris*. В бассейне оз. Топе-Холь ихтиофауна представлена карликовым османом, а также интродуцентами –

пелядью *Coregonus peled*, щукой *Esox lucius* и – совсем недавним вселенцем – форелью. Во время экспедиционных работ нами был обнаружен ещё один новый, отсутствующий в фаунистических сводках Убсунурской котловины вид – серебряный карась *Carassius auratus*, населяющий систему трёх пресноводных озёр вблизи юго-западного берега оз. Шара-Нур рядом с бассейном р. Нарийн-гол.

2. Материалы и методы

В сентябре-октябре 2013 г. в пределах Убсунурской котловины экспедиционными маршрутами был полностью (от пяти устьев до истока) обследован крупнейший водоток – р. Тэс. Обследован 90-километровый участок р. Нарын – правый приток (вместе с р. Эрзин) р. Тэс. Обследована впадающая в Увс-нуур с юго-востока р. Нарийн-гол (в пограничных верховьях она также называется р. Нарын) вместе с её левым притоком Хойт-голом. В дельтовой части р. Тэс обследовано несколько протоков (рукавов), фактически представляющих собой отдельные реки. Это Ухэгийн-гол, Дунд-гол, Шара-Горив-гол, Джирэгийн-гол, или Жирээгийн-гол (южная часть дельты), Кош-Терек, Оруку-Шина, Холу (северная часть дельты). Обследован ряд крупных стариц в среднем течении р. Тэс, так и в её дельтовой части. Общая протяжённость пеших, водных и автомобильных маршрутов составила около 4000 км. Производили доверительный опрос местного населения. Среди респондентов были охотники, араты (скотоводы), инспекторы по охране природы, сотрудники Пограничных служб Монголии и России. Были привлечены материалы предыдущих (с 1989 г.) экспедиций [Савельев, 1990; Савельев Макаров, 2000; Савельев и др., 2004, 2007, 2012; Савельев, Путинцев, 2005].

Для выявления наиболее предпочтительных для вселенцев мест обитания была сделана оценка изменений структуры поймы по

соотношению составляющих её биотопов на различных участках, расположенных по всему руслу р. Тэс. Участки размечали в программе SAS.Planet на картах с высокой разрешающей способностью, выделяя по фарватеру всего русла реки (от истоков к устью) 50-километровые отрезки. При измерениях в качестве истока р. Тэс принято небольшое безымянное озерцо, лежащее в 2 км западнее Гандан-Нура и имеющее сезонное соединение с Дзалагийн-голом, который, в свою очередь, при слиянии с Уджигийн-голом образует Тэс (Тэсийн-гол). Весь профиль р. Тэс был разбит на 18 участков. Длина последнего, 18-го участка ограничена побережьем Увс-нуура и составляет лишь 15 км. Ширина профиля равна 1 км (500 м по каждому берегу). Таким образом, общая протяжённость р. Тэс с детальным учётом меандрирования несколько отличается от ранее опубликованных данных и равняется 865 км. Наши результаты оказались очень близки к расчётам, произведённым лимнологом Маркусом Паулем в его недавнем диссертационном исследовании – 878 км [Paul, 2012. P.40].

Оценивалось как прямое, так и косвенное воздействие вселенцев на различные компоненты экосистемы. Особое внимание уделялось средопреобразующей деятельности бобра, хищничеству американской норки и взаимоотношениям трёх видов-вселенцев в новых для них биотопах. Степень воздействия бобров на прибрежные древостои оценивали в 10-метровой полосе от уреза воды. Получены материалы по реакции аборигенных хищников и собак на новые виды Убсунурской котловины. Оценено утилитарное значение вселенцев для населения Республики Тыва и двух аймаков Монголии.

Сбор биологического материала производился по разрешению Министерства окружающей среды и зелёного развития Монголии (6/4768 от

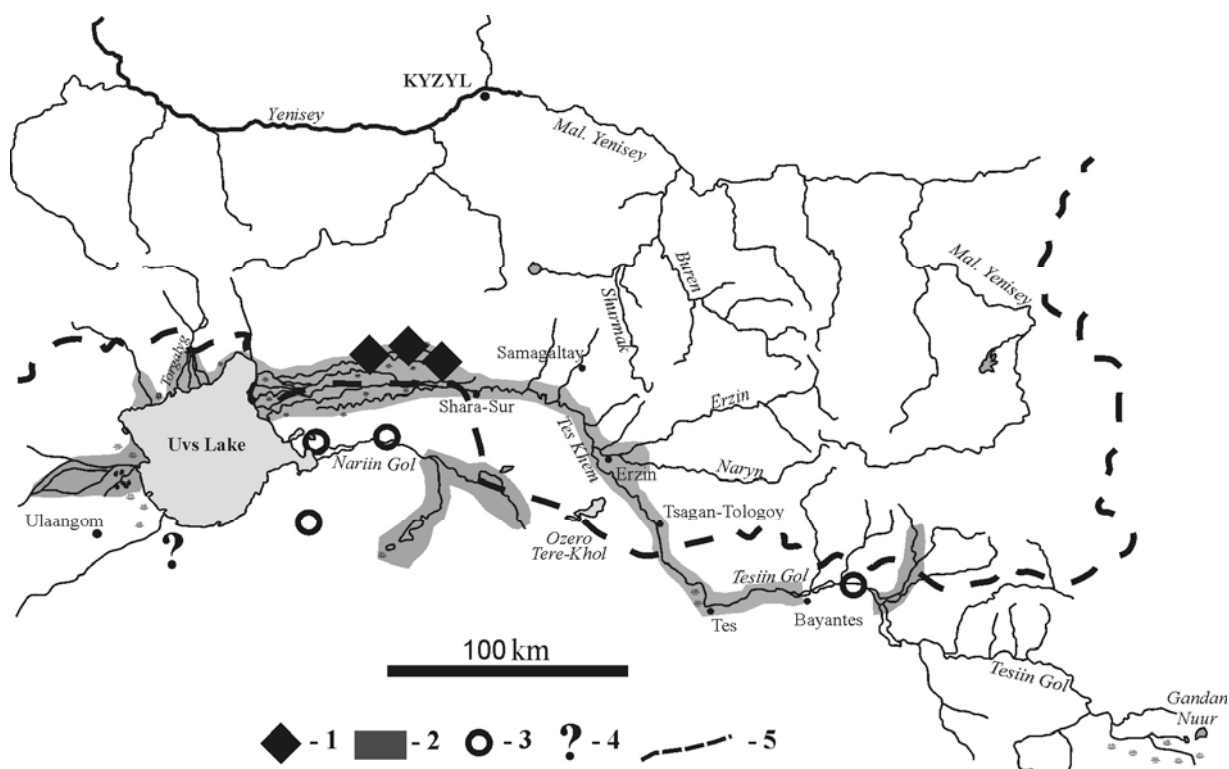


Рис. 1. Распространение ондатры на территории Убсунурской котловины. 1 – места выпуска; 2 – современное распространение; 3 – единичные заходы; 4 – места возможного распространения; 5 – государственная граница Монголия / Россия. Мелкие серые точки здесь, а также на рис. 2 и 3 – заболоченные территории.

6.09.2013). Работы в 5-километровой пограничной зоне производились по спецразрешениям Пограничного управления ФСБ России по Республике Тыва (1/К № 2974 от 19.08.2013) и Главного Пограничного управления Монголии (№ 786 от 5.09.2013)

3. Краткая история вселения трёх видов

1.3. Ондатра

Ондатра является пионерным видом из млекопитающих-вселенцев в Убсунурской котловине. Несмотря на то, что возможность интродукции этого вида в водоёмы тувинской части Убсунурского бассейна обсуждалась ещё в начале 1960-х гг. [Шурыгин, Никифоров, 1964; Шурыгин, 1965], выпуск был произведён лишь 1971 г. в дельтовой части р. Тэс на территории Тэс-Хемского кожууна (района) Республики Тыва, в охотничьих угодьях госпромхоза «Тэс-Хемский» [рис. 1; Никифоров, Шурыгин, 1972; Очиров,

Башанов, 1975]. Через два года был произведён второй выпуск; точное место этой интродукции – урочище Кара-Булак. По архивным материалам ФГБУ «Центрохотконтроль» известно также, что вторая партия вселенцев состояла из 248 особей, в том числе 118 самок. В 1986 г. в местечке Сарыг-Тал осуществили третью (и последнюю) интродукцию. Партия была самой многочисленной, состояла из 458 зверьков, в том числе 235 самок.

Племенной материал во всех трёх случаях поступал из северной части Тувы (р. Уюк, Пий-Хемский р-н), где ондатру отлавливали сотрудники Туранского госпромхоза, и куда она была привезена из Ермаковского р-на Красноярского края в 1959 г. [Корсакова, 1973].

2.3. Американская норка

Этого хищника в Убсунурскую котловину намеренно не интродуцировали, он проник сюда самостоятельно в

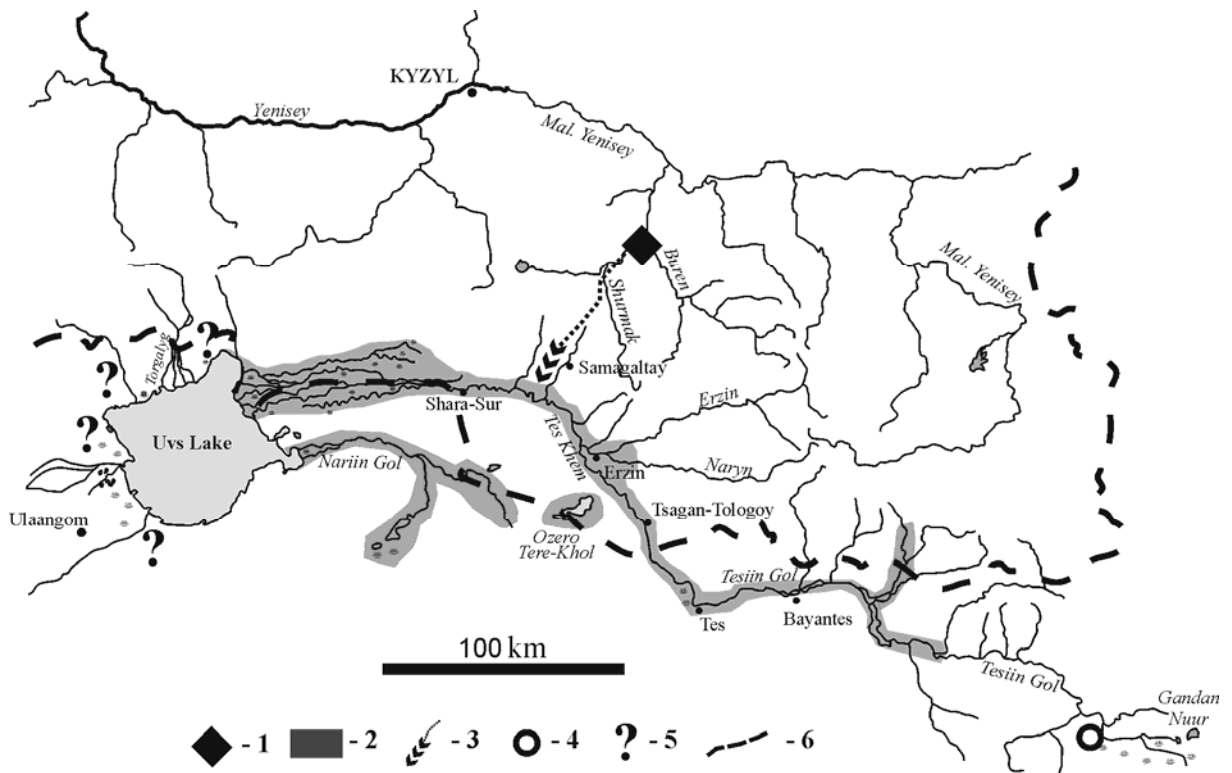


Рис. 2. Распространение американской норки на территории Убсунурской котловины. 1 – место выпуска; 2 – современное распространение; 3 – наиболее вероятный путь инвазии; 4 – единичные заходы; 5 – места возможного присутствия; 6 – государственная граница Монголия / Россия.

результате «естественного» расселения из бассейна Енисея. Известно, что американскую норку в Туве выпускали лишь один раз – в 1951 г. на левом притоке Малого Енисея, на речке Бурен [рис. 2. См.: Никифоров, Шурыгин, 1972; Шурыгин, 1992; Шурыгин, Ткаченко, 1992].

Партия состояла из 99 особей [Павлов, Корсакова, 1973]. Проникновение в Убсунурскую котловину, точнее – первая регистрация норки в этом изолированном бассейне датируется лишь зимой 1989/1990 гг., то есть – спустя почти 40 лет после интродукции в бассейне Малого Енисея [Савельев, Шурыгин, 1997]. Тогда вблизи райцентра с. Самагалтай местные охотники добыли двух необычных для этих мест зверьков, охотившихся в курятниках. Спустя несколько месяцев на оз. Тере-Холь пограничники живьем поймали самку американской норки, которая оказалась беременной и, будучи привезённой на заставу Цаган-Тологой, вскоре родила

в неволе. Подросшие под опекой пограничников шесть молодых зверьков этого выводка позднее разбежались (расселились) по пойме р. Тэс. В феврале 1991 г. А.П. Савельев и В.В. Шурыгин дважды регистрировали по снегу свежие следы норок: на незамерзающей протоке у погранзаставы Цаган-Тологой и на монгольской территории в дельте р. Тэс. Эти факты являются исходными в инвазионной истории нового для котловины хищника.

3.3. Евразийский бобр

Фауна Убсунурской котловины ранее была свободна от крупнейшего грызуна Палеарктики. (Известно лишь одно ошибочное указание в учебнике 1954 г. по физической географии Азиатской части СССР: «В долине Тес-Хема сохранились бобры и кабаны» [Суслов, 1954, глава 8, с. 353].) Кабаны живут и по сей день, но бобры здесь появились лишь спустя три десятилетия после выхода монографии.

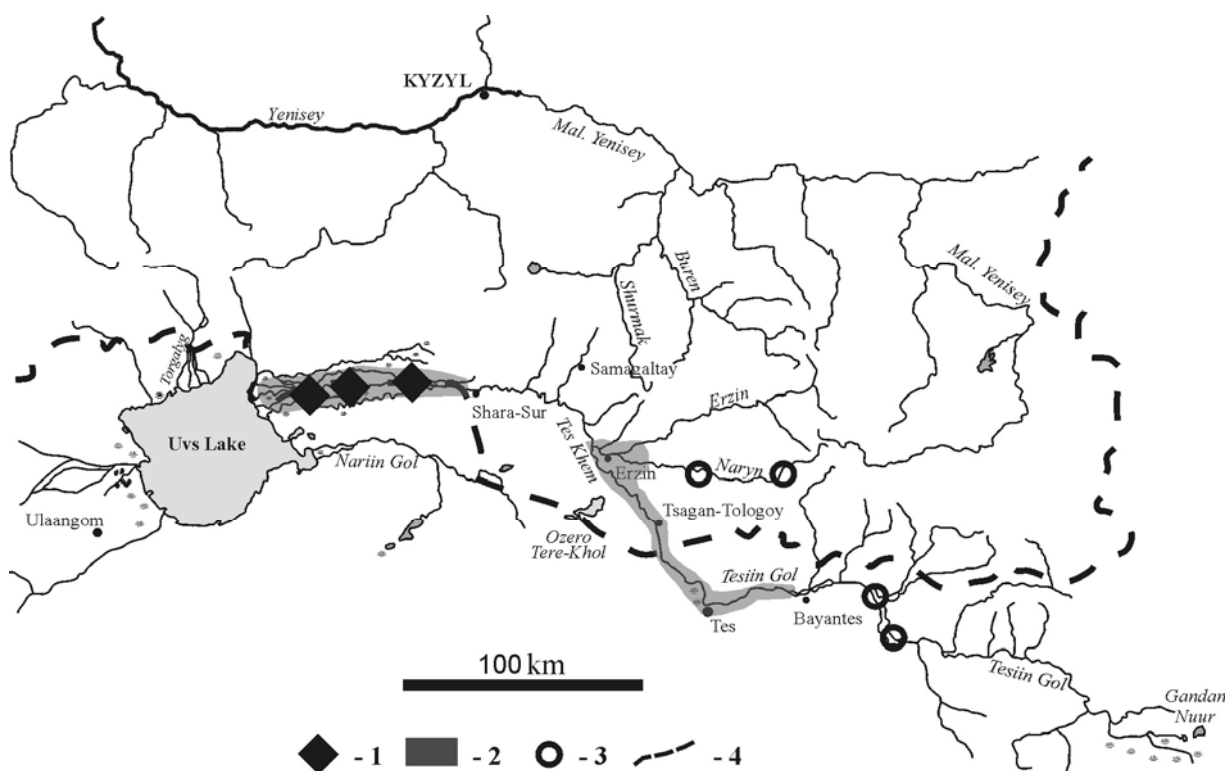


Рис. 3. Распространение бобра на территории Убсунурской котловины. 1 – места выпуска; 2 – современное распространение; 3 – единичные заходы; 4 – государственная граница Монголия / Россия.

Следует отметить, что исторически на территории современной Монголии бобры обитали всегда. Это касается всех крупнейших речных бассейнов страны: Селенги, Енисея, Иртыша и Амура. В настоящее время осталась лишь одна автохтонная популяция на крайнем западе Монголии, на р. Булган. О необходимости её сохранения, в том числе посредством искусственного расширения ареала, высказывались многие специалисты, начиная с В.Н. Скалона, который в 1947 г. направил из Улан-Батора на Булган специальную экспедицию. В этой экспедиции участвовали А. Дашдорж [Дашидоржи, 1948] и Д. Эрегдендагва [1958]. Именно ихтиолог А. Дашдорж первым в истории Монголии в 1959 г. отловил четырёх бобров и попытался создать на р. Ховд дочернюю популяцию булганских бобров для снижения риска утраты ценного вида. Но устойчивая группировка была создана значительно позднее, лишь в 1974–1985 гг. после четырёх интродукций в общей сложности 35 булганских бобров

[Stubbe, Dawaа, 1983, 1986; Stubbe et al., 1991].

В рамках международной программы спасения центральноазиатского подвида бобра в Убсунурской котловине была создана вторая (после ховдской) дочерняя популяция. Интродукции сюда совершали трижды: в 1985, 1988 и 2002 гг., соответственно 10, 19 и 8 особей [Stubbe et al., 1991, 2005]. Племенным материалом в этих, как и в предыдущих транслокациях, служили звери из автохтонной популяции на р. Булган (Ховд аймак, Западная Монголия). Вселенцы принадлежат к центральноазиатскому подвиду евразийского бобра *Castor fiber birulai* Serebrennikov, 1929. Выпуски производили в нижнем течении р. Тэс в пределах 1-й и 2-й бригад Тэс-сомона Убсунурского аймака (рис. 3).

4. Современное распространение

4.1. Ондатра

За 40 лет, прошедших с момента интродукции, ондатра распространилась

в пределах Убсунурской котловины очень широко, устойчивые субпопуляции существуют практически на всех пригодных водоёмах (рис. 1).

Вследствие того, что основными лимитирующими факторами для вселенца являются обеспеченность растительными кормами, гидрологический и зимний температурный режимы, этот зверёк отсутствует в промерзающих водоёмах и на участках рек с быстрым течением, а практически все места обитания связаны со стоячими или медленно текущими водами – пойменными озерами, старицами и протоками, имеющими достаточные кормовые ресурсы (тростник, рогоз, камыш). Общий спектр растительных кормов ондатры в Монголии составляет 46 видов растений [Даш, 1993, цит. по: Shar et al., 2013]. Особенно высока плотность ондатры в водоёмах, имеющих широкую прибрежную полосу тростника и обильную водную растительность. Глубина озёр в поймах рек не превышает 1–3 м, и многие из них имеют родниковое питание. Ондатра обитает в хатках и норах, которые создаёт преимущественно вблизи зарослей тростника. Поселяться в норах по берегам рек с быстрым течением характерно для ондатры и в других аридных регионах [Слудский, 1948; Otgonbaatar, Shar, 2009].

Восточная часть Убсунурской котловины, представленная верхним течением р. Тэс и её мелкими горными притоками (Хубсугульский и Завханский аймаки), малопригодна для обитания ондатры, во многом – вследствие недостаточной кормовой базы, сильного течения и резких перепадов уровня воды. Здесь ондатра встречается спорадично, в основном – в период расселения. Верхняя точка постоянного обитания ондатры в бассейне р. Тэс находится в окрестностях Пятой заставы Завханского погранотряда на Дзайгалголе.

Проникновение ондатры в пойменные водоёмы с бедной кормовой

базой приводит к тому, что при высокой численности здесь быстро выедаются растительность. В дальнейшем происходит резкое снижение численности и эмиграция грызунов. Сокращение объёмов водной и прибрежной растительности под прессом ондатры особенно заметно на стадии инвазии, активного проникновения в новые экосистемы [Danell, 1996].

В среднем и нижнем течении р. Тэс ондатра встречается по притокам и рукавам, но наиболее благоприятны непромерзающие озёра поймы. Однако площадь таких озёр незначительна. Довольно высокая численность ондатры продолжает сохраняться в местах начальной интродукции (Оруку-Шинаа, Кош-Терек, Холу). Наиболее крупные правые притоки р. Тэс – Эрзин и Нарын – являются горными реками, поэтому заселены ондатрой только вблизи устья.

Самостоятельное заселение ондатрой Нарийн-гола – второй по величине реки Убсунурской котловины – яркая иллюстрация высокой миграционной активности животного. Так, в бассейне этой реки ондатру не регистрировали в 1991 и даже в 2002 г. (данные А.П. Савельева), но как показали полевые работы 2013 г., теперь ондатра населяет среднее и верхнее течение Нарийн-гола, а также его левый приток Хойт-гол. Удалось убедиться, что ондатра способна широко расселяться в аридных ландшафтах, удаляясь на километры от ближайших водоёмов. Через Хойт-гол она проникла до оз. Бага-Нур, откуда заселила близлежащие водоёмы. Чрезвычайно интересно, что в мае 2013 г. мигрирующая особь ондатры была обнаружена одним из авторов (Н. Лхамсурэн) в песках в 40 км северо-восточнее Бага-нура. Часть этой дистанции мигрант преодолел по протекающему в северо-западном направлении ручью Гурамсаны-гол, но остальное расстояние – по пескам. Находки ондатры в песках в 4–6 км от ближайшего водоёма известны

в бассейне р. Или в Казахстане [Слудский, 1948]. Однако многие другие озёра Убсунурской котловины, расположенные вне пойм рек, не заселены ондатрой до настоящего времени. Например, нет ондатры в солёном оз. Шара-Нур, в соседних с ним небольших пресных озёрах и в пресном оз. Тере-Холь, несмотря на достаточные во всех этих водоёмах кормовые ресурсы. Вероятно, степень изолированности этих озёр слишком велика, и ондатра пока не может их заселить.

Кроме рек Тэс и Нарийн-гол ондатра известна и в Давс сомоне по речкам Хандагайты и Торгалык [Тувдэндорж, 1988]. Установлено обитание ондатры на впадающей в Увс-нуур с запада р. Хундлунгийн-гол (Хундлэнгийн-гол).

Распространение ондатры в периферийной зоне Увс-нуура и на других водотоках западного побережья требует дополнительного изучения. Его берега неоднородны по степени извилистости береговой линии и прибрежным ландшафтам. Солёность в пределах Увс-нуура варьирует от 7.5 до 18.7 г/л [Макаров, 1999]. Это может ограничивать распространение и плотность населения вселенца, поскольку известно, что ондатра в Азии может заселять водоёмы с солёностью не более 8–12 г/л, причём в солёных озёрах плотность ондатры в среднем в три раза ниже, чем в «пресноводных» популяциях [Реимов и др., 1989]. Ещё предстоит установить насколько такой водоём, как Увс-нуур, может быть постоянным местом обитания грызуна.

По сообщениям охотников, аборигенные хищники (например, лисица), а также собаки пока не проявляют активного интереса к ондатре. Более того, тушки ондатр, выброшенные после снятия шкурки, охотничьи собаки лишь обнюхивают, но не едят [С. Чоноо, уст.сообщ.].

Судя по ведомственным материалам Тувинского опорного пункта ВНИИОЗ, «акклиматизационный взрыв» в убсунурской популяции произошёл в

дельтовой части р. Тэс в первой половине 1990-х гг. Тогда же ондатровые угодья имели максимальную продуктивность (см. подробнее в разделе 6). В последние годы численность и плотность населения ондатры в Убсунурской котловине медленно, но неуклонно снижается, что можно было бы связать с пост-инвазийной фазой развития популяции [Danell, 1996; Чашухин, 2007] или же резкими колебаниями уровня воды, высыханием водоёмов в засушливые годы и высокой животноводческой нагрузкой на монгольской территории. Возможно, причиной популяционной депрессии грызуна является также проникновение в Убсунурскую котловину американской норки.

4.2. Американская норка

Анализ картографического материала и расчёты показывают, что наиболее вероятным путём инвазии норки из Енисейского бассейна через мировой водораздел в Убсунурскую котловину был следующий: р. Бурен – р. Соя – р. Шуурмак – перевал Чаа-Оваа-Арт (1471 м над ур. моря) – р. Кудуктуг-Хем – р. Дыттыг-Хем – р. Самагалтай – р. Тэс (рис. 2). Скорость дисперсии для такого мобильного хищника была на этом этапе весьма низка – не более 2 км/год, что, со всей очевидностью, обусловлено дефицитом или отсутствием по обе стороны водораздела традиционных для норки кормов – рыбы и амфибий. Представляется, что начальные этапы натурализации в Убсунурской котловине были для норки особенно трудными, так как здесь полностью отсутствуют лягушки и жабы, а рыбы представлены алтайским османом и триплофизой, не проникающими из основного русла Тэс в мелкие притоки.

После проникновения хищника в Убсунурскую котловину расселение происходило более быстрыми темпами, достигая 10 км/год. Способность норки к преодолению горных водоразделов

описана ранее для соседнего Алтайского края [Терновский, 1958], в этом «рыбном» регионе скорость расселения была выше – от 27 до 120 км/год.

В настоящее время в бассейне р. Тэс норка расселилась и постоянно обитает на протяжении 550 км от её устья до правого притока – р. Шаварын. Выше указанного притока регистрируются лишь спорадические мигрирующие особи. Открытые безлесные берега, отсутствие стоячих и слабопроточных водоёмов и, главное – дефицит кормов не способствуют постоянному обитанию норки в верховьях Тэс. Вертикальный предел постоянного обитания вида в бассейне р. Тэс ограничивается отметкой 1609 м над ур. моря.

Как отмечалось выше, американская норка уже давно заселяет прибрежные биотопы богатого рыбой оз. Тере-Холь в Эрзинском районе Тувы.

Недавнее проникновение американской норки было зарегистрировано в бассейне Нарийн-гола. Причём, по нашим данным, норка присутствует как в среднем течении этой реки (на слиянии с Хойт-голом), так и выше – на пограничном участке. Если допустить, что расселение сюда шло из оз. Тере-Холь, то хищнику пришлось преодолеть участок сухой степи более 10 км. Другой вариант нам представляется более вероятным: норка вслед за ондатрой мигрировала из устья Тэс на юг по песчаному побережью Увс-нуура до устья Нарийн-гола. Дистанция в этом случае составляет более 15 км. В поисках наиболее кормных мест, норки, по-видимому, способны отдаляться от пойменных угодий на значительное расстояние. Так, в январе 2013 г. пастушьи собаки задавили норку у бензозаправки в посёлке бригады № 1 на удалении более 1 км от ближайшего водоёма.

В пределах описанной части ареала норка распространена неравномерно. К наилучшим местообитаниям по обеспеченности кормами (рыба, птицы,

ондатра и другие мелкие млекопитающие) относится дельта р. Тэс. Именно здесь в данный момент сосредоточены основные ресурсы полуводного хищника. Это подтверждается как опросными сведениями, так и повышенной концентрацией следов жизнедеятельности, выявленной во время полевых работ.

На основе полученных результатов можно утверждать, что с момента проникновения в Убсунурскую котловину американская норка в течение четверти века заселила практически все пригодные места обитания. Дальнейшее расширение ареала представляется возможным лишь на основе трофических адаптаций к новым кормовым объектам.

4.3. Бобр

О высокой миграционной активности бобров после интродукции в Убсунурской котловине свидетельствует такой факт. Спустя четыре месяца после второго, наиболее массового выпуска в дельтовой части Тэс, свежие бобровые погрызы были обнаружены в 200 км выше по течению, то есть некоторые из интродуцентов мигрировали из низовьев Тэс вверх по течению и транзитом прошли весь тувинский участок реки. Эту неожиданную находку сделал профессор МонГУ ботаник Ц. Цендээхуу, изучая феногеографическую изменчивость облепихи в Завханском аймаке.

Полученные в 2013 г. данные и материалы многолетнего мониторинга позволяют описать современное распространение бобров в пределах Убсунурской котловины (рис. 3). Во-первых, бобры обитают только в бассейне р. Тэс. Причём, тэсинская популяция подразделена на две группировки. Нижняя населяет русло р. Тэс, протоки Дунд-гол, Хошт-Эргийн-гол и многочисленные крупные пойменные старицы от погранзаставы Шара-Сур (госграница) до приозёрной тростниковой части дельты. Эта группировка сейчас насчитывает не

менее 12 поселений с численностью до 60 бобров. Наибольшая плотность населения приходится на нейтральную пограничную полосу. Здесь, как говорят пограничники, «бобров очень много». Только на протоке Дунд, как показали наши учётные работы, обитает не менее 10 бобров.

Вторая, верхняя, группировка простирается примерно от кожуунного центра Эрзин (устье р. Эрзин) вверх до сомонного центра Баянтэс (Баян-Ула) Завханского аймака. Заходы одиночных особей (слабые поселения) регистрируются вплоть до границы Хубсугульского и Завханского аймаков. Группировка насчитывает примерно 20 постоянных поселений, большинство из которых крупные. Численность верхней группировки составляет не менее 80 особей. Бобры живут, как правило, вне основного русла реки, в незамерзающих протоках. В результате строительства (иногда – целого каскада) плотин бобры создают здесь идеальные условия для обитания. Особенно благоприятная обстановка в Тэс сомоне Завханского аймака: здесь в сентябре 2013 г. наличие молодняка текущего года рождения было зарегистрировано в 66.7% обследованных поселений.

Две группировки – верхнюю и нижнюю – разделяет примерно 140-километровый участок р. Тэс от примыкающих к ней отрогов хребта Хорумнуг-Тайга и до погранзаставы Шара-Сур, который малопригоден для постоянного обитания бобров. Этот отрезок реки, судя по встречающимся единичным погрызам, используется вселенцами лишь как транзитный коридор. Крупные правые притоки Эрзин и Нарын имеют горный характер, и потому они, как указывалось выше, малопригодны не только для обитания ондатры, но и бобра. Следы недолго существовавших поселений мы обнаружили в нескольких старицах в нижнем и среднем течении р. Нарын вблизи н. п. Булун-Бажи и Нарын. Известно о визуальной встрече в начале ноября 2011 г. бобра-одиночки и о его

попытке зазимовать в верховьях р. Нарын (90 км от устья) в одном из искусственных водоёмов «лунного ландшафта», образовавшегося после прохождения данного участка золотодобытчиками [В.Н. Блинников, устн. сообщ.]. В соответствии с этим фактом р. Нарын и другие правые притоки р. Тэс теперь можно рассматривать как потенциальные инвазионные коридоры для бобров монгольского подвида в бассейн Енисея. В перспективе это может угрожать сохранению генофонда тувинского подвида бобра [Красная книга..., 2002].

В сравнении с данными 1989 (июль), 1991 (январь), 2002 (август) годов, численность бобров в течение последнего десятилетия несколько увеличилась, но произошло это, скорее всего, за счёт новых поселений, обнаруженных с помощью местных охотников и аратов, а также пограничников.

Подробнее остановимся на описании группировки бобров в пределах Республики Тыва. Здесь бобры обитают сразу от госграницы у погранзаставы Цаган-Тологой и вниз до моста через р. Тэс у с. Эрзин. Первое поселение уже много лет располагается в старице «Приграничная» (N 49°54'42", E 95°30'18") в непосредственной близости от контрольно-следовой полосы. Старица располагается на правом берегу реки, имеет длину около 600 м, подпруджена плотиной высотой 50 см. Имеет ключевое питание и зимой практически не замерзает. Если раньше (2005–2007 гг.) бобры жили в обоих концах этой старицы, то теперь – только в нижнем. В сентябре 2013 г. здесь обитало пять зверей: два взрослых, один годовик и пара сеголетков. В верхнем конце живёт семья ондатр. Следующее поселение обнаружено непосредственно в русле реки примерно на 1 км ниже первого. Здесь норы грызунов находятся в левом берегу реки. Третье, некрупное, поселение находится несколько выше погранзаставы

«Цаган-Тологой» в протоке на противоположном, левом, берегу реки. Имеются две плотины и самая крупная из известных нам в Убсунурской котловине хатка (высота её 2 м, диаметр – 4 м). Четвертое поселение (бобр-одиночка?) располагается тоже в старице в 2 км ниже по тому же берегу.

Ещё один район уже длительного обитания вселенцев выявлен на левом берегу напротив и чуть ниже останца Цаган-Тологой. Здесь на поверхность выходят мощные подземные источники, в результате чего образовался довольно длинный (1.5–2.0 км) водоём. Ширина его достигает 15 м. В нижнем конце протоки, там, где она соединяется с рекой, бобры построили две мощные плотины высотой около 1.5 м и с перепадом воды более 1 м. Глубина образовавшегося здесь пруда позволяет бобрам уже в течение многих лет нормально зимовать. В протоке обнаружено три жилища, представляющих собой типичные бобровые хатки. Некоторые из них обмазаны сверху землёй и песком. Здесь несколько раз регистрировали бобряток текущего года рождения. Все наблюдавшиеся звери имели типичную для центральноазиатских бобров бурую окраску.

Следующий участок, населённый бобрами, выявлен в 6–7 км ниже этого места, там, где русло Тэс разделяется на протоки. Здесь зарегистрирована наибольшая плотность населения зверей: на 6-километровом отрезке реки насчитывается пять семей бобров, в некоторых регистрируется молодняк.

Таким образом, на российском участке реки длиной примерно 50 км выявлено 10 поселений бобров. Судя по наличию очень старых пней от сгрызенных тополей, мигранты из Монголии живут в Эрзинском кожууне не менее 20 лет.

По опросным сведениям, араты Эрзинского кожууна, живущие в долине Тэс, с интересом наблюдают за жизнедеятельностью новосёлов и пока довольно спокойно относятся к ним.

Случаев браконьерской добычи не выявлено.

Успешность размножения бобров р. Тэс не стабильна и зависит от погодных и гидрологических «аномалий» того или иного года. Так, на модельном участке от Цаган-Тологой до Эрзина в 2005 г. признаки наличия молодняка текущего года рождения были обнаружены в трёх семьях, но в 2006 г. (после сильного наводнения) молодых зверей не удалось обнаружить ни в одной семье. Летом 2013 г. на р. Тэс также был сильный паводок, особенно в Завханском аймаке. По поступившим к нам сообщениям, местные жители неоднократно наблюдали плывущих вниз бобров (иногда группами по 2–3 зверя).

4.4. Распределение трёх видов по профилю р. Тэс

Сопоставление характера распространения трёх видов млекопитающих по биотопическому профилю главной реки Убсунурской котловины (рис. 4) выявило определённые закономерности. В частности, установлено, что зона обитания ондатры начинается с устья реки (отрезок 18) и непрерывно продолжается до отрезка № 7 (детали см. выше).

Американская норка распространена также от устья, но примерно на 100 км выше по течению, вплоть до участка № 5. Это хорошо согласуется с лучшей кормовой обеспеченностью хищника (присутствием карликового алтайского османа) в верховьях реки, а также меньшей его привязанностью к водоёмам в выборе стаций переживания.

Верхний предел распространения бобра практически совпадает с таковым у норки и тоже определяется кормовыми условиями (наличием ивняковых зарослей). Отсутствие бобра в приозёрной части профиля (№ 18) и на двух участках в среднем течении р. Тэс (№ 12 и № 13) обусловлено, по всей видимости, отсутствием здесь мест для устройства жилищ и неподходящими эдафическими условиями.

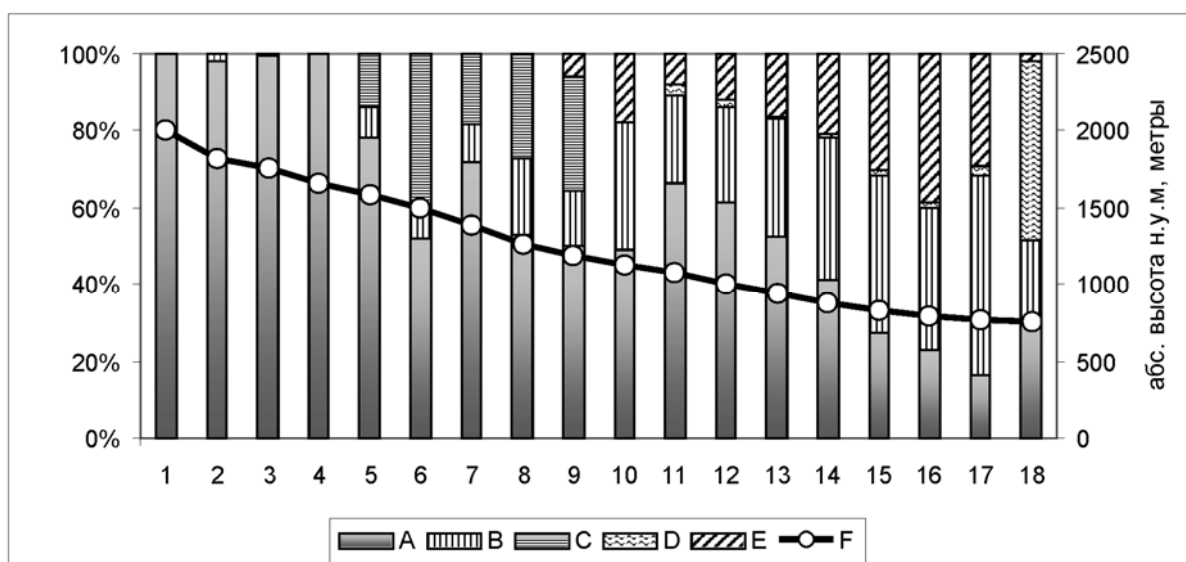


Рис. 4. Соотношение пойменных биотопов вдоль профиля р. Тэс. Цифры по оси абсцисс обозначают 50-километровые отрезки, пронумерованные от истока (№ 1) до устья (№ 17+№ 18). Биотопы: А – без древесной растительности (открытые участки сухой степи, полупустыни, луговины, солончаки, пески); В – ивняки; С – хвойные леса с доминированием лиственницы и ели; D – тростники; E – лиственные леса из тополя и берёзы; F – высота над уровнем моря. Зоны обитания околотоводных животных: ондатра 7–18; норка – 5–18; бобр – 5–11, 14–17.

5. Вселенцы и новые экологические связи

О трофических связях бобров. В бассейне р. Тэс основным кормом бобров являются различные виды ив (*S. viminalis*, *S. pyrolifolia*, *S. caprea* и др.). Из других древесных растений пищей грызунам служат ветви и кора тополя лавролистного *Populus laurifolia*. В качестве корма также используется берёза мелколистная *Betula microphylla*. Семья бобров в урочище «Дээд бор хошуу» (Завханский аймак), насчитывавшая в 2013 г. 6–8 особей, начала заготовку зимнего веточного корма 17 сентября, в течение недели запас достиг размера 24 «рыхлых» м³, заготовка продолжалась. Максимальные запасы у бобров этой популяции достигают 60 «рыхлых» м³. Наблюдения 2013 г. позволяют утверждать, что в верхней субпопуляции заготовка кормов начинается несколько раньше, примерно на неделю – десять дней, нежели в дельтовой части Тэс. Высотная разница локализации этих группировок составляет примерно

500 м. Ранее [Савельев и др., 2005] для бобров тувинского подвида уже отмечались аналогичные временные различия кормозаготовительной деятельности в материнской (р. Азас) и дочерней (р. Белин) популяциях, высотная разница между которыми немножко меньше (400 м), но которые располагаются на больших высотах, нежели на р. Тэс.

Степень воздействия вселенцев на пойменные растительные сообщества незначительна, что можно продемонстрировать на примере модельных поселений «Холдуу олом» (N 49°51'11"; E 95°30'01") и «Дээд бор хошуу» (N 49°50'07"; E 95°31'19") и нескольких поселений в районе бригады № 1 Тэс-сомона в нижнем течении р. Тэс (например, N 50°32'16"; E 94°03'12"). Обследование тополёвников в местах постоянного обитания бобров показало, что грызуны чаще всего повреждают деревья, стоящие вблизи кромки воды, и очень редко – далее 10 м от уреза. Средняя высота «кормовых» тополей составляет 6–7 м. В обследованных нами поселениях бобры повредили не

более 20% доступных тополей. Некоторые места обитания бобров расположены в березняках. Степень воздействия на стоящие у воды берёзы *Betula microphylla* оказалась следующей. Максимальный показатель повреждённости (доля деревьев со следами погрызов разной степени) в древесном ярусе составил 25%, а количество поваленных деревьев было ещё меньшим, лишь 8%. Древовидные ивы повреждаются также незначительно ($\leq 30\%$), а кустарниковые формы вследствие высокой вегетационной способности и вовсе – испытывают минимальное воздействие.

Средообразующая деятельность бобров заключается не только в изъятии фитомассы, но и в строительстве плотин, что вызывает значительно более глубокие экосистемные трансформации. Особенно активны «преобразователи природы» в верхней субпопуляции. Строительство целых каскадов плотин в урочищах Хадын-Гожур (Тува), Холдуу олом (Ледяной брод), Дээд бор хошуу (Второй коричневый овраг), Далайн оломны харз и во многих других местах поднимает уровень воды на 50–80 и даже на 100 см. В районах образования бобровых прудов подтопление территорий и изменение уровня грунтовых вод приводит к угнетению и даже к гибели тополей. Особенно это проявляется на участках пологих берегов. В 10-метровой прибрежной полосе количество тополёвого сухостоя, образовавшегося в результате изменения гидрорежима, в среднем составляет 2.0–2.5 экз./100 м². В тополёвниках степень подобных изменений можно оценить как незначительную, поскольку возобновление вида-доминанта в местах отсутствия выпаса скота достаточно обильное. Так, в низовьях р. Тэс количество подроста тополя высотой до 4 м по берегам стариц достигает 7–8 экземпляров на 100 м².

С другой стороны, следует отметить, что образовавшиеся водоёмы становятся удобными выводковыми

станциями для кряквы, чирков, крохалея и других птиц водно-болотного комплекса.

Строительная деятельность бобров в Убсунурской котловине интересна не только в экологическом плане, но и в эволюционном. Дело в том, что на территории Западной Монголии условия обитания бобров таковы, что животным нет необходимости строить плотины, и поэтому свои уникальные инженерные способности они не применяли в течение исторически длительного периода времени (нескольких тысяч лет?). То есть, как уже отмечалось ранее [Савельев, Путинцев, 2005], после интродукции в Убсунурскую котловину и особенно после миграции вверх по руслу р. Тэс у грызунов «возродился» строительный инстинкт. При этом следует заметить, что некоторые из плотин строятся бобрами крайне неудачно и не функционируют как аккумуляторы воды. В таких случаях бобры вынуждены в непосредственной близости возводить новые – более эффективные – гидросооружения или покидать эти места.

О взаимоотношениях бобра и ондатры. Нами не выявлено явных свидетельств антагонизма (конкуренции) между бобром и ондатрой в новых для них условиях обитания. Визуальные наблюдения в старице «Приграничная» (сентябрь 2013 г.) свидетельствуют, что эти грызуны могут обитать симпатрично в одном изолированном водоёме, причём – пользоваться одними и теми же местами фуражировки и вылазами. Это хорошо согласуется с наблюдениями В.С. Кудряшова [1979], проведёнными в окской пойме.

Факторы натурализации норки. На большей части видового ареала американской норки основу корма в зимний период составляют амфибии и рыба [Терновский, 1958; Седалищев, Однокурцев, 2012]. В связи с этим представляется, что начальные этапы натурализации хищника в бассейне

р. Тэс были особенно трудными, так как здесь полностью отсутствуют лягушки и жабы, а ихтиофауна представлена лишь карликовой формой алтайского османа, который не проникает из основного русла реки в мелкие правые притоки. Хронология событий и характер экспансии позволяют утверждать, что встраивание американской норки в биоценозы Убсунурской котловины стало возможным лишь в годы «акклиматизационного взрыва» другого вселенца – ондатры, по сути, обеспечившей хищнику дополнительную кормовую базу. В подтверждение этому нами, а также охотниками Увс аймака отмечены факты хищничества норки на попавших в капканы ондатр. Тенденции развития популяций американской норки и ондатры сейчас имеют противоположную направленность: с конца 1990-х гг. в бассейне р. Тэс, особенно в её дельтовой части, регистрируется сокращение численности ондатры и рост популяции хищника. Данная тенденция также подтверждается наблюдениями охотников-ондатролов, у которых сезонная добыча за прошедшие 20 лет сократилась в 7 раз. Интересно, что сходной направленности тренды этих двух симпатричных видов полуводных млекопитающих ранее были зарегистрированы на западе Канады и в Польше [Erb et al., 2001; Brzeziński et al., 2010], однако в условиях российского Дальнего Востока подобная обратная связь не проявляется вследствие строгой биотопической разобщённости норки и ондатры [Олейников, 2013].

Выживанию полуводного хищника в суровом климате котловины способствует также наличие значительного количества незамерзающих в зимний период участков на р. Тэс и её притоках, обеспечивающих доступность кормов. Подобные условия поддерживаются благодаря быстрому течению и большому количеству родников.

6. Утилитарное значение вселенцев

Для населения Убсунурской котловины, как в пределах российской, так и монгольской частей, определённое утилитарное значение имеют лишь ондатра и – в меньшей степени – норка. Бобр в Монголии в соответствии с Законом о животном мире (2000) и Законом об охоте (1995) является объектом строгой охраны [Mongolian Red List of Mammals, 2006.]. На территории Тувы его статус *de jure* до сего времени не определён [Красная книга..., 2002; Савельев, 2003; Савельев, Путинцев, 2005]. Экономическое значение ондатры было наивысшим в конце 1980-х – начале 1990-х гг., когда госпромхоз «Тэс-Хемский» заготавливал по несколько десятков тысяч шкурков ежегодно. Теперь в соответствии с популяционным трендом интродукта и общим упадком охотничьей отрасли количество получаемой пушной продукции минимально.

На территории Монголии ситуация несколько иная. Если, например, в 1990-е гг. охотники из бригады № 2 Тэс-сомона ловили до 100 ондатр в день, то сейчас такое количество – добыча за весь сезон лишь наиболее успешных ондатролов [Х. Сумьяа, устн. сообщ.]. Закупочная цена шкурки ондатры в сезоне 2012/2013 гг. была равна 3000 тугрикам (примерно 60 руб.), но ещё несколько лет ранее она была на 60% выше этой цифры. Шкурки дикой американской норки ценятся в десять раз дороже – до 30 и даже до 50 тыс. тугриков (600–1000 руб.). В последние годы вследствие невысоких российских цен на пушнину и тщательного таможенного контроля, почти вся пушная продукция поставляется не в регионы Сибири, а на рынки Китая.

По сообщениям некоторых респондентов [С. Чоноо, устн. сообщ.], население Тэс-сомона Увс аймака использует мясо ондатры при лечении болезней почек.

Таблица 1. Современный статус видов-вселенцев на территории Убсунурской котловины

Вид	Первая регистрация, год	Популяционный тренд, 2013	Площадь ареала, км ² / % от общей площади котловины
ондатра	1971	депрессия	3151.4 / 4.4
американская норка	1989	рост	3600.5 / 5.1
бобр	1985	стабильно	1359.3 / 1.9

Заключение

Полученные материалы позволяют считать, что в пределах Убсунурской котловины три модельных вида полуводных млекопитающих (бобр, ондатра, норка) имеют сходные «арены жизни», но различные популяционные тренды, разный акклиматизационный успех и разную степень воздействия на нативные экосистемы (табл. 1).

Различия определяются не столько продолжительностью пост-интродукционной истории видов, или влиянием абиотических факторов, сколько «ассортиментом» и напряжённостью трофических связей.

Можно констатировать, что в условиях резко континентального климата и жёсткого гидрорежима встраивание в экосистему Убсунурской котловины легче произошло у фитофагов, имеющих более богатую и стабильную кормовую базу, нежели у хищника. Все три вида млекопитающих нашли достаточно благоприятные места обитания в бассейне р. Тэс, но, главным образом, вне её основного русла. Ареал ондатры в течение 40 лет, прошедших с момента первой интродукции, постепенно и неуклонно расширяется. Грызун продолжает осваивать новые водоёмы по периферии локального ареала. Однако плотность населения в «ядре» популяции, расположенном в дельтовой части р. Тэс, снизилась в течение последних 20 лет многократно. Можно предположить, что «акклиматизационный взрыв» этого грызуна был прерван появлением четверть века назад и последующей экспансией американской норки.

Причём в условиях дефицита или полного отсутствия традиционных для норки кормов (соответственно, рыба и лягушки), хищничество на ондатре – особенно в зимний период – могло стать причиной её акклиматизационного успеха. Убсунурская популяция центральноазиатского подвида бобра за 30 лет стала самой многочисленной из трёх ныне существующих группировок *Castor fiber birulai*, что вполне позволяет обеспечить сохранность уникального генофонда, находящегося под протекцией Красных книг Монголии и Китая. Строительная активность бобров в некоторых пойменных водоёмах вызвала (местами значительное) повышение уровня грунтовых вод. Это повлекло определённые изменения в составе прибрежной древесно-кустарниковой растительности, увеличило число гнездящихся водно-болотных птиц и кое-где даже вынудило местное население перестроить традиционные схемы животноводства. Из вселенцев некоторое утилитарное значение (как объекты пушного промысла) имеют лишь ондатра и – в меньшей степени – норка. Экономическое значение ондатры было наивысшим в конце 1980-х – начале 1990-х гг., теперь оно снизилось в соответствии с популяционным трендом грызуна. Пока остаётся неясным, но вызывает определённое беспокойство возможное хищничество американской норки в популяциях наземно гнездящихся и колониальных птиц в тростниковой дельте р. Тэс и по периферии Увс-нуура. Эти биотопы, как известно,

являются ключевой орнитологической территорией международного значения [Нямбаяр, Цэвээнмядаг, 2009, Природа..., 2011] и, вообще, – «жемчужиной» Алтае-Саянского экорегиона.

Благодарности

Авторы признательны за помощь, оказанную во время экспедиционных работ, многочисленным жителям и сотрудникам администраций Тэс-сомона Убсунурского аймака и Тэс-сомона Завханского аймака, особенно Н. Батбаяру, Ш. Болдбаатару и Н. Мунхцэцэг, а также командиру Завханского погранотряда полковнику Д. Нямсурэну. Существенную поддержку оказали инспекторы по охране природы Ж. Готов, Т.Д. Дажимба, В.М. Сюрюн-оол, В.С. Тарначы. Неоценимый вклад внесли водители М.Н. Хараачыгай и Н. Жаргалсайхан. Мы благодарны П.М. Павлову (ФГУ «Центрохотконтроль» МПР РФ, Москва) за предоставленные архивные материалы, а также анонимному рецензенту, способствовавшему улучшению качества текста.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант 13-04-92217) и Министерством образования, науки и культуры Монголии.

Литература

Бугровский В.В. Убсунурская котловина – природная биосферная лаборатория // Информационные проблемы изучения биосферы. Пушино: НЦБИ АН СССР, 1990. С. 5–9.

Буян-Орших Х. Растительность Котловины Больших озёр и юго-восточной части Монгольского Алтая: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 1992. 31 с.

Даш Д. Увс нуурын хотгор: судалгааны тойм, ландшафтын онцлог, ашиглалт, хамгаалалт // X Убсунурский симпозиум. Улаангом, 2009. С. 40–57.

Дашидоржи (Дашдорж) А. О находке бобра в Монголии // Доклады АН СССР, 1948. Т. 60. №6. С. 1081–1084.

Забелин В.И., Кальная О.И., Арчимаева Т.П., Доможакова Е.А., Самбуу А.Д., Заика В.В., Аюнова О.Д., Левыкин С.В. К экологии бассейна трансграничной реки Тес-Хем (Тэсийн-Гол) (Россия, Тува – Монголия) // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии: Тр. Всеросс. конф. с межд. участием, посвящ. 25-летию юбилею ИВЭП СО РАН. Барнаул, 2012. Т. 3. С. 206–211.

Корсакова И.Б. Ондатра (*Ondatra zibethica* L.) // Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР / Под ред. И.Д. Кириса. Киров: ВНИИОЗ, 1973. Ч. 1. С. 356–498.

Красная Книга Республики Тыва. Животные / Ред.: Н.И. Путинцев, Л.К. Аракчаа, В.И. Забелин, В.В. Заика. Новосибирск: Гео, 2002. 168 с.

Кудряшов В.С. Взаимосвязи ондатры с речным бобром и выхухолью // Проблемы ондатроводства. Материалы к научно-произв. конф., посвящ. 50-летию начала работ по акклиматизации ондатры в СССР. Киров: ВНИИОЗ. 1979. С. 271.

Кузнецов Н.Т. Воды Центральной Азии. М.: Наука. 1968. 272 с.

Макаров П.А. Гидрологические изменения по некоторым озёрам Убсунурской котловины // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов. Тез. докл. Межд. научн. конф. Томск, 1999. С. 66–67.

Мурзаев Э.М. Монгольская Народная Республика. М.: Географгиз, 1952. 472 с.

Никифоров Н.М., Шурыгин В.В. Итоги акклиматизации пушных зверей в Тувинской АССР // Материалы к научной конференции, посвященной 50-летию института. Тез. докл. Киров: ВНИИОЗ, 1972. Ч. 1. С. 88–91.

- Нямбаяр Б., Цэвээнмядаг Н. Монгол дахь Шувуудад чухал газруудын лавлах: Байгаль хамгааллын тѳишиц нутгууд. Улаанбаатар, 2009. 122 с.
- Олейников А.Ю. Размещение аборигенных и интродуцированных полуводных млекопитающих на Сихотэ-Алине // Российский журнал биологич. инвазий, 2013. № 2. С. 35–50.
- Очиров Ю.Д., Башанов К.А. Млекопитающие Тувы. Кызыл: Тув. кн. изд-во, 1975. 140 с.
- Оюунгэрэл Б. Природа и охрана монгольской части Убсунурской котловины // Природа заповедника «Убсунурская котловина». Красноярск: Дарма-печать, 2011. С. 20–27.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б. Американская норка (*Mustela vison* Brisson) // Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР / Под ред. И.Д. Кириса. Киров: ВНИИОЗ, 1973. Ч. 1. С. 118–177.
- Природа заповедника «Убсунурская котловина» // Труды ГПБЗ «Убсунурская котловина». Вып.2 / Отв. ред. В.И.Канзай. Красноярск: Дарма-печать, 2011. 169 с.
- Реимов Р., Нуратдинов Т., Ширяев В.В. Биология ондатры в водоѳмах аридных зон. Ташкент: Фан. 1989. 88 с.
- Савельев А.А., Путинцев Н.И., Новиков А.С., Савельев А.П. Новые данные по распространению и экологии бобров в Республике Тыва как основа эффективного управления ресурсами // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы Межд. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова. Киров, 2012. С. 191–193.
- Савельев А. Монгольские бобры в Тыве? // Тувинская правда. 1990. 13 марта. С. 4.
- Савельев А.П. Акклиматизанты в региональных Красных книгах России // Териофауна России и сопредельных территорий: матер. Межд. совещ. М., 2003. С. 305.
- Савельев А.П., Макаров В.А. Материалы к фауне и экологии птиц Восточного Приубсунурья (Монголия, Тыва) // Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири. Красноярск: КрасГУ, 2000. Ч. 1. С. 77–79.
- Савельев А.П., Путинцев Н. И. Бобры в бассейне реки Тес-Хем как новый элемент биоразнообразия Тувы и России // Состояние и освоение природных ресурсов Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии. Геоэкология природной среды и общества: Вып.8. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2005. С. 241–245.
- Савельев А.П., Путинцев Н.И., Блинников В.Н., Михеев В.Н. Первые результаты реакклиматизации тувинского бобра в верховьях Малого Енисея // Там же. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2005. С. 236–240.
- Савельев А.П., Путинцев Н.И., Кыныраа М.М., Савельев А.А. Современное состояние ресурсов бобров в республике Тыва и неотложные задачи управления ими // Там же. Вып. 9. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2007. С. 268–274.
- Савельев А.П., Штуббе А., Штуббе М., Унжаков В.В., Кыргыз В.В., Молокова Н.И., Путинцев Н.И., Дюкрош Ж.-Ф., Самъяа Р. Исследования бобров в Тыве (Россия) // Убсу-Нурская котловина как индикатор биосферных процессов в Центральной Азии: матер. VIII Межд. Убсу-Нурского симп. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН. 2004. С. 93–95.
- Савельев А.П., Шурыгин В.В. Красный волк и американская норка в Убсунурской котловине // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. Тезисы Межд. совещ. Москва, 1997. С. 84.
- Севастьянов Д.В., Чернова Г.М., Батнасан Н. Эволюция природных условий, озѳр и ландшафтов

- Убсунурской котловины// Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов. Тез. докл. Межд. научн. конф. Томск, 1999. С. 112–113.
- Седалищев В.Т., Однокурцев В.А. К экологии американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) Южной Якутии // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. С. 302–310.
- Слудский А. А. Ондатра и её акклиматизация в Казахстане. Алма-Ата: АН КазССР, 1948. 182 с.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1980. 349 с.
- Сулов С.П. Физическая география СССР. Азиатская часть: 2-е изд., перераб., доп. М.: Учпедгиз, 1954. 712 с.
- Терновский Д.В. Биология и акклиматизация американской норки на Алтае. Новосибирск: Кн. изд-во, 1958. 139 с.
- Тувдэндорж Т. Увс аймгийн ан амьтад (Охотничьи животные Убсунурского аймака). Улаангом, 1988. 64 с. (на монг. яз.)
- Чашухин В.А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: КМК, 2007. 133 с.
- Шурыгин В.В. К итогам акклиматизации ондатры в Тувинской АССР // Проблемы ондатроводства: матер. научно-производств. совещ. по ондатроводству. Москва: ВНИИЖП, 1965. С. 162–163.
- Шурыгин В.В. Современное распространение, ресурсы и хозяйственное значение кунных в Туве // Экология промысловых животных Сибири. Сб. науч. статей. Красноярск: Красн. ун-т, 1992. С. 38–44.
- Шурыгин В.В., Никифоров Н.М. Предварительные итоги акклиматизации ондатры в Тувинской АССР // Сборник научно-техн. информации. Вып. 10. Киров: ВНИИЖП, 1964. С. 13–24.
- Шурыгин В.В., Ткаченко В.А. Ресурсы норки и их использование в Туве // Биологические и экономические аспекты охраны и рационального использования охотничьих животных и растительных пищевых ресурсов Сибири. Тез. докл. науч. конф. Шушенское, 1992. С. 181–182.
- Эрегдендагва Д. Распространение и образ жизни речного бобра в бассейне р. Булган (Западная Монголия) // Известия Иркутского с.-х. ин-та. Вып. 8. Фак. зоотехн. и охотовед. Иркутск, 1958. С. 75–89.
- Batima P., Batnasan N., Bolormaa B. Trends in river and lake ice in Mongolia // Assessments of Impacts and Adaptations to Climate Change (AIACC) Working Paper No. 4. Ulaanbaatar: Institute of Meteorology and Hydrology, 2004. 12 p.
- Batsaikhan N., Samiya R., Shar S., King S.R.B. A field guide to the mammals of Mongolia. London: ZSL, 2010. 307 p.
- Brzeziński M., Romanowski J., Żmihorski M., Karpowicz K. Muskrat (*Ondatra zibethicus*) decline after the expansion of American mink (*Neovison vison*) in Poland // European Journal of Wildlife Research. 2010. V. 56. № 3. P. 341–348.
- Danell K. Introductions of aquatic rodents: lessons of the muskrat *Ondatra zibethicus* invasion // Wildlife Biology. 1996. V. 2. P. 213–220.
- Dawaa N., Lhamsuren P., Stubbe M. Stand der Akklimation von *Ondatra zibethica* L., 1966 in der Mongolei // Erforschung biologischer Ressourcen der MVR. Halle/Saale, 1983. Bd. 3. S. 67–69.
- Dawaa N., Stubbe M., Doržraa O. Die Bisamratte *Ondatra zibethica* (L., 1758) in der Mongolischen Volksrepublik // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung (Berlin), 1977. Bd. 10. S. 342–252.
- Dorofeyuk N.I. Paleogeographical conditions of landscapes development in Inner Asia in the Late Pleistocene and in the Holocene // Ecological Consequences of Biosphere Processes in the Ecotone

- Zone of Southern Siberia and Central Asia. Ulaanbaatar, 2010. P. 102–108.
- Dulamceren S., Samjaa R., Tomorsuch Z. Die Verbreitung des Minks – *Mustela vison* Schreber in der noerdlichen Mongolei // Beitrage zur Jagd- und Wildforschung, 1996. Bd. 21. S. 299–301.
- Erb J., Boyce M. S., Stenseth N.C. Spatial variation in mink and muskrat interactions in Canada // *Oikos*. 2001. V. 93. № 3. P. 365–375.
- Hoffmann M. Über die Verbreitung der Bisamratte, *Ondatra zibethicus* L. in China, der Mongolei, Korea und Japan // Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz, 1977. V. 50. № 6. S. 86–88.
- Kottelat M. *Conspectum Cobitidum*: an inventory of the loaches of the world (Teleostei: Cypriniformes: Cobitoidei) // The Raffles Bulletin of Zoology. 2012. Suppl. 26. P. 1–199.
- Mongolian Red List of Mammals / Eds S. Dulamtseren et al. Ulan-Bator: ADMON Printing, 2006. 159 p.
- Otgonbaatar M., Shar S. The holes and hut's structure of the muskrat (*Ondatra zibethica*) in the Har-Us lake // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: материалы IX межд. конференции. Т. 1. Естественное. Ховд; Томск, 2009. С. 18–23.
- Paul M. Limnological aspects of the Uvs Nuur Basin in northwest Mongolia: Dissertation ... Dr. rer. nat. Dresden: Technische Universität Dresden, 2012. 187 p.
- Shar S., Samiya R., Saveljev A.P. Alien mammals of Mongolia // Invasion of alien species in Holarctic. Abstr. IV Intern. Symp. / Ed. Yu. Yu. Dgebuadze et al. Yaroslavl: Filigran, 2013. P. 163.
- Stubbe M., Dawaa N. Akklimatization des Zentralasiatischen Bibers – *Castor fiber birulai* Serebrennikov, 1929 – in der Westmongolei // Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik. Halle (Saale), 1983. Bd. 2. S. 3–92.
- Stubbe M., Dawaa N. Die autochthone zentralasiatische Biberpopulation (Mammalia, Rodentia, Castoridae) // Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden, 1986. Bd. 41. № 7. S. 93–103.
- Stubbe M., Dawaa N., Heidecke D. The autochthonous Central Asiatic beaver population in the Dzungarian Gobi // Mammals in the Palaearctic desert: status and trends in the Sahara-Gobian region / Ed. J.A. McNeely, V.M. Neronov. Moscow: Russian Academy of Scie., 1991. P. 258–268.
- Stubbe M., Dawaa N., Samjaa R., Stubbe A., Saveljev A.P., Heidecke D., Sumjaa D., Ansorge H., Shar S., Ducroz J.-F. Beaver research in the Uvs Nuur region // Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei. Halle/Saale, 2005. Bd. 9. P. 101–106.
- Sutherland W.J., Freckleton R.P., Godfray H.C.J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions // *Journal of Ecology*. 2013, V. 101. № 1. P. 58–67.
- UNESCO. Decisions adopted by the 27th session of the World Heritage Committee in 2003. Paris: World Heritage Committee, 2003. P. 104–105.

INTRODUCED SEMIAQUATIC MAMMALS IN THE UVS NUUR HOLLOW (CURRENT DISTRIBUTION AND ECOLOGICAL VECTORS OF THE NATURALIZATION)

© 2014 Saveljev A.P.¹, Shar S.², Scopin A.E.¹, Otgonbaatar M.³,
Soloviev V.A.¹, Putincev N.I.^{4,5}, Lhamsuren N.⁶

¹ Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov 610000 Russia,
saveljev.vniioz@mail.ru

² National University of Mongolia, Ulan-Bator, Mongolia, shar@num.edu.mn

³ Hovd State University, Hovd, Mongolia, otgonbaatar_2004@yahoo.com

⁴ Tuva State University, Kyzyl 667000 Russia, ecotsu11@yandex.ru

⁵ State Nature Biosphere Reserve "Ubsunurskaya Kotlovina", Kyzyl

⁶ Administration of Strictly Protected Areas of Uvs-Nuur Basin, Ulangom, Mongolia,
lhamaa_uvs@yahoo.com

The modern status and population trends of three alien semiaquatic mammals in a transboundary (Mongolia/Russia) ecosystem of the Uvs Nuur Hollow were investigated. The muskrat, American mink and Eurasian beaver (Sino-Mongolian subspecies) have almost equivalent size of "life arenas", but different pop-trends, the different success in naturalization and the impact on native ecosystems. It was concluded that differences of naturalization in these three mammals were defined not by post-introduction history, nor influence of some abiotic factors, but rather than the diversity and abundance of trophic niches in the Uvs Nuur Basin. It was stated that in the conditions of sharply continental climate and a rigid hydroregime the adaptation to a new ecosystem was easier in the herbivorous mammals having richer and stable food resources than in a carnivore. The behavioural adaptive mechanisms promoting naturalization were described. The evolutionary stability of a building instinct in the beaver was very important at setting of new habitats. The utilitarian value of alien species for people population of the given territory was estimated.

Key words: American mink (*Neovison vison*), Muskrat (*Ondatra zibethicus*), Eurasian beaver (Sino-Mongolian subspecies *Castor fiber birulai*), introduction, naturalization, distribution, Uvs Nuur Hollow.

ЧУЖЕРОДНЫЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ И РЫБЫ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ДНЕПР

© 2014 Семенченко В.П.¹, Сон М.О.², Новицкий Р.А.³, Квач Ю.В.²,
Панов В.Е.^{4,5}

¹ Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, ул. Академическая 27, 220072, Минск; e-mail: semenchenko57@mail.ru

² Одесский филиал Института биологии южных морей НАН Украины

³ Днепропетровский национальный университет Украины

⁴ Региональный Евро-Азиатский центр биологических инвазий (REABIC), Хельсинки, Финляндия

⁵ Государственный Санкт-Петербургский университет, Россия

Поступила в редакцию 18.12.2013

В статье изложены проблемы проникновения, распространения и воздействия чужеродных видов водных беспозвоночных и рыб на нативную фауну в бассейне р. Днепр. Рассмотрена связь инвазивных процессов с гидрологией бассейна. Показано, что основными механизмами, способствующими распространению чужеродных видов, были превращение реки в каскад водохранилищ и интродукция понто-каспийских видов. Установлены различия в путях и векторах распространения видов для верхнего, среднего и нижнего участка р. Днепр. В водохранилищах среднего Днепра основным путём для макрозообентоса являлась направленная интродукция для увеличения кормовой базы рыб, тогда как для верхнего участка р. Днепр и р. Припять – судходство и естественное расселение. Сформирован «чёрный список» видов беспозвоночных и рыб для изученного бассейна.

Ключевые слова: чужеродные виды беспозвоночных и рыб, распространение, пути и векторы инвазии, экологическое воздействие, бассейн реки Днепр.

Введение

Река Днепр одна из крупнейших рек Европы общей длиной 2201 км; в пределах Украины – 981 км, в пределах Беларуси – 595 км. Эти два участка значительно различаются как по гидрологии, так и по интенсивности воздействия хозяйственной деятельности. На белорусском участке река характеризуется естественным гидрологическим режимом, в то время как на украинском участке она зарегулирована каскадом водохранилищ.

Основное воздействие на р. Днепр на территории Беларуси оказывает загрязнение, поступающее из крупных городов: Мозырь, Жлобин, Речица. На украинском участке, помимо загрязнения из промышленных городов, значительное воздействие оказывает

забор воды из реки через систему каналов на нужды орошения. В результате этого годовой сток реки за 50 лет уменьшился в 1.5 раза, что привело к увеличению солёности Днепро-Бугского лимана с 2 до 4‰ [Денисова и др., 1989; Романенко, 2004].

Река Днепр представляет собой важную часть центрального Европейского инвазионного коридора проникновения понто-каспийских видов в центральную и западную Европу [Bij de Vaate et al., 2002; Galil et al., 2007; Panov et al., 2009] через каналы, соединяющие Днепр с балтийским бассейном [Olenin, 2002; Karataev et al., 2007].

Бассейн Днепра соединён через систему каналов с регионом

Балтийского моря. В конце XVIII – начале XIX в. на территории Беларуси было построено два основных канала, соединяющих р. Припять с реками балтийского бассейна: Днепро-Бугский и Днепро-Неманский. Первый из них сыграл и продолжает играть важную роль в проникновении понто-каспийской фауны из бассейна Днепра в бассейн Балтийского моря [Karataev et al., 2007; Semenchenko et al., 2011]. Роль второго канала, как возможного пути инвазии понто-каспийских видов, значительно меньше. Во-первых, судоходство по данному каналу было менее интенсивно, во-вторых, он был полностью разрушен во время Второй мировой войны [Karataev et al., 2007]. Тем не менее, два балтийских вида рыб проникли в р. Припять предположительно по этому каналу, так как преимущественно встречаются в реке в районе входа в канал. Ещё один канал (Днепр – Западная Двина) видимо сыграл определённую роль в расселении дрейссены в северной части Беларуси [Karataev et al., 2007].

Альтернативным маршрутом расселения чужеродных видов между Верхней Припятью и Западным Бугом вероятно является район Шацких озёр, соединённых с обоими бассейнами с помощью оросительных систем. Помимо расширения ареала в Шацких озёрах полиморфной дрейссены [Son, 2010], вероятно, занесённой из верховьев Припяти, в 2009 г. наблюдалась экспансия ротанголовешки и американского сомика из Копаяновской оросительной системы на Западном Буге в верхние озёра Шацкой группы.

Кроме того, системы каналов, построенных на украинском участке для орошения и переброски стока делают Днепр донором инвазий чужеродных видов в бассейн Азовского моря и далее в р. Волгу.

Несмотря на ряд работ, содержащих сведения о фауне чужеродных видов беспозвоночных и рыб, как в бассейне

Днепра, так и для его отдельных участков [Grigorovich et al., 2002; Alexandrov et al., 2007; Karataev et al., 2007; Semenchenko et al., 2009, 2011; Slynko et al., 2010], целый ряд вопросов, касающихся векторов и путей проникновения этих видов, остаются или слабо исследованными, или освещены фрагментарно.

Целью настоящей работы было установить современное состояние чужеродной фауны (макробеспозвоночных и рыб) в бассейне р. Днепр, проанализировать скорость инвазии, пути проникновения, происхождение видов, а также оценить последствия их вселения и перспективы новых инвазий как в самом бассейне, так и в район Балтийского моря.

Материал и методы

Основой для анализа послужили результаты собственных исследований, проведённых в последние годы, а также опубликованные данные по региону.

Были проанализированы 10 участков бассейна р. Днепр (рис.1).

Все виды были разделены на следующие группы: по таксономической принадлежности, по своему происхождению, по путям, векторам проникновения и распространения внутри бассейна.

Для оценки возможных воздействий на аборигенную фауну, сформирован чёрный список видов, по разработанному нами ранее алгоритму [Panov et al., 2009]. При этом исходили из следующего принципа: включение вида в чёрный список основывалось на информации о его экологическом и социально-экономическом воздействии не только в пределах изученного бассейна, но и в других регионах Европы.

Поскольку терминология в области инвазий чужеродных видов окончательно не устоялась, мы использовали понятия, которые были опубликованы в *Invasive Species Compendium* [2014].

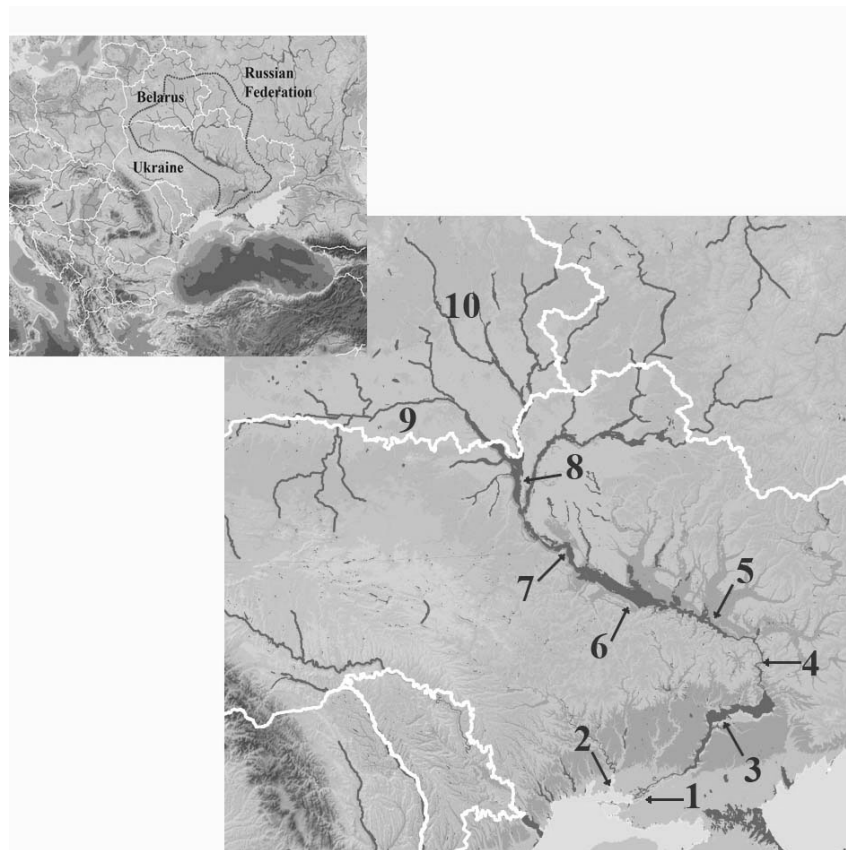


Рис. 1. Исследованные участки бассейна реки Днепр.

1 – Дельта Днепра; 2 – Днепро-Бугский лиман; 3 – Каховское водохранилище; 4 – Запорожское водохранилище; 5 – Днепродзержинское водохранилище; 6 – Кременчугское водохранилище; 7 – Каневское водохранилище; 8 – Киевское водохранилище; 9 – Река Припять (Беларусь); 10 – Река Днепр (Беларусь).

Результаты

Изменения гидрологической сети и история биологических инвазий в бассейне Днепра

История инвазионных процессов в бассейне Днепра неразрывно связана с изменениями его гидрологической сети. Естественным барьером, сдерживающим распространение чужеродных видов в Днепре, была обширная зона порогов (около 75 км длины) с перепадами высоты. Ряд реликтовых видов (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823), *Lithoglyphus naticoides* (C.Pfeiffer, 1828), *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895), различные виды бычков и др.) обитал в районе порогов и выше (вплоть до Верхнего Днепра) и до их затопления. Возможно, это касается и обнаруженных впоследствии в

водохранилищах реофильных амфипод – в бассейнах Дуная и Днестра эти же виды поднимаются высоко вверх по течению и довольно типичны именно в предгорных порожистых участках [Дедю, 1967]. Вполне вероятно, что они изначально обитали на порогах в зоне будущего Днепровского водохранилища или даже выше.

Наиболее известна ранняя инвазия *D. polymorpha*, для которой указывалось проникновение в верхнюю часть Днепра через канал Днепр – Западная Двина (с севера на юг) в XIX в., [Karataev et al., 2007]. Однако, колонизация этого участка, также как и р. Припять, могла происходить из средней части днепровского бассейна, где эти виды обитали после последнего оледенения.

Плотина, построенная в 1932 г. и образовавшаяся при этом водохрани-

лище (1933 г.) обеспечивали сквозное судоходство типа «река-море» вплоть до разрушения плотины в ходе Второй мировой войны. Эти изменения не привели к существенным изменениям в расселении понто-каспийских видов — из документированных фактов можно назвать только расселение по Днепру *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897.

В 1948 г. дамба была восстановлена и произошло повторное заполнение водой зоны современного Запорожского водохранилища. Вслед за этим началось активное заполнение новых водохранилищ: Каховского (1955–1958), Кременчугского (1959–1961), Днепродзержинского (1963–1965), Киевского (1964–1966); Каневского (1972–1973). Строительство в бассейне Днепра каскада водохранилищ с общей площадью зеркала 6974 км², явилось причиной значительного изменения гидрологического режима реки [Романенко, 2004].

Затопление зоны порогов Каховским водохранилищем и последующее строительство новых водохранилищ создало условия для продвижения понто-каспийской фауны в средний и верхний участки реки. Одновременно с созданием водохранилищ были запущены разработанные в 1940-х гг. программы акклиматизации понто-каспийской фауны в различные типы водоёмов для обогащения их кормовыми ресурсами для рыб. Акклиматизации мизид, моллюсков, полихет, а также просто «кормовых» беспозвоночных, особенно массовые в 1949–1951, 1955 и 1957 гг., проводились как в восстановленное Днепровское (Запорожское) водохранилище, так и в районы создания будущих водохранилищ [Марковский, 1954; Журавель, 1965, 1974; Плигин, Емельянова, 1989]. Следует заметить, что практически все данные 1950-х гг. о понто-каспийских беспозвоночных в каскаде водохранилищ ретроспективны и касаются именно сроков первых попыток акклиматизации (многие из которых не увенчались успехом), и

могут отличаться от реального времени формирования популяций.

По всей видимости, расселение понто-каспийской фауны вне рамок акклиматизации началось лишь после заполнения Каховского водохранилища, в результате чего сформировалась непрерывная цепочка водоёмов от низовий до Среднего Днепра. В 1948–1957 гг. виды, которые не были объектами намеренного вселения, ограничиваются отдельными гаммаридами, которые, как упоминалось выше, могли обитать в зоне порогов до их затопления, или были интродуцированы при неспециализированном заносе понто-каспийского бентоса.

Помимо водохранилищ, массово созданными системами искусственных биотопов стали многочисленные системы орошения и переброски стока. В бассейне Днепра были созданы многочисленные системы орошения засушливых степей — Каховский канал, Краснознаменная и Ингулецкая оросительная система, системы переброски стока к промышленным регионам в бассейны Южного Буга (канал Днепр – Кривой Рог, сооружённый в 1958–1961 гг.) и Дона (канал Днепр – Донбасс, сооружённый в 1969–1982 гг.), система Северо-Крымского канала (построена в 1961–1971 гг.), обеспечившего водой Крымский п-ов и ряд других аналогичных водных объектов [Романенко, 2004]. Также как и водохранилища, эти искусственные экосистемы в значительной степени заселились понто-каспийскими видами.

В отличие от видов, расширивших свой ареал в бассейне, хронология вселения экзотических видов не обнаруживает чёткой связи с масштабными изменениями гидрологии бассейна. Аквариумные виды вселялись в бассейн по мере появления на местном рынке – самой ранней из известных находок является обнаружение *Physa acuta* Draparnaud, 1805 в окрестностях Киева в 1919 г. [Сон, 2007]. Некоторые экзотические

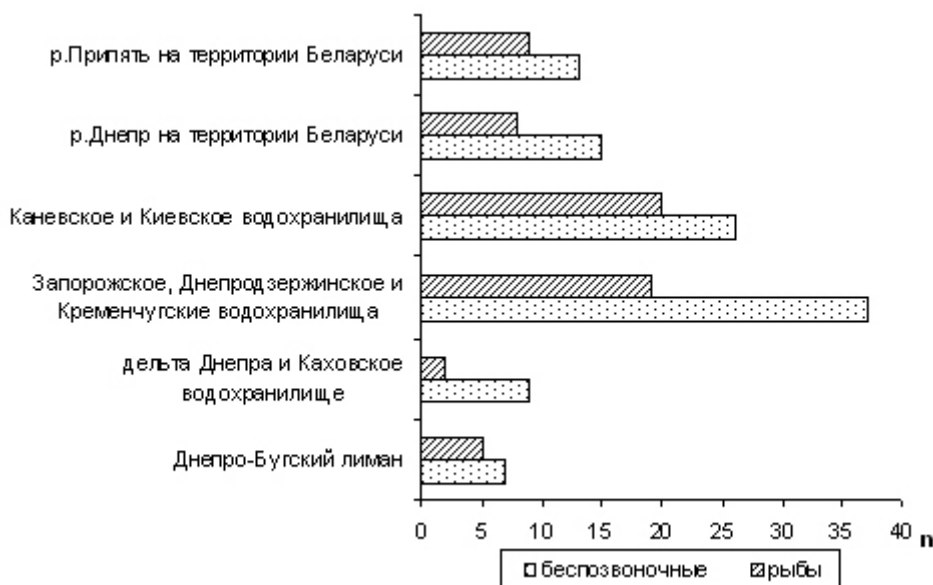


Рис. 2. Число чужеродных видов макробеспозвоночных и рыб на различных участках бассейна р. Днепр.

виды, такие как *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) и *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 проникли в бассейн относительно недавно [Новицкий, 2003; Сон, 2007]. Некоторые виды, давно известные из эстуарной части бассейна (*Rhithropanopeus harrisii* Maitland, 1874, *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)) в последнее время резко расширили своё распространение [Булахов и др., 2008; Son et al., 2013].

Таксономический состав и происхождение видов

К настоящему времени в бассейне р. Днепр обнаружено 56 чужеродных видов макрозообентоса и 32 вида рыб. Из таксономического списка макробеспозвоночных наиболее широко представлены отряды *Amphipoda* (35%), *Mysida* (12%) и *Veneroida* (10%), среди рыб – отряд *Perciformes* (42%) и *Sypriniformes* (16%) (рис. 2). Целый ряд чужеродных видов отмечен на всех указанных участках Днепра. Они часто достигают высокой численности, что позволяет говорить о них как о наиболее ранних и успешных инвайдерах, которые максимально освоили речной бассейн. В первую очередь это понто-каспийские

гаммариды и бычки. Другие встречаются только на отдельных участках Днепра.

Анализ видового состава показывает, что число видов как макробеспозвоночных, так и рыб уменьшается вверх по течению (рис. 2). Так в верхней части бассейна не обнаружены понто-каспийские виды отрядов *Cumacea*, *Isopoda*. Среди рыб отсутствуют отряды *Atheriniformes* и *Mugiliformes*.

С одной стороны, такая закономерность связана с меньшей скоростью распространения макрозообентоса вверх по течению, с другой – последовательностью создания системы водохранилищ на р. Днепр, которые вводились в строй начиная с нижнего течения реки.

Как и следовало ожидать, более 50% чужеродных видов макрозообентоса и рыб в Днепровском бассейне имеют понто-каспийское происхождение (рис. 3). В отличие от беспозвоночных, у рыб достаточно высока доля видов азиатского происхождения, а также из региона северной Европы. В первую очередь это связано с их интродукцией в водохранилища.

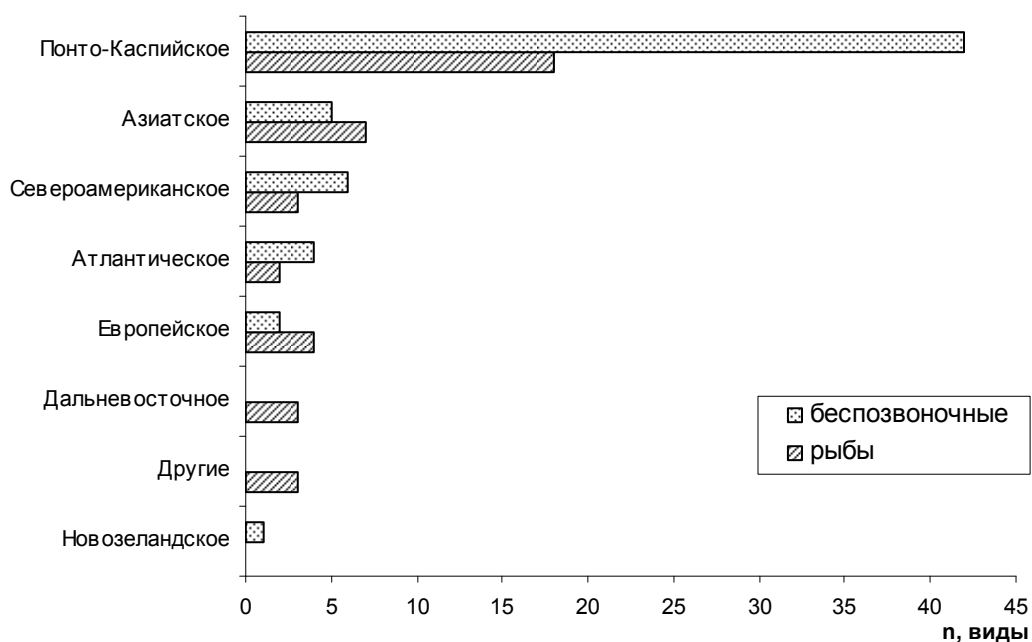


Рис. 3. Число видов макробеспозвоночных и рыб различного происхождения в бассейне р. Днепр.

Механизмы распространения и инвазии

Наблюдаемое в последние десятилетия резкое увеличение числа чужеродных видов в водных бассейнах Европы связывают с различными факторами: глобальным изменением климата [Walther et al., 2009; Slynko et al., 2010], интродукцией видов [Grigovich et al., 2002], строительством различного рода каналов и водохранилищ [Galil et al., 2007; Panov et al., 2008; Leuven et al., 2009], увеличением интенсивности судоходства [Alexandrov et al., 2007; Galil et al., 2007; Minchin, 2007; Semchenko et al., 2011] и др.

В распространении понто-каспийских беспозвоночных в бассейне Днепра двумя ключевыми моментами стали превращение реки в каскад водохранилищ и масштабные программы акклиматизации понто-каспийской фауны. В частности, превращение реки в каскад водохранилищ позволило сформироваться массовым популяциям понто-каспийских двустворчатых моллюсков – дрейссенам и кардидам, имеющим планктонные личинки.

Следует отметить, что после создания Киевского водохранилища и интродукции макрозообентоса, оно становится водоёмом-донором понто-каспийской фауны для белорусского участка р. Днепр и р. Припять. В связи с этим, анализ данных по путям распространения чужеродных видов макробеспозвоночных и рыб в бассейне р. Днепр проведён отдельно для трёх участков бассейна: выше каскада водохранилищ (белорусская часть бассейна, р. Днепр и Припять), каскад водохранилищ и эстуарная часть реки (рис.4).

Основным путём распространения для макрозообентоса для эстуарного участка и в белорусской части бассейна является судоходство. Так, максимальное число чужеродных макробеспозвоночных в белорусском секторе отмечено для речных портов р. Припять [Semchenko et al., 2009]. В то же время, оно играет незначительную роль в распространении рыб, для которых типична миграция вверх по течению.

Основным вектором для макрозообентоса в бассейне Днепра является процесс саморасселения вверх по течению (рис. 5). Однако,

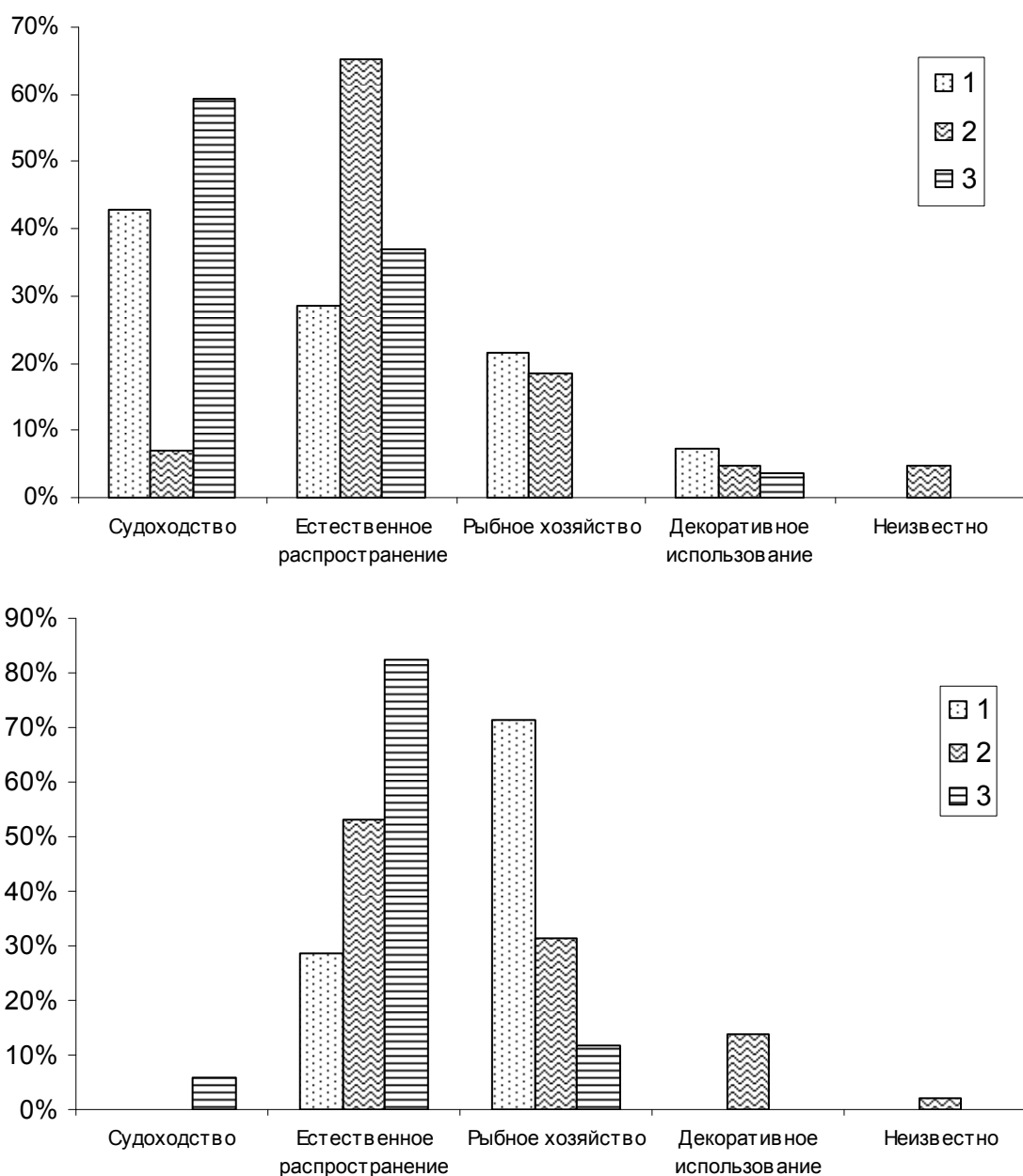


Рис. 4. Основные пути распространения макробеспозвоночных (вверху) и рыб (внизу) на различных участках р. Днепр.

1 – Днепро-Бугский лиман, дельта Днепра и Каховское водохранилище.

2 – Запорожское, Днепродзержинское, Кременчугское, Каневское и Киевское водохранилища.

3 – р. Днепр и р. Припять (Беларусь)

значительное число (если не большинство) таких случаев в центральных водохранилищах (Днепровском, Днепродзержинском, Кременчугском) могли быть скрытыми интродукциями. Так при интродукции ценных кормовых беспозвоночных в большом количестве заносились и другие виды макрозообентоса.

Сходная ситуация наблюдается и для рыб, однако в этом случае важное

значение имеет также направленная интродукция отдельных видов (рис. 5).

Таким образом, для разных участков бассейна р. Днепр основные векторы, способствующие расселению чужеродных видов, существенно различаются. В водохранилищах Среднего Днепра основным путём для макрозообентоса являлась массовая интродукция видов для увеличения кормовой базы рыб, тогда как для

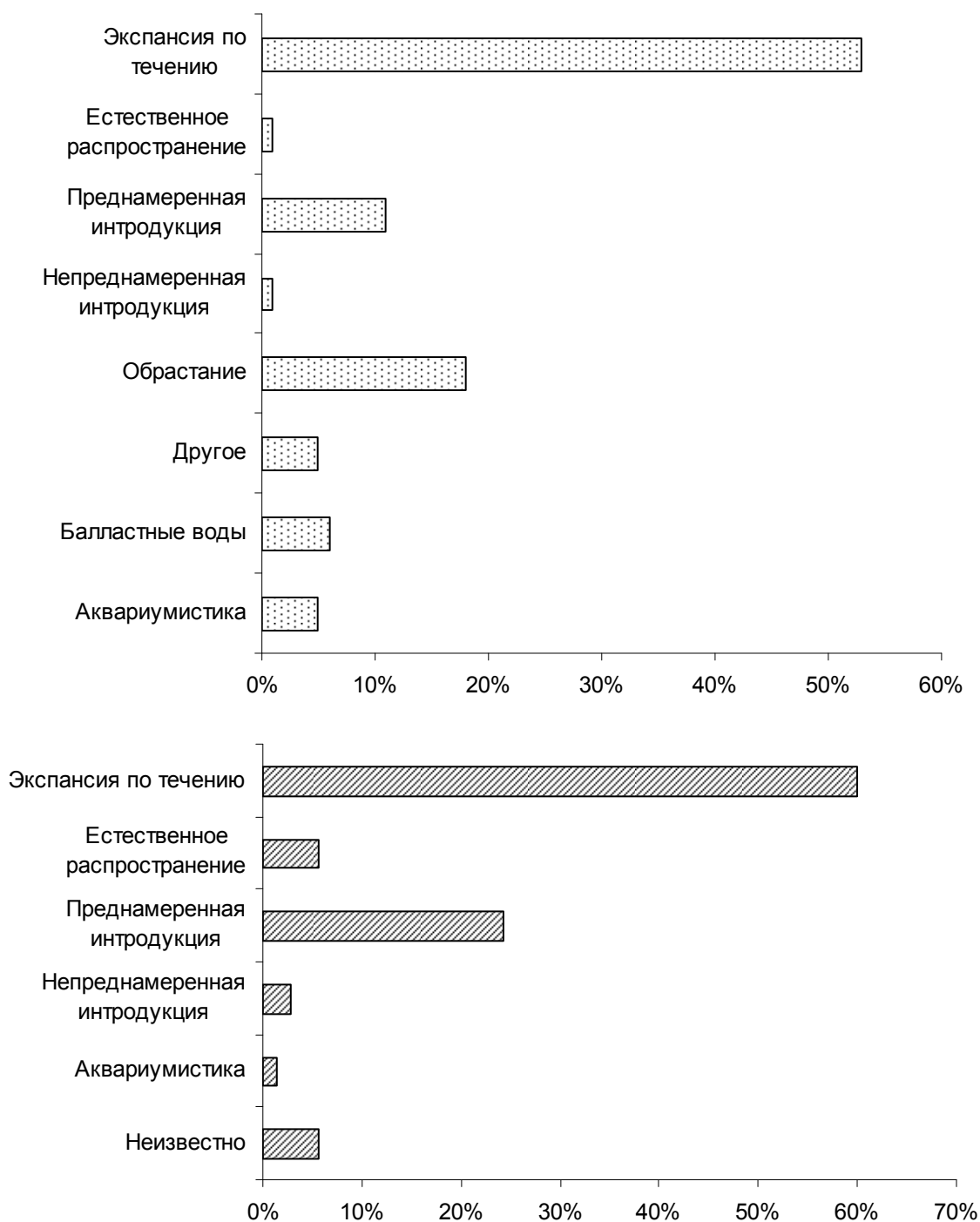


Рис. 5. Основные векторы инвазии макробеспозвоночных (вверху) и рыб (внизу) в бассейне р. Днепр.

верхнего участка Днепра и р. Припять – судоходство и естественное расселение.

В нижней части Днепра, где понто-каспийская фауна является аборигенной, вселение чужеродных видов в основном связано с судоходством, в частности со сбросом балластных вод.

По данным Grigorovich et al. [2002] основными путями, способствующими

распространению чужеродных видов в Понто-Каспийском бассейне, являются интродукция и судоходство (29 и 22%), а гидротехническое строительство составляет только 14% от общей суммы факторов. По нашему мнению, для бассейна Днепра строительство каскада водохранилищ и системы каналов сыграло одну из определяющих ролей как в успешном распространении

чужеродной фауны внутри бассейна, так и в ее продвижении в другие бассейны.

Ещё одним фактором, способствующим быстрой колонизации чужеродными видами понто-каспийского комплекса новых местообитаний, является возрастающая нарушенность и загрязнение экосистем [Leuven et al., 2009]. В частности, существует обратная связь индекса биоконтаминации с экологическим качеством воды, оцениваемым по биотическому индексу BMWP [Arbačiauskas et al., 2008]. Это в определённой мере соответствует гипотезе «вакантных ниш», которые освобождаются нативными видами в результате ухудшения экологических условий [Simberloff, 1981].

Для оценки темпов расселения видов в бассейне, наибольший интерес представляет верхний участок Днепра и р. Припять, так как позволяет приблизительно оценить скорость распространения отдельных видов внутри бассейна. Для черноморских видов бычков рассчитанная скорость распространения из бассейна р. Припять в бассейн р. Висла составила для бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) около 600 км/год, для бычка-песочника *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) – 120 км/год, для бычка-гонца *Neogobius gymnotrachelus* (Kessler, 1857) – 68 км/год, для бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) – 10 км/год [Semenchenko et al., 2011]. Скорость распространения бычка-кругляка из нижней части Днепра (Запорожское водохранилище) в Киевское водохранилище, исходя из полученных данных, составляет 10 км/год, то есть аналогична таковой для р. Припять, а для черноморской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) – около 20 км/год.

Гораздо сложнее оценить скорость распространения беспозвоночных ввиду того, что строительство водохранилищ на р. Днепр сопровождалось массовой интродукцией этих видов. В отличие от рыб, в белорусской части бассейна

Днепра одним из основных механизмов распространения видов макрозообентоса является судоходство (см. ниже). В связи с этим, для оценки скорости распространения этих видов мы использовали данные только для верхнего участка р. Днепр и р. Припять.

Наиболее полные данные по скорости распространения касаются понто-каспийских видов амфипод, для которых водоёмом-донором выступало Киевское водохранилище. Интродукция амфипод в этот водоём проведена в 1950–1955 гг. [Карпевич, 1975]. Согласно данным Jazdzewski et al. [2002], первые находки гаммарид, которые проникли в р. Висла через р. Припять и Днепро-Бугский канал, отмечены в 1997 г. (*Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841)), и в 2001 г. (*Dikerogammarus vilosus* (Sowinsky, 1894)). Таким образом, эти виды преодолели расстояние приблизительно в 600 км (р. Припять и Днепро-Бугский канал) со средней скоростью около 10 км/год. Высокая скорость распространения может быть связана с судоходством, максимальная интенсивность которого в р. Припять была отмечена в период с 1990 по 1995 г. [Semenchenko et al., 2011].

В целом, во временном аспекте наблюдается кумулятивное увеличение количества, как беспозвоночных, так и рыб в днепровском бассейне (рис. 6). Аналогичная закономерность получена для чужеродной фауны в водных объектах Беларуси [Karataev et al., 2007] и числа видов водной флоры и фауны Украины [Alexandrov et al., 2007].

Экологическое воздействие чужеродных видов и «чёрный» список

Ущерб от вселения чужеродных видов в пресноводные экосистемы часто трудно определимы, несмотря на тот факт, что они более уязвимы по сравнению с морскими экосистемами [Moyle, 1996; Vilà et al., 2010]. Эти ущербы в основном известны для чужеродных видов рыб, десятиногих раков (*Orconectes limosus* (Rafinesque,

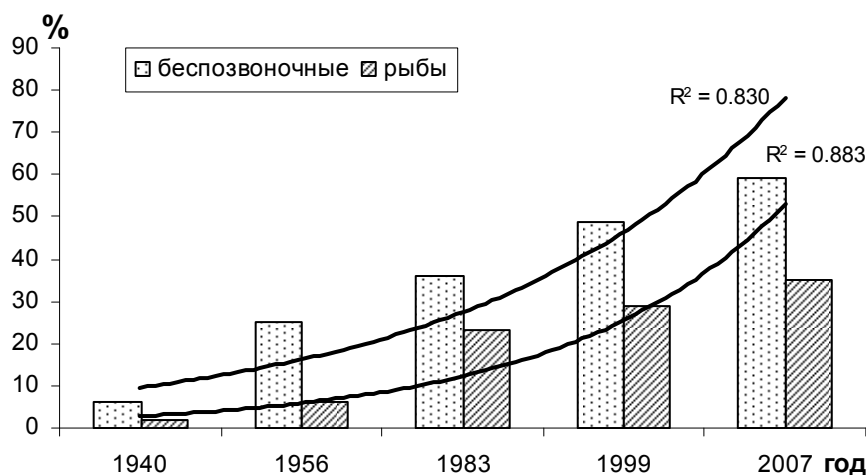


Рис. 6. Динамика кумулятивного числа чужеродных видов макробеспозвоночных и рыб в бассейне р. Днепр.

1817), *Procambarus clarki* (Girard 1852)) и моллюсков (*D. polymorpha* и др.) [Vilà et al., 2010], тогда как для большинства макробеспозвоночных сведения об ущербах от вселенцев главным образом основаны на данных об их конкуренции с нативной фауной. Так, практически полное исчезновение *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1864 в верхней части бассейна Днепра [Semenchenko et al., 2013], а также резкое снижение численности аборигенных гаммарид *G. lacustris* и *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) в водохранилищах Днепра [Зимбалевская и др., 1989] связаны с постоянно увеличивающимся обилием понто-каспийских гаммарид и, в частности, *D. vilosus*. Аналогичная ситуация наблюдается в р. Рейн на территории Нидерландов, где *G. pulex* был полностью вытеснен понто-каспийскими амфиподами [Leuven et al., 2009].

Сходная ситуация наблюдается и с *Carassius gibelio* Bloch, 1782, который быстро вытесняет *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) в верхней части Днепра. По данным Lukina [2011], в белорусской части бассейна Днепра, *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 конкурирует с аборигенными видами рыб за трофические ресурсы. Аналогичное воздействие оказывает *N. fluviatilis*, наиболее массовый вид бычков в р. Припять и Днепр [Жуков, 1965].

Существенное воздействие на экосистемы в бассейне Днепра отмечено для *D. polymorpha*, которое заключается в вытеснении нативных видов унионид [Karataev et al., 2007], и *L. naticoides*, как промежуточного хозяина паразитов рыб [Mastitsky, Samoilenko, 2006].

Сложнее оценить воздействие чужеродных видов в водохранилищах, при строительстве которых, природная экосистема была фактически уничтожена. Вселенцы (в первую очередь, понто-каспийская фауна), сформировали принципиально новую экосистему, но сами по себе не были причиной изменений. Вместе с тем, создание водохранилищ дало понто-каспийской фауне ряд преимуществ в колонизации водоёмов по сравнению с нативной фауной. Таким образом они выступили в качестве «back-seat drivers» [Bauer, 2012]. Однако понто-каспийская фауна в данном случае не изменила нативные экосистемы и сообщества, а вступила в конкуренцию с нативными видами в процессе колонизации новых водоёмов и формирования новых сообществ искусственных экосистем.

Таким образом, негативный аспект колонизации чужеродных видов каскада водохранилищ заключается не столько в локальных экологических воздействиях, сколько в риске их дальнейшего расселения в новые регионы.

Аналогичное заключение можно сделать относительно колонизации понто-каспийцами искусственных экосистем каналов и систем орошения.

С большей уверенностью можно говорить о влиянии чужеродных видов атлантического происхождения (*Mya arenaria* Linnaeus, 1758, *R. harrisi*, *Balanus improvisus* Darwin, 1854) на экосистему Днепро-Бугского лимана. Эти виды — характерные представители фауны приливных эстуариев западной Атлантики, в отличие от каспийской фауны, хорошо приспособленные к резким изменениям солёности. В настоящий момент эти виды стали массовыми для «морской» части Днепро-Бугского лимана, сформировав с наиболее эвригалинными нативными видами новые сообщества.

Вместе с тем, предпосылкой этого стали антропогенные изменения гидрологического режима. Резкое сокращение стока, с одной стороны, принципиально изменило характер расселения понто-каспийцев на участках моря, находившихся в зоне действия стока Днепра [Сон и др., 2010], а с другой — сформировало в Днепро-Бугском лимане гидрологическую зону неблагоприятную для олигогалинных понто-каспийцев и, наоборот, благоприятную для эстуарных атлантических видов.

По мнению Ricciardi and Cohen [2007], механизмы инвазии (в частности, скорость распространения и успех колонизации новых местообитаний) и воздействия от чужеродных видов не всегда взаимосвязаны. Тем не менее, создание списков видов, которые уже наносят определённый ущерб (как прямой, так и косвенный), или могут наносить ущерб при определённых условиях, является важной задачей (табл. 1).

Как уже указывалось ранее, при включении вида в «чёрный» список исходили из его наблюдаемых импактов на территории Европы. Существует ряд данных, показывающих, что отдельные виды, в

особенности понто-каспийского происхождения, вызывают негативные эффекты в Северной Америке, но таковые не наблюдаются для Европы.

Так в р. Припять *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1899) сосуществует совместно с нативным *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975, в то же время он вытесняет аборигенный *Gammarus fasciatus* Say, 1818 в р. Св. Лаврентия (США) [Palmer, Ricciardi, 2005]. Аналогичное явление наблюдается и в Великих Американских озёрах [Dermott et al., 1998; Ricciardi, MacIsaac, 2000]. Бычок-песочник (*N. fluviatilis*) в бассейне Днепра в основном выступает как конкурент за трофические ресурсы с нативными видами, не вытесняя их. В то же время в оз. Мичиган он фактически подавил популяцию подкаменщика *Cottus bairdi* Girard, 1850 [Vanderploeg et al., 2002].

Возможны и обратные эффекты, когда вселение северо-американских видов вызывает видимые или потенциальные негативные эффекты в Европе. Так вселение американского солнечного окуня *L. gibbosus* в водоёмы Европы уже вызывает целый ряд негативных воздействий [Булахов и др., 2008].

Анализ «чёрного» списка показывает, что большинство случаев негативных экологических воздействий чужеродных видов наблюдается за пределами рассматриваемого региона. Что касается ряда экзотических видов, это объясняется их относительно недавним вселением (*E. sinensis*, *P. glenii*) или ограниченным распространением в бассейне (*M. arenaria*, *R. harrisi*, *B. improvisus*).

Очевидно, что на тех участках бассейна Днепра, где понто-каспийская фауна присутствовала в историческое время, она оказывает гораздо меньшее воздействие на нативные виды, чем за пределами Понто-Каспийского бассейна. Широко распространённые пресноводные европейские виды исторически постоянно контактировали

Таблица 1. «Чёрный» список чужеродных видов макробеспозвоночных и рыб в бассейне реки Днепр

	Вид	Наблюдаемое воздействие	Потенциальное воздействие	Литература
	Макрозообентос			
1	<i>Cordylophora caspia</i> (Pallas, 1771)	–	Обрастание судов и гидротехнических сооружений	Folino-Rorem, Indelicato, 2005
2	<i>Urnatella gracilis</i> Leidy, 1851	–	Обрастание судов и гидротехнических сооружений	Protasov, 1997
3	<i>Lithoglyphus naticoides</i> (C.Pfeiffer, 1828)	Перенос паразитических организмов	Перенос паразитических организмов	Mastitsky, Samoilenko, 2006; Tyutin, Slynko, 2008
4	<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (J. E. Gray, 1853)	–	Уменьшение первичной продукции и площади субстрата для других макробеспозвоночных	Strzelec, 2005; Alonso, Castro-Diez, 2008
5	<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	Уменьшение первичной продукции и площади субстрата для других макробеспозвоночных, обрастание гидротехнических сооружений	Уменьшение первичной продукции и площади субстрата для других макробеспозвоночных, обрастание судов и гидротехнических сооружений	Харченко, 1995; Karataev, Burlakova, Padilla, 1997
6	<i>Dreissena bugensis</i> Andrusov, 1897	Конкуренция с нативными видами двустворчатых моллюсков, обрастание судов и гидротехнических сооружений	Конкуренция с нативными видами двустворчатых моллюсков, обрастание судов и гидротехнических сооружений	Харченко, 1995
7	<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	–	Конкуренция с мелкими видами двустворчатых моллюсков	Zaitsev, Ozturk, 2001

8	<i>Balanus improvisus</i> Darwin, 1854	–	Комплексное воздействие на сообщества за счёт изменения субстрата, обрастание судов и гидротехнических сооружений	Zaitsev, Ozturk, 2001
9	<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G.O. Sars, 1895)	–	Преобразование субстрата, конкуренция с нативными видами	Van Den Brink et al., 1993; Bij de Vaate et al., 2002; Noordhuis et al., 2009
10	<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1899)	–	Хищничество	Bij de Vaate et al., 2002
11	<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	–	Хищничество	Arbačiauskas et al., 2011; Bacela-Spychalska, van der Velde, 2013
12	<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	Элиминация нативных видов амфипод	Элиминация нативных видов амфипод	Bacela-Spychalska, van der Velde 2013
13	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	–	Элиминация нативных видов амфипод	Bacela-Spychalska, van der Velde 2013
14	<i>Hemimysis anomala</i> Sars, 1907	–	Уменьшение кормовой базы рыб, агрессивное поведение	Ketelaars et al., 1999; Bij de Vaate et al., 2002
15	<i>Rhithropanopeus harrisi</i> Maitland, 1874	–	Конкуренция с нативными видами крабов и бентосоядных видов рыб, хищничество	Roche, Torchin, 2007

16	<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edwards, 1853	–	Поедание икры рыб и макрозообентоса	Gollasch, 2011
Рыбы				
17	<i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	–	Поедание икры нативных видов рыб, перенос инфекций	Карабанов и др., 2010
18	<i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	–	Хищничество, снижение кормовой базы нативных видов рыб	Boltachev et al., 2003; van Kleef et al., 2008
19	<i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877	Конкуренция, поедание икры нативных видов рыб	Конкуренция, поедание икры нативных видов рыб, создание проблем для аквакультуры	Reshetnikov, 2001; собственные данные
20	<i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	Конкуренция за трофические ресурсы	Конкуренция за трофические ресурсы, агрессивное поведение, перенос паразитарных инфекций	Жуков, 1965; Смирнов, 2001
21	<i>Carassius gibelio</i> Bloch, 1782	Вытеснение <i>Carassius auratus</i> , гибридизация	–	Собственные данные

и коэволюционировали с пресноводной реофильной фракцией понто-каспийской фауны, используя Понто-Каспийский бассейн во время ледниковых периодов как рефугиум [Devin et al., 2005]. В свою очередь, распространение части видов понто-каспийской фауны в четвертичное время доходило по бассейну Днепра, по крайней мере, до нижней части Беларуси в район р. Припять [Якушко, 1971], а отсутствие понто-каспийских видов в сообществах основных русел рек, часто представляет собой исторически недавнее и эпизодическое явление. В целом, значительное перекрытие экологических ниш понто-каспийских и широко

распространённых европейских беспозвоночных, которое может приводить к вытеснению нативных видов, в исследуемом бассейне изначально не может иметь массовый характер.

Следует учитывать, что для высокоподвижных амфипод (и, возможно, ряда других групп) разделение экологических ниш между понто-каспийцами и другими реофильными беспозвоночными может происходить не только на уровне биотопов, но и на уровне типов водных объектов. Так, исследования фауны амфипод в ряде речных бассейнов (Днестра, Прута и Дона) показали одинаковый тип распределения видов.

В частности, понто-каспийские виды амфипод и виды средиземноморского морского происхождения занимают эстуарии и основные русла, а остальные группы амфипод (*Gammarus*, *Niphargus*, *Sinurella*) – притоки, родники и горные участки рек [Дедю, 1967; Любина, Саяпин, 2008]. Вероятно, современное вытеснение нативных амфипод в верховьях бассейна Днепра является промежуточной стадией возвращения к такому распределению экологических ниш, которое исторически характерно для понто-каспийского региона.

В других европейских регионах – центрах сосредоточения средиземноморских, бореальных или балканских видов, они исторически не контактировали с понто-каспийской фауной. Понто-каспийские виды, представленные в «чёрном» списке, создают существенную угрозу для местной фауны вне пределов бассейна Днепра. Примером этого являются бассейны рек Висла и Рейн, где понто-каспийские амфиподы вытесняют аборигенные виды [Van der Velde et al., 2000; Jazdzewski et al., 2004].

Заключение

Анализ полученных данных по фауне, распространению и экологическим воздействиям чужеродных видов в бассейне Днепра показывает, что данный процесс будет только усиливаться, а чужеродные виды должны восприниматься как неизбежное зло человеческой деятельности [Moyle, 1996].

Согласно мнению некоторых исследователей, в настоящее время, центральный инвазивный коридор утратил своё основное значение как путь новых инвазий в Восточную Европу и далее в Балтийское море, а основным является южный коридор через р. Дунай [Karataev et al., 2007; Leuven et al., 2009]. В то же время, находки новых понто-каспийских видов макробеспозвоночных и рыб в р. Висла, свидетельствуют о том, что центральный коридор по-прежнему

является важным путём новых инвазий в регион Балтийского моря [Grabowski et al., 2007; Semenchenko et al., 2011].

Рассматривая с этой точки зрения риск новых инвазий, следует отметить два наиболее уязвимых участка: верхняя часть р. Днепр и далее через Днепро-Бугский канал в район Балтийского моря и Днепро-Бугский лиман. Для первого участка важна роль Киевского водохранилища, как водоёма-донора чужеродных видов. Многие понто-каспийские виды, например, *D. bugensis*, амфиподы *Chelicorophium robustum* (G. O. Sars, 1895), *Ch. warpachowskyi* (G. O. Sars, 1897), *Pontogammarus aralensis* (Uljanin, 1875), а также рыбы *Benthophilus nudus* (Berg, 1898), *Syngnathus abaster* Risso, 1827, *Neogobius kessleri* (Günther, 1861), обитающие в Киевском водохранилище, являются потенциальными вселенцами в р. Днепр и р. Припять. Недавние находки ряда понто-каспийских видов (*Chelicorophium mucronatum* (G.O. Sars, 1895), *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882)) в р. Днепр выше Киевского водохранилища подтверждают это заключение [Semenchenko et al., 2009].

Что касается Днепро-Бугского лимана, то следует ожидать увеличения числа чужеродных видов в основном атлантического происхождения в связи с возрастанием объёма сброса балластных вод [Alexandrov et al., 2007].

Инвазии чужеродных видов в пресноводные экосистемы являются необратимым процессом, и они будут усиливаться в результате интенсификации хозяйственной деятельности человека, в особенности судоходства и трансформации водных экосистем. Существует только один путь для минимизации их негативного воздействия на нативные сообщества – избежать новых инвазий, хотя это трудно осуществимо [Moyle, 1996]. Тем не менее, знание основных путей, способствующих инвазивным процессам, уже в настоящее время позволяет если не минимизировать, то оценивать возможные последствия от новых инвазий.

Литература

- Булахов В.Л., Новицкий Р.О., Пахомов О.С., Христов О.О. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Круглороті (Cyclostomata). Риби (Pisces). Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2008. 304 с.
- Дедю И.И. Амфиподы и мизиды бассейнов рек Днестра и Прута. М.: Наука, 1967. 172 с.
- Денисова А.И., Тимченко В.М., Накшина Е.П. и др. Гидрология и гидрохимия реки Днепр и его водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1989. 216 с.
- Жуков П.И. Рыбы Беларуси. Минск: Наука и техника. 1965. 415 с.
- Журавель П.А. Акклиматизация кормовой лиманно-каспийской фауны в водохранилищах и озёрах СССР. Днепропетровск: Изд-во Днепропетровск. ун-та, 1974. 124 с.
- Журавель П. А. Об акклиматизации фауны лиманно-каспийского типа в водохранилищах Украины // Гидроб. журнал. 1965. Т. 1. № 3. С. 59–65.
- Зимбалева Л.Н., Сухойван П.Г., Черногоренко М.И. и др. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1989. 242с.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Куцоконь Ю.К. Экспансия амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae), в водоёмы Евразии // Вестник зоологии. 2010. Т. 44 №2. С. 115–124.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- Любина О.С., Саяпин В.В. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) из различных географических районов: видовой состав, распространение, экология. Апатиты: Мурм. мор. биол. ин-т, 2008. 182 с.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия её существования и пути использования. // В кн.: Днепропетровско-Бугский лиман. Киев: Изд-во АН УССР, 1954. Ч. 2. 207 с.
- Новицкий Р.А. О находках китайского мохнаторукого краба *Eriocheir sinensis* (Decapoda) в днепровских водохранилищах // Вестник зоологии. 2003. Т. 37. № 3. С. 30.
- Плигин Ю.В., Емельянова Л.В. Итоги акклиматизации беспозвоночных каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 1. С.3–11.
- Решетников А.Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus gleni* на земноводных в малых водоёмах Подмоскovie // Журн. общ. биол. 2001. 62, 4. С. 352–361.
- Романенко В.Д. Основы гидроэкологии. Киев: Генеза, 2004. 664 с.
- Смирнов А.И. Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pisces, Gobiidae) за пределами ареала: причины, степень распространения, возможные последствия // Вестник зоологии. 2001. 35(3). С. 71—77
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Сон М.О., Кошелев А.В., Кудренко С.А. Особенности колонизации и обитания морских и солоноватоводных беспозвоночных в биотопах контура «малый водоток – море» // Морський екологічний журнал. 2010. Т. 9. № 3. С. 78–82.
- Харченко Т.А. Dreissena: распространение, экология, биологические помехи // Гидробиол. журн. 1995. 31, 3. С. 3–21
- Якушко О.Ф. Белорусское Поозёрье. Минск: Наука и техника, 1971. 336 с.
- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Lyashenko A., Son M., Tsarenko P.,

- Zhukinsky V. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. № 3. P. 215–242.
- Alonso A., Castro-Diez P. What explains the invading success of the aquatic mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae, Mollusca)? // *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 614. P. 107–116
- Arbačiauskas K., Semenchenko V., Grabowski M., Leuven R., Paunović M., Son M., Csanyi B., Gumuliauskaitė S., Konopacka A., Nehring S., van der Velde G., Vezhnovetz V., Panov V. Assessment of biocontamination of benthic macroinvertebrate communities in European inland waterways // *Aquatic Invasions*. 2008. V. 3, 2. P. 211–230.
- Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 2: Macroinvertebrate assemblage deviation from naturalness in lotic systems and the consequent potential impacts on ecological quality assessment // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2011. Vol. 402. N 13. P. 1–18.
- Bacela-Spychalska K., van der Velde G. There is more than one ‘killer shrimp’: trophic positions and predatory abilities of invasive amphipods of Ponto-Caspian origin // *Freshwater Biology*. 2013. Vol. 58, N 4. P. 730–741.
- Bauer J. Invasive species: “back-seat drivers” of ecosystem change? // *Biological Invasions*. 2012. V. 14. P. 1295–1304.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. V. 59. P. 1159–1174.
- Boltachev A.R., Danilyuk O.N., Pakhorukov N.P. On the invasion of the sunfish *Lepomis macrochirus* (Perciformes, Centrarchidae) into inland waters of Crimea // *Journal of Ichthyology*. 2003. Vol. 43, 9. P. 820–822
- Dermott R., Witt J., Young Y.M., Gonzalez M. Distribution of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus ischnus* in the Great Lakes and replacement of native *Gammarus fasciatus*. // *J. Gt Lakes Res.* 1998. V. 24. P. 442–452.
- Devin, S., Bollache L., Noël P.-Y., Beisel J.-N. Patterns of biological invasions in French freshwater systems by non-indigenous macroinvertebrates // *Hydrobiologia*. 2005. V. 551. P. 137–146.
- Folino-Rorem N.C., Indelicato J. Controlling biofouling caused by the colonial hydroid *Cordylophora caspia* // *Water Res.* 2005. Vol. 39, 12. P. 2731–2737.
- Galil B.S., Nehring S., Panov V.E. Waterways as invasion highways – Impact of climate change and globalization. // In: *Biological Invasions. Ecological Studies* Nr. 193 / Editor W. Nentwig. Berlin, Germany: Springer, 2007. P. 59–74.
- Gollasch, S. *Eriocheir sinensis* // *NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet*. 2011. P. 1–10
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. P. 25–38.
- Grigorovich I.A., MacIsaac H.J., Nikolai V., Shadrin N.V., Mills E.L. Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. V. 59. P. 1189–1208.
- Invasive Species Compendium*, 2014. Wallingford, UK: CAB International, 2014. 144 pp.
- Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski M. Four Ponto-Caspian and one American gammarid species (Crustacea, Amphipoda) recently invading Polish water // *Contributions to Zoology*. 2002. V. 71. P. 115–122.
- Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski M. Recent drastic changes in the gammarid fauna (Crustacea, Amphipoda) of the

- Vistula River deltaic system in Poland caused by alien invaders // Diversity and Distributions. 2004. 10. P. 81–87.
- Karataev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. The effect of *Dreissena polymorpha* Pallas invasion on aquatic communities in Eastern Europe // J. Shellfish Res. 1997. 16, 1. P. 187–203.
- Karataev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E., Olenin S. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus // Biological Invasions. 2007. V. 10. P. 215–232.
- Ketelaars H.A.M., Lambrechts-van de Clundert F.E., Carpentier C.J., Waqenvoort A.J., Hooqenboezem W. Ecological effects of the mass occurrence of the Ponto-Caspian invader, *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907 (Crustacea: Mysidacea), in a freshwater storage reservoir in the Netherlands, with notes on its autecology and new records // Hydrobiologia. 1999. Vol. 394. P. 233–248.
- Leuven RSEW, Van der Velde G., Baijens I., Snijders J., van der Zwart C., Lenders H.J.R., Bij de Vaate A. The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species // Biological Invasions. 2009. 11. P. 1989–2008.
- Lukina I.I. Distribution of the Amur Sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in Belarus // Russian J. Biol. Invasions. 2011. Vol. 2. N. 2–3. P. 209–212.
- Mastitsky S.E., Samoilenko V.M. The gravel snail, *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae), a new Ponto-Caspian species in Lake Lukomskoe (Belarus) // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1(3). P. 161–170.
- Minchin D. Aquaculture and transport in a changing environment: overlap and links in the spread of alien biota // Marine Pollution Bulletin. 2007. V. 55. № 7–9. P. 302–313.
- Moyle P.B. Effects of invading species on freshwater and estuarine ecosystems. // Proc. Norway/UN Conference on alien Species. Trondheim, 1996. 86–92
- Noordhuis R., van Schie J., Jaarsma N. Colonization patterns and impacts of the invasive amphipods *Chelicorophium curvispinum* and *Dikerogammarus villosus* in the IJsselmeer area, The Netherlands // Biol Invasions. 2009. 11. P. 2067–2084.
- Olenin S. Black Sea – Baltic Sea invasion corridors // In: Alien marine organisms introduced by ships in the Mediterranean and Black Seas. CIESM Workshops Monograph / Ed. F. Briand. Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Mediterranee. Monaco, 2002. 29–33.
- Palmer M.E., Ricciardi A. Community interactions affecting the relative abundances of native and invasive amphipods in the St. Lawrence River // Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences. 2005. Vol. 62. N 5. P. 1111.
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbaciauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S., Nehring S., Paunovic M., Semenchenko V., Son M.O. Assessing the Risks of Aquatic Species Invasions via European Inland Waterways: From Concepts to Environmental Indicators // Integrated Environmental Assessment and Management. 2009. V. 5. № 1. P. 110–126.
- Protasov A.A. The spreading and abundance of Bryozoans and Kamptozoa in Konin Lakes system (Poland) // All – Russian and International Conference on Bryozoa. Institute of Hydrobiology, Kiev, Ukraine. 1997.
- Reshetnikov A.N. Influence of introduced fish *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) on amphibians in small waterbodies of Moscow region // Zhurnal Obshchey biologii. 2001. Vol. 62, N 4. P. 352–361. (In Russian).
- Ricciardi A., Cohen J. The invasiveness of an introduced species does not predict its impact // Biol. Invasions. 2007. V. 9. P. 309–315.
- Ricciardi A., MacIsaac H.J. Recent mass invasion of the North American Great

- Lakes by Ponto-Caspian species // Trends Ecol. Evol. 2000. V. 15. № 2. P. 62–65.
- Roche D.G., Torchin M.E. Established population of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould 1841) (Crustacea: Brachyura: Xanthidae) in the Panama Canal // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. N 3. P. 155–161.
- Semenchenko V., Grabowska J., Grabowski M., Rizevsky V., Pluta M. Non-native fish in Belarusian and Polish areas of the European central invasion corridor // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2011. V. 40. № 1. P. 57–67.
- Semenchenko V.P., Rizevsky V.K., Mastitsky S.E., Vezhnovets V.V., Pluta M.V., Razlutsky V.I., Laenko T. Checklist of aquatic alien species established in large river basins of Belarus // Aquatic Invasions. 2009. V. 4. № 2. P. 337–347.
- Semenchenko V.P., Vezhnovets V.V., Lipinskaya T.P. Alien Species of Ponto-Caspian Amphipods (Crustacea, Amphipoda) in the Dnieper River Basin (Belarus) // Russian J. Biol. Invasions. 2013. V. 4. № 4. P. 269–275.
- Simberloff D. Community effects of introduced species // In: Biotic crises in ecological and evolutionary time / Editor H. Nitecki. New York: Academic Press. 1981. P. 53–81
- Slynko Yu.V., Dgebuadze Yu.Yu., Novitskiy R.A., Kchristov O.A. Scales, directions and rates of alien fish invasions in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian region. // Russian J. Biol. Invasions. 2010. V. 4. P. 74–89.
- Son M.O. Alien mollusks within the territory of Ukraine: sources and directions of invasions // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. V. 1. № 1. P. 37–44.
- Son M.O., Novitskiy R.A., Dyadichko V.G. Recent state and mechanisms of invasions of exotic decapods in Ukrainian rivers // Вестник зоологии. 2013. Т. 47. № 1. С. 59–64.
- Strzelec M. Impact of the introduced *Potamopyrgus antipodarum* (Gastropods) on the snail fauna in post-industrial ponds in Poland // Biologia (Bratislava). 2005. Vol. 60, 2. P. 159–163.
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and associated with it species-specific Trematoda in the Upper Volga basin // Russian J. Biol. Invasions. 2008. Vol. 1. P. 41–46.
- Van den Brink F.W.B., van der Velde G., bij de Vaate A. Ecological Aspects, Explosive Range Extension and Impact of a Mass Invader, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda), in the Lower Rhine (The Netherlands) // Oecologia. 1993. Vol. 93. N 2. P. 224–232.
- Van der Velde G., Rajagopal S., Kelleher B., Musko I.B., Bij de Vaate A. Ecological impact of crustacean invaders: General considerations and examples from the Rhine River // In: The Biodiversity Crisis and Crustacea: Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, Netherlands, 20–24 July 1998 / Ed. A.A. Balkema. Netherlands, 2000. P. 3–33.
- Van Kleef H., van der Velde G., Leuven R.S.E.W., Esselink H. Pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) invasions facilitated by introductions and nature management strongly reduce macroinvertebrate abundance in isolated water bodies // Biological Invasions. 2008. Vol. 10, N 8. P. 1481–1490.
- Vanderploeg H.A., Nalepa T.F., Jude D.J., Mills E.L., Holeck K.T., Liebig J.R., Grigorovich I.A., Ojaveer H. Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. V. 59. P. 1209–1228.
- Vilà M., Basnou C., Pyšek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollasch S., Nentwig W., Olenin S., Roques A., Roy D., Hulme P. & DAISIE partners. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European cross-taxa assessment // Frontiers in

Ecology and the Environment. 2010. V. 8.
P. 135–144.

Walther G-R., Roques A., Hulme P.E. et
al. Alien species in a warmer world: risks
and opportunities // Trends in Ecology and
Evolution. 2009. V. 24, 12. P. 686–693.

Zaitsev Yu., Ozturk B. Exotic species in
the Aegean, Marmara, Black, Azov and
Caspian Seas. Published by Turkish
Marine Research Foundation, Istanbul,
Turkey, 2001. 267.

ALIEN MACROINVERTEBRATES AND FISH IN THE DNEIPER RIVER BASIN

© 2014 Vitaliy P. Semenchko¹, Mikhail O. Son², Roman A. Novitsky³,
Yuriy V. Kvatch² and Vadim E. Panov^{4,5}

¹ Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources,
27 Akademicheskaya str., 220072, Minsk Belarus; e-mail: semenchenko57@mail.ru

² Odessa Branch A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas of National Academy of
Sciences of Ukraine, Ukraine

³ Dnepropetrovsk National University, Nauchnaya Str, 13, Dnepropetrovsk, 49050, Ukraine

⁴ Regional Euro-Asian Biological Invasions Centre (REABIC), P.O.Box 3, FI-00981 Helsinki, Finland

⁵ St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation

The study results on spread, pathways, vectors and ecological impact of alien invertebrate species and fish in Dnieper River basin are presented. The relationship between invasive processes and basin hydrology is analyzed. It is shown that the main factor in spreading of alien species in the central part of basin was the construction of reservoirs. The main reasons to promote the spreading of alien species were “limnesation” of river and introduction of the Ponto-Caspian species into the reservoirs. The differences in pathways and vectors for upstream, middle and downstream parts of the river were established. In the reservoirs in the middle part of the river the main pathway was intentional introduction whereas that for the upstream were shipping and natural spread. The “black list” of invertebrates and fish is presented.

Key words: alien species of invertebrates and fish, spreading, pathways and vectors, ecological impact, Dnieper River basin.

ARACIA SP. (POLYCHAETA: SABELLIDAE) ИЗ ДЕЛЬТЫ Р. ДОН

© 2014 Сёмин В.Л., Коваленко Е.П., Савикин А.И.

Институт аридных зон Южного научного центра РАН, 344006
г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41; semin@ssc-ras.ru

Поступила в редакцию 20.12.2013

В ходе мониторинговых исследований в дельте р. Дон обнаружен вселенец – полихета сем. Sabellidae, признаки которой соответствуют диагнозу рода *Aracia* Nogueira, Fitzhugh et Rossi, 2010. Полихеты отмечались в пробах, отобранных с интервалом в месяц; в более поздней пробе присутствовал экземпляр, содержащий яйца в полости тела. Приводится описание собранных экземпляров. Видовая идентификация затруднена в связи с тем, что, хотя по большинству признаков эта полихета может быть отнесена к виду *A. heterobranchiata*, расположение шпательевидных щетинок более характерно для *A. riwo*. Вероятным путём проникновения этой полихеты в дельту Дона являются балластные воды.

Ключевые слова: Polychaeta, Sabellidae, *Aracia*, балластные воды, вселенец.

В ходе мониторинговых исследований в дельте р. Дон обнаружена полихета сем. Sabellidae, не относящаяся ни к одному из известных для Азово-Черноморского региона родов [Киселёва, 2004; Güley, Melih, 2012]. Дальнейшее изучение показало, что данные экземпляры относятся к роду *Aracia* Nogueira, Fitzhugh et Rossi, 2010 подсемейства Sabellinae.

Материалы и методы

Пробы зообентоса отбирались в ходе мониторинговых исследований в дельте р. Дон в районе хутора Донского (рис. 1) на трёх постоянных станциях: по одной у каждого берега и одна на фарватере. *Aracia* sp. обнаружены 10.09.2013 и 15.10.2013 в пробах, собранных на станции, расположенной на фарватере. Грунт – заиленный песок, глубина 8 м.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения наук о Земле РАН № 13 «Географические основы устойчивого развития РФ и её регионов»: «Влияние экосистемных перестроек на биоту Азовского и

Каспийского бассейнов в процессе изменения климата и антропогенного воздействия», гос. регистрация № 01201261869, и базовой темы НИР «Современное состояние и многолетняя изменчивость прибрежных экосистем южных морей России» гос. регистрация № 01201363187.

Пробы отбирали с борта моторной лодки модифицированным дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.034 м² и промывали через сито с размером ячеек 0.5 мм. Промытые пробы фиксировали нейтрализованным 4%-м формалином. Отобранные организмы переводили для хранения в 70%-й этанол. Для детального изучения полихет окрашивали метиловым зелёным, затем на короткое время помещали в спирт для удаления излишков красителя, после чего просветляли в глицерине и рассматривали под микроскопом МикМед 2 Вар.2.

Описание

Длина тела с венчиком щупалец (жабрами) около 8–12 мм. Шесть пар жаберных лучей расположены в два



Рис. 1. Карта-схема района находки.

полукруга, листовидные придатки (стилоды) отсутствуют. Скелетные клетки при рассмотрении сбоку в два ряда. Конец луча в 1.5–2 раза длиннее, чем дистальная пиннула, у самого дорзального луча конец длиннее пиннул в 3–4 раза. Жаберная мембрана отсутствует. Жаберные лучи несут глазные пятна (до шести каждый), образующие поперечные полосы на жаберной кроне. Воротничок развит, двулопастной, с дорзальной и вентральной бороздами. Дорзальная борозда узкая, слита с экскрементальным желобком. Дорзальные губы в виде простых пластинок, без жилки, их форма близка к квадратной. Вентральные лопасти слегка перекрываются. Торакальных сегментов восемь. Воротничковые щетинки простые волосовидные, с узкой каймой (рис. 2, А), образуют плотный пучок, состоящий из двух коротких рядов. Торакальные нотохеты остальных сегментов также волосовидные с узкой каймой (рис. 2, А), расположенные С-образно, и шпательевидные, образующие неровный ряд. В задних

торакальных нотоподиях могут встречаться одиночные шпательевидные щетинки, стоящие отдельно от ряда. Шпательевидные щетинки двух типов: 1) по форме напоминающие ложку, с наиболее широкой частью ближе к дистальному концу и закруглённым окончанием (рис. 2, С), и 2) немного изогнутые в окаймлённой части, с длинным, чётко отделённым заострённым кончиком (рис. 2, D, E). Торакальные неврохеты появляются со 2-го щетинконосного сегмента. Один их ряд представлен авикулярными унцинами (рис. 2, H, I), сильно изогнутыми, с широким основанием и практически редуцированной рукояткой. Второй ряд представлен мотыговидными щетинками с маленькой головкой и удлинённым кончиком (рис. 2, J). Торакальные железистые щитки цельные, поперечно-прямоугольные в передней части, квадратные в задней. Абдоминальных сегментов более 20 у всех изученных экземпляров. Абдоминальные щитки разделены экскрементальным желобком на две равные части, на первом АЩС

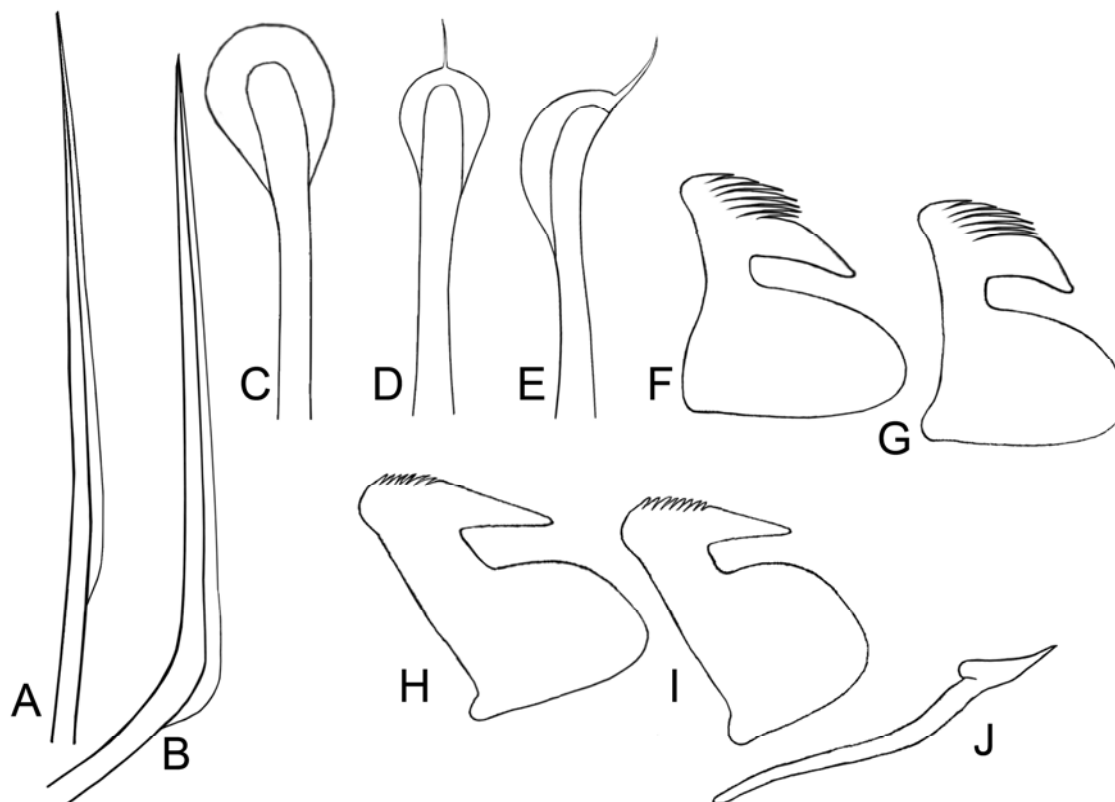


Рис. 2. Торакальные волосовидные щетинки (А), абдоминальные волосовидные щетинки (В), шпательевидные щетинки (С, D, E), абдоминальные унцины (F, G), торакальные унцины (H, I), мотыговидная щетинка (J).

экскрементальный желобок переходит на спинную сторону и делит его щиток на неравные части. Поперечных борозд нет. Форма абдоминальных щитков в передней части абдомена квадратная или продольно-прямоугольная, каудально становятся поперечно-прямоугольными. Абдоминальные унцины (рис. 2, F, G) авикулярные, с широким основанием, аналогичные торакальным, но с более заметно выраженными зубцами. Абдоминальные неврохеты – волосовидные окаймлённые, коленчатые, в «колене» слегка расширенные (рис. 2, B). Пигидиум без глазных пятен.

Обсуждение

Признаки сабеллид из дельты р. Дон полностью соответствуют диагнозу рода *Aracia* Nogueira, Fitzhugh et Rossi, 2010. В данном роде, согласно Read [2013], два вида – *Aracia heterobranchiata* (Nogueira, López &

Rossi, 2004) и *Aracia riwo* (Rouse, 1996). Большинство признаков (короткие концы жаберных лучей, перекрывающиеся вентральные лопасти, однорядное расположение шпательевидных щетинок, отсутствие глазных пятен на пигидиуме) наших экземпляров соответствует диагнозу *A. heterobranchiata*, но один из основных – наличие модифицированных дорзальных жаберных лучей, на которых инкубируется кокон с эмбрионами – отсутствует. Однако, согласно Nogueira, Lopez et Rossi [2004], модификация может проявляться непосредственно перед образованием кокона, а до того выражается лишь в более длинных лишённых пиннул концах дорзальной пары жаберных лучей, что наблюдается и у наших экземпляров. С другой стороны, расположение шпательевидных щетинок в один ряд также соответствует *A. riwo*, в то время как у *A. heterobranchiata* они

расположены в два ряда. Хотя возможно, что отделённые от общего ряда щетинки в задних торакальных нотоподиях наших экземпляров являются редуцированными вторыми рядами. Не исключено, что такая модификация является результатом развития в практически пресной (минерализация до 0.9–1.0 г/л [Миноранский, 2004]) воде дельты Дона.

Оба вида р. *Aracia* являются чужеродными для европейских вод. *A. riwo* описан из Папуа – Новой Гвинеи, *A. heterobranchiata* – из Бразилии. Несмотря на то, что известны они из морских прибрежных вод, возможность их существования в солоноватых и континентальных водах не исключается [Read et al., 2013]. Очевидно, что в донские воды эти полихеты могли попасть с балластными водами: именно в этом районе многие танкеры освобождаются от балласта. В пробе, отобранной 15.10.13, одна из полихет содержала в полости тела яйца. Этот факт, а также то, что полихеты отмечались в пробах, взятых с интервалом в месяц, свидетельствует о достаточно благоприятных для этого вида условиях среды на момент отбора проб.

Благодарности

Авторы благодарны Е. Lopez за предоставленную информацию по роду *Aracia* и Н.И. Булышевой за обсуждение текста статьи.

Литература

Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. 409 с.

Миноранский В.А. Уникальные экосистемы: дельта Дона (природные ресурсы и их сохранение). Ростов-на-Дону: Изд-во ООО «ЦВР», 2004. С. 17.

Güley K.Ş., Melih E.Ç. A check-list of polychaete species (Annelida: Polychaeta) from the Black Sea // Black Sea/Mediterranean Environment. 2012. Vol. 18. No.1. P. 10–48.

Nogueira J.M. de Matos, Lopez E., Rossi Maira C.S. *Kirkia heterobranchiata*, a new genus and species of extratubular brooding sabellid (Polychaeta: Sabellidae) from Sao Paulo, Brazil // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2004. Vol. 84. № 4. P. 701–710.

Nogueira J.M. de Matos, Fitzhugh K., Rossi Maira C.S. A new genus and new species of fan worms (Polychaeta: Sabellidae) from Atlantic and Pacific Oceans – the formal treatment of taxon names as explanatory hypotheses // Zootaxa. 2010. Vol. 2603. P. 1–52.

Read G., Aracia Nogueira, Fitzhugh K., Rossi // World Polychaeta database / Ed. G. Read, K. Fauchald. 2013. (<http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetails&id=512921> on 2013-12-03).

**ARACIA SP. (POLYCHAETA: SABELLIDAE)
FROM THE DON RIVER ESTUARY
(THE SEA OF AZOV BASIN)**

© 2014 Syomin V.L., Kovalenko E.P., Savikin A.I.

Institute of arid Zones of Southern Scientific Center of Russian Academy of Sciences
e-mail: semin@ssc-ras.ru

During the monitoring investigations in the Don River estuary, an alien polychaete species of the family Sabellidae was recorded. Polychaete specimens were collected two times with a month interval, and in the later sample one specimen had eggs in anterior abdominal chaetigers. The description of present specimens is provided. All the specimens match the diagnosis of the genus *Aracia* Nogueira, Fitzhugh et Rossi, 2010. However, there is an uncertainty at the species level: both *A. riwo* and *A. heterobranchiata* characters are present, though the latter seems to be more likely. Probable way of penetration is ballast water tanks, for many tankers use to spill their ballast water in this area.

Key words: *Aracia*, Sabellidae, Polychaeta, ballast waters, alien species.