

INSS 1996–1499

2015 №1



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., Дзиаловски Эндрю,
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>Бурдуковская Т.Г., Пронин Н.М.</i> Проникновение амурской формы <i>Lernaea elegans</i> (Crustacea: Lernaeidae) в монгольскую часть бассейна реки Селенга и его гостально-пространственное распределение	2
<i>Гусев А.П.</i> Воздействие инвазии золотарника канадского (<i>Solidago canadensis</i> L.) на восстановительную сукцессию на залежах (юго-восток Беларуси)	10
<i>Демченко В.А., Демченко Н.А.</i> Чужеродные виды в ихтиофауне водоёмов северо-западной части Азовского бассейна	17
<i>Кассал Б.Ю.</i> Попытка реинтродукции марала <i>Cervus elaphus sibiricus</i> в Омской области	30
<i>Кривец С.А., Бисирова Э.М., Керчев И.А., Пац Е.Н., Чернова Н.А.</i> Трансформация таёжных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского <i>Polygraphus proximus</i> Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири	41
<i>Михайлов Р.А.</i> Распространение моллюсков рода <i>Dreissena</i> в водоёмах и водотоках Среднего и Нижнего Поволжья	64
<i>Стариков Ю.В., Спиридонов В.А., Наумов А.Д., Зуев Ю.А.</i> Первая находка и возможности формирования популяции камчатского краба <i>Paralithodes camtschaticus</i> (Crustacea Decapoda Lithodidae) в Белом море	79
<i>Lucas M. Molina, Patricio J. Pereyra, Nadia G. Molina, Carrizo and Mariza A. Abrameto</i> Here come the clam: southernmost record worldwide of the Asian clam <i>Corbicula fluminea</i> (Patagonia, Argentina)	96
<i>Vezhnavets V.V., Litvinova A.G.</i> First record of the North American rotifer <i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908) from the Sozh River, Belarus	103

ПРОНИКНОВЕНИЕ АМУРСКОЙ ФОРМЫ *LERNAEA ELEGANS* (CRUSTACEA: LERNAEIDAE) В МОНГОЛЬСКУЮ ЧАСТЬ БАССЕЙНА РЕКИ СЕЛЕНГА И ЕГО ГОСТАЛЬНО- ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

© 2015 Бурдуковская Т.Г., Пронин Н.М.

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6; tburduk@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.05.2014

Впервые у рыб монгольской части бассейна р. Селенга зарегистрированы паразитические копеподы *Lernaea elegans* двух генераций на циклопоидно-копеподитной и взрослой стадиях развития. Основными хозяевами рачков являются *Suprinus carpio haematopterus*, *Esox lucius*, *Leuciscus leuciscus*, *Perca fluviatilis* с наиболее высокими показателями заражённости в нижнем (предустьевом) течении р. Орхон. Вероятным донором чужеродного вида служит амурский сазан, который саморасселился в Монголии из российской части р. Селенга.

Ключевые слова: паразитические копеподы, *Lernaea elegans*, рыбы, чужеродный вид, заражённость, р. Селенга, р. Орхон, Монголия.

Введение

Многолетние интродукционные работы, проводимые в советско-российской части оз. Байкал с 1932 г., с многократными завозами ряда видов рыб (стерлядь *Acipenser ruthenus*, кета *Oncorhynchus keta*, нерка *O. nerka*, радужная форель *O. mykiss*, рипус *Coregonus albula ladogensis*, пелядь *C. peled*, лещ *Abramis brama*, амурский сом *Parasilurus asotus*, амурский сазан *Suprinus carpio haematopterus*) привели к натурализации только трёх видов-вселенцев (лещ, амурский сом, амурский сазан) и случайно завезённого ротана *Percocottus glenii* [Рыбы..., 2007]. Включение пеляди, рипуса и радужной форели в число натурализовавшихся видов в Байкале [Дёмин, 2001; Сиделёва, Тельпуховский, 2004] пока не подкреплено фактическими данными [Рыбы..., 2007]. Лещ, амурский сом и амурский сазан самопроизвольно расселились в монгольскую часть бассейна р. Селенга [Дгебуадзе и др.,

2009]. Ретроспективный анализ результатов многолетнего мониторинга расселения в водоёмах и водотоках бассейна оз. Байкал двух наиболее агрессивных чужеродных видов (ротан и элодея канадская *Elodea canadensis*) показал, что Байкальский антропогенный очаг биоинвазии стал одним из центров их расселения в акватории юга Восточной Сибири, а Ангаро-Байкало-Селенгинский бассейн – крупным трансграничным коридором биоинвазии гидробионтов на мировом водоразделе Ледовитого и Тихого океанов [Пронин и др., 2008].

С акклиматизированными видами рыб в бассейн оз. Байкал завезено более 20 специфичных видов паразитов, в том числе ряд патогенных, включая *Lernaea elegans* [Рыбы..., 2007]. В бассейне Байкала паразитические копеподы рода *Lernaea* впервые зарегистрированы в июле 1972 г. у рыб Цайдамских озёр, которые являются озёровидными разливами истока р. Баян-Гол,

вытекающей из оз. Гусиное и выпадающей в р. Селенга. При этом высокая заражённость рыб (*Carassius auratus* – 82.3%, *Esox lucius* – 80.0%, *Perca fluviatilis* – 60.0%, *Rutilus rutilus* – 40.0%) в условиях жаркого лета при низком уровне воды носила характер эпизоотии с небольшим количеством погибших карасей, вероятно, от лернеоза, и хорошо выраженной гематологической реакцией рыб, заражённых рачками, даже при невысокой интенсивности инвазии [Пронин и др., 1975]. Первоначально раки определены как *L. suprinacea* L. По неопубликованным данным ветеринарного ихтиопатолога Н.Г. Вознесенской, проводившей ихтиопаразитологическое исследование рыб Цайдамских озёр в 1964–1965 и 1967–1969 гг., лернеи не были найдены в этих озёрах. Не регистрировались они у рыб в бассейне оз. Байкал в целом [Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965, Пронин, 1975]. Это позволило Н.М. Пронину с соавторами [Пронин и др., 1975] сделать заключение о том, что *L. suprinacea* завезён в бассейн Байкала с амурским сазаном из Хабаровского рыбхоза при незапланированном выпуске его в оз. Гусиное в 1969 г. Впоследствии на основании ряда данных был сделан вывод, что при разгрузке этого живорыбного вагона в оз. Гусиное был завезён ещё и ротан, и отсюда началась экспансия его в бассейне оз. Байкал [Пронин и др., 2005; Пронин, Болонев, 2006]. В последующие годы *L. suprinacea* находили в оз. Гусиное у щуки (экстенсивность инвазии (Э.И.) – 18.7%) и у годовиков и двухлеток окуня (Э.И. – 21.4%) в 1972–1974 гг. [Пронин, Шагдуров, 1977; Пронин, Шигаев, 1977].

Между тем, А.В. Поддубная [1974; 1978] на основании анализа морфологических, экологических и географических признаков пришла к выводу о неправомерности сведения азиатской формы *L. elegans* в синоним *L. suprinacea*. Она предложила назвать

амурскую форму *L. elegans morpha ctenopharyngodonis*. К этой форме А.В. Поддубная отнесла и рачков от карасей из Цайдамских озёр, которых Н.М. Пронин передал ей для идентификации. Амурский вселенец как *L. elegans morpha ctenopharyngodonis* вошёл в обобщающую работу по паразитическим ракообразным рыб российской части бассейна р. Селенги [Пронин и др., 1999]. Кроме приведённых выше данных, были одиночные регистрации *L. elegans* у рыб бассейна оз. Байкал, в том числе у щуки из р. Селенга (1972 г. Э.И. – 6.2%), у карася из р. Баян-Гол (1973 г. Э.И. – 33.3% и 1979 г. Э.И. – 50.0%) и оз. Черёмуховое (1979 г., Э.И. – 100%). В оз. Черёмуховое рачки, вероятно, были завезены также при «самовольном» выпуске амурского сазана [Пронин и др., 1999; Бурдуковская, Пронин, 2013].

В Монгольской части бассейна р. Селенга *L. elegans* не регистрировался [Hanek, Dulmaa, 1970; Пронин, 1976; Пэрэнлэйжамц, Данзан, 1989; Пэрэнлэйжамц, 1993; Пугачёв, 2004]. Цель данной работы – регистрация и анализ гостально-пространственного распространения *L. elegans* в акваториях среднего и верхнего течения р. Селенги на территории Монголии и её главного притока р. Орхон.

Материал и методика

Ихтиопаразитологические исследования проведены авторами в июне – июле 2013 г. в составе Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции (СРМКБЭ) РАН и АНМ на 2 станциях р. Селенга, 2 станциях р. Орхон – главного притока р. Селенга, и оз. Угий, имеющего связь с Орхоном через реку-протоку Хугшин (рис., табл. 1).

Методом полного паразитологического анализа проведено вскрытие 273 экз. 112 видов рыб (табл. 2). Идентификацию постларвальных стадий развития лерней проводили по работе Грабда [Grabda, 1963]. Частота

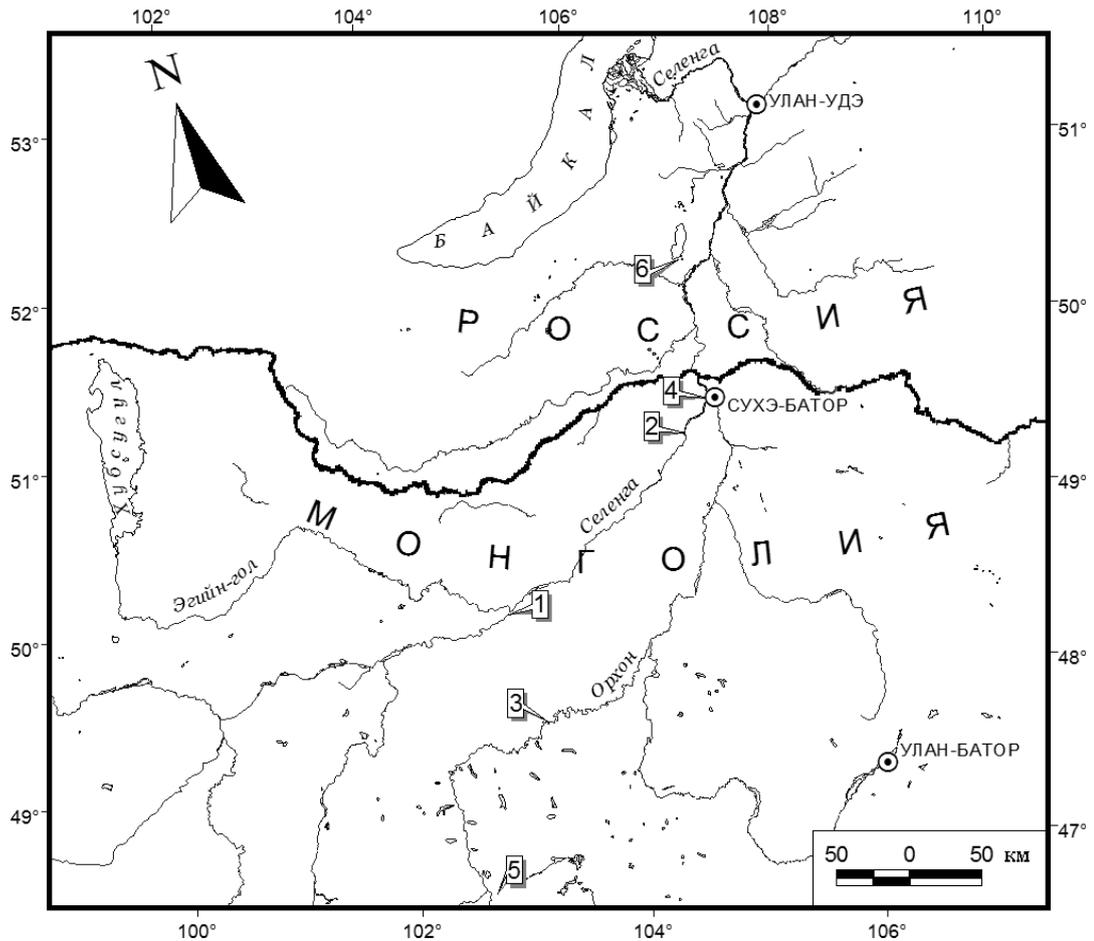


Рис. Основные станции ихтиопаразитологических исследований: 1, 2 – р. Селенга; 3, 4 – р. Орхон; 5 – оз. Угий; 6 – Цайдамские озёра.

Таблица 1. Характеристика районов исследования

Река, озеро	Станция	Координаты		Пояснения
		с. ш.	в. д.	
р. Селенга	1	49°22'836–841" 49°22'028"	103°36'829–843" 103°36'041"	выше впадения р. Эгий-Гол (устье р. Хужирын-Гол и протока Мухорын-Нуга)
р. Селенга	2	50°04'214"	106°51'505"	русло и протока в 7 км от сомона Зуунбурэн
р. Орхон	3	48°37'24"	103°32'38"	500 м выше моста у сомона Орхон
р. Орхон	4	50°13'738" 50°13'885"	106°11'911" 106°12'080"	русло р. Орхон и устье р. Буур-Гол напротив города Сухэ-Батор
оз. Угий	5	47°46'505"	102°43'302"	вблизи устья протоки Хугшин

встречаемости рачков определялась по экстенсивности инвазии (Э.И.) в процентах. Относительная численность рачков в популяциях исследованных

рыб представлена индексом обилия (И.О., экз.), который представляет собой общее число паразитов, делённое на число исследованных рыб в пробе.

Таблица 2. Видовой состав и количество исследованных рыб в монгольской части бассейна р. Селенга

Вид рыб	Бассейн р. Селенга		Бассейн р. Орхон			Итого
	Ст. 1	Ст. 2	русло		оз. Угий	
			Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	
<i>Carassius auratus</i> – серебряный карась	2	1*	–	1*	–	4*
<i>Cyprinus carpio haematopterus</i> – амурский сазан	–	–	–	8*	2	10*
<i>Leuciscus idus</i> – язь	–	1	–	1	11	13
<i>L. leuciscus</i> – елец	15	15	15*	62*	–	107*
<i>Rutilus rutilus</i> – плотва	6	15*	–	6	15	42*
<i>Phoxinus phoxinus</i> – обыкновенный голец	6	–	–	–	–	6
<i>Cobitis melanoleuca</i> – сибирская щиповка	3	–	–	–	–	3
<i>Parasilurus asotus</i> – амурский сом	–	1	–	2	5	8
<i>Esox lucius</i> – обыкновенная щука	–	3	–	10*	6	19*
<i>Brachymystax lenok</i> – ленок	5	–	–	–	–	5
<i>Lota lota</i> – налим	1	–	–	–	–	1
<i>Perca fluviatilis</i> – окунь	7	24*	–	9*	15	55*
Итого исследовано рыб, экз.	45	60	15	107	54	273
Кол-во заражённых рыб, экз.	0	7	7	27	0	41
Кол-во заражённых рыб, в %	0	11.7	46.7	25.2	0	15.0

Примечание: * – регистрация *L. elegans*.

Результаты и обсуждение

Из 12 исследованных видов рыб *L. elegans* найден у 6 (карась, сазан, елец, плотва, щука, окунь) (табл. 3).

Постларвальные (циклопоидная и копеподитная) паразитические стадии рачка генерации текущего года зарегистрированы в обонятельных ямках, жаберных лепестках сазана, ельца, плотвы, щуки. Зрелые самки *L. elegans*, очевидно, представляющие генерацию рачков предшествующего года, найдены на коже карася, сазана, ельца, щуки, окуня. Соотношение численности рачков циклопоидно-копеподитной и взрослой стадии составило 1 : 1.4. В целом генерация текущего года циклопоидов и копеподит составляет 42.0% от общей численности рачков, а генерация предшествующего года (взрослые самки) – 58.0%.

Наибольшие показатели экстенсивности инвазии рачками – у окуня (88.9%), сазана (75.0%) и щуки (60.0%)

из р. Орхон вблизи впадения её в р. Селенга (ст. 4). Самая низкая экстенсивность инвазии – у плотвы (6.7%) из р. Селенга (ст. 2).

Интенсивность инвазии у всех рыб не высокая (от 1 до 7 экз.). Для циклопоидно-копеподитных стадий у рыб из нижнего течения р. Орхон индекс обилия снижался в ряду: щука (1.9 экз.) – сазан (0.62) – елец (0.33), а минимальный – у плотвы (0.07 экз.) из р. Селенга (ст.2).

Наибольший интерес представляют географические особенности встречаемости *L. elegans* в исследованных акваториях монгольской части р. Селенга. Во-первых, у рыб в верхнем течении р. Селенга (ст. 1) в горно-таёжной зоне Монголии *L. elegans* не найдены. Ниже по течению р. Селенга в степной зоне (ст. 2, Зуунбурэн) из 7 исследованных видов рыб взрослые самки рачков отмечены у окуня (20.8%) и 1 экз. копеподитной стадии рачков у одной особи плотвы (Э.И. – 6.7%).

Таблица 3. Заражённость *L. elegans* рыб в акваториях монгольской части бассейна р. Селенга

Вид рыб	Стадии рачков	р. Селенга		р. Орхон			
		ст. 2		ст. 3		ст. 4	
		Э.И., %	И.О., экз.	Э.И., %	И.О., экз.	Э.И., %	И.О., экз.
Карась	Взрослая ♀♀	1 из 1	1	–	–	1 из 1	1
Сазан	Взрослая ♀♀	–	–	–	–	50.0	0.75
	Циклопоиды + копеподиты	–	–	–	–	37.5	0.62
	Все раки	–	–	–	–	75.0	1.37
Елец	Взрослая ♀♀	–	–	–	–	4.8	0.06
	Циклопоиды + копеподиты	–	–	46.7	1.0	20.0	0.33
	Все раки	–	–	–	–	9.7	0.14
Плотва	Циклопоиды + копеподиты	6.7	0.07	–	–	–	–
Щука	Взрослая ♀♀	–	–	–	–	30.0	0.50
	Циклопоиды + копеподиты	–	–	–	–	60.0	1.90
	Все раки	–	–	–	–	60.0	2.40
Окунь	Взрослая ♀♀	20.8	0.33	–	–	88.9	3.37

В нижнем течении р. Орхон в 6–7 км от впадения её в р. Селенга (ст. 4, Сухэ-Батор) лернеями заражены 5 видов рыб (карась, сазан, елец, щука, окунь) (табл. 2, 3). При этом доминантными хозяевами выступают амурский сазан и щука. В верхнем течении р. Орхон (ст. 3, сомон Орхон) исследован только елец. Экстенсивность заражения ельца копеподами и циклопоидами составила 46.7%.

В оз. Угий лернеи не найдены у всех исследованных рыб 6 видов. Однако это не исключает наличия здесь *L. elegans*, поскольку амурский сазан (вероятный донор паразита) регистрируется в составе ихтиофауны этого водоёма с 1970-х гг. [Баасанжав и др., 1983]. В промысловых уловах в марте 2004 г. доля амурского сазана составила 1.9% от общего улова [Дгебуадзе и др., 2009].

Таким образом, на основании первых находений амурской формы *L. elegans* у рыб в монгольской части р. Селенга можно представить общую картину распространения этого чужеродного вида в акваториях Монголии. Очевидно, что рачок проник на территорию Монголии относительно

недавно вместе с облигатным хозяином амурским сазаном при саморасселении его из российской части бассейна р. Селенга в монгольскую. Впрочем, это не исключает перенос чужеродного вида рачка с туводными рыбами (ельцом и щукой) при их трансграничной нерестовой миграции из российской части р. Селенга. Основной инвазионный очаг *L. elegans* в настоящее время – нижнее течение р. Орхон перед впадением его в р. Селенга в приграничной зоне с Россией.

Благодарности

Работа выполнена по базовому проекту VI.51.1.3 программы НИР СО РАН. Авторы благодарят профессоров П.Д. Гунина и Ю.Ю. Дгебуадзе (Институт проблем экологии и эволюции РАН), доктора Ж. Цогтбатара (Институт геоэкологии АНМ) за поддержку нашей работы в Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ; М.Д. Батуеву (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН) и Д. Тумурху (Институт геоэкологии АНМ) за помощь в полевых работах.

Литература

- Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Дёмин А.Н., Дулмаа А. и др. Обзор видов ихтиофауны МНР // В кн.: Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1983. С. 102–224.
- Бурдуковская Т.Г., Пронин Н.М. Веслоногие ракообразные (Crustacea: Sorepoda) – паразиты рыб Байкала и его бассейна. Новосибирск: Наука, 2013. 156 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Прокофьев А.М., Слынько Ю.В., Эрдэнэбат М., Мэндсайхан Б. Рыбы бассейна р. Селенги // В кн.: Водные экосистемы бассейна Селенги / Отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе. М.: ИПЭЭ РАН, 2009. С. 233–312.
- Дёмин А.И. Интродукция новых видов флоры и фауны в бассейн озера Байкал: последствия и уроки // Волна. 2001. С. 10–21.
- Догель В.А., Боголепова И.И. Паразитофауна рыб Байкала // Тр. Байкал. лимнолог. станции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 15. С. 427–464.
- Заика В.Е. Паразитофауна рыб озера Байкал. М.: Наука, 1965. 106 с.
- Поддубная А.В. Паразитические ракообразные рода *Lernaea* прудовых рыб (изменчивость, биология, эпизоотическое значение и меры борьбы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 19 с.
- Поддубная А.В. К зоогеографии ракообразных рода *Lernaea* Linne, 1746 // Паразиты, болезни рыб и их профилактика. Тр. Всесоюз. НИИ прудового рыбного хозяйства. М.: Пищевая промышленность, 1978. Т. 27. С. 111–124.
- Пронин Н.М. Паразитофауна окуня, плотвы, ельца и карася Ивано-Арахлейских озёр // Зоологические исследования в Забайкалье. Тр. Бурятского ин-та естественных наук. Улан-Удэ. 1975. Вып. 13. С. 38–57.
- Пронин Н.М. Паразитофауна и болезни рыб // В кн.: Природные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР. М.: Недра, 1976. С. 317–326.
- Пронин Н.М., Базарова Б.Б., Матафонов Д.В. Биологические инвазии в акваториях Байкальской Сибири и Ангаро-Байкало-Селенгинский трансграничный инвазионный коридор // Приоритеты Байкальского региона в азиатской геополитике России: Материалы междунар. науч.-практ. конф. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского научного центра СО РАН, 2008. С. 178–180.
- Пронин Н.М., Болонев Е.М. О современном ареале вселенца ротана *Perccottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) в Байкальском регионе и проникновении его в экосистему открытого Байкала // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 4. С. 564–566.
- Пронин Н.М., Болонев Е.М., Дугаров Ж.Н. Распространение амурского вселенца ротана-головешки в водоёмах северной Евразии и ситуация с экспансией его в экосистему озера Байкал // Использование и охрана природных ресурсов России. 2005. № 2. С. 80–85.
- Пронин Н.М., Пронина С.В., Бурдуковская Т.Г. Паразитические ракообразные (Crustacea: Sorepoda) водоёмов бассейна Байкала // В кн.: Биоразнообразие Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН, 1999. С. 141–159.
- Пронин Н.М., Шагдуров Б.Х. Возрастные изменения паразитофауны окуня озера Гусиное // В сб.: Фауна, морфология и экология паразитов позвоночных животных Забайкалья. Тр. Бурятского ин-та естественных наук БФ СО АН СССР. Улан-Удэ. 1977. Вып. 18. С. 56–67.
- Пронин Н.М., Шагдуров Б.Х., Фролов Н.А. Лернеоз и некоторые показатели крови карасей в Цайдамских озёрах

- (Бурятия) // Зоологические исследования в Забайкалье. Тр. Бурятского ин-та естественных наук. Улан-Удэ. 1975. Вып. 13. С. 31–37.
- Пронин Н.М., Шигаев С.Ш. Паразитофауна щуки оз. Гусиное // В сб.: Фауна, морфология и экология паразитов позвоночных животных Забайкалья. Тр. Бурятского ин-та естественных наук БФ СО АН СССР. Улан-Удэ. 1977. Вып. 18. С. 45–55.
- Пугачёв О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб., 2004. Т. 304. 250 с.
- Пэрэнлэйжамц Ж. Гельминты и другие группы паразитов рыб Монголии (фауна, эколого-фаунистическая характеристика, зоогеография): // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 33 с.
- Пэрэнлэйжамц Ж., Данзан Г. Некоторые вопросы экологии паразитов рыб Западной Монголии // Тр. пед. ин-та. 1989. № 26. С. 5–8.
- Рыбы озера Байкал и его бассейна / Н.М. Пронин, А.Н. Матвеев, В.П. Самусёнок и др. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского научного центра СО РАН, 2007. 284 с.
- Сиделёва В.Г., Тельпуховский А.Н. Инвазионные виды рыб в озере Байкал и Байкальском регионе // В кн.: Биол. инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 171–186.
- Grabda J. Life cycle and morphogenesis of *Lernaea cyprinacea* L. // Acta Parasitologica Polonica. 1963. Vol. 11. P. 169–199.
- Hanek J., Dulmaa A. Parasitic copepods of some fish species from Mongolia // Folia Parasitology. 1970. V. 17. № 1. P. 77–80.

PENETRATION OF THE *LERNAEA ELEGANS* (CRUSTACEA: LERNAEIDAE) AMUR FORM INTO THE MONGOLIAN PART OF THE SELENGA RIVER BASIN AND ITS HOST-SPATIAL DISTRIBUTION

© 2015 Burdukovskaya N.G., Pronin N.M.

Institute of General and Experimental Biology SB RAS
6 Sakhyanova St., Ulan-Ude, 670047 Russia; e-mail: tburduk@yandex.ru

For the first time the parasitic copepods *Lernaea elegans* are registered in the fish of the Mongolian part of the Selenga River basin. *L. elegans* are detected at the cyclopoid-copepodit and adult stages of development. The main hosts of copepods are the *Cyprinus carpio haematopterus*, *Esox lucius*, *Leuciscus leuciscus*, and *Perca fluviatilis*. The highest levels of infection by *L. elegans* are marked in these fish in the lower reach of the Orkhon River. The probable donor of the alien species of *L. elegans* is the Amur carp, which self-spread to Mongolia from the Russian part of the Selenga River.

Key words: parasitic copepods, *Lernaea elegans*, fish, alien species, infestation, the Selenga River, the Orkhon River, Mongolia.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ИНВАЗИИ ЗОЛОТАРНИКА КАНАДСКОГО (*SOLIDAGO CANADENSIS* L.) НА ВОССТАНОВИТЕЛЬНУЮ СУКЦЕССИЮ НА ЗАЛЕЖАХ (ЮГО-ВОСТОК БЕЛАРУСИ)

© 2015 Гусев А.П.

Учреждение образования «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»
246019, г. Гомель, ул. Советская, 104, gusev@gsu.by

Поступила в редакцию 19.01.2014

Целью исследований являлось изучение вторжений инвазионных видов растений (на примере *Solidago canadensis* L.) в сообщества начальных стадий восстановительных сукцессий в ландшафтах юго-востока Беларуси. Вторжение *Solidago canadensis* L. в сукцессию имело последствия: снижение видового богатства, угнетение древесного подроста, длительное сохранение высокого уровня синантропизации, ингибирование направленной смены растительных сообществ.

Ключевые слова: растительность, ландшафт, сукцессия, инвазия, *Solidago canadensis* L.

Введение

Инвазионные виды вызывают серьёзные экологические последствия, нанося существенный вред экосистемам, которые могут быть изменены вплоть до полного исчезновения местных (аборигенных) видов [Richardson, Rušek, 2012]. Для обозначения наиболее агрессивных заносных растений, которые могут изменять характер, условия, форму экосистем на значительной территории, вытеснять местные виды или препятствовать их возобновлению, предложен термин – трансформер [Чёрная книга..., 2009].

Одними из важных факторов инвазий растений являются антропогенные нарушения природных экосистем и ландшафтов. Установлено, что способность природных сообществ противостоять внедрению чужеродных видов зависит от уровня антропогенной нарушенности окружающего ландшафта: чем значительнее нарушения, тем выше риск инвазий [Гусев, 2012].

Важнейшей задачей является мониторинг инвазионных видов, которые наносят серьёзный ущерб аборигенным видам, окружающей среде и биологическому разнообразию. Согласно Концепции национальной безопасности Республики Беларусь (2010 г.), а также Стратегии по сохранению и устойчивому использованию биологического разнообразия на 2011–2020 гг., одну из угроз национальной безопасности в экологической сфере представляет собой проникновение в окружающую среду инвазионных чужеродных видов диких животных и дикорастущих растений. Одним из таких видов на территории Беларуси признан золотарник канадский (*Solidago canadensis* L.).

Целью исследований было изучение вторжений инвазионных видов растений в сообщества начальных стадий восстановительных сукцессий в ландшафтах юго-востока Беларуси. Решались следующие задачи: анализ повторных геоботанических съёмок на

постоянных пробных площадках; выяснение закономерностей инвазии *Solidago canadensis* L. в сукцессионную серию на заброшенных сельскохозяйственных угодьях; оценка возможности ингибирования сукцессий при инвазиях *Solidago canadensis* L. в условиях ландшафтов юго-востока Беларуси.

Материал и методы

Исследования выполнялись на территории юго-востока Беларуси. Климатические особенности района: средняя температура самого холодного месяца (январь) составляет -7.0°C ; средняя температура самого тёплого месяца (июль) – $+18.5^{\circ}\text{C}$; годовая сумма температур выше 10° – около 2500; годовое количество осадков – 630 мм; коэффициент увлажнения – 1.3. По гидротермическим показателям территория относится к суббореальным гумидным (широколиственно-лесным) ландшафтам.

Инвазия *Solidago canadensis* L. наблюдалась на постоянной пробной площадке (ППП А), размещённой на пахотных землях, выведенных из хозяйственного оборота (10x10 м, период наблюдений 2002–2013 гг.). Местоположение: северная окраина города Гомеля, в районе улицы Федюнинского, координаты $52^{\circ}29'26''$, $30^{\circ}59'51''$; абсолютная высота 137 м, почвы дерново-палево-подзолистые супесчаные, подстилаемые моренными суглинками, слабосмытые; глубина залегания грунтовых вод – 3–3.5 м.

Для сравнения сукцессионных процессов использовались наблюдения на 10 постоянных пробных площадках, находящихся в сравнительно близких эдафических условиях и не подверженных инвазиям. Размер площадок 10x10 м. Продолжительность наблюдений 2002–2013 гг. Периодичность геоботанической съёмки – ежегодно.

Проективное покрытие определяли по 5-балльной шкале: (+) – меньше 1%; 1 – 1–5%; 2 – 6–15%; 3 – 16–25%; 4 – 26–50%; 5 – более 50%. Геоботанические

описания сводили в фитоценологические таблицы и для каждого вида устанавливали класс постоянства: I – менее 20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100%. При обработке материалов использовался метод Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964; Современная наука..., 2002]. Названия растений даются по С.К. Черепанову [1995].

Результаты и их обсуждение

Solidago canadensis L. – многолетнее растение (корневищный гемикриптофит), высотой 70–210 см. Опыляется насекомыми. Плодовитость – более 10 тысяч семян на одном генеративном побеге. Анемохор. Естественный ареал расположен в Северной Америке. Интродуцирован в Европу в XVII в. В качестве дичающего растения стал отмечаться в XIX в. (в России – в первой половине XX в.). В Беларуси появился как декоративное растение в 1950-е гг. Типичные местообитания – обочины автомобильных и железных дорог, заброшенные поля, опушки лесов, берега водоёмов. *Solidago canadensis* L. является трансформером, то есть способен преобразовывать природные экосистемы. Может образовывать густые заросли с плотностью более 300 побегов на 1 м^2 . *Solidago canadensis* L., возможно, служит возбудителем сенной лихорадки, может способствовать развитию заболеваний зерновых культур. Предполагается, что корни золотарника вырабатывают вещества, которые подавляют рост других растений. Плохо поедается домашними животными [Чёрная книга..., 2009; Skorka et al., 2010].

Рассмотрим результаты мониторинга восстановительных сукцессий на постоянных пробных площадках, расположенных в окрестностях города Гомеля. На одной из площадок (площадка А) было зафиксировано внедрение *Solidago canadensis* L. Имеющиеся материалы позволяют провести сравнение сообщества с

Таблица 1. Изменение видового состава растительности на постоянной пробной площадке А (покрытие в баллах по 5-бальной шкале; + – менее 1%; – – вид отсутствует)

Вид	Год съёмки		
	2002	2008	2013
<i>Chenopodium album</i> L.	2	–	–
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P. Beauv.	3	–	–
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Schult.	2	–	–
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	1	–	–
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	1	–	–
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.	1	–	–
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	1	–	–
<i>Persicaria scabra</i> (Moench) Moldenke	1	–	–
<i>Sonchus arvensis</i> L.	1	+	–
<i>Equisetum arvense</i> L.	1	+	–
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	1	+	1
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	+	1	1
<i>Dactylis glomerata</i> L.	–	1	–
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	–	1	1
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	–	1	1
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	–	4	3
<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.	–	2	1
<i>Urtica dioica</i> L.	–	1	1
<i>Achillea millefolium</i> L.	–	1	+
<i>Arctium lappa</i> L.	–	–	1
<i>Solidago canadensis</i> L.	–	2	5
Естественное возобновление деревьев (шт./га)			
<i>Acer negundo</i> L.	0	120	540
<i>Betula pendula</i> Roth	0	340	440
<i>Salix caprea</i> L.	0	40	100

Примечание. Встречены с покрытием менее 1%: *Sisymbrium loeselii* L. (2002), *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medikus (2002), *Barbarea vulgaris* R. Br. (2002), *Phallopia convulvulus* (L.) A. Love (2002, 2013), *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl (2002); *Convolvulus arvensis* L. (2008), *Poa pratensis* L. (2008), *Carduus acanthoides* L. (2008), *Pastinaca savita* Mill. (2008), *Oenothera biennis* L. (2008), *Artemisia absinthium* L. (2008), *Taraxacum officinale* F.H. Wigg. (2008), *Crepis tectorum* L. (2008), *Agrimonia eupatoria* L. (2008), *Hypericum perforatum* L. (2008), *Rumex crispus* L. (2008), *Chamerion angustifolium* (L.) Holub (2008), *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. (2013), *Veronica longifolia* L. (2013), *Conyza canadensis* (L.) Cronqist (2013), *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray (2013), *Vicia cracca* L. (2013).

инвазией золотарника канадского с сообществами аналогичного сукцессионного статуса в близких по экотопу условиях.

На постоянной пробной площадке А (табл. 1) в первый год сукцессии наблюдалось пионерное сообщество с доминированием *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv., *Setaria pumila* (Poir.)

Schult., *Chenopodium album* L. и других видов класса Chenopodietea Br.-Bl. 1952 em. Lohm., J. et R.Tx. 1961 ex Matusz. 1962 эколого-флористической классификации Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964]. Видовой состав этого сообщества типичен для начала восстановительной сукцессии на залежах [Гусев, 2009].

За 5 лет сукцессии на залежи сформировалось синантропное сообщество, относящееся к классу *Artemisietea vulgaris* Lohm., Prsg. et Tx. in Tx. 1950 (диагностические виды – *Artemisia vulgaris* L., *Tanacetum vulgare* L., *Oenothera biennis* L., *Artemisia absinthium* L.). Для этого сообщества было характерно также значительное участие в травостое многолетних злаков (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Dactylis glomerata* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski). Доля видов луговой растительности (класс *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx. 1937 em R.Tx. 1970) составила 21.4% от общего числа видов. Появляется естественное возобновление древесных видов (*Acer negundo* L., *Betula pendula* Roth).

На 7 год сукцессии (2008 г.) на площадке А наблюдалось внедрение *Solidago canadensis* L., покрытие которого составило 8.0%. К 2013 г. проективное покрытие *Solidago canadensis* L. увеличилось до 60%. Покрытие всех других видов соответственно сократилось (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth – в 3.8 раза; *Artemisia vulgaris* L. – в 1.8 раза; *Urtica dioica* L. – в 2 раза и т. д.). Уменьшилось видовое богатство сообщества. В состав сообщества с доминированием *Solidago canadensis* L. входят виды, представляющие классы синантропной (*Chenopodietea* и *Artemisietea vulgaris*) и луговой (*Molinio-Arrhenatheretea*) растительности. При этом представленность видов синантропного класса *Chenopodietea* увеличилась (с 7.1 до 15.0%), а представленность видов лугового класса *Molinio-Arrhenatheretea* уменьшилась (21.4 до 15.0%) по сравнению с 2008 г.

Для оценки воздействия инвазии *Solidago canadensis* L. на сукцессионный процесс был выполнен сравнительный анализ характеристик растительности на постоянной пробной площадке А с усредненными характеристиками аналогичных по возрасту растительных сообществ, наблюдаемых на других постоянных

пробных площадках, находящихся в сравнительно близких эдафических условиях и не подверженных инвазиям (табл. 2).

Согласно наблюдениям на 10 постоянных пробных площадках установлено, что в ходе 10 лет сукцессии имеет место постепенное увеличение видового богатства. На площадке А видовое богатство также возрастало, но по мере увеличения проективного покрытия *Solidago canadensis* L. стало снижаться (на 12-й год сукцессии составило 10.8 видов на 100 м², что существенно ниже среднего значения для сообществ аналогичного возраста). В спектре жизненных форм на площадке А на 12-й год сукцессии сохраняется относительно высокая доля терофитов (в 3.2 раза выше, чем среднее значение) и низкая доля фанерофитов (в 1.4 раза ниже, чем среднее значение). Численность естественного возобновления древесных пород составила 9.8 штуки на 100 м² (в 1.7 раза ниже, чем среднее значение по 10 другим площадкам).

Фитосоциологическая структура на площадке А характеризуется доминированием видов синантропных классов растительности эколого-флористической классификации Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964]: *Chenopodietea* – 15.0% (фоновое значение – 6.2%) и *Artemisietea* – 30.0% (фоновое значение – 17.4%). В результате сообщество на площадке А имеет высокий уровень синантропизации (в 2.2 раза выше, чем фоновое значение). В случае нормального хода сукцессии к 10-му году синантропизация сообщества становится низкой, а преобладают виды луговых классов. Развитие древесного подроста вызывает падение освещённости и благоприятствует внедрению теневыносливых лесных видов. На 11–12-й год сукцессии доля лесных видов достигает 20–25% (в среднем – 9.6%). В условиях ландшафтов юго-востока Беларуси лесные виды появляются в среднем на

Таблица 2. Изменение характеристик растительности в ходе восстановительной сукцессии при инвазии золотарника канадского

Показатель	Год съёмки (год от начала сукцессии)					
	2002 (1-й)		2008 (7-й)		2013 (12-й)	
	А*	Ф**	А	Ф	А	Ф
Видовое богатство, видов на 100 м ²	9.0	12.6±1.4	13.8	15.0±0.8	10.8	15.4±0.9
Доля терофитов в спектре жизненных форм, %	76.5	63.8±6.7	3.6	10.9±2.4	15.0	4.7±1.8
Доля фанерофитов в спектре жизненных форм, %	0	1.5±0.8	10.7	13.9±1.9	15.0	20.4±2.4
Доля синантропных видов, %	100.0	78.9±6.5	50.0	38.8±5.0	60.0	27.8±4.8
Доля лесных видов, %	0	1.2±0.8	0	4.7±1.3	0	9.6±2.0
Доля чужеродных видов, %	35.3	29.2±3.8	17.9	14.5±2.8	25.0	7.9±2.8
Доля чужеродных видов в проективном покрытии, %	54.4	25.8±5.0	17.6	8.4±2.1	65.8	5.1±2.3

* – постоянная пробная площадка А с инвазией *Solidago canadensis* L.; ** – 10 постоянных пробных площадок, находящихся в сравнительно близких эдафических условиях и не подверженных инвазиям (среднее и ошибка среднего, $M \pm m$).

6-й год после начала восстановительной сукцессии. На площадке А лесные виды (виды лесных классов растительности эколого-флористической классификации Браун-Бланке) полностью отсутствуют. Одной из причин данного факта, вероятно, является угнетение древесного подроста мощным травостоем золотарника.

Сообщество на постоянной площадке А также отличается повышенными показателями адвентизации. Если в 2008 г. значения этих показателей относительно близки к фоновым, то в 2013 г. их отличия весьма велики. На площадке А доля чужеродных видов в флоре в 3.2 раза больше среднего значения, доля чужеродных видов в проективном покрытии – в 12.9 раза больше среднего значения.

Таким образом, на площадке А имеет место задержка сукцессионного процесса, которая выражается в аномально длительном доминировании синантропных видов, в слабом развитии

древесного подроста, в отсутствие лесных видов. Полученные результаты позволяют утверждать, что в условиях широколиственно-лесной зоны внедрение *Solidago canadensis* L. в сообщества начальных стадий восстановительной сукцессии на заброшенных сельскохозяйственных угодьях может привести к ингибированию сукцессионных смен.

Литература

Гусев А.П. Особенности начальных стадий восстановительной сукцессии в антропогенном ландшафте (на примере юго-востока Белоруссии) // Экология. 2009. №3. С. 174–179.

Гусев А.П. Особенности сукцессий растительности в ландшафтах, нарушенных деятельностью человека (на примере юго-востока Белоруссии) // Сибирский экологический журнал. 2012. №2. С. 231–236.

- Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. М.: Логос, 2002. 264 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России) / Ю.К. Виноградова, С.Р. Майоров, Л.В. Хорун. М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Wien-New York: Springer-Verlag, 1964. 865 S.
- Richardson D.M., Pyšek P. Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns // *New Phytologist*. 2012. V. 196. P. 383–396.
- Skorka P., Lenda M., Tryjanowski P. Invasive alien goldenrods negatively affect grassland bird communities in Eastern Europe // *Biological Conservation*. 2010. V. 143. P. 856–861.

**THE IMPACT OF INVASIVE CANADIAN
GOLDENROD (*SOLIDAGO CANADENSIS* L.) ON
REGENERATIVE SUCCESSION IN OLD FIELDS (THE
SOUTHEAST OF BELARUS)**

© 2015 Gusev A.P.

Educational establishment «Francisk Skorina Gomel State University»
246019, Gomel, Sovetskaya str., 104, gusev@gsu.by

The purpose of research was to study the invasions of plants into communities of initial stages of regenerative successions in landscapes of the southeast of Belarus (by the example of *Solidago canadensis* L.). Intrusion of *Solidago canadensis* L. into plant succession had the following consequences: decrease in specific abundance, suppression of arboreal undergrowth, long preservation of high level of synanthropization, inhibition of the directed changes in plant communities.

Key words: vegetation, landscape, succession, invasion, *Solidago canadensis* L.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ В ИХТИОФАУНЕ ВОДОЁМОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ АЗОВСКОГО БАССЕЙНА

© 2015 Демченко В.А., Демченко Н.А.

Межведомственная лаборатория мониторинга экосистем Азовского бассейна
Одесского филиала Института биологии южных морей и
Мелитопольского государственного педагогического университета
Украина, 72312, Запорожская область, г. Мелитополь, ул. Ленина, 20, demvik@mail.ru

Поступила в редакцию 21.01.2014

В регионе исследований отмечено 9 чужеродных видов. Распространение и численность видов-вселенцев рыб в водоёмах северо-западной части Азовского бассейна зависит от масштабов рыбохозяйственных мероприятий, степени трансформации гидроэкосистем, интенсивности попуска вод в реки из оросительных каналов. В соответствии с показателями численности в акваториях бассейна регистрируется три группы видов – виды, находки которых в регионе единичны, группа рыб, численность которых зависит от рыбохозяйственных мероприятий, и виды, численность которых относительно высокая и существует их самовоспроизводящаяся популяция.

Ключевые слова: чужеродные виды, северо-западная часть Азовского бассейна, пиленгас, карась серебряный, солнечный окунь.

Введение

Видовой состав чужеродных видов рыб Азово-Черноморского бассейна был описан рядом авторов [Alexandrov et al., 2007; Вселенцы в биоразнообразии..., 2010; Слынько и др., 2010]. В этих работах Азовский бассейн рассматривается как транзитный, что не даёт возможности на сегодня определить непосредственно для моря и лиманов видовой состав чужеродных видов. Так в работе [Вселенцы в биоразнообразии..., 2010] была сделана попытка оценить видовой состав вселенцев Азовского моря и дать характеристику отдельным видам рыб на примере Таганрогского залива.

Северо-западная часть Азовского бассейна представляет собой систему больших лиманов, заливов, малых рек, которые функционируют под влиянием значительных трансформаций как природного, так и антропогенного характера. Так для Восточного Сиваша, Утлюкского лимана, рек Малый и

Большой Утлюк, Молочная отмечены регулярные попуски днепровских вод по каналам Северо-Крымской и Каховской оросительных систем. Молочный лиман был полигоном по акклиматизации дальневосточной кефали пиленгас. Интенсивные работы по рыборазведению в бассейне малых рек региона привели к вселению многих чужеродных видов рыб [Мовчан, Смірнов, 1983]. Природные изменения солёности в Азовском море способствовали проникновению в водоём многих черноморских и средиземноморских видов рыб [Воловик, Чихачёв, 1998]. Таким образом, водоёмы северо-западной части Азовского бассейна характеризуются сложными инвазионными процессами, влияющими на структуру ихтиоценозов [Насека, Дирипаско, 2005; Вселенцы в биоразнообразии..., 2010]. Именно поэтому нами предпринята попытка по литературным данным и собственным

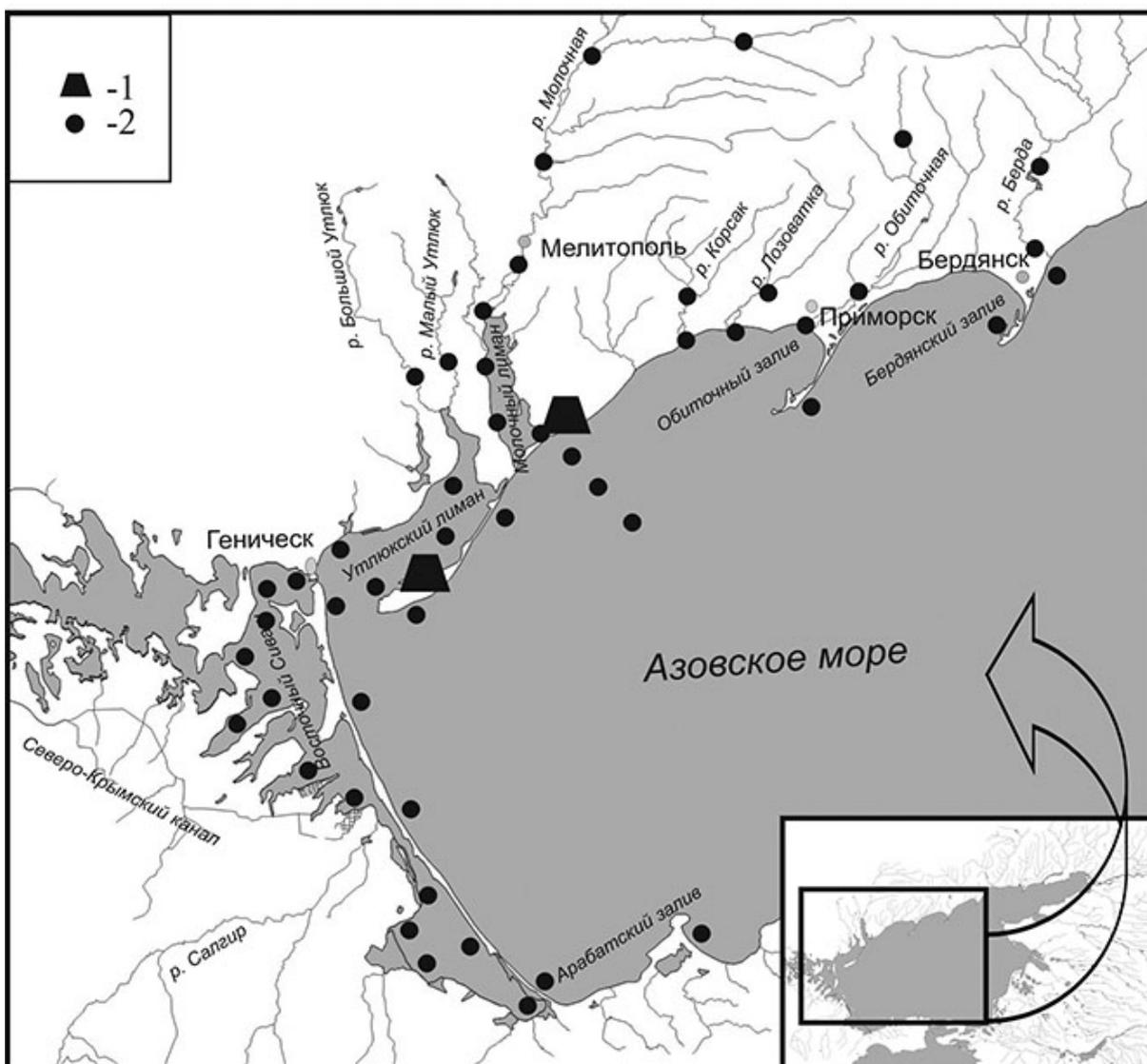


Рис. 1. Места проведения стационарных (1) и экспедиционных (2) исследований в северо-западной части Азовского бассейна.

исследованиям охарактеризовать видовой состав и наиболее многочисленные чужеродные виды рыб в водоёмах северо-западной части Азовского бассейна.

Материал и методы

Для определения видового состава чужеродных рыб использовались результаты собственных исследований в период 1996–2012 гг. в различных районах моря и рек. За указанный период проведено 1635 обловов различными орудиями лова. Для получения исходного материала использовали жаберные сети (яч. 18–110 мм), мальковую волокушу (яч. 6.5 мм), вентери (яч. 6.5–18 мм), невод

(яч. 40 мм), бычковые драги (яч. 14–18 мм), ставные невода (яч. 16 мм). Лов производили как в прибрежной зоне, так и в открытом море. Значительная часть материала собрана на стационарах в северо-западной части моря возле устья Молочного лимана и на косе Бирючий остров. Также проводились экспедиционные работы несколько раз в году в различных акваториях моря и реках региона (рис. 1).

Для уточнения и дополнения как исторического, так и современного видового состава рыб Азовского бассейна использовались литературные данные [Остроумов, 1897; Радионова, 1936; Сластененко, 1938; Тарнавский, 1960; Мельников, Чаплина, 1961;

Мельников, Чаплина, 1962; Лошаков, 1963; Световидов, 1964; Янковский, 1965; Делямуре, 1966; Воловик, Дахно, 1983; Гидрометеорология..., 1991; Воловик, Чихачёв, 1998; Дирипаско и др. 2011; Лужняк и др., 2011].

Результаты и обсуждение

Общий обзор фауны чужеродных видов рыб. В целом для региона отмечено присутствие 9 чужеродных видов. Широко распространёнными являются пиленгас (*Liza haematocheilus*) и карась серебряный (*Carassius auratus gibelio*), которые сформировали самовоспроизводящиеся популяции и активно используются рыбным промыслом. К видам, которые отмечены в бассейне недавно, необходимо отнести китайскую медаку (*Oryzias sinensis*), амурского чебачка (*Pseudorasbora parva*) и солнечного окуня (*Lepomis gibbosus*), последние два наиболее интенсивно распространяются в водоёмах региона. Этому способствует, с одной стороны, их эврибионтность, с другой – деятельность человека. Так строительство ряда межбассейновых каналов на юге Украины создало условия для расширения ареала солнечного окуня и чебачка, поскольку данные гидротехнические сооружения используются ими как инвазионный коридор. Первые находки солнечного окуня в исследованном регионе приурочены к местам сброса вод Каховской оросительной системы в реки Молочная [Дирипаско и др., 2008] и Малый Утлюк. Кроме того, заражённость окунем и чебачком многих рыбопитомников на юге Украины способствует их распространению в другие водоёмы с посадочным материалом. Очагами вселения амурского чебачка стали рыбохозяйственные водоёмы в бассейнах рек Молочная и Берда, откуда они попали в речную систему региона. Также в водоёмах северо-западной части Азовского бассейна присутствуют виды, распространение и

численность которых зависит от объёмов зарыбления. К ним необходимо отнести белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix*), пёстрого толстолобика (*Aristichthys nobilis*), белого амура (*Ctenopharyngodon idella*), чёрного амура (*Mylopharyngodon piceus*).

Условно, по численности, чужеродные виды можно разделить на несколько групп. К первой необходимо отнести редкие виды, встречи которых в регионе единичны и очень локальны. К этой группе относится китайская медака, которая отмечена в р. Обиточной [Насека, Дирипаско, 2005]. Учитывая единичные находки вида, сегодня сложно указать причины, влияющие на его численность. Следует отметить, что в последние годы специальных биотехнических мероприятий, направленных на вселение медаки в пресноводные водоёмы Северного Приазовья с целью борьбы с кровососущими насекомыми, не проводилось. Вместе с тем, приводится несколько возможных причин появления медаки в регионе исследований, а именно – непреднамеренный завоз с рыбопосадочным материалом в рыбоводные хозяйства и использование вида как объекта аквариумистики со случайным попаданием в естественные водоёмы [Насека, Дирипаско, 2005].

Ко второй группе необходимо отнести виды рыб, численность которых зависит от интенсивности рыбохозяйственных мероприятий. Особенностью этих видов является невозможность создать самовоспроизводящуюся популяцию. К ним относятся белый толстолобик, пёстрый толстолобик, белый амур, чёрный амур, которые широко распространены в Азовском бассейне. Большинство рыбохозяйственных прудов активно зарыбляются данными видами, при этом они выходят в реки и морские акватории. Особенно интересны факты поимок пёстрого и белого толстолобиков в Азовском море

Таблица 1. Чужеродные виды рыб в северо-западной части Азовского бассейна

Вид	Экологическая группа	Вектор вселения	Места находок
Амурский чебачок – <i>Pseudorasbora parva</i>	Пресноводный	Рыбоводство	Пруды в бассейне рек Берда и Молочная
Белый толстолобик – <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Пресноводный	Рыбоводство	Пруды в бассейне малых рек, акватории Азовского моря, Утлюкский лиман
Пёстрый толстолобик – <i>Aristichthys nobilis</i>	Пресноводный	Рыбоводство	Пруды в бассейне малых рек, акватории Азовского моря, Утлюкский лиман
Белый амур – <i>Stenopharyngodon idella</i>	Пресноводный	Рыбоводство	Пруды в бассейне малых рек
Чёрный амур – <i>Mylopharyngodon piceus</i>	Пресноводный	Рыбоводство	Пруды в бассейне малых рек
Карась серебряный – <i>Carassius auratus gibelio</i>	Пресноводный	Рыбоводство	Бассейн малых рек, акватории Азовского моря, Восточный Сиваш, лиманы Утлюкский и Молочный
Пиленгас – <i>Liza haematocheilus</i>	Морской	Рыбоводство	Бассейн малых рек, акватории Азовского моря, Восточный Сиваш, лиманы Утлюкский и Молочный
Китайская медака – <i>Oryzias sinensis</i>	Пресноводный	Рыбоводство	Единичная находка в р. Обиточная
Солнечный окунь – <i>Lepomis gibbosus</i>	Пресноводный	Гидростроительство	Единичная находка в Утлюкском лимане Азовского моря, реки Малый Утлюк, Молочная, Берда

далеко от устьев рек. По нашим наблюдениям, единично, но регулярно, они регистрируются в прибрежных районах моря при солёности 8–11‰.

Третья группа видов является наиболее динамичной по численности и распространению. К ней мы относим солнечного окуня, карася серебряного, пиленгаса, чебачка амурского. Все они сформировали в регионе исследований самовоспроизводящиеся популяции, активно расселяются и имеют относительно высокую численность, которая определяется целым рядом факторов. В качестве основного можно выделить интенсивность рыбохозяйственных мероприятий и объём попуска вод в реки из каналов оросительных систем.

Характеристика наиболее многочисленных чужеродных видов рыб. Как указывалось ранее, наиболее многочисленными чужеродными видами являются карась серебряный, пиленгас и солнечный окунь. В регионе исследований они широко распространены и имеют тенденцию к дальнейшему расширению своего ареала. К тому же, карась серебряный и пиленгас имеют промысловое значение в Азовском море, что требует контроля за состоянием их популяции. Солнечный окунь, в свою очередь, является самым «молодым» вселенцем в Азовском бассейне и его интенсивная экспансия требует изучения и дальнейшего прогноза.

Карась серебряный. В Украину впервые карася серебряного завезли в пруды Винницкой области (Центральная Украина) в начале XX в. из водоёмов Польши [Білий, 1933]. В последующие годы вид интенсивно использовался в качестве объекта аквакультуры для зарыбления прудов, откуда он самостоятельно проник в речные системы. Поэтому уже с 1950-х гг. карась становится обычным видом для большинства рек Украины [Мовчан, Смірнов, 1983]. Такая же картина наблюдалась и в реках Азовского бассейна, где до середины прошлого столетия он не отмечался [Курило-Кримчак, 1932; Белінг, Гіммельрейх, 1940; Маркевич, Короткий, 1954]. Однако, увеличение масштабов прудового рыбоводства в 1960-х гг. сопровождалось интродукцией в пруды вместе с посадочным материалом и молоди карася серебряного, что привело к стихийной акклиматизации этого вида в пресноводных водоёмах всего Азовского бассейна [Иванченко, Баландина, 1987]. Исследования ихтиофауны данного региона показали, что с конца 1950-х гг. вид сформировал отдельные многочисленные популяции в большинстве рек бассейна. Так многими авторами он отмечен в реках Салгир, Большой и Малый Утлюк, Молочная, Лозоватка, Обиточная, Берда [Мельников, Чаплина, 1961; Мельников, Чаплина, 1962; Лошаков, 1963; Делямуре, 1966].

Особенно многочисленным этот вид был в низовьях р. Молочной и в средней части р. Берда [Лошаков, 1963]. Учитывая такую численность, можно предположить, что карась серебряный мог выходить в прилегающие водоёмы, но по результатам проведённых в начале-середине прошлого столетия ихтиологических исследований [Радионова, 1936; Тарнавський, 1960; Павлов, 1961; Янковский, 1965] в фауне Восточного Сиваша, Утлюкского и Молочного лиманов он отсутствует. Анализируя видовые списки рыб

непосредственно по Азовскому морю, следует отметить отсутствие его в ихтиофауне моря, о чём свидетельствуют многочисленные работы вплоть до середины 1980-х гг. [Карпевич, 1955; Майский, 1955; Световидов, 1964; Воловик, Дахно, 1983; Воловик, Чихачёв, 1998].

Начиная с 1986 г. вид уже регистрируется в море, и именно с этого периода он использовался в Азово-Донском и Азово-Кубанском районах как промысловый объект [Иванченко, Лукьянов, 2006]. При облове прудов этот вид выбраковывался и выпускался как сорный объект. В результате этого в многоводный период 1979–1981 гг. карась нашёл благоприятные условия размножения на займищах Дона и в Кубанских лиманах, численность его резко увеличилась, он широко расселился в регионе. Для нагула карась стал использовать восточную часть Таганрогского залива до изогалины 3–4‰ и опреснённую зону моря [Иванченко, Баландина, 1987].

Современный ареал карася серебряного в северо-западной части Азовского бассейна значительно расширился. Этому процессу способствовала намеченная тенденция к понижению солёности морских вод в среднем до 9–10‰, которая происходит с 1998 г. [Среда, биота..., 2001]. Кроме того, в результате значительных пресноводных сбросов из каналов Северо-Крымской оросительной системы были опреснены отдельные акватории Восточного Сиваша до уровня 4–9‰ [Демченко, 2005]. Такие изменения экологических условий в водоёмах привели к широкому распространению вида в Азовском море, его лиманах и заливах. Сегодня карась встречается вдоль всего азовского побережья, в протоке Молочного лимана, во всех акваториях Утлюкского лимана, в опреснённых участках Сиваша [Демченко, 2001; Дирипаско и др., 2001; Митяй, Демченко и др., 2001; Демченко, 2005] (рис. 2).

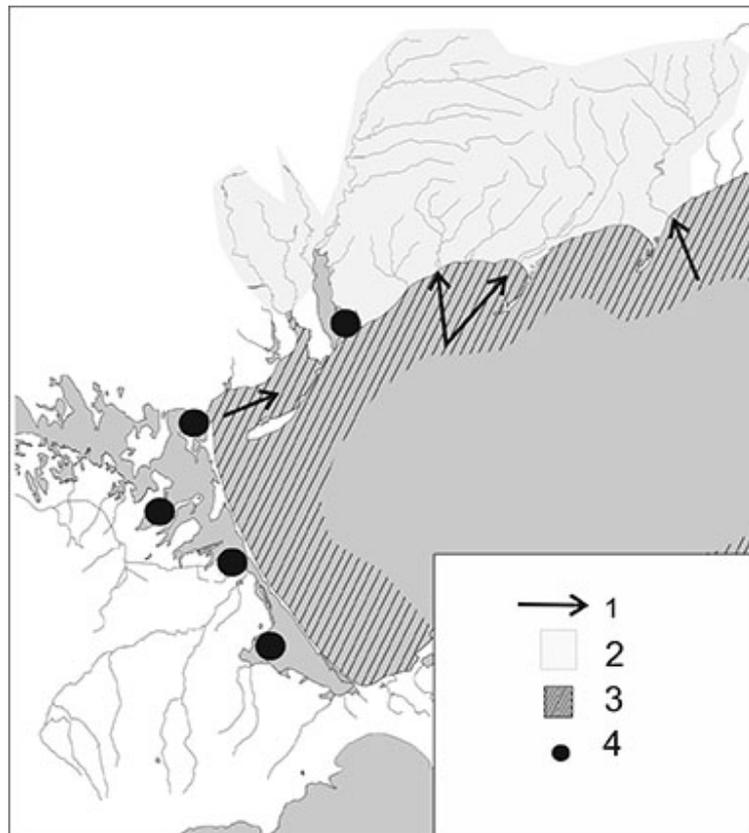


Рис. 2. Карта-схема распространения карася серебряного в водоёмах северо-западной части Азовского бассейна в современный период: 1 – нерестовые миграции; 2 – регулярные места встреч в бассейнах рек; 3 – места встреч в акваториях Азовского моря и Утлюкского лимана; 4 – нерегулярные места встреч.

Анализируя структуру уловов в различных водоёмах Азовского бассейна, следует отметить, что наиболее часто карась серебряный встречается в Утлюкском лимане – в каждом втором улове (рис. 3). Высокая численность его в водоёме связана с нерестовыми миграциями в реки Большой и Малый Утлюк (рис. 2). Наиболее редок данный вид в Молочном лимане, показатели его встречаемости в уловах составляют чуть больше 6%. В большинстве случаев карась встречается в протоке Молочного лимана и не распространяется дальше по другим участкам водоёма в связи с высокими показателями минерализации его вод.

В Восточном Сиваше карась серебряный отмечен в опреснённых участках, а также в протоке Тонкой со стороны Азовского моря. В опреснённых участках Сиваша больше 90% выловленных рыб были неполовозрелыми. Это связано с

интенсивным нерестом карася и большой плотностью молоди данного вида в каналах оросительной системы. Течением значительная часть сеголетков выносится в приустьевые акватории Сиваша, где он и обитает в летне-осенний период.

По результатам анализа структуры уловов из различных орудий, в прибрежной зоне Азовского моря особи карася серебряного встречаются практически в каждом 10-м улове. Карась наиболее часто отмечается в период весенне-летних уловов, реже в период осенних. Его ход вдоль берега происходит большими скоплениями. Так, в 1998 г. во время весенней путины в Азовском море в районе гирла Молочного лимана закидным неводом было выловлено 200 кг особей этого вида. В последующие годы регистрировались меньшие уловы в различных орудиях, хотя иногда карась доминирует в структуре как по численности, так и по массе.

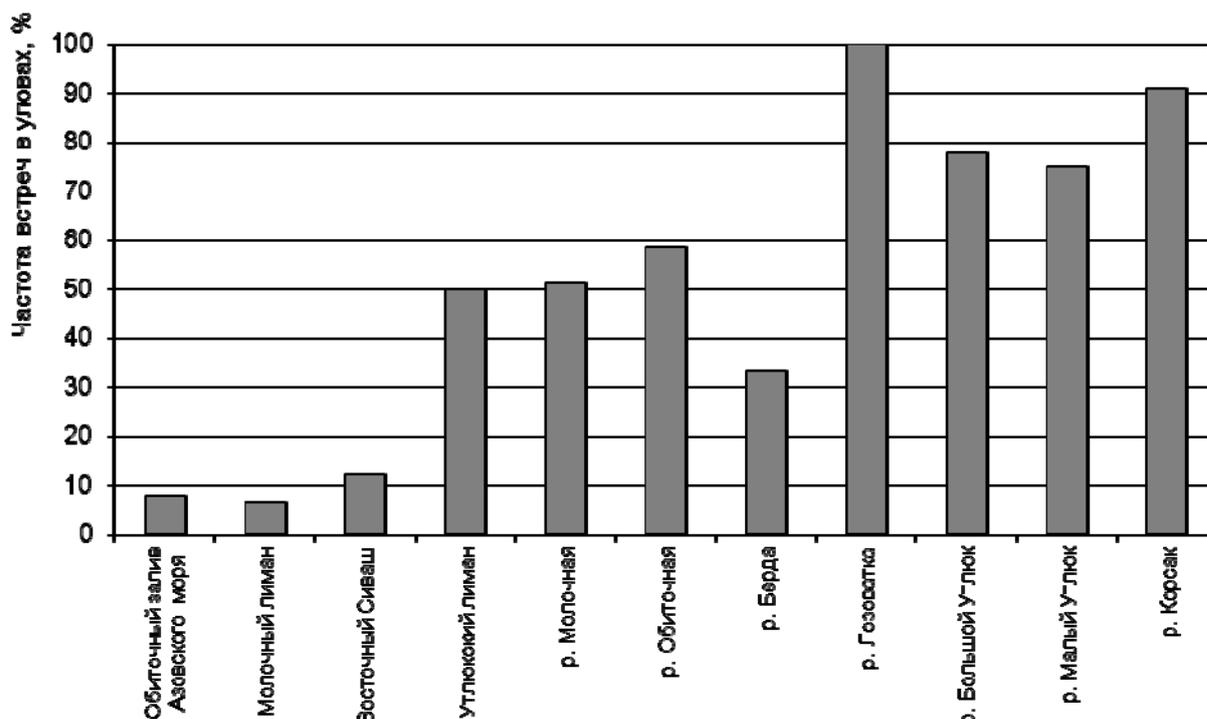


Рис. 3. Частота встреч карася серебряного в уловах в водоёмах Азовского бассейна.

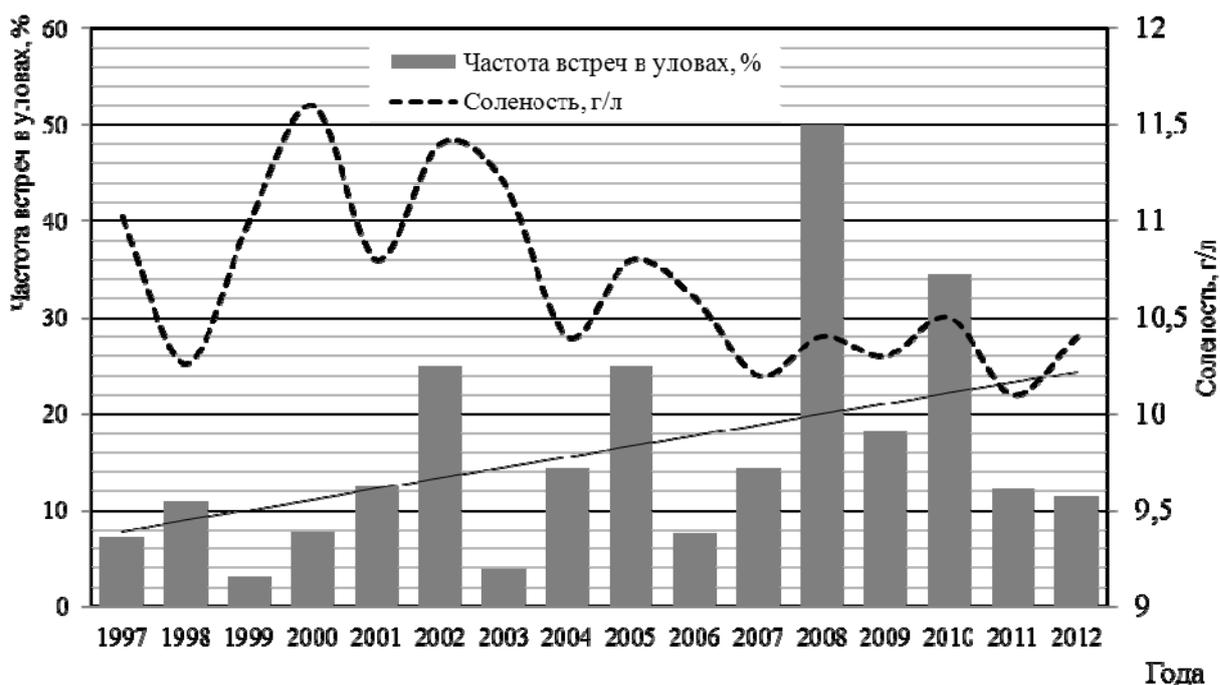


Рис. 4. Частота встреч карася серебряного в уловах в Азовском море в условиях снижения солёности.

В реках региона исследований карась серебряный встречается повсеместно [Демченко, 2009]. Наиболее высокая его относительная численность отмечена в реках Лозоватка, Корсак, Большой и Малый Утлюк. Частота встреч в уловах для этих водоёмов в среднем составляет около 70% (рис. 3).

Многолетняя динамика частоты встречаемости карася серебряного в уловах различных орудий лова в Азовском море демонстрирует увеличение его численности, что чётко связано со снижением солёности вод (рис. 4). Учитывая это, отметим, что карась серебряный является более эвригалинным видом, чем считалось

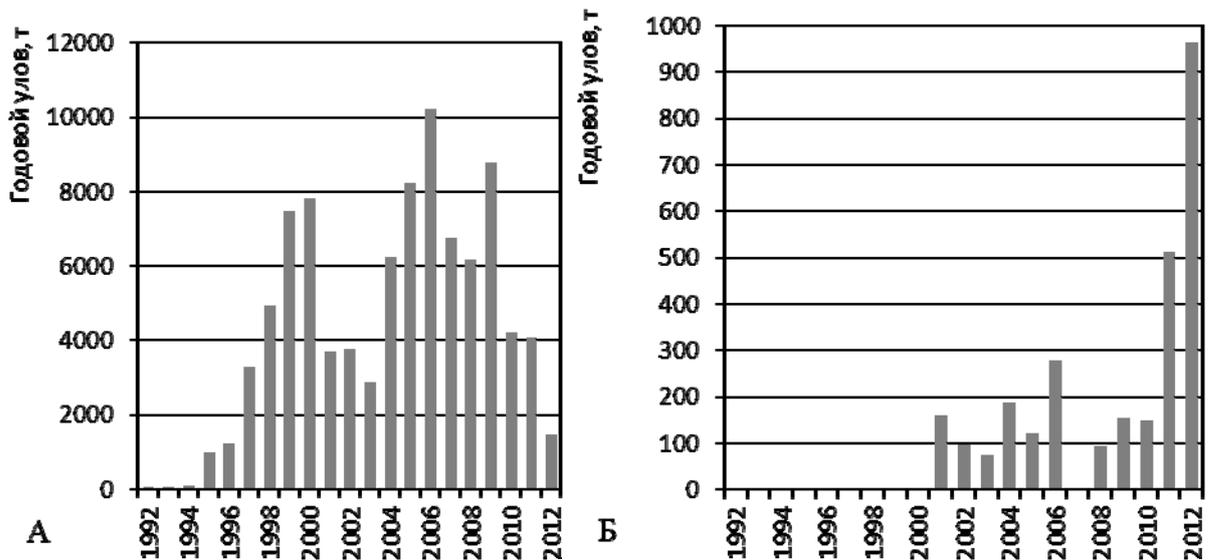


Рис. 5. Динамика промысловых уловов пиленгаса (А) и карася серебряного (Б) в Азовском море.

ранее. Некоторые авторы считают, что в данный момент в Азовском бассейне происходит процесс формирования его полупроходной формы [Болтачев, Данилюк, 2006].

Как указывалось выше, в современных условиях численность карася в Азовском море увеличивается. Начиная с 2001 г. данный вид стал учитываться в промысле (рис. 5 Б). Такой рост численности связан с рыбохозяйственными мероприятиями в бассейнах рек, опреснением прибрежных акваторий моря, снижением пресса хищников. Ряд авторов [Абраменко, 2011] к причинам увеличения численности относят также изменения генетической структуры.

Пиленгас. Поэтапная акклиматизация вида в Азовском море проводилась в 1979–1985 гг. Сначала был организован завоз молоди пиленгаса из водоёмов Приморья в Молочный лиман, после чего было сформировано маточное стадо и освоено заводское воспроизводство. С 1984 г. начался выпуск жизнестойкой молоди непосредственно в море [Вселенцы в биоразнообразии..., 2010], где уже в 1989 г. впервые появилось высокоурожайное поколение численностью от 50 до 300 млн экз. [Пряхин, Воловик, 1997]. В последующем

пиленгас интенсивно распространился в Азово-Черноморском бассейне и сформировал мощную самовоспроизводящуюся популяцию. В промысловых уловах последних лет он занимает третье-четвёртое место после тюльки, анчоуса и бычков.

Следует отметить широкое распространение пиленгаса в водоёмах северо-западной части Азовского бассейна. Так вид отмечен в Восточном Сиваше, Утлюкском и Молочном лиманах, в нижних участках малых рек региона. Наиболее высокая численность в данных водоёмах зарегистрирована в осенний период, когда вид мигрирует в реки на зимовку. Наиболее ярко это прослеживается в реках Обиточная и Берда.

Численность пиленгаса в Азовском море связана с условиями его нереста в водоёмах, имеющих солёность выше 17‰ [Кулик, 2001]. Так, долгое время наиболее оптимальным водоёмом для нереста был Молочный лиман. К сожалению, с 2002 г. степень взаимосвязи лимана с морем значительно ухудшилась и поддерживалась за счёт периодической расчистки канала. В последующие годы гидромелиоративные работы прекратились, и соединение лимана с морем было утрачено. Такая ситуация

привела к снижению эффективности нереста пиленгаса в Азовском регионе, что существенно отразилось на объёмах промысла в 2012 г. (рис. 5 А).

Солнечный окунь. В пределах Украины солнечный окунь известен из низовья Дуная, лиманов Ялпуг и Кагул, озера Сасык, низовья Днестра (дельта и Днестровский лиман), Одесского залива, Тилигульского, Березанского и Днепровско-Бугского лиманов и пойменных водоёмов низовья Днепра, бассейна Южного Буга [Павлов, Билько, 1962; Щербуха, 1982; Мовчан, 2002].

В начале XXI в. наблюдается расширение ареала вида на восток Украины, в частности в реки Северо-Западного Приазовья [Дирипаско и др., 2008]. Основным водоёмом-донором стала Каховская оросительная система, откуда вид попал в реки Малый Утлюк и Молочная. Таким же путём, только через Северо-Крымский канал, вид попал в водоёмы Крыма. В дальнейшем дополнительной причиной расселения вида стал завоз молоди вместе с рыбопосадочным материалом. Так установлены факты попадания вида в пруды верхнего течения реки Молочной, а также в Бердянское водохранилище на р. Берда.

Следует отметить, что попадая в водоём, солнечный окунь интенсивно расселяется как по руслу реки, так и в притоки, при этом резко возрастает его численность. Так в первый год регистрации в р. Малый Утлюк было отмечено несколько экземпляров на улов жаберной сети. В последующие годы его численность стремительно возросла. Подобная картина наблюдалась и в р. Молочная. Стабилизация численности наблюдалась на 5–6-й год его обитания в водоёме, что характерно для инвазионных видов.

В акваториях Азовского моря солнечный окунь впервые нами обнаружен в Утлюкском лимане в 2011 г. при солёности 11.9‰. Считаем, что тенденция распространения вида в Азовском бассейне будет продолжаться

далее. Наиболее ожидаемым местом вселения может стать нижний участок р. Дон. Хотя, по последним исследованиям [Васильева, Лужняк, 2013], данный вид в регионе не отмечается. Попадание его в нижнее течение р. Дон возможно по двум коридорам – из р. Северский Донец и со стороны Таганрогского залива. На подобную тенденцию расселения солнечного окуня указывает и ряд других авторов [Вселенцы в биоразнообразии..., 2010]. Считаем, что дальнейшее самопроизвольное расселение окуня зависит от его численности в устьевых областях рек и объёма речного стока.

Выводы

1. В водоёмах региона исследований отмечено 9 чужеродных видов. Наиболее многочисленными из них являются пиленгас и карась серебряный, которые сформировали самовоспроизводящиеся популяции и активно используются рыбным промыслом. К видам, которые отмечены в бассейне недавно, необходимо отнести китайскую медаку, амурского чебачка и солнечного окуня.

2. Численность чужеродных видов рыб в исследованных акваториях зависит от многих факторов, основными среди которых являются интенсивность рыбохозяйственных мероприятий, степень трансформации гидроекосистем, интенсивность попуска воды в реки из каналов.

3. В реках региона исследований карась серебряный встречается повсеместно, что подтверждается средней частотой встреч в уловах на уровне 70%. Многолетняя динамика частоты встреч карася в уловах различных орудий лова в Азовском море демонстрирует увеличение численности вида, что чётко связано с рядом экологических факторов. В последнее десятилетие наблюдается существенное увеличение объёмов промысловых уловов и в 2012 г. он составил более 950 т.

4. Следует отметить широкое распространение пиленгаса в водоёмах северо-западной части Азовского бассейна (Восточный Сиваш, Утлюкский и Молочный лиманы), а также в малых реках региона, где он регистрируется в нижних участках. Наиболее высокая численность в данных водоёмах фиксируется в осенний период, когда пиленгас мигрирует в реки на зимовку. Промысловые уловы вида имеют существенную динамику и зависят от условий нереста.

5. Солнечный окунь является наиболее интенсивно распространяющимся видом в Азовском бассейне. С момента его первой находки вид уже расширил свой ареал в регионе и сегодня массово регистрируется в реках Малый Утлюк, Молочная, Берда, Утлюкском лимане. Попадая в водоём, солнечный окунь интенсивно расселяется как по руслу реки, так и в притоки, при этом резко возрастает его численность.

Литература

- Абраменко М.И. Экологические и биологические закономерности пространственной динамики численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе / В сб.: Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2001. С. 152–173.
- Белінг Д., Гіммельрейх К. Риби рр. Берди і Обитічної // Доповіді АН УРСР. 1940. № 10. С. 3–6.
- Білий М.Д. Ріст деяких видів риб із ставків колишньої Вінницької округи // Журнал біологічного циклу ВУАН. 1933. № 3. С. 11–135.
- Болтачев А.Р., Данилюк О.Н. Предварительный обзор ихтиофауны Казантипского природного заповедника // Труды Никитского ботанического сада. 2006. Т. 126. С. 247–257.
- Васильева Е.Д., Лужняк В.А. Рыбы бассейна Азовского моря. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. 272 с.
- Воловик С.П., Дахно В.Д. О составе ихтиофауны Азовского моря в условиях его осолонения // В сб.: Тезисы докладов научной конференции по итогам работы АзНИИРХа за 25 лет. Ростов-на-Дону, 1983. С. 21–23.
- Воловик С.П., Чихачёв А.С. Антропогенные преобразования ихтиофауны Азовского бассейна // В сб.: Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Ростов-на-Дону, 1998. С. 7–22.
- Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Чёрного морей / Под. ред. Г.Г. Матишова, А.Р. Болтачева. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. 114 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. V. Азовское море. СПб.: Гидрометеиздат, 1991. 237 с.
- Делямуре С.Л. Рыбы пресных водоёмов. Симферополь: Крым, 1966. 66 с.
- Демченко В.А. Влияние Чёрного моря на формирование ихтиофауны Азовского бассейна // В сб.: Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья. Мат. междунар. научн.-практ. конф. Тирасполь, 2001. С. 79–80.
- Демченко В.О. Динаміка видового складу риб Східного Сивашу у зв'язку з трансформацією водойми // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск "Гідроекологія". 2005. № 4 (27). С. 65–67.
- Демченко Н.А. Динаміка іхтіофауни річок північно-західного Приазов'я в ХХ ст. // Вісник Львівського національного університету ім. І. Франка. Серія біологічна. 2009. Вип. 50. С. 72–84.

- Дирипаско О.А., Демченко Н.А., Кулик П.В., Заброта Т.А. Расширение ареала солнечного окуня, *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes), на восток Украины // Вестник зоологии. 2008. 42, № 3. С. 269–273.
- Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Демьяненко К.В. Рыбы Азовского моря. Бердянск: Интер-М, 2011. 288 с.
- Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Яновский Э.Г., Демьяненко К.В. Определитель рыб Азовского моря. Бердянск: Приазовский рабочий, 2001. 109 с.
- Иванченко И.Н., Баландина Л.Г. Серебряный карась в водоёмах Азовского бассейна // В сб.: Современное состояние и перспективы рационального использования и охраны рыбного хозяйства в бассейне Азовского моря. Тез. докл. Всесоюз. конф. Ч. 1. М., 1987. С. 61–63.
- Иванченко И.Н., Лукьянов С.В. Интенсификация лова серебряного карася как резервного объекта промысла в бассейне Азовского моря // В сб.: Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна (2004–2005 гг.). Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 2006. С. 215–219.
- Карпевич А.Ф. Экологическое обоснование прогноза изменений ареалов рыб и состава ихтиофауны при осолонении Азовского моря // Труды ВНИИРО. 1955. Т. 31. Вып. 2. С. 3–84.
- Кулик П.В. К вопросу управления рыбопродуктивностью Азовского моря // Рыбное хозяйство Украины. 2001. № 5. С. 11–12.
- Курило-Кримчак А. Іхтіологічні нотатки // Український мисливець та рибалка. 1932. № 12–13.
- Лошаков А.С. Ихтиофауна рек Берды и Обиточной // Вопросы ихтиологии. 1963. Т. 3. Вып. 2 (27). С. 235–242.
- Лужняк В.А., Васильева Е.Д., Демченко В.А. Таксономическое разнообразие ихтиофауны бассейна Азовского моря в современный период // В сб.: Комплексные исследования больших морских экосистем России / Под ред. Г.Г. Матишова и др. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. С. 398–409.
- Майский В.Н. Распределение и численность рыб Азовского моря перед зарегулированием стока р. Дона // Труды ВНИРО. 1955. Т. XXXI. С. 138–163.
- Маркевич О.П., Короткий І.І. Визначник прісноводних риб УРСР. Київ: Радянська школа, 1954. 208 с.
- Мельников Г.Б., Чаплина И.А. Гидробиологическая и рыбохозяйственная характеристика малых рек Северного Приазовья в связи с современным их состоянием // В сб.: Малые водоёмы равнинных областей СССР и их использование. М.; Л., 1961. С. 336–345.
- Мельников Г.Б., Чаплина А.М. Бердянское водохранилище и мероприятия по его рыбохозяйственному использованию // В сб.: Труды зонального совещания по типологии и биологическому обоснованию рыбохозяйственного использования внутренних (пресноводных) водоёмов южной части СССР. Кишинев, 1962. С. 324–329.
- Митяй И.С., Демченко В.А., Бровченко Н.Т. Динамика ихтиофауны Молочного лимана во второй половине XX столетия // Экология моря. 2001. № 55. С. 33–37.
- Мовчан Ю.В. Перша знахідка сонячної риби, *Lepomis macrochirus* (Pisces, Centrarchidae), в басейні р. Південний Буг // Вестник зоологии. 2002. Т. 36. № 5. С. 84.
- Мовчан Ю.В., Смірнов А.І. Фауна України: Риби: Коропові: В 40 т. Київ: Наукова думка, 1983. Т. 8. Вип. 2. Ч. 2. 360 с.
- Насека А.М., Дирипаско О.А. Новые рыбы-вселенцы в водоёмах Северного

- Приазовья // Вестник зоологии. 2005. № 39 (4). С. 89–94.
- Остроумов А.А. Научные результаты экспедиции «Атманая» // Известия Императорской Академии Наук. 1897. Т. VII. № 3. С. 251–267.
- Павлов П.И. Некоторые итоги рыбохозяйственного обследования Восточного Сиваша и Молочного лимана // Вопросы ихтиологии. 1961. Т. 1. Вып. 3. С. 422–433.
- Павлов П.Й., Білько В.П. Сонячна риба в придунайських водоймах // Доповіді АН УРСР. 1962. № 11. С. 1514–1516.
- Пряхин Ю.В., Воловик С.П. Результаты акклиматизации пиленгаса в Азовском море // В сб.: Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Ростов-на-Дону, 1997. С. 204–210.
- Радионова Т.В. Материалы по ихтиофауне Утлюкского лимана Азовского моря // Учёные записки Харьковского гос. ун-та. 1936. Книга 6–7. С. 361–363.
- Световидов А.Н. Рыбы Чёрного моря. М.; Л.: Наука, 1964. 552 с.
- Сластененко Е.П. Каталог рыб Чёрного и Азовского морей // Труды Новороссийской биологической станции. 1938. Т. 2. Вып. 2. С. 109–149.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.
- Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море / Под ред. Г.Г. Матишова и др. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. 415 с.
- Тарнавський М.П. Глоса, бичкові та інші риби в промислі на Молочному лимані // Праці Інституту гідробіології. 1960. № 35. С. 165–174.
- Щербуха А.Я. Фауна України. Окунеобразные: окуневидные, губановидные, драконовидные, собачковидные, песчанковидные, лировидные, скумбриевидные. Киев: Наукова думка, 1982. 384 с.
- Янковский Б.А. О рыбохозяйственном использовании Молочного лимана // В сб.: Известия Мелитопольского отдела географического общества УССР и Запорожского областного отделения общества охраны природы УССР. Мелитополь, 1965. С. 67–80.
- Aleksandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Liashenko A., Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V. Trends of aquatic alien species invasion in Ukraine // Aquatic Invasions. The European Journal of Applied Research on Biological Invasions in Aquatic Ecosystems. 2007. Vol. 2. Issue 3. P. 215–242.

ALIEN SPECIES IN THE ICHTHYOFAUNA OF NORTH-WESTERN PART OF THE AZOV SEA BASIN

© 2015 Demchenko V.A., Demchenko N.A.

Interdepartmental Laboratory of the Azov Sea Basin Ecosystems Monitoring, Odessa branch of the
Institute of Biology of Southern Seas and Melitopol State Pedagogical University
Lenin str., 20. Zaporozhye Region, Melitopol, Ukraine demvik@mail.ru

There are nine alien species in the region of the study. The distribution and abundance of non-native fish in the reservoirs of northwestern part of the Azov Sea basin depends on the scale of the fishery activities, the degree of transformation of hydro ecosystems, water release into the rivers from irrigation canals. There are three groups of species registered according to the number indices in the waters of the basin. The first is the species the findings of which are rare in the region; the second group comprises fish, the number of which depends on fishery activities; and the third one embraces the species that are high in number and their self-reproducing populations exist.

Key words: alien species, north-western part of the Azov Sea basin, So-iuy mullet, Prussian carp, Pumpkinseed.

ПОПЫТКА РЕИНТРОДУКЦИИ МАРАЛА *CERVUS ELAPHUS SIBIRICUS* В ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2015 Кассал Б.Ю.

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

Поступила в редакцию 25.10.2012

Описан опыт реинтродукции марала *Cervus elaphus sibiricus* в Омской области. Восстановления численности, ареала и путей сезонных миграций не произошло. По территории Омской и прилегающих областей расселяются лишь отдельные особи.

Ключевые слова: Омская область, олень, реинтродукция, популяция, численность.

Введение

Искусственным расселением благородных оленей в России начали заниматься ещё в XIX в. В настоящее время этот вид восстановлен в Мордовском и Башкирском заповедниках. В регионах Центрального, Северо-Западного, Приволжского федеральных округов в результате многолетних работ по акклиматизации (реакклиматизации) численность благородного оленя в настоящее время составляет порядка 12.0 тыс. особей. Лимитирующим фактором для широкого распространения оленей является высота снежного покрова. На территории Владимирской, Московской, Смоленской, Тверской, Ярославской, Нижегородской, Саратовской, Самарской и других областей, где средняя продолжительность залегания снежного покрова составляет 120–160 дней, при глубине снега выше 40 см олени существуют, в основном, за счёт зимней подкормки. Вследствие этого, в этих областях, особенно в зимнее время, размещение благородных оленей приурочено, в основном, к территориям охотхозяйств; в Московской области они обитают в охотхозяйствах 13 районов, в остальных областях, как правило, в охотхозяйствах 4–6 районов.

Послепромысловая численность благородного оленя в России в 2008–2010 гг. составляла 180–190 тыс. особей [Федосеенко, 1980; Данилкин, 2002; Состояние..., 2011].

В прошлом марал (*Cervus elaphus sibiricus*) был обитателем Среднего Прииртышья, но в историческое время вымер, и во 2-й половине XX в. был реинтродуцирован в единственном охотничьем хозяйстве Омской области, откуда расселялся по всей территории. Однако результаты реинтродукции марала в Среднем Прииртышье до настоящего времени в полном объеме не исследовались.

Целью исследования стало выявление особенностей интродукции марала на территории Омской области. Были поставлены следующие задачи.

1. Выявить качество и динамику процесса реинтродукции марала на территории Омской области.

2. Дать оценку процессов восстановления популяции марала в масштабах исторического ареала.

Методами работы стали полевые исследования, библиографическое исследование, вербальный, статистико-математический, графический, картографический анализ полученных в процессе наблюдений и имеющихся

архивных данных и их интерпретация с современных экологических позиций.

Полевые исследования на территории Омской области проводились в ходе комплексных экологических экспедиций, организованных и финансируемых Омским областным клубом натуралистов «Птичья Гавань» (1987–2002, 2011–2012 гг.), Омским отделением Русского географического общества, Омским отделением РосГео и ФГУ ТФИ ПРиООС МПР России по Омской области (2003–2006 гг.), в том числе совместно с правительством Омской области (2007–2010 гг.), в Саргатском, Крутинском, Большереченском, Тарском, Седельниковском, Муромцевском, Горьковском, Нижнеомском районах Омской области. Были использованы кадастровые данные учётов численности марала сотрудниками Управления охотничьего хозяйства Омской области [Кадастр..., 2001], в качестве дополнительной информации привлекались материалы локальных учётов на площадках и на концентрациях.

Основным местом работы стало спецохотхозяйство «Бобровская дача», общая площадь охотничьих угодий в которой составляет более 39 тыс. га. Они протянулись от бывших деревень Казаевка и Каргачи на западе до Кошкуля на востоке, северная граница проходит километрах в 10 за Мартюшево в сторону Васисса. Два воспроизводственных участка занимают около 11 тыс. га. Один из них – на юге, на левобережье Уя, между деревнями Щелкановка и Ермаковка. Здесь произрастают кедр, сосна, ель, осина, лиственница, пихта и береза.

В результате проведенных исследований установлено следующее.

На территории Среднего Прииртышья в пределах современной Омской области марал известен с плейстоцена, будучи представлен в сборах несколькими фрагментами оснований роговых отростков и черепов, а также костями конечностей и

челюстью молодой особи (в возрасте около 1 года). Остатки разнородны по степени сохранности, что не даёт возможности однозначно признать их относящимися к той или иной эпохе [Бондарев, Кассал, 2004, 2005, 2009, 2010; Реестр палеонтологических..., 2007, 2008, 2009; Кассал, 2010а, 2010б]. При этом из числа собираемых на бечевниках Иртыша в Омской области костных остатков 4% принадлежат представителям сем. Оленьи – Cervidae, в том числе *Cervus sp.* (с большой вероятностью – маралу, благородному оленю – *C. cervus*) – $\frac{3}{4}$ из них, т. е. более, чем оленю северному, косуле, лосю европейскому и др. [Бондарев и др., 2006, 2009; Ефимов и др., 2009].

До наступления средневекового похолодания в Сибири маралы населяли всю лесостепную зону Среднего Прииртышья при том, что людское население здесь было чрезвычайно малочисленно, и противостоять приходилось лишь прессу хищничества со стороны волков и других хищников (медведь бурый, рысь, россомаха), тоже относительно немногочисленных.

В описаниях Тарского уезда XVII–XVIII вв. подробно перечисляются различные звери, в том числе живущие ... на болотах «олени». Об оленях записано, что они «легки, скоробежны и боязливы» [Земля..., 2002]. В Средневековье в Прииртышье на маралов устраивались коллективные загонные охоты, а рогачи-быки были желанным трофеем монгольских, джунгарских князей и местных татарских и остяцко-вогульских князьков и сибирских ханов, – особенно почётным было уложить зверя единственной стрелой, направленной прямо в сердце. Поэтому ко времени завоевания русскими Сибири лишь единичные маралы сохранялись в лесостепной зоне Среднего Прииртышья. Русские охотники за пушниной активно включились в процесс истребления животных Сибири. Уже к концу XVII в. в официальных отчётах воевод признавалось, что «по

умножению жителей умножаются и промышленники, а от этого приметно уменьшается и число зверей, богатство того края составляющих» [Земля..., 2002].

В обзоре животного мира Среднего Прииртышья И.Я. Словцовым [1881] указывается, что «...В настоящее время маралы не обитают, но рассказы старожилов свидетельствуют, что ещё недавно маралы паслись вместе с косулями. Киргизы выделывают из их шкуры замшу, употребляют для сбруи. Рога иногда продаются ташкентцам, но большей частью бросают. Охота на марала производится тремя способами: с собаками, скрадом и на дудку. Лучшим временем для охоты считается осень, когда преимущественно и охотятся с собаками. ... Собаки держат зверя в засаде до выстрела. Иногда зверь, завидя охотника, бросается на собак, топчет их и бежит далее. Охота скрадом требует большой опытности: выследив тропу, опытный охотник определяет, где находится марал, но требуется много времени, чтобы обойти зверя. Такие поиски, или обхаживания, продолжаются иногда по несколько дней; случается, что зверь пропадет бесследно. Осторожное животное пользуется всякой оплошностью охотника. Показалась голова марала – выцеливать его не приходится: он тотчас заметит опасность, и охотнику придется снова отыскивать зверя с прежними трудностями. Обыкновенно маралы выбирают места, поросшие лесом и с той, и другой стороны защищённые. Охота на дудку употребляется нечасто, с ней можно охотиться только в конце августа, перед и во время брачной жизни животного. ... Животное обыкновенно ранее узнает обман, чем охотник заметит его, поэтому охота на дудку требует большого терпения» [Словцов, 1881].

«А.Ф. Миддендорфу при его путешествии в Барабинскую степь рассказывали на месте, что маралы бывали здесь 25 лет назад. А.Ф. Миддендорф предполагал, и

совершенно правильно, что распространение оленя на Урале смыкалось через лесостепи с областью, занятой этим видом на Алтае» [Формозов, 1946]. Подтверждение [Миддендорф, 1869] можно найти у П.И. Рычкова [1762]: «Марал — зверь степной, во всем подобен лосю, токмо менее. В Сибирской стороне находится между горами и киргиз-кайсаки довольно их стреляют и потребляют в пищу». А.Н. Формозов [1946] сообщает: «Как далеко заходил марал здесь на север, мне установить не удалось...».

Таким образом, марал на территории Среднего Прииртышья исчез в конце XVII – начале XVIII в. из-за длительного средневекового похолодания, поставившего местную популяцию на грань выживания, что было усугублено действием комплекса антропогенных факторов: ростом людского населения, усилением фактора беспокойства, усилением пресса охоты. Предположительно, в это же время началось и увеличение числа волков, обусловленное изменением климата в Западной Сибири, и усиление действия на популяцию марала пресса хищничества.

Попытка акклиматизации марала на территории Омской области была предпринята в первой половине 1980-х гг. без предварительного научно обоснованного обследования угодий. Марала заселяли не как экзотическую дичь, а для формирования пантового оленеводства с целью получения пантокрина.

Для этого в 1983 г. на воспроизводственный участок спецохотхозяйства «Бобровская дача» из двух оленеводческих совхозов Чарышского района Алтайского края завезли 40 маралов. Транспортировка осуществлялась по железной дороге и на машинах-скотовозах в течение месяца. Акклиматизацию маралов проводили у д. Щелкановка (в бассейне р. Уй, в излучине одной из стариц), где было выпущено 40 маралов (20 самцов и 20 самок), из которых 36 особей

молодняка и 4 старых быка [Кадастр..., 2001]. Для них специально огородили сеткой небольшой участок лесного массива, подготовив так называемую вольеру, – малый загон в излучине старицы. Потом на большом участке диаметром 6 км, где из 26 кормушек осуществлялась подкормка овсом, сеном, овощами, были уложены бетонные плиты для стесывания копыт. Зимой от кормушки к кормушке расчищалась дорога, чтобы животные могли к ним подходить. При этом сохранялась реальная опасность заражения маралов возбудителями инвазионных и инфекционных заболеваний от местных животных, поэтому эпизодически проводились их исследования на бруцеллез и туберкулез с получением отрицательных результатов; инвазионное состояние животных оставалось неизвестным.

Вследствие перенесенного в дороге длительного стресса и трудностей с адаптацией к новому месту обитания численность завезённого поголовья сократилась, и уже в начале 1984 г. стали считать, что было завезено сначала 37 [Сидоров и др., 2012], а затем – всего 30 маралов [Солодкина, Петрова, 2012]. Новосибирский заводчик маралов П.С. Оверко вспоминает о горьком опыте одомашнивания маралов в Омской области, где они погибли: «...Разбились. Нужно правильно сделать сетки, иначе маралу захочется воли и он начнет биться в сетку, разобьёт нос, морду. У омичей был случай: начался рост пантов, они очень мягкие, нежные, а маралы бились о стенку и разбили себе панты. Пришлось часть животных уничтожить. Приручение – очень сложный процесс, хотя некоторые считают, что это просто» [Лаврова, 2006]. Маралы постоянно пытались уйти из загона, бросаясь на сетку и пробуя её на прочность; некоторым удавалось уйти, и их либо возвращали в загон, либо они быстро гибли от волков и браконьеров. Привыкание маралов к новому месту

обитания шло трудно, но к осени 1984 г. сформировалось два стада со своими лидерами и сублидерами среди самок и 2–3 замыкающими самцами – производителями в каждом.

В 1984 г., на следующий год после появления маралов в спецохотхозяйстве «Бобровская дача» Тарского района, была произведена первая срезка пантов со всех четырёх пятилетних самцов. Для обеспечения мероприятия был приглашен директор ЦНИЛ пантового оленеводства В.С. Галкин. Но соблюсти технологию заготовки пантов не удалось, поэтому всё ограничилось изготовлением на их основе спиртовой настойки; в последующем от идеи пантового хозяйства отказались из-за высокой трудоемкости, и маралов стали позиционировать только как охотничий объект обогащения фауны Омской области. Следует отметить, что в многолетней практике Омского областного ООиР с 1970-х гг. положительное впечатление о работе достигалось не столько результатами биотехнических мероприятий в охотничьих угодьях и борьбой с браконьерством, сколько интродукцией и реинтродукцией животных различных видов, далеко не всегда обоснованными с биологической и хозяйственной позиций.

Как сообщалось в охотоведческом издании [Кадастр..., 2001], «с 1986–1987 гг. старые быки начали погибать в основном во время гона от подросших молодых животных». Однако известно, что в неволе срок жизни марала составляет два десятка лет, и возраст 7–8 лет – это начало физического расцвета самцов, середина их жизни. Очевидно, что выбракованные в месте приобретения и завезённые в Омскую область особи были не просто ослаблены, а изнурены трудной акклиматизацией, потому и стали гибнуть в турнирных поединках с трёх-четырёхлетними самцами.

В 1986 г. у маралов появился первый приплод – 16 телят; не все из них выжили. В последующем стадо

пополнялось и за счёт появления молодняка, и за счёт привоза новых животных: в 1986 г. из Чарышского района Алтайского края дополнительно было завезено ещё 6 маралов – самцов, из числа выбракованных производителей. Один из них погиб сразу после доставки в «Бобровскую дачу».

Данные о реинтродукции марала в Омскую область сразу вошли во всесоюзные сводки. Но в оценке результативности акклиматизации охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР М.П. Павловым [1999] приводились ошибочные сведения о выпуске в 1981 и 1985 гг. в Омской области 65 маралов из Алтайского мараловодческого совхоза.

До 1987 г. маралов содержали только в вольере, где постоянно проводили подкормку животных, для чего на кормовых полях высевали овёс и горох, ежегодно в зимний период использовали около 15–20 тонн овса и до 15 тонн сена, до 5000 березовых веников. Поэтому из вольера убегали немногие особи, обрекая себя на полуголодное существование. В 1987 г., из-за трудностей в обеспечении кормами и обилия гнуса, от которого маралы не получали никакой защиты, их выпустили из вольера. Первые годы после выпуска маралы держались на ограниченном лесном участке, в диаметре 30–40 км [Кадастр..., 2001], но затем сведения о встречах с маралами стали поступать из прилегающих к Тарскому муниципальных районов и с других территорий. Отмечались единичные заходы маралов на территорию Новосибирской области: в августе 1984 г. была встречена самка марала в районе с. Егорьевское; в 1986 и 1990 гг. около брошенной деревни Полдневой Маслянинского муниципального района отмечались самцы марала. Встречи животных были и в июле – октябре в 1990, 1997, 1998 гг. в Кыштовском муниципальном районе в окрестностях сел Воскресенка, Паганай. С 1995 по

1996 г. маралов встречали в районе сел Селикля и Тимофеевка Венгеровского муниципального района [Кирюхин, 2008]. На это время приходится первая волна расселения маралов по территории Среднего Прииртышья.

В 1992 г. из-за хищничества волков численность маралов в окрестностях спецохотхозяйства сократилась с 42 до 13 особей [Солодкина, Петрова, 2012]. Вследствие того, что зимние маршрутные учёты численности марала сотрудниками Управления охотничьего хозяйства Омской области проводились на территориях с высокой концентрацией маралов, большое количество следов предполагало большое количество особей. Однако опросы егерей и охотоведов давали примерно вдвое меньшие показатели численности маралов. Этим объясняется несовпадение данных о численности марала на территории Омской области за ряд лет (рис. 1).

По данным зимних маршрутных учётов, в 1994 г. стадо маралов в Прииртышье насчитывало более двухсот особей, что не соответствовало действительности: опрос работников спецохотхозяйства показывал на существование 56 особей, не считая тех единичных маралов, которые разбрелись с ограниченной территории «Бобровской дачи». По данным Омского областного управления охотничьего хозяйства, в 1996 г. только на территории Тарского муниципального района в урочище «Бобровская дача» были отмечены 40 маралов.

До середины 1990-х гг. на воспроизводственном участке спецохотхозяйства «Бобровская дача» решением облисполкома, по согласованию с лесхозами, была полностью запрещена рубка леса. Продлить этот договор представители лесного хозяйства не пожелали, но в течение последующего десятилетия дирекции спецохотхозяйства удавалось локализовать рубки, не позволяя им стать массовыми. Благодаря

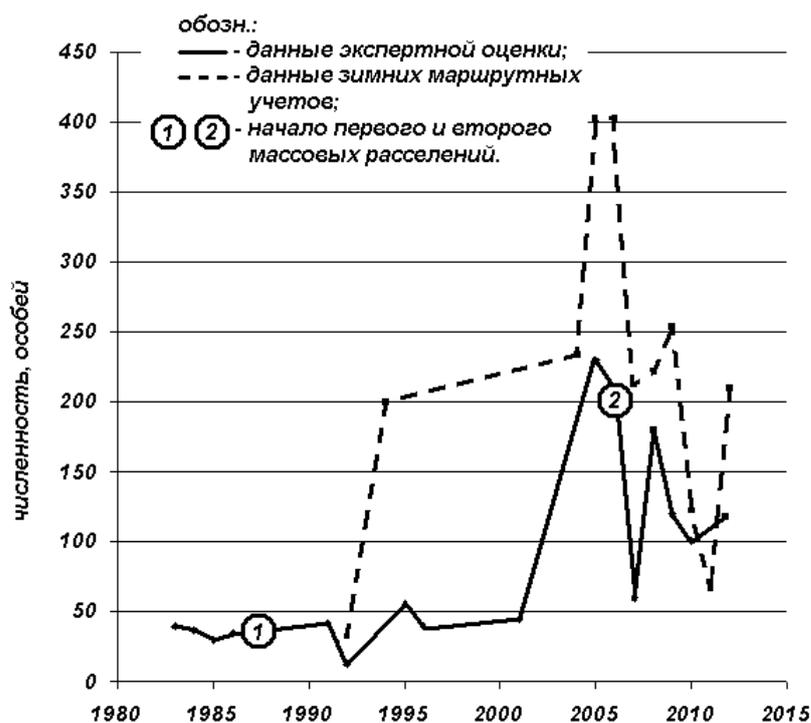


Рис. 1. Изменение численности марала на территории Омской области в 1983–2011 гг.

сохранению среды обитания в месте реинтродукции в начале 2000-х гг. численность маралов стала увеличиваться, хотя и неравномерными темпами. Однако в список млекопитающих Омской области марал не был включен из-за преждевременности определения результатов его акклиматизации [Богданов и др., 1998].

В 2004 г. численность марала в Омской области достигла 233 особей, и на него была открыта охота, предполагающая санитарный отстрел трёх выбраковываемых самцов, которых убили только на следующий год с имитацией «княжеской охоты». В 2005 г. численность маралов составила 402 особи по данным зимних маршрутных учётов, и 210 особей – по данным опроса егерей и охотоведов.

В 2008 гг. началась вырубка леса в непосредственной близости от воспроизводственного участка спецохотхозяйства [Солодкина, Петрова, 2012], и из-за возросшего фактора беспокойства численность маралов в «Бобровской даче» уменьшилась вследствие отселения части особей прочь. Численность марала в области определялась в 294

особи, с плотностью населения в лесу Тарского муниципального района 0.04 особи/тыс.га [Сидоров и др., 2012]. К этому времени сформировалась вторая волна расселения маралов из Тарского муниципального района. Сообщения о встречах одиночных маралов и небольших групп по 3–5 особей стали поступать из Знаменского, Усть-Ишимского, Колосовского, Большеуковского и Большереченского, но более всего – из Седельниковского и Муромцевского муниципальных районов. В это же время стали регистрироваться заходы маралов на территорию Тюменской области; в окрестностях с. Москвинки Новосибирской области был встречен самец марала. В августе 2009 г. самка марала была обнаружена даже в Русско-Полянском районе Омской области на границе с Казахстаном [Сидоров и др., 2012] (рис. 2).

Несмотря на экологически неудачный выбор места вселения маралов на территорию Омской области, в зону с высоким снежным покровом, обрекающим их на полную зависимость от подкормки уже в конце 1-й половины зимнего периода и до весны, стихийное расселение отдельных

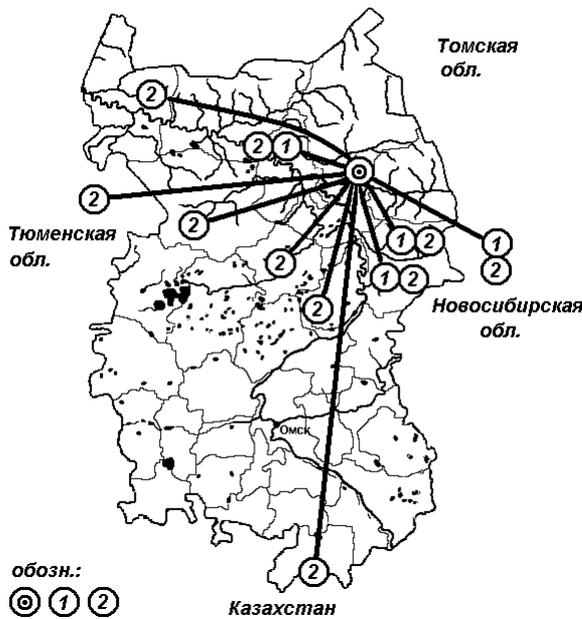


Рис. 2. Места расселения маралов на территории Омской и соседних областей в 1983–2012 гг.: из места вселения © на территорию спецохотхозяйства «Бобровская дача» – в места обнаружения особей при расселении первой ① волны 1984–1998 гг. и второй ② волны 2008–2012 гг.

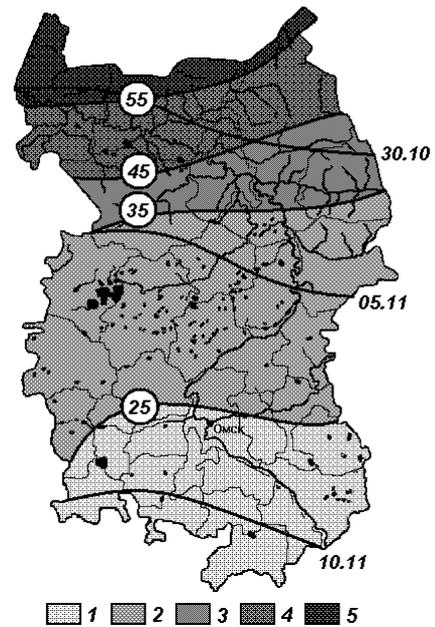


Рис. 3. Высота снежного покрова на территории Омской области (средне многолетние данные), по [Атлас..., 1996]: 1 – менее 25 см; 2 – 25...35 см; 3 – 35...45 см; 4 – 45...55 см; 5 – 55 см и более; справа указаны средние даты образования устойчивого снежного покрова в зимний период; в кружках – значения пограничного распределения величин.

особей первой волны (1983–1998 г.) происходило не только на юго-восток, в зону с меньшей высотой снежного покрова, но и на северо-запад, где снежный покров высок (рис. 3). Аналогичное явление наблюдалось и при расселении отдельных маралов второй волны (2008–2012 гг.), хотя большая часть животных направлялась на юг, юго-запад и юго-восток. Установить взаимосвязи векторов расселения маралов и глубины снежного покрова в зимний период на территории Омской области экспертным и статистическим методами не удалось; вероятнее всего, расселение маралов происходило в весенне-летний период.

Следует отметить, что большая часть маралов все-таки оставалась на месте, на территории спецохотхозяйства «Бобровская дача» и в его ближайших окрестностях, регулярно приходя на

воспроизводственный участок, где была постоянная подкормка. «Устойчивое ядро популяции в количестве 130 особей сохраняется в районе выпуска у д. Щелкановка в бассейне р. Уй» [Сидоров и др., 2012]. Скудность большей части стада маралов на ограниченной территории создавала проблемы с правильным определением результатов их зимнего маршрутного учёта: «Полторы сотни маралов на локальном участке натаптывали столько следов, что по формуле Формозова их получалось несколько сотен особей» [проф. Г.Н. Сидоров, устное сообщение]. По данным зимних маршрутных учётов, в 2008 г. стадо маралов в Прииртышье насчитывало 222 особи, тогда как опрос работников Омского областного управления охотничьего хозяйства показывал 190 особей; в 2009 г. – 253 и 120 особей, соответственно.

Суровые условия зимы 2009/2010 гг. отрицательно отразились на численности маралов. К весне 2010 г. в Тарском муниципальном районе осталось 122 марала, при плотности населения 0.08 особей/10 км². Непосредственно на территории охотхозяйства «Бобровская дача» плотность популяции марала достигла 2.65 особей/10 км² [Сидоров и др., 2012]. В настоящее время марал постоянно обитает только в одном спецохотхозяйстве Тарского муниципального района – в «Бобровской даче». «Точечный» характер обитания и интерполяция на площадь охотугодий района являются причиной значительного завышения расчётных численностей по зимним маршрутным учётам, которые в 2009–2010 гг. составили порядка 0.8 тыс. особей. По оценке региональных специалистов, численность марала в Омской области не превышает 0.12 тыс. особей» [Мошева, 2011]. Не удаётся отследить ожидаемый подъём численности популяции, характерный для реинтродуцентов в осваиваемом местообитании, с последующим спадом и сформировавшейся цикличностью подъёмов-спадов численности. Как не удаётся выявить формирования путей сезонных миграций марала по территории Среднего Прииртышья. Это свидетельствует о том, что за 30 лет (с 1983 по 2012 г.) полной акклиматизации маралов не произошло, и они остаются в полной зависимости от подкормки и защиты от хищников в локальном местообитании.

Известно, что «...практика акклиматизации благородных оленей в местностях с продолжительным и глубоким снежным покровом показала бесперспективность этого мероприятия. В тоже время содержание их в охотничьих хозяйствах при подкормке и охране может способствовать повышению мясной продуктивности угодий» [Чесноков, 1989]. В условиях Западной Сибири природа отводит самцам после гона для восстановления

сил перед зимовкой очень мало времени, поэтому без помощи человека маралы в Среднем Прииртышье обойтись не могут – им необходима высококалорийная подкормка. Поэтому возможность вольной жизни маралов на территории Омской области весьма сомнительна. Распространение животных на территории области ограничивает отсутствие основных кормов во второй половине зимнего периода, глубокие снега и экстремально низкие зимние температуры. Сезонное распределение зависит не только от обеспеченности угодий кормами, но в большей степени и от характера снегового покрова. В летний период лимитирующим фактором является обилие кровососущих насекомых. Среди причин гибели маралов большое значение имеют хищники (волки и одичавшие собаки-парии) и браконьерство. Хорошо известно, что популяции марала очень отзывчивы на ограничение их прямого преследования. Кроме того, установлено, что, при выдаче лицензий на добычу в объеме 3–5% от поголовья, браконьерский отстрел бывает выше в 2–3 до 10 раз. К количеству добытых животных необходимо прибавить около 20% смертельно травмированных подранков [Состояние..., 2011].

Европейский благородный олень *Cervis elaphus* рекомендован к охране Бернской конвенцией 1979 г. [Присяжнюк и др., 2004]. Однако к настоящему времени он внесен только в Красную книгу Новосибирской области со статусом IV категория (недостаток сведений не позволяет уверенно оценить состояние популяции) [Присяжнюк и др., 2004; Кирюхин, 2008]. На территории Омской области марал остается полудомашним животным, разводимым в качестве восстанавливаемого вида. Старые и больные особи в настоящее время являются объектом выборочной санитарной охоты на ограниченной территории спецохотхозяйства «Бобровская дача».

Выводы

1. Реинтродукция марала *Cervus elaphus sibiricus*, предпринятая в 1983–1986 гг. на территории Омской области, не привела к восстановлению его численности и ареала: марал остается полудомашним животным.
2. Расселение отдельных особей марала по территории Омской и прилегающих областей происходило двумя популяционными волнами: в 1983–1998 г., после побегов и выпуска из вольера, и в 2008–2012 гг., после вырубке леса непосредственно возле воспроизводственного участка спецохотхозяйства «Бобровская дача». Векторы их расселения в Омской области не были обусловлены высотой снежного покрова в зимний период.

Литература

- Атлас Омской области / Под. ред. Н.А. Калининко. М., 1997. 56 с.
- Богданов И.И., Малькова М.Г., Сидоров Г.Н. Млекопитающие Омской области: Учебное пособие. Омск: Изд-во ОмГПУ, 1998. 88 с.
- Бондарев А.А., Кассал Б.Ю. Териофауна и природные комплексы плейстоцена Верхнеомской палеодолины // Труды зоологической комиссии ОРО РГО. Ежегодник. Вып. 1: Межвуз. сб. науч. тр. / Под ред. Б.Ю. Кассала. Омск, 2004. С. 149–158.
- Бондарев А.А., Кассал Б.Ю. Плейстоценовая териофауна Крутинского района Омской области // Естественные науки и экология: Ежегодник. Вып.9: Межвуз. сб. науч. тр. Омск: ОмГПУ, 2005. С. 91–97.
- Бондарев А.А., Кассал Б.Ю. История и перспективы развития териофауны Среднего Прииртышья // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009 (июнь). №6 (100). С. 86–88.
- Бондарев А.А., Кассал Б.Ю. Основные тенденции развития фауны крупных млекопитающих в неоплейстоцене Среднего Прииртышья // Проблемы экологии: Чтения памяти проф. М.М. Кожова: Тез. докл. международ. науч. конф. и международ. шк. для мол. ученых (Иркутск, 20–25 сентября 2010 г.) Иркутск: Изд-во Иркутского гос.ун-та, 2010. С. 125.
- Бондарев А.А., Жителев Р.А., Ефимов С.И., Кассал Б.Ю. Крупные млекопитающие плейстоцена Среднего Прииртышья // Омская биологическая школа. Ежегодник. Вып.3: Межвуз. сб. науч. тр. / Под ред. Б.Ю. Кассала. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2006. С. 109–121.
- Бондарев А.А., Кассал Б.Ю., Жителев Р.А. Региональная специфика формирования палеонтологической коллекции Горьковского краеведческого музея // Материалы краеведческих чтений им. К.П. Лавриновича, 2007–2008 гг. Калачинск, 2009. С. 463–474.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных территорий: Олени (Cervidae). М.: ГЕОС, 2002. 552 с.
- Ефимов С.И., Бондарев А.А., Жителев Р.А., Кассал Б.Ю. Млекопитающие плейстоцена Тарского района Омской области // Особенности экологии Среднего Прииртышья (Тарский район Омской области) / Под общ. ред. Е.С. Березиной. Омск: ПЦ КАН, 2009. С. 396–413.
- Земля, на которой мы живем. Природа и природопользование Омского Прииртышья / Под ред. В.Н. Русакова. Омск, 2002. 576 с.
- Кадастр охотничье-промысловых видов животных Омской области / Сост. В.С. Крючков, Г.Н. Сидоров, Э.В. Кузнецов, Н.Г. Дубинина. Новосибирск: Зап.-Сиб. филиал ВНИИОЗ, 2001. 195 с.
- Кассал Б.Ю. Животные Омской области: биологическое многообразие. Монография. Омск: Изд-во АМФОРА, 2010а. 574 с.
- Кассал Б.Ю. Парнокопытные // Энциклопедия Омской области: В 2 т. Т. 2. М–Я / Под общей ред. В.Н. Русакова. Омск: Кн. изд-во, 2010б. С. 181.

- Кирюхин С.Т. Марал // Красная книга Новосибирской области / Департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Новосибирской области. 2-е изд. Новосибирск: Арта, 2008. С. 155–156.
- Лаврова З. Укротитель маралов // Ведомости Законодательного собрания Новосибирской области №810 от 28.07.2006 // (<http://vedomosti.sfo>). Проверено 20.10.2012 г.
- Миддендорф А.Ф. Путешествие на Север и Восток Сибири: Север и Восток Сибири в естественно-историческом отношении. Ч. 2, отд. 5: Сибирская фауна. СПб.: Типография Императорской Академии наук, 1869. 280 с.
- Мошева Т.С. Благородный олень // Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). М.: Физическая культура, 2011. Выпуск 9. С. 10.
- Павлов М.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Копытные. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1999. 666 с.
- Присяжнюк В.Е., Назырова Р.И., Морозов В.В. и др. Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. Ч.1. Позвоночные животные. М.: ВНИИ охраны природы, 2004. 303 с.
- Реестр палеонтологических экспонатов Муромцевского краеведческого музея / Авторы-составители: А.А. Бондарев, Р.А. Жителев, Б.Ю. Кассал. Омск: Первопечатник, 2007. 32 с.
- Реестр палеонтологических экспонатов Большереченского краеведческого музея / Авторы-составители: А.А. Бондарев, Р.А. Жителев, Б.Ю. Кассал. Омск: Первопечатник, 2008. 32 с.
- Реестр палеонтологических экспонатов Тарского краеведческого музея / Авторы-составители: А.А. Бондарев, Б.Ю. Кассал. Омск: Первопечатник, 2009. 36 с.
- Рычков П.И. Топография Оренбургская. В 2 т. Т. 2. СПб., 1762. 370 с.
- Сидоров Г.Н., Мишкин Б.И., Путин А.В., Фролов К.В., Комаров А.А. Современное состояние численности лицензируемых видов охотничьих животных на территории Омской области // Естественные науки и экология. Ежегодник. Вып. 16: Межвуз. сб. науч. тр. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2012. С. 97–106.
- Словцов И.Я. Путевые заметки во время поездки в Кокчетавский уезд Акмолинской области в 1787 г. Зоогеографический очерк степного пространства между Омском, Петропавловском, Акмолинском и Атбасаром // Известия Зап.-Сиб. отд-ния ИРГО. Омск, 1881. Т. 3. С. 1–152.
- Солодкина Т.И., Петрова Т.А. Численность кабанов и маралов в «Бобровской даче» // Социально-экономическое развитие и историко-культурное наследие Тарского Прииртышья: Матер. VI регион. науч.-практ. конф., посвящ. 120-летию со дня рожд. А.В. Ваганова (г. Тара, 1–2 марта 2012 г.). Омск: ООО «Амфора», 2012. С. 263–265.
- Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). Вып. 9. М.: Физическая культура, 2011. 219 с.
- Федосенко А.К. Марал: экология, поведение, хозяйственное значение. Алма-Ата: Наука, 1980. 200 с.
- Формозов А.Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во МОИП, 1946. 153 с.
- Чесноков Н.И. Акклиматизация диких животных // Природа. 1989. №4. С. 59–68.

EXPERIENCE OF REINTRODUCTION OF SIBERIAN RED DEER *CERVUS ELAPHUS* *SIBIRICUS* IN OMSK REGION

© 2015 Kassal B.Yu.

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

The experience of reintroduction of Siberian red deer *Cervus elaphus sibiricus* in the Omskaya oblast is described. Restoration of populations, area and seasonal migratory routes has not happened. On the territory of Omskaya and adjacent oblasts only a few individuals are settling.

Key words: Omskaya oblast, red deer, reintroduction, population, number.

ТРАНСФОРМАЦИЯ ТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ОЧАГЕ ИНВАЗИИ ПОЛИГРАФА УССУРИЙСКОГО *POLYGRAPHUS PROXIMUS* BLANDFORD (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, SCOLYTINAE) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2015 Кривец С.А., Бисирова Э.М., Керчев И.А.,
Пац Е.Н., Чернова Н.А.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
Томск 634021, Академический проспект, 10/3, krivec@inbox.ru

Поступила в редакцию 14.09.2013

Оценена роль полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. – инвазионного короеда дальневосточного происхождения – в трансформации темнохвойных экосистем в равнинной части Западной Сибири. Показано, что в настоящее время полиграф уссурийский выступает одним из основных факторов деградации пихтовых лесов и разнообразных изменений в их экосистемах. Последствиями размножения инвайдера в пихтовых лесах региона являются массовое усыхание древостоев, снижение численности и ухудшение жизненного состояния хвойного подроста, существенные изменения в видовом составе и структуре живого напочвенного покрова и ксилофильной энтомофауны.

Ключевые слова: полиграф уссурийский, очаг инвазии, трансформация экосистем, Западная Сибирь.

Введение

Полиграф уссурийский (пихтовый) *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 – инвазионный короед дальневосточного происхождения, являющийся в настоящее время одним из основных в комплексе факторов современного широкомасштабного усыхания сибирских пихтовых лесов. Естественный ареал *P. proximus* охватывает Японию, Корейский полуостров, восток Китая и российский Дальний Восток, в том числе Хабаровский и Приморский края, Сахалин и Курильские острова [Криволуцкая, 1996]. В первичном ареале полиграф уссурийский – обычный вид стволовых дендрофагов, в основном питающийся на дальневосточных видах пихты.

Исследования, позволившие обнаружить полиграфа в лесах Южной Сибири в 2008–2010 гг., дают основание предполагать в качестве основного

инвазионного коридора, соединяющего регион-донор (Хабаровский край) с регионами-реципиентами, Транссибирскую магистраль [Баранчиков, 2010; Баранчиков, Кривец, 2010]. Вдоль неё короед, завезённый, по-видимому, в последние десятилетия XX в. на неокорённых вагонных стойках из дальневосточной древесины, вначале заселил пихтовые леса в Красноярском крае и Кемеровской области. Недавнее «открытие» этого вида на территории Южной Сибири и признание его ведущей роли в формировании очагов массового размножения стволовых насекомых в темнохвойных лесах сразу в нескольких регионах [Баранчиков и др., 2011а, б] – запоздалое свидетельство скрыто протекающей в течение последних десятилетий инвазии *P. proximus* в новые местообитания, которая в последние годы приобрела характер взрывной экспансии.

Выявленный к настоящему времени ареал *P. proximus* в Сибири охватывает территорию с крайними точками местонахождений инвайдера 51°48'–58°23' северной широты и 83°55'–92°44' восточной долготы. Очаги массового размножения полиграфа и повреждённые им древостои пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. обнаружены в подзонах южной тайги и подтайги Западно-Сибирской равнины (Томская область), в Присалаирье (Новосибирская область), в южнотаёжных, подтаёжных и горнотаёжных лесах Красноярского края, на значительной части Кемеровской области, в отдельных районах Алтайского края, Республик Алтай и Хакасия.

Очаги массового размножения полиграфа формируются как в эксплуатационных лесах, так и в защитных лесах разного назначения (водоохранных, вблизи населённых пунктов, на особо охраняемых природных объектах). Повреждение пихты полиграфом обнаружено в заповеднике «Столбы» в Красноярском крае, в нескольких заказниках в Томской области (Ларинском ландшафтном, Калтайском зоологическом, Южно-таёжном ботаническом), в Залесовском заказнике в Алтайском крае [Баранчиков и др., 2011a]. Пока нет сведений о его распространении на других ООПТ, значительную площадь которых занимают пихтовые леса (заповедник «Кузнецкий Алатау» и Шорский национальный парк в Кемеровской области, Тигирекский заповедник в Алтайском крае, Алтайский биосферный заповедник и др.), но, очевидно, это вопрос времени.

Первые острые впечатления о беспрецедентных масштабах деградации сибирских темнохвойных экосистем вследствие массового размножения *P. proximus* даже выразились в высказываниях «об угрозе существования пихтовых лесов страны, а, возможно, и существования пихты

сибирской как вида» [Гниненко, 2012]. По предварительной оценке, ежегодный экономический ущерб от потери древесины в повреждённых полиграфом лесах составит 150 млн рублей [Гниненко, Клюкин, 2011]. Утрата же их средообразующих, защитных и социальных функций, возможностей комплексного использования в настоящее время совершенно не поддаётся количественной оценке из-за отсутствия соответствующих методик и достоверных данных.

Инвазия полиграфа уссурийского – уникальное явление для сибирской тайги – будет иметь не только экономические, но и экологические последствия. Описанные в литературе экологические эффекты, вызванные различными агрессивными чужеродными видами насекомых в лесных экосистемах, многообразны. Они проявляются в снижении естественного биологического разнообразия, продуктивности лесов, изменении состава и структуры древесного и подчинённых ярусов, микроклимата, светового и гидрологического режимов в повреждённых лесах, консортивных связей, пищевых цепей и сетей, биогеохимических циклов, переносе патогенов растений, влиянии на сукцессии и локальные смены растительных сообществ [Элтон, 1960; Biological invasions..., 2002; Lovett et al., 2002, 2006; Kenis, Péré, 2006; Kenis et al., 2008; Moser et al., 2009; Økland et al., 2011; Баранчиков, 2012; Baranchikov et al., 2012]. Все эти эффекты, несомненно, свойственны и инвазии полиграфа уссурийского как типичного представителя группы видов-трансформеров, которые активно внедряются в естественные и полуестественные сообщества, изменяют облик экосистем, выступают в качестве эдификаторов и доминантов, образуя очаги массового размножения, вытесняют аборигенные виды и занимают их экологические ниши [Richardson et al., 2000].

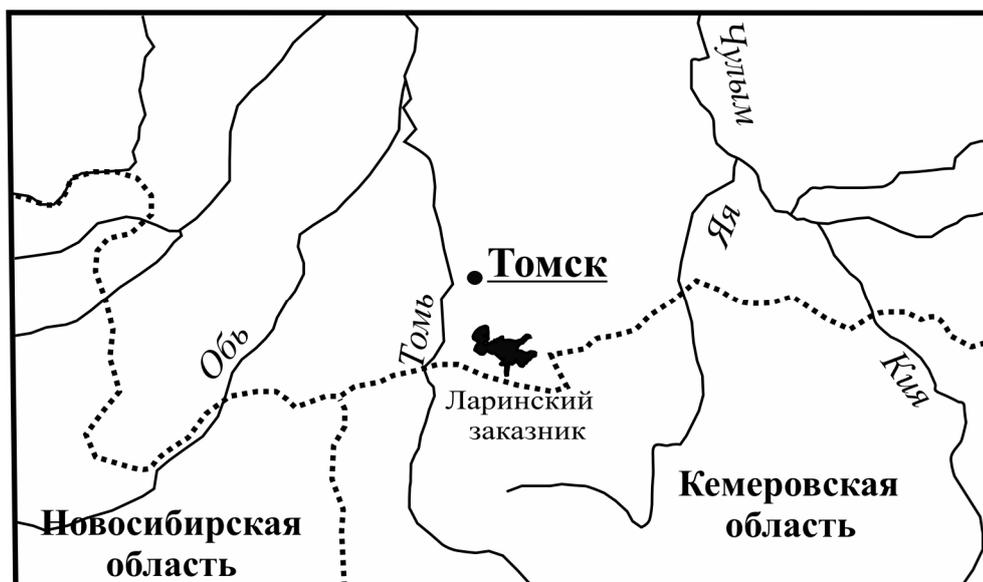


Рис. 1. Местонахождение Ларинского ландшафтного заказника.

В 2011 г. нами начаты комплексные исследования воздействия полиграфа уссурийского на экосистемы темнохвойных лесов в западносибирских очагах инвазии. Цель исследований – выявить изменения в составе и структуре различных компонентов биотических сообществ, а также параметров микроклимата, имеющих наибольшее значение в среде их обитания, происходящие в нарушенных аборигенных экосистемах, и оценить роль *P. proximus* в современных сукцессионных процессах в сибирской тайге. В настоящей работе приведены первые данные, полученные в этом направлении.

Район исследований, методика и материал

В качестве основного модельного полигона для изучения инвазии полиграфа уссурийского и её воздействия на пихтовые леса Западной Сибири выбран Ларинский ландшафтный заказник (56°12' N, 85°02' E), расположенный на юге Томской области, на Томь-Яйском междуречье, на расстоянии в 30 км от города Томска (рис. 1).

Заказник был создан в 1993 г. с целью сохранения уникального природного ландшафта переходной

зоны от равнинной южной тайги Западной Сибири к горной тайге Кузнецкого Алатау. Общая его площадь составляет 1500 га, более половины занято лесами с участием пихты сибирской. Ларинский заказник как особо охраняемая природная территория, на которой появление чужеродного вида-дендрофага создаёт угрозу исчезновения не только пихты сибирской, но и ландшафта в целом, является ключевым объектом мониторинга уссурийского полиграфа в Томской области.

В течение длительного времени (с 1950-х гг.) до организации заказника и за весь период существования его территория не подвергалась антропогенному воздействию. Сохранению фрагментов коренных южнотаёжных лесов способствовало преобладание склоновых поверхностей, слабо пригодных для хозяйственной деятельности. Не были отмечены и какие-либо стрессовые воздействия на леса, вроде вспышек размножения хвоегрызущих вредителей и массовых ветровалов и буреломов. Тем не менее, в последнее десятилетие в заказнике возникли очаги усыхания пихты, которые к настоящему времени охватили более половины площади пихтовых лесов. В старовозрастном

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев пихты сибирской на пробных площадях в Ларинском заказнике

№ пробной площади	Состав древостоя	Древостой элементов леса	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Средний возраст, лет	Полнота	Класс бонитета
ПП 1	8П1К1Е+С		28.6±0.9	24.1±0.9	93.9±4.6	1.1	II
ПП 2	6ПЗК1Е		18.6±0.8	17.6±0.7	56.9±5.1	0.9	I
ПП 3	5ЕЗП1П1К+С	I поколение	30.5±1.3	22.7±0.7	94.8±4.9	1.2	III
		II поколение	13.3±0.5	13.6±0.4	55.0±0.4		
ПП 4	6П1П2К1Е+Ос	I поколение	30.2±1.1	26.5±0.6	96.5±5.5	1.0	II
		II поколение	12.7±0.5	13.3±0.6	47.0±7.0		

Примечание. П – пихта сибирская, Е – ель сибирская, К – кедр сибирский, С – сосна обыкновенная, Ос – осина.

Приведены среднеарифметические значения показателей ± стандартная ошибка среднеарифметической.

ядре лесного покрова к 2010 г. пихта в возрасте старше 70 лет почти полностью усохла, остались лишь небольшие куртины. Наблюдаемые изменения объясняли естественными процессами в наиболее сукцессионно зрелых древостоях, приводящими к их распаду, а роль финального стресс-фактора была отведена усачу чёрному пихтовому *Monochamus urussovi* (Fisch.) [Лойко и др., 2010], как выяснилось впоследствии, ошибочно.

Главным виновником катастрофической гибели пихты оказался чужеродный короед – полиграф уссурийский. Первые находки инвайдера в Томской области относятся к 2008 г., когда он случайно был обнаружен в феромонных ловушках, испытываемых с целью мониторинга шестизубчатого короеда *Ips sexdentatus* Воетп. [Кривец, Керчев, 2011]. При дальнейших исследованиях с использованием дендрохронологических методов было установлено, что наиболее ранний случай гибели дерева пихты, на котором обнаружены ходы *P. proximus*, в лесах Томской области датируется 2000 г., в Ларинском заказнике – 2005 г., и высказано предположение, что проникновение полиграфа на территорию области, по-видимому, произошло в середине 1990-х гг. [Демидко, 2014].

В 2011 г. при первичном обследовании заказника во всех фитоценозах с участием пихты сибирской нами была выявлена высокая численность полиграфа уссурийского, что обусловило необходимость детального комплексного изучения реакций основных компонентов аборигенной биоты лесных экосистем на воздействие инвайдера. На первом этапе исследований были рассмотрены реакции древостоя, подроста (естественного возобновления), живого напочвенного покрова и стволового энтомокомплекса. С этой целью в 2012 г. на участках лесного массива Ларинского заказника с разной степенью деградации в качестве тест-объектов заложены 4 пробные площади (ПП) размером 0.15–0.25 га. Каждая пробная площадь включала не менее 100 деревьев с диаметром более 8 см. Таксационные показатели тестируемых древостоев, определённые по стандартным методикам [Анучин, 1982; Чмыр и др., 2001], приведены в таблице 1.

Доля пихты в составе насаждений на пробных площадях варьирует от 40 до 80%, возраст от 50 до 100 лет. Наряду с условно одновозрастными (ПП 1 и ПП 2), присутствуют также разновозрастные древостой (ПП 3 и ПП 4). Производительность лесорастительных

условий соответствует в основном II классу бонитета, что указывает на довольно высокую степень богатства местообитаний. Все исследованные древостои высокополнотные (полнота от 0.9 и выше).

В связи широким кругом поставленных задач и объектов изучения использовались разнообразные методы исследований.

Оценка состояния древостоев.

Изучение процессов трансформации в нарушенных полиграфом уссурийских лесах подразумевает в первую очередь оценку жизненного состояния повреждённых древостоев для определения степени их деградации на момент обследования, выявления динамики и экологических последствий инвазии. С этой целью все деревья на пробных площадях пронумерованы, что позволяет отслеживать их индивидуальную судьбу в течение длительного периода времени в ходе ежегодных мониторинговых обследований древостоев. Каждое дерево подвергалось детальному осмотру и оценке с использованием шкалы категорий жизненного состояния (таблица 2), разработанной с учётом взаимоотношения инвайдера и кормовой породы [Кривец, Бисирова, 2012].

При использовании данной шкалы для оценки состояния дерева признаки в кроне, на стволе и внутренние признаки принимались равнозначными. Итоговая оценка состояния дерева давалась по худшей категории, зафиксированной хотя бы в одной из групп признаков.

Дополнительно отмечались признаки поражения деревьев ксилотрофными дереворазрушающими грибами и заселения деревьев сопутствующими инвайдеру местными видами стволовых насекомых.

Интегральная оценка состояния древостоев на пробных площадях осуществлялась по процентному соотношению деревьев разных категорий состояния, рассчитанному по сумме квадратов площадей поперечного

сечения стволов на высоте 1.3 м для каждой категории.

Оценка состояния подроста пихты. Естественное возобновление (подрост) пихты в древостоях Ларинского заказника, повреждённых полиграфом уссурийским, оценивалось по численности, морфометрическим показателям и жизненному состоянию молодых особей при сплошном их перечёте на линейных трансектах размером 0.005–0.02 га внутри каждой пробной площади. Жизненное состояние определялось по 4-балльной шкале категорий подроста, с учётом признаков кроны, наличия механических повреждений, поражения вредителями и болезнями: I категория – здоровый подрост (без повреждений); II категория – ослабленные молодые особи подроста с повреждениями хвои и стволика в начальной стадии, с попытками поселения полиграфа (единичные и умеренные смоляные потёки); III категория – угнетённые особи, с многими перевершиниваниями, с обильными смоляными потёками в местах атак полиграфа; IV категория – погибшие растения.

Изучение трансформации живого напочвенного покрова. Для выявления изменений в растительных сообществах в очагах полиграфа уссурийского на всех пробных площадях были сделаны полные геоботанические описания фитоценозов по стандартной методике [Корчагин, 1976]. При анализе данных внимание обращалось на изменение обилия видов разных эколого-ценотических групп, степень дифференциации подкроновых и прогалинных парцелл, появление сорных видов, проникновение гелиофитов в подкроновые парцеллы, изменение структуры и состава подлеска.

Для оценки экологической приуроченности поражённых полиграфом насаждений по растительному покрову на основе стандартных экологических шкал Л.Г. Раменского [Раменский и др., 1956] были определены увлажнение

Таблица 2. Шкала категорий состояния деревьев пихты сибирской в очагах *P. proximus*

Категория дерева	Признаки в кроне	Признаки на стволе	Внутренние признаки
I. Здоровое, без признаков ослабления. Не атаковано полиграфом.	Крона густая, протяжённая, хвоя зелёная, блестящая.	Механические повреждения и смоляные потёки отсутствуют.	Луб не повреждён.
II. Ослабленное. Атаковано полиграфом, но не заселено (отбитые попытки поселения).	Крона может быть, как у здорового дерева, без признаков ослабления, или может быть изреженной, флагообразной, несколько ветвей несут на концах хвою ярко-рыжего цвета. Могут быть признаки ржавчинного рака пихты (ведьмины мётлы).	На стволе умеренное количество свежих и (или) старых смоляных потёков. Входные отверстия полиграфа засмолены (отбитые попытки поселения). Могут быть признаки ржавчинного рака пихты (раковые язвы на стволе в количестве 1–3, наросты на ветвях).	Луб свежий, белого цвета, в местах попыток поселения полиграфа некротические пятна разной величины.
III. Сильно ослабленное. Атаковано полиграфом, но не заселено.	Крона, в зависимости от времени и интенсивности заселения, может быть, как у здорового дерева, но чаще изреженная, хвоя бледно-зелёная либо более половины ветвей несут усыхающую хвою. Обычны ведьмины мётлы.	Интенсивное свежее и (или) старое смолотечение. Местами в нижней части ствола видны незасмоленные входные отверстия полиграфа. Обычны признаки ржавчинного рака пихты (многочисленные раковые язвы, наросты на ветвях). Трещины ствола.	Луб такой же, как у деревьев категории II. Входной канал и брачная камера засмолены, удавшихся поселений полиграфа нет.
IV. Усыхающее. Заселено полиграфом.	Хвоя в верхней части кроны ещё зелёная, ниже – ярко-рыжего цвета.	Могут оставаться старые смоляные потёки. На поверхности коры многочисленные незасмоленные входные отверстия.	Под корой поселения полиграфа. Луб большей частью свежий, с пятнами некрозов у короедных гнёзд.
V. Дерево, погибшее в текущем году (свежий сухостой).	Хвоя в кроне полностью мёртвая, красная, сохраняется.	На коре могут быть свежие лётные отверстия полиграфа.	Под корой разные стадии развития полиграфа. Луб влажный, бурейший.
VI. Дерево, погибшее в прошлые годы (старый сухостой).	Крона мёртвая, серая. Хвоя осыпается до полного отсутствия. В зависимости от года усыхания осыпаются ветки разного порядка.	На коре многочисленные лётные отверстия полиграфа. Кора сухая, при значительном повреждении насекомыми легко отстает и осыпается.	Луб бурый, сухой. На заболони отпечатки ходов полиграфа, куколочные камеры.

и трофность местообитаний. Количественно они оценивались в относительных единицах меры напряжённости экологических факторов – «ступенях». Статусы увлажнения и трофности местообитаний определялись по флористическому составу фитоценозов на основании полных геоботанических описаний по формуле [Королук и др., 2005]:

$$Stat = \frac{\sum_{i=1}^N mid(i)}{N}$$

где *Stat* – статус описания по экологическому фактору, *mid(i)* – середина интервальной оценки *i*-го вида при данном обилии, *N* – количество видов в описании.

На основе полученных статусов местообитаний была проведена ординация всех исследованных пихтовых и смешанных темнохвойных лесов с участием пихты в системе экологических координат «увлажнение» – «трофность».

Исследование ксилофильных энтомокомплексов. Видовой состав насекомых-дендрофагов, обитающих на пихте сибирской в насаждениях, повреждённых *P. proximus*, выявлялся в ходе полевых наблюдений, при вскрытии коры заселённых и отработанных полиграфом деревьев, выведении имаго из отрезков стволов пихты в лабораторных условиях. На пробных площадях были осмотрены все деревья основного полога в нижней части (до 2 м высоты). Количественный учёт стволовых насекомых на заселённых и отработанных деревьях проводился на круговых палетках шириной 30 см тремя способами. На стоячих деревьях закладывалась одна палетка на высоте дерева 1.3 м, на поваленных и специально спиленных деревьях – в середине каждой трети района поселения полиграфа на стволе (метод 3-х палеток) и в середине каждого 2-метрового отрезка

заселённой части дерева (метод условно сплошного учёта) [Катаев, Поповичев, 2001]. Учитывались как живые насекомые на разных стадиях развития, так и следы их деятельности (насечки усачей на коре, буровая мука, вылетные отверстия имаго, повреждённый луб, ходы под корой, уходы в древесину).

Изучение микроклимата в насаждениях, повреждённых полиграфом. На примере хвое- и листогрызущих насекомых показано [Иерусалимов, 2004], что лесные фитофаги в случае их массового размножения существенно трансформируют микроклимат повреждённого участка, который меняется весьма небезразлично для всего лесного сообщества, в том числе отражаясь на протекании сукцессионного процесса. В первую очередь эти изменения воспринимаются как увеличение освещённости под пологом леса вследствие дефолиации. Измерения позволяют также уловить изменения различных параметров температуры и влажности.

Нам интересно было проследить, что происходит с микроклиматом в древостоях, в разной степени повреждённых таким стволовым насекомым, как полиграф уссурийский. Освещённость в подкروновых парцеллах пихт разных категорий жизненного состояния была измерена на пробных площадях 24–25 августа 2013 г. с помощью люксметра Testo 540, в строго определённых одинаковых условиях (при практически безоблачном небе, в околополуденные часы – с 11 до 13 часов местного времени). Количество солнечной радиации, пропускаемой верхним пологом леса после его трансформации в ходе инвазии *P. proximus*, высчитывалось как средневзвешенное от четырёх значений на каждое дерево, для каждой пробной площади минимально в трёх повторностях по категориям жизненного состояния дерева.

Измерение температуры надземного яруса в насаждениях с разной степенью

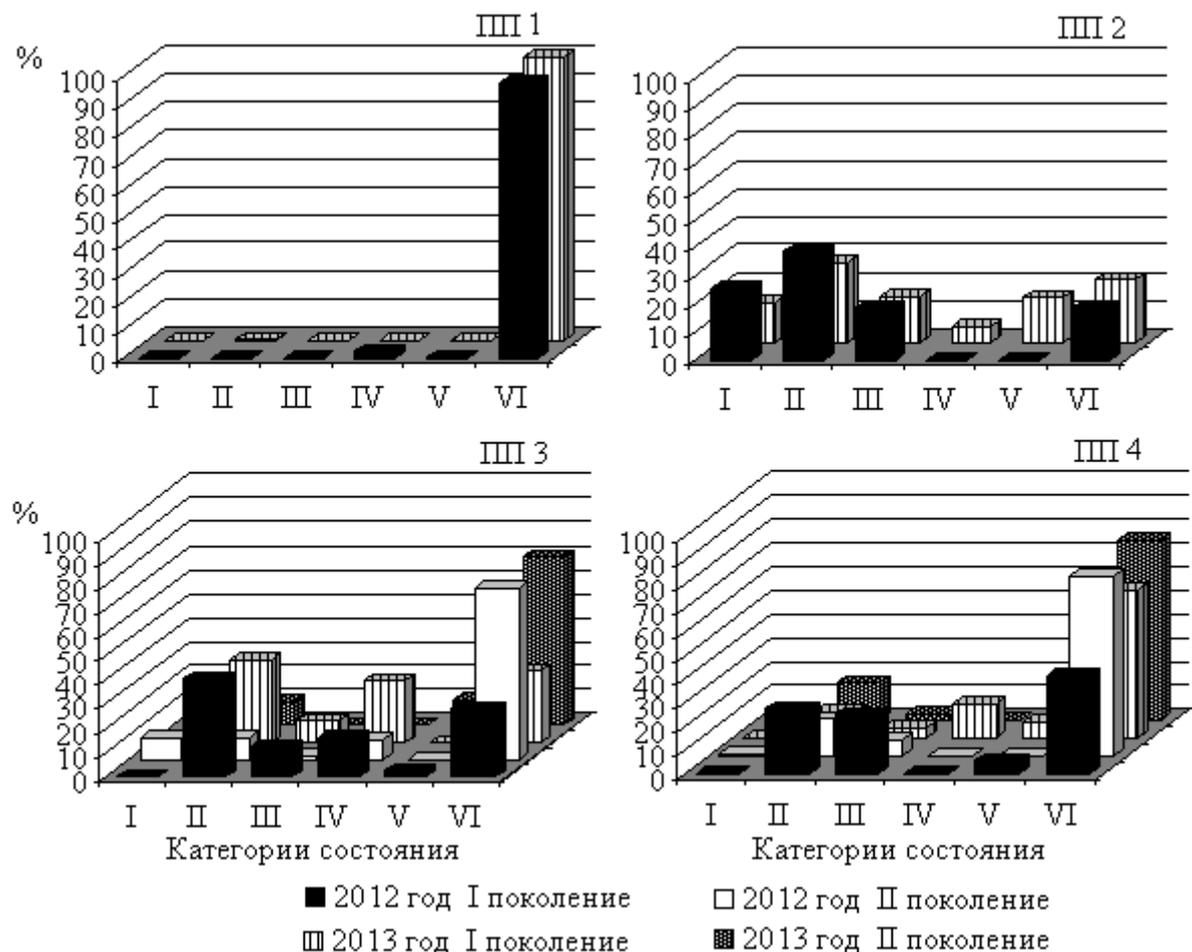


Рис. 2. Распределение деревьев пихты сибирской по категориям состояния на пробных площадях в Ларинском ландшафтном заказнике, рассчитанное по сумме квадратов поперечного сечения стволов. Категории состояния деревьев: I – здоровые; II – ослабленные; III – сильно ослабленные; IV – отмирающие; V – свежий сухостой, VI – старый сухостой.

повреждения полиграфом проводилось в 2013 г. в период с начала июня до конца августа с помощью датчиков Thermochron DS1922L#F50, позволяющих автоматически вести запись суточной температуры с интервалом 3 часа. Датчики устанавливались по одному на пробную площадку на северной стороне ствола сухостойного дерева в однородном участке насаждения, на высоте 1.3 м от поверхности почвы.

Для измерения температуры поверхности почвы использовался контактный поверхностный портативный минитермометр (Mini-Oberflächen Thermometer, Testo). Наблюдения были проведены в те же дни и часы, что и измерения освещенности. На каждой пробной

площади измеряли температуру поверхности почвы во многих точках (от 40 до 80 точечных измерений) как в приствольных кругах деревьев разных категорий состояния, так и в окнах, образующихся в результате усыхания и вывала деревьев.

Обработка полученных данных проводилась с помощью программы Excel и пакета Statistica.

Результаты исследования и обсуждение

1. Состояние пихтовых древостоев

Оценка состояния исследованных древостоев пихты в Ларинском заказнике выявила сильную, хотя и разную степень их нарушенности в результате инвазии *P. proximus* (рис. 2).

Так, по результатам обследования 2012 г., древостой пихты на ПП 1 характеризовался как полностью деградированный, общий отпад (суммарно деревья IV–VI категорий состояния) здесь составил 99.8%, а немногочисленные жизнеспособные деревья были ослаблены и подвергались атакам уссурийского полиграфа. Заселённые и отработанные полиграфом деревья составили 88.7% от общего количества деревьев пихты на пробной площади. Повторное обследование насаждения в 2013 г. показало, что жизнеспособные особи пихты новым атакам полиграфа не подвергались и не изменили своей категории состояния, а деревья IV и V категорий перешли в VI категорию.

Значительный уровень деградации отмечен в древостое пихты на ПП 4, где выделяется два возрастных поколения. В 2012 г. общий отпад среди деревьев старшего возраста в этом насаждении составил 47.6%, живые деревья были ослаблены в той или иной степени (рис. 2). Подавляющая часть деревьев I поколения (98%) – со следами деятельности стволовых насекомых, в том числе 94.1% – *P. proximus*. Из них свежезаселённые деревья составили 17.6%, отработанные – 60.8%, 15.7% – с неудавшимися попытками поселения полиграфа, свидетельством чего являлись смоляные потёки в местах атак. Остальные 3.9% деревьев были отработаны усачом *Monochamus urusovi* и древесинником полосатым *Trypodendron lineatum* (Oliv.).

В следующем году в этом насаждении почти в два раза увеличилась доля общего отпада (84.3%); деревья, погибшие в этом году, составили 7%, в виталитетном спектре появились отмирающие деревья, значительно снизилась доля жизнеспособных особей пихты (рис. 2). Столь стремительные темпы деградации древостоя обусловлены продолжающимся процессом заселения полиграфом ослабленных в

предыдущие годы деревьев. Таким образом, в 2013 г. лишь 11.8% жизнеспособных деревьев первого поколения остались с неизменившейся категорией состояния, остальные либо ухудшили состояние, либо погибли.

Состояние деревьев второго поколения на ПП 4 более стабильно, видимо, по причине изначально большей доли в нем сухостойных особей. При сплошном перече́те в 2012 г. в этом элементе древостоя было выявлено 15.4% деревьев пихты с неудавшимися попытками поселения полиграфа разной интенсивности (от единичных до многочисленных), ещё 11.5% было им заселено. Отработанных деревьев с участием *P. proximus* насчитывалось 61.6%. В 2013 г. при повторной оценке живые деревья также, хоть и незначительно, снизили свою категорию состояния, 4.2% деревьев погибло вследствие заселения полиграфа (рис. 2).

Сильная степень деградации пихтового элемента леса наблюдается и на ПП 3, где в 2012 г. среди деревьев I поколения в виталитетном спектре преобладали ослабленные в различной степени особи (II и III категории), а здоровые вовсе отсутствовали. Формирование обильного сухостоя происходило из-за деятельности *P. proximus*, в результате которой общий отпад составил 47% (рис. 2). Лишь 3.3% деревьев старшего поколения не имели признаков повреждения стволовыми насекомыми, на 33.3% обнаружены отбитые атаки инвайдера, на 10% отмечено свежее заселение стволовых вредителей, в том числе на 6.7% деревьев – полиграфа уссурийского.

Деревья II поколения в этом насаждении деградированы в большей степени, общий отпад в 2012 г. был почти вдвое больше, чем у I поколения (79.8%). Живые пихты были угнетены или ослаблены, лишь 9.2% не имели видимых признаков ослабления (рис. 2). Полная деградация данного элемента древостоя обусловлена высокой долей

отработанных стволовыми вредителями деревьев – 75% от общего количества, из них 70% с участием полиграфа, ещё на 7.5% обнаружено его заселение. На 15% деревьев зафиксированы следы атак полиграфа.

В 2013 г. на данном участке леса наблюдалось развитие процессов усыхания деревьев как I, так и II поколения, причём для деревьев старшего возраста темпы деградации были выше почти в 9 раз. Так, общий отпад среди деревьев I поколения увеличился на 8.8%, а II – лишь на 1%. Отмечено отмирание 9.1% заселённых полиграфом в прошлые годы деревьев I поколения (рис. 2).

В древостое со средней степенью деградации (ПП 2) характер распределения деревьев по категориям состояния был иным – преобладали жизнеспособные особи (I–III категории), причём в 2012 г. 25.1% деревьев были отнесены к I категории состояния (рис. 2). Общий отпад был представлен исключительно сухостоем прошлых лет, а текущий отпад включал всего 2 тонкомерных дерева V категории состояния, отработанных полиграфом. Всего на пробной площади отработано стволовыми насекомыми 38.4% деревьев, из них 34.2% – с участием *P. proximus*. Свежезаселённые полиграфом деревья составили 5.7%; 6.9% сухостойных деревьев были без признаков поселения стволовых насекомых. Следы атак полиграфа были отмечены на 40.3% деревьев.

В следующем году на этом участке выявлено уменьшение количества здоровых, увеличение отмирающих и сухостойных деревьев (рис. 2) по причине продолжающегося размножения инвайдера. Так, 3.8% здоровых деревьев, имевших в 2012 г. I категорию состояния, подверглись попыткам заселения с различной степенью интенсивности в 2013 г., однако заселены не были. Столько же ослабленных деревьев II категории перешли в категорию «сильно ослабленные», на них отмечались

незаселённые отверстия полиграфа, насечки усача *M. urusovi*, но без удавшихся поселений. Текущий отпад составил 20.8% – деревья, заселённые и отработанные полиграфом в 2013 г. в комплексе с усачом. По характеру виталитетного спектра (рис. 2) состояние древостоя оценено как пограничное между средней и сильной степенью деградации.

Таким образом, все исследованные нами пихтовые древостои можно считать утратившими устойчивость, патологический отпад в них в несколько раз превысил величину естественного отпада, а поражённость стволовыми вредителями, среди которых доминировал *P. proximus*, была массовой. Наблюдаемая динамика усыхания древостоев пихты сибирской позволяет прогнозировать дальнейшую их деградацию вплоть до полного усыхания деревьев и гибели древостоя.

2. Микроклимат в очагах массового размножения полиграфа уссурийского

Массовое усыхание пихты, разрушение кроны из-за опадения сухой хвои с повреждённых взрослых деревьев и обламывания отмерших ветвей, переход сухостоя в валежник не могли не сказаться на микроклимате насаждений, прежде всего на освещённости и термических параметрах экотопов. Проведённые наблюдения позволили оценить способность деревьев разных категорий состояния задерживать солнечную радиацию и изменение освещённости в древостоях с различным уровнем деградации (табл. 3).

Независимо от степени деградации насаждения освещённость под здоровыми деревьями с хорошо развитой кроной составляла всего до 1% от освещённости на открытом месте. Сохранившиеся кроны ослабленных деревьев также задерживают достаточно большое количество солнечной радиации. Освещённость под кронами отмирающих деревьев составляла

Таблица 3. Освещённость в насаждениях Ларинского заказника разной степени деградации

Категории состояния деревьев	Показатели освещённости, лк		
	при полной деградации древостоя (ПП 1)	при сильной деградации древостоя (ПП 3)	при средней деградации древостоя (ПП 2)
Здоровые	–	638 ± 46	746 ± 178
Сильно ослабленные	–	782 ± 50	4545 ± 2503
Отмирающие	–	1679 ± 444	1429 ± 306
Свежий сухостой	–	1862 ± 515	3070 ± 1133
Старый сухостой	23453 ± 4766	6423 ± 2835	3322 ± 791
Открытое место	57355	61700	72330

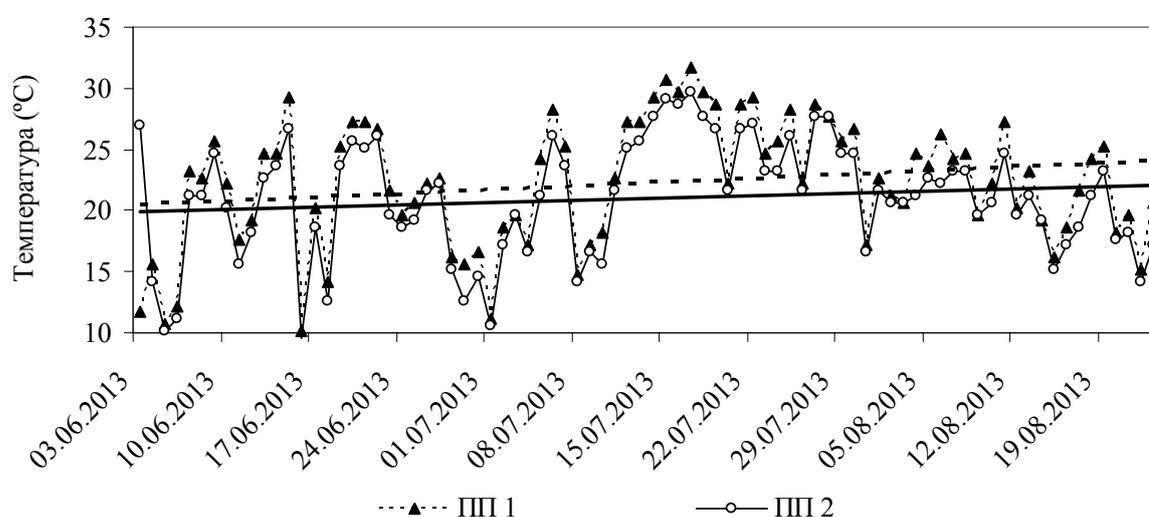


Рис. 3. Температура воздуха на высоте 1.3 м в полностью разрушенном древостое (ПП 1) и древостое со средним уровнем деградации (ПП 2).

Примечание. Использованы показания дневных температур (в 15 часов). Среднее значение температуры (°C) на ПП 1 составило 22.4 ± 5.4 , на ПП 2 – 20.9 ± 4.8 .

в разных насаждениях 2–2.8% освещённости открытого места. Свежий сухостой, на котором почти полностью сохраняется усохшая хвоя, пропускает от 3.0 до 4.2% солнечной радиации. Под старым сухостоем освещённость возрастает: в древостое со средним уровнем деградации (ПП 2) не столь существенно (4.6%), из-за влияния рядом стоящих охвоенных деревьев, в полностью деградированном насаждении (ПП 1) – очень сильно (табл. 3).

В целом в древостоях со средним уровнем деградации до нижних ярусов растительности проникает до 24% солнечной радиации, в древостоях с сильной деградацией – до 32%, а при

полной деградации древостоя – до 41% от освещённости на открытом месте.

Анализ результатов измерений температуры воздуха и температуры поверхности почвы на пробных площадях, резко отличающихся по степени усыхания деревьев, также показал увеличение обоих параметров в полностью деградированном древостое по сравнению с менее нарушенным (рис. 3, 4). Особенно показательно это в отношении температуры поверхности почвы, где при сравнении распределения температур на пробных площадях выявлены достоверные различия с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни ($p < 0,0001$).

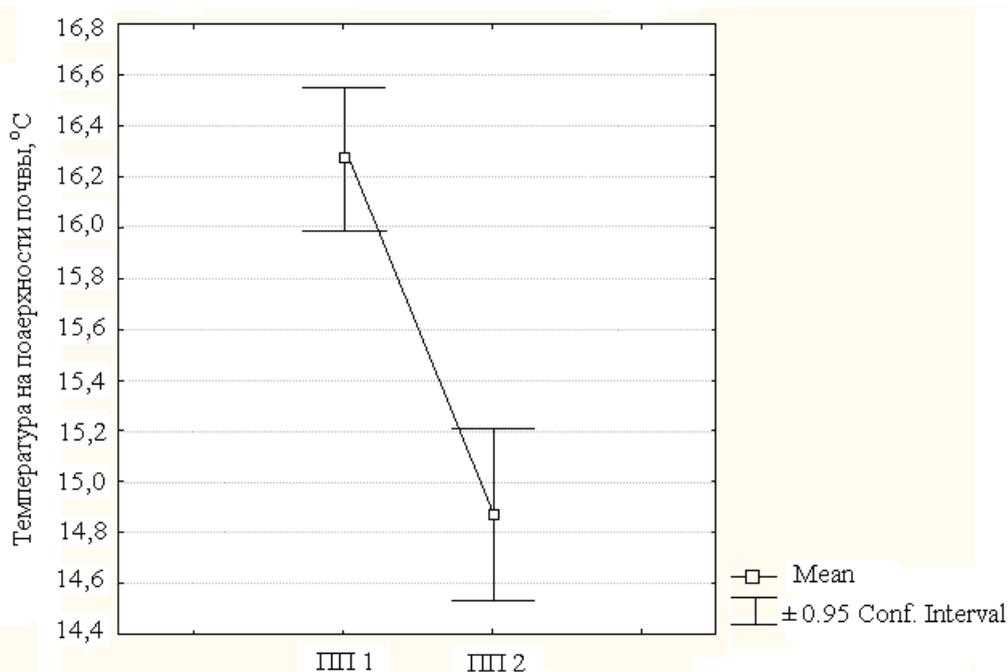


Рис. 4. Различия в температуре поверхности почвы в полностью разрушенном древостое (ПП 1) и древостое со средним уровнем деградации (ПП 2).

3. Состояние естественного возобновления

Трансформация пихтовых лесов из-за вспышки размножения *P. proximus* привела не только к деградации древостоев, но затронула и естественное возобновление, которое на всех пробных площадях в Ларинском лесном массиве представлено почти исключительно пихтой, единично присутствует ель и кедр. Подрост разновозрастный, возраст его варьирует от 1 года до 30 лет, средняя высота – от 0.2 до 3 м. Количество подроста на всех пробных площадях (от 4.7 до 16 тыс. шт./га) в несколько раз больше требуемого минимума для восстановления исходного древостоя (1.5 тыс. шт./га) [Побединский, 1966], даже в полностью деградированном пихтарнике. Однако оценка жизненного состояния молодых растений пихты в повреждённых древостоях приводит к менее оптимистичным выводам.

На состояние подроста в очагах размножения полиграфа уссурийского оказывают влияние многочисленные факторы, действующие в комплексе, как прямо, так и косвенно. С одной стороны, ухудшение жизненного

состояния молодых растений пихты происходит в результате повреждения хвои, перевершинивания, поражения кроны и ствола ржавчинным раком пихты *Melampsorella caryophyllacearum* (DC). J. Schröt., гибели верхушечной почки, а также в результате нападения инвайдера, при котором одновременно под кору вносятся фитопатогенные офиостомовые грибы. Нами неоднократно отмечались погибшие растения подроста со следами поселения *P. proximus*. С другой стороны, состояние подроста определяется уровнем деградации взрослого элемента древостоя, поскольку резкое осветление местообитания из-за распада верхнего яруса неблагоприятно для молодых растений пихты, теневыносливых и адаптированных к развитию под пологом материнского древостоя.

В насаждении с наименее нарушенным древостоем (ПП 2, рис. 5, А) в 2012 г. 60% молодых особей были оценены как здоровые. В виталитетном спектре при наличии подроста всех категорий жизненного состояния погибшие растения составляли 20%. Ослабляющими факторами здесь стали

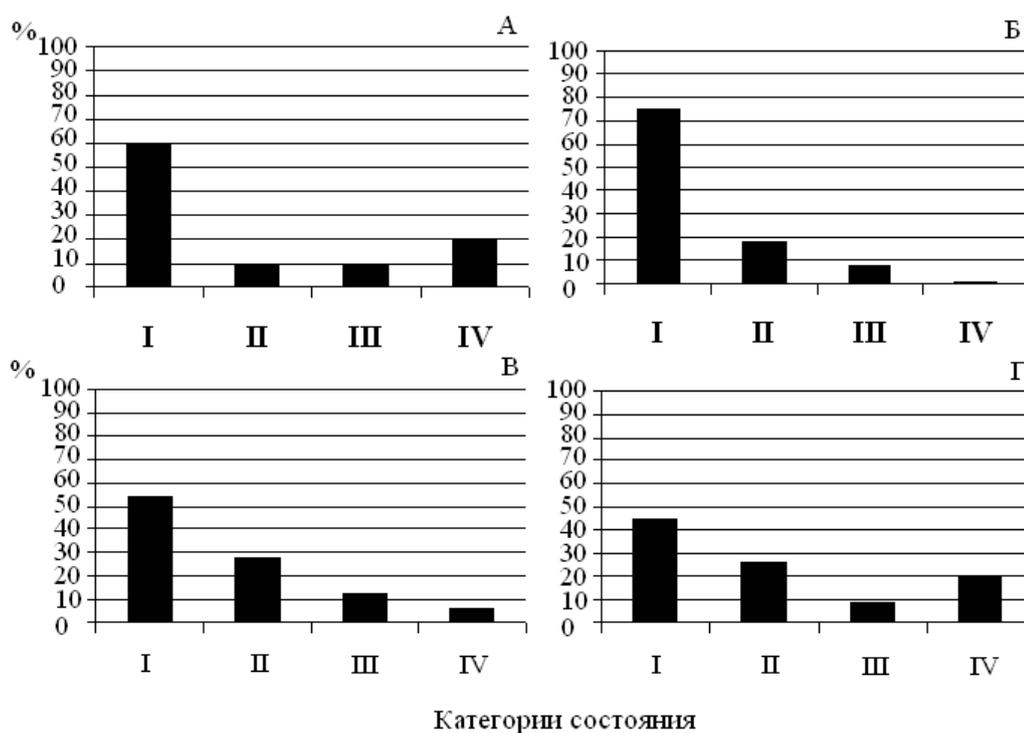


Рис. 5. Виталитетные спектры подроста в пихтовых лесах Ларинского заказника в 2012 г.: А – в древостое со средней степенью деградации (ПП 2); Б (ПП 3), В (ПП 4) – в древостоях с сильной степенью деградации; Г – в полностью деградированном древостое (ПП 1).

усыхание хвои, перевершинивание, ржавчинный рак пихты (ведьмины мётлы, опухоли на стволе и ветвях), гибель верхушечной почки. Ослабления и гибели подроста от полиграфа не наблюдалось.

В насаждениях на ПП 3 и ПП 4 (рис. 5, Б, В), сильнее повреждённых полиграфом, при довольно высокой сомкнутости подроста от 50 до 78% молодых растений пихты в 2012 г. относились к здоровым особям. К I и II категории жизненного состояния были отнесены также ювенильные особи и всходы пихты, присутствие же III и IV категории объясняется сильным угнетением подроста в сообществах, находящихся на стадии развития или количественной спелости. Ослабление жизненного состояния подроста в этих насаждениях произошло в результате гибели верхушечных почек, поражения хвои бурым елово-пихтовым хермесом *Aphrastasia pectinatae* Chol., заражения растений ржавчинным раком пихты с образованием ведьминых мётел.

Влияния полиграфа уссурийского на подрост в этот год не отмечалось.

В полностью деградированном насаждении (ПП 1) отсутствуют всходы пихты, увеличивается гибель подроста, даже не атакованного полиграфом. В виталитетном спектре (рис. 5, Г) наблюдается значительное смещение в сторону увеличения нежизнеспособных особей (до 20%). Особенностью этого насаждения в 2012 г. был высокий процент атак *P. proximus* на пихтовый подрост (64% растений), что, по-видимому, связано с отсутствием подходящих для заселения взрослых растений пихты в почти полностью освоенном инвайдером древостое. Также здесь наблюдается максимальное количество ослабленных молодых растений с перевершиниванием (59%) и раковыми опухолями стволиков и ветвей (18%).

Повторные наблюдения в Ларинском заказнике в 2013 г. показали высокие темпы изменения жизненного состояния подроста за год в результате

нападения полиграфа – инвайдером было активно атаковано уже более 62% растений пихтового подроста от их общего количества на всех трансектах. При этом в насаждении с полностью деградированным древостоем полиграфом было атаковано 80% особей с высотой от 1.0 м. Усохшие от разных причин растения составили 20%. В сильно нарушенных насаждениях (ПП 3 и ПП 4) атаки полиграфа отмечались в 2013 г. на 62 и 73% молодых растений, соответственно. Гибель подроста составила здесь от 1 до 6%, атакованные экземпляры имели высоту от 0.2 м и выше. В насаждении со средним уровнем деградации (ПП 2) следы попыток поселения короеда были отмечены у 78% особей с высотой от 0.9 м, погибло 22% растений. Несомненно, что после массовой гибели взрослых деревьев пихты инвайдер будет осваивать подходящий для его развития крупный подрост, ещё более усугубляя ситуацию в оккупированных лесах.

В целом, нарушенные пихтовые леса в исследованном нами районе при отсутствии антропогенных воздействий и затухании очага размножения вредителя в дальнейшем могли бы восстановиться. Однако, несмотря на достаточную численность подроста, резкое осветление насаждений приведёт к увеличению периода их восстановления. На выживание самосева и подроста отрицательно влияет уменьшение сомкнутости крон и, соответственно, увеличение густоты травяного покрова, увеличение количества механически повреждённого подроста при массовом разрушении древостоя, снижение иммунитета атакованных короедом и заражённых офиостомовыми грибами молодых особей пихты. С увеличением степени деградации древостоя нападение жуков и вносимые им под кору фитопатогенные грибы становятся основными факторами ослабления подроста пихты.

4. Трансформация напочвенного покрова

Изменение живого напочвенного покрова в Ларинском заказнике изучалось в разнообразных местообитаниях в пихтовых и смешанных темнохвойных лесах с разной долей участия пихты в древостое (от 4 до 10 единиц породного состава). Все исследованные нами насаждения имели высокую полноту (0.9–1.2) и высокую сомкнутость крон (до 0.9), что обуславливает господство в таких фитоценозах сциофильных (тенелюбивых) видов. До начала инвазии полиграфа уссурийского в чистых пихтарниках района исследований, по-видимому, был развит в основном мелкотравный и мелкотравно-зеленомошный напочвенный покров. Такие леса нередко встречаются в подзоне южной тайги на склоновых участках [Горожанкина, Константинов, 1978] – в преобладающем ландшафте района исследований. В настоящее время на территории заказника нет темнохвойных насаждений, в которых бы отсутствовало влияние инвайдера, но в то же время сохранились небольшие участки леса с практически нетрансформированным напочвенным покровом. Эти участки, расположенные за пределами пробных площадей, были исследованы в качестве условно ненарушенных.

Анализ видового состава и структуры растительности на таких участках показал, что, несмотря на воздействие инвайдера, приводящее к частичному усыханию деревьев верхнего яруса и изреживанию материнского полога, наличие в местообитаниях густого (до 65% площади фитоценозов) и относительно высокого подроста пихты обеспечивает сохранение мелкотравно-зеленомошного напочвенного покрова. Такие пихтовые редины (сомкнутостью крон 0.3–0.4) приурочены к склонам 7–15°, а в их напочвенном покрове абсолютно преобладает тенелюбивая кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.) и до

половины площади фитоценоза занято зелёными мхами. Влияние полиграфа уссурийского в таких растительных сообществах проявляется только в увеличении густоты травяного яруса (проективное покрытие около 65%), в котором виды крупнотравья и крупные папоротники представлены единично.

Близкими по напочвенному покрову к нетрансформированным пихтарникам оказались и смешанные пихтово-еловые мелкотравно-зеленомошные леса с кедром и сосной, также приуроченные к склоновым поверхностям. Хотя пихта здесь из-за атак *P. proximus* находится в ослабленном состоянии, сохранению состава и структуры подчинённых ярусов способствует высокое затенение от елового компонента древостоя, не повреждаемого полиграфом. Здесь, как и в описанных выше растительных сообществах, абсолютным доминантом травяного покрова является кислица обыкновенная, но моховой покров более густой (до 85%).

Характерными чертами описанных выше темнохвойных лесов являются невысокое обилие ассектаторов травяного яруса (в основном сциофилов), суммарное проективное покрытие которых обычно не превышает 15% от площади фитоценоза, а также формирование более или менее сомкнутого мохового покрова из гилокомиума блестящего (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.), сциурогипнума вздутоножкового (*Sciurohypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov et Huttunen), ритидиладельфуса трёхгранного (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.) и плагиомниума эллиптического (*Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.Kop.).

Появление полиграфа уссурийского и вспышка его массового размножения вызвали существенную перестройку подчинённых ярусов лесных сообществ в результате прогрессирующего усыхания деревьев и, соответственно, более или менее резкого изменения уровня освещённости местообитаний. В пихтарниках освещённость является

одним из наиболее важных факторов, обуславливающих формирование и территориальное размещение различных синузий напочвенного покрова (мелкотравной, мелкотравно-гилокомиевой, разнотравной и др.) [Горожанкина, Константинов, 1978]. Снижение сомкнутости крон и увеличение площади окон в древесном пологе, связанное с повышением прозрачности крон пихт и постепенным переходом их в сухостой и валеж, приводит к изменению состава и структуры растительных сообществ в очагах массового размножения *P. proximus*.

Вместе с тем, несмотря на трансформацию растительного покрова Ларинского заказника в ходе инвазии полиграфа уссурийского, в нём до настоящего времени сохраняются черты, характерные для мелкотравных и мелкотравно-зеленомошных пихтовых лесов южной тайги. Кислица обыкновенная занимает доминирующее положение не только в мало нарушенных фитоценозах, но и в насаждениях с погибшим древостоем. В подлеске константными видами, присутствующими во всех геоботанических описаниях растительных сообществ с участием пихты, оказались волчье лыко (*Daphne mezereum* L.) и бузина сибирская (*Sambucus sibirica* Nakai), устойчиво связанные на равнине с пихтовой формацией [Горожанкина, Константинов, 1978], а также рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.). В напочвенном покрове на всех стадиях зоогенной деградации насаждений сохраняется сциофильное таёжное мелкотравье – майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) Schmidt), цирцея альпийская (*Circaea alpina* L.), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), голокучник трёхраздельный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.) и другие, а среди напочвенных моховидных – ритидиладельфус трёхгранный и сциурогипнум вздутоножковый.

Степень трансформации живого напочвенного покрова и подлеска под влиянием инвазии *P. proximus* в пихтарниках зависит от степени деградации древесного полога. В древостоях со средней степенью деградации (ПП 2) мелкотравный напочвенный покров меняется на низкотравный. Здесь увеличилась густота травяного яруса (проективное покрытие возросло до 75–80%), в котором, наряду с господством видов таёжного мелкотравья (в основном кислицы обыкновенной), до четверти площади фитоценоза занимают осочка большехвостая (*Carex macroura* Meish.) и виды разнотравья, такие как костяника (*Rubus saxatilis* L.), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), круциата Крылова (*Cruciata krylovii* (Иjin) Pobed.), подмаренник северный (*Galium boreale* L.), фиалка одноцветковая (*Viola uniflora* L.) и другие. Постоянно, хоть и в совсем небольшом обилии, по небольшим окнам встречаются крупные папоротники, в основном виды из рода *Dryopteris* Adans. и *Athyrium filix-femina* (L.) Roth), а также элементы крупнотравья – борец северный (*Aconitum septentrionale* Koelle), василистник малый (*Thalictrum minus* L.) и другие. Моховой покров из-за увеличения густоты травостоя изреживается, его проективное покрытие не превышает 15–20%.

Дальнейшая деградация древостоя (ПП 4) приводит к формированию разнотравных пихтарников, в которых доминирующая роль переходит к сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) и звездчатке Бунге (*Stellaria bungeana* Fenzl). Характерной чертой этих фитоценозов является формирование густого многовидового травяного покрова (проективное покрытие 75–95%) и, соответственно, резкое снижение обилия мхов (не более 15%). В то же время наблюдается слабо выраженная мозаичность напочвенного покрова, когда в подкроновых парцеллах здоровых и ослабленных пихт увеличивается обилие

Sciurohypnum oedipodium, изреживается травостой, в котором становится больше таёжного мелкотравья и меньше разнотравья, а по небольшим окнам появляются пятна крупных папоротников (в основном *Dryopteris expansa* (Presl) Fraser-Jenkins & Jermy).

Наибольшая степень трансформации пихтовых древостоев с почти полным отсутствием древесного полога из-за абсолютного преобладания сухостоя (ПП 1) сопровождается формированием разнотравных, крупнопоротниково-разнотравных и сорнотравных фитоценозов. Характерной особенностью таких растительных сообществ является резкое увеличение обилия крупных папоротников (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Fuchs, *D. expansa*, *Athyrium filix-femina*), разнотравья (*Aegopodium podagraria*, *Impatiens noli-tangere* L. и других), крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.), а также формирование 2–3-ярусного травостоя, в котором таёжное мелкотравье сохраняется в нижнем ярусе. При этом крупнопоротниково-крупнопоротниково-разнотравные, разнотравные, сорнотравные (крапивные) мозаики занимают не только осветлённые участки, но и подкроновые. Нередко сильное осветление приводит к появлению довольно густых зарослей малины (*Rubus idaeus* L.) и формированию закустаренных вариантов этих фитоценозов.

Несколько особняком стоят фитоценозы со смешанным древостоем из ели, пихты, кедра, сосны с примесью берёзы (ПП 3) и низкотравным напочвенным покровом, в котором высока роль трав при сравнительно низком обилии мхов. Изменения в живом напочвенном покрове растительных сообществ пока незначительны, а влияние полиграфа уссурийского, связанное с сильным ослаблением пихты, проявляется в основном в формировании довольно крупных пятен малины и увеличении обилия видов разнотравья и крупнотравья под сильно ослабленными и усыхающими деревьями.

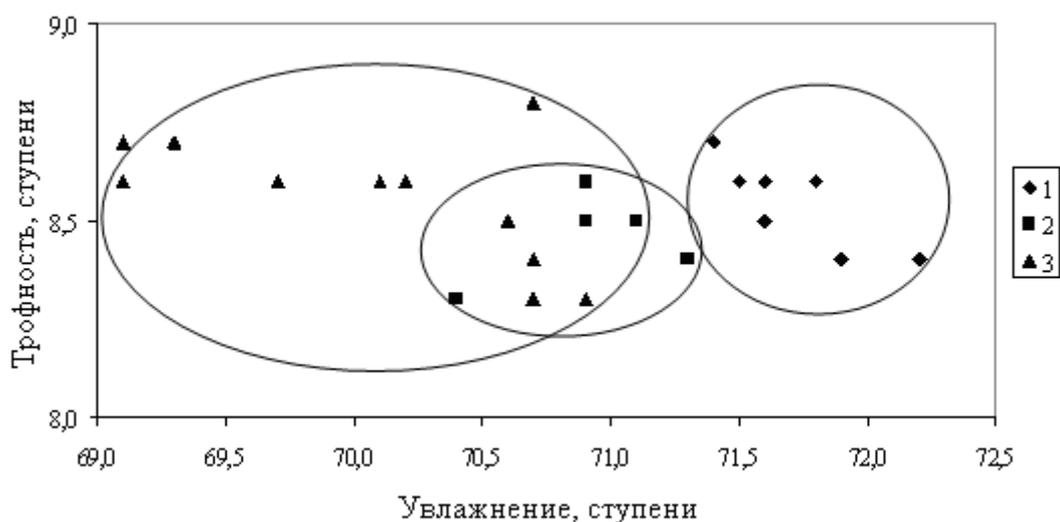


Рис. 6. Ординация пихтовых лесов в очагах массового размножения полиграфа уссурийского в системе экологических координат «увлажнение» – «трофность местообитаний» по Л.Г. Раменскому.

Условные обозначения: 1 – полная деградация древостоя (ПП 1); 2 – сильная деградация древостоя (ПП 4); 3 – средняя деградация древостоя (ПП 2).

Для выявления экологической приуроченности поражённых полиграфом пихтарников Ларинского заказника была проведена ординация исследованных насаждений в системе экологических координат «увлажнение» – «трофность» с использованием стандартных экологических шкал Л.Г. Раменского. В целом, узкая экологическая амплитуда пихты, особенно резко ограниченная по трофности местообитаний, обуславливает сравнительно узкий эдафо-климатический ареал пихтовых лесов, поскольку из темнохвойных пород она предъявляет самые высокие требования к почвенному плодородию и доминирует лишь в небольшом диапазоне климатических условий [Горожанкина, Константинов, 1978; Коропачинский, Встовская, 2002]. Полученные нами данные (рис. 6) хорошо с этим согласуются. Все исследованные нами насаждения в зависимости от степени трансформации исходных лесных экосистем под влиянием вспышки размножения уссурийского полиграфа оказались в небольшом диапазоне местообитаний: по богатству почв – в пределах 1 степени, а по увлажнению – 3.5

степеней экофактора. Все эти экотопы в целом соответствуют экологическому оптимуму эдификатора растительных сообществ – пихты сибирской, при этом ординация в системе экологических координат позволила выявить тенденцию к усилению деградации повреждённых полиграфом фитоценозов в более влажных местообитаниях.

5. Влияние инвазии полиграфа уссурийского на ксилофильную энтомофауну

Существенным экологическим эффектом инвазии *P. proximus* в сибирские леса является снижение видового разнообразия аборигенной ксилофильной энтомофауны и изменение структуры доминирования в энтомокомплексах повреждённых древостоев [Керчев, Кривец, 2012].

В качестве типичных обитателей пихтовых лесов в Томской области ранее указывались 27 видов стволовых дендрофагов, в том числе 8 видов короедов (Scolytidae), 10 видов усачей (Cerambycidae), 3 вида златок (Buprestidae), 4 вида рогохвостов (Siricidae), по одному виду тенелюбов (Melandryidae) и сверлил

Таблица 4. Встречаемость основных видов стволовых дендрофагов в повреждённых пихтовых древостоях Ларинского заказника (ПП 1).

Количество заселённых и отработанных стволовыми насекомыми деревьев пихты в насаждении, %	В том числе		
	уссурийским полиграфом	чёрным пихтовым усачом	совместно обоими видами
94.8	28.3	6.5	65.2

(Lymexylonidae) [Киселёва, 1952; Криволицкая, 1965; Строганова, 1968].

В очагах инвазии в Ларинском заказнике на пихте, помимо полиграфа уссурийского, ставшего основным её кормобионтом, было выявлено 17 местных видов стволовых дендрофагов. Из короедов это лубоед пальцеходный *Xylechinus pilosus* (Ratz.), древесинник полосатый *Trypodendron lineatum* (Oliv.), лубоед фиолетовый *Hylurgops palliatus* (Gyll.), гравер обыкновенный *Pityogenes chalcographus* (L.), короед шестизубчатый *Ips sexdentatus* (Boern.), короед-типограф *I. typographus* (L.), короед-крошка сосновый *Crypturgus cinereus* Hbst. Из усачей – усач чёрный пихтовый *Monochamus urussovi* (Fisch.), усач чёрный бархатнопятнистый *M. saltuarius* Gebl., дровосек блестящегрудый *Tetropium castaneum* (L.), рагий ребристый *Rhagium inquisitor* (L.). В очагах *P. proximus* встречаются 4 вида рогахвостов: синий *Sirex juvencus* L., фиолетовый *S. noctilio* F., чёрно-синий *S. ermak* Sem. и чёрный *Xeris spectrum* L., долгоносик *Hylobius excavatus* (Laich.) Довольно часто отмечался на коре отработанных полиграфом деревьев тенелюб *Serropalpus barbatus* (Schall.).

Анализ модельных деревьев показал, что *P. proximus* является абсолютным доминантом в исследованных пихтовых насаждениях. Численность заселившихся жуков этого вида достигает здесь 15 тыс. шт./дерево, при плотности поселения до 7 семей/дм². Большинство же местных видов стволовых насекомых имеют очень низкую встречаемость и численность. Постоянно встречающимися видами в очагах полиграфа являются лишь

Monochamus urussovi, *Tetropium castaneum*, *Trypodendron lineatum*, *Sirex noctilio* и *Xeris spectrum*. Последние три вида, развивающиеся исключительно в древесине, не являются конкурентами инвайдера и, по-видимому, находятся с ним в нейтральных взаимоотношениях, совместно заселяя разные части уже ослабленного по разным причинам дерева, либо осваивают его вслед за полиграфом.

Наибольший интерес в связи с инвазией уссурийского полиграфа представляют его взаимоотношения со стволовыми консументами пихты сибирской, способными заселять ослабленные деревья и питаться живым лубом, то есть занимающими сходную с инвайдером экологическую нишу, – усачом *M. urussovi* и лубоедом *X. pilosus*.

M. urussovi в Ларинском заказнике оказался вторым по встречаемости среди стволовых дендрофагов после полиграфа уссурийского (табл. 4), однако сильно уступающим ему по численности. Участие усача в отработке деревьев пихты в повреждённых уссурийским полиграфом исследованных насаждениях Ларинского заказника крайне мало, максимальная плотность поселения его личинок составляла всего 0.09 шт./дм².

Лубоед пальцеходный *X. pilosus*, отмечаемый раньше как один из наиболее массовых видов стволовых насекомых на пихте в темнохвойных лесах Западной Сибири [Криволицкая, 1965], обнаруживался в древостоях Ларинского заказника, повреждённых полиграфом уссурийским, крайне редко, главным образом, по следам на старом валеже.

Низкая численность потенциальных конкурентов свидетельствует об их вытеснении агрессивным инвайдером, способным атаковать здоровые деревья, переносить при этом фитопатогенные офиостомовые грибы, раньше других видов весной заселять пригодные микростанции на дереве, быстрее завершать развитие и увеличивать численность за счёт частичного или полного формирования второго поколения в сезоне.

Заключение

Проведённые комплексные исследования биоты лесных экосистем в Ларинском очаге инвазии полиграфа уссурийского позволили убедительно продемонстрировать его влияние на состояние различных компонентов аборигенных сообществ и их сопряжённые трансформации.

В очагах массового размножения *P. proximus* наблюдается катастрофическое необратимое изменение породной и виталитетной структуры древостоев, связанное с ослаблением и гибелью деревьев; пихта сибирская выпадает из насаждений тем быстрее, чем более однороден исходный их состав.

Изреживание насаждений приводит к изменению их микроклимата, что трансформирует условия жизни для нижних ярусов растительности, а также их животных обитателей (последнее требует специальных исследований).

На пихтовый подрост полиграф оказывает как прямое воздействие при атаках на молодые растения и внос под кору фитопатогенных грибов, ослабляющих растение, так и косвенное – через изменение микроклиматических условий экотопов. Жизненное состояние подростка в очагах размножения *P. proximus* напрямую определяется уровнем деградации древостоя. В полностью деградированных насаждениях отсутствуют всходы пихты, гибель подростка достигает 40%, что создаёт предпосылки для смены в

будущем темнохвойных насаждений мелколиственными лесами.

Значительные изменения наблюдаются в живом напочвенном покрове. В пихтарниках со слабо нарушенным древостоем ещё сохраняются фитоценозы с господством видов таёжного мелкотравья. По мере усиления влияния инвайдера на древостой и снижения сомкнутости крон в растительных сообществах увеличивается доля участия разнотравья и крупнотравья. При наибольшей степени деградации пихтовых древостоев, когда в них абсолютно преобладает сухостой, формируются разнотравные и папоротниково-разнотравные фитоценозы с густыми кустарниковыми зарослями по осветлённым участкам и около погибших деревьев, что негативно влияет на естественное возобновление пихты.

В очагах массового размножения *P. proximus* в Томской области на треть снижено количество видов – типичных местных обитателей пихтовых лесов. Большинство аборигенных видов стволовых насекомых имеют очень низкую встречаемость и численность. Из насаждений вытесняется лубоед пальцеходный – один из самых массовых видов короедов, развивающихся на пихте. Способность конкурировать с агрессивным пришельцем в какой-то степени ещё сохраняет типичный доминант нарушенных сибирских пихтовых лесов – усач чёрный пихтовый, однако и он в чистых пихтовых насаждениях полностью уступает инвайдеру свою исключительную роль в освоении деревьев.

Таким образом, полиграф уссурийский, оказывая влияние на различные компоненты биогеоценоза, вызывает в нём существенные качественные и количественные перестройки, являясь в районах инвазии важным фактором современных зоогенных сукцессий сибирских таёжных экосистем.

Работа поддержана грантом РФФИ № 12-04-00801-а.

Литература

- Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесная промышленность, 1982. 352 с.
- Баранчиков Ю.Н. Козволюционные аспекты инвазийности лесных дендрофильных насекомых // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2010. Вып. 192. С. 30–39.
- Баранчиков Ю.Н. Инвазии дендрофильных насекомых – источник хозяйственных проблем и полигон для эколого-эволюционных исследований // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Мат. Всеросс. конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 6–11.
- Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А. О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // В сб.: Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова», 2010. Вып. 14. Т. 1. С. 50–52.
- Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А., Петько В.М., Керчев И.А., Мизеева А.С., Анисимов В.А. В погоне за полиграфом уссурийским *Polygraphus proximus* Blandf. // В сб.: Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова», 2011а. Вып. 15. Т. 1. С. 52–54.
- Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А., Акулов Е.Н., Кривец С.А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесной Вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2011б. Вып. 4. С. 78–81.
- Гниненко Ю.И. Новые инвазивные дендрофильные организмы – возрастающее значение для лесов страны // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Мат. Всеросс. конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 12–15.
- Гниненко Ю.И., Ключин М.С. Уссурийский короед на территории России // Защита и карантин растений. 2011. № 11. С. 32–33.
- Горожанкина С. М., Константинов В.Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука Сиб. отд-ние, 1978. 190 с.
- Демидко Д.А. Датировка инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) на территорию Томской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 225–234.
- Иерусалимов Е.Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 263 с.
- Катаев О.А., Поповичев Б.Г. Лесопатологические обследования для изучения стволовых вредителей в хвойных древостоях: Учебное пособие. СПб.: ЛТА, 2001. 72 с.
- Керчев И.А., Кривец С.А. Состав и численность обитающих совместно с уссурийским полиграфом ксилофильных консортов пихты сибирской в Томской области // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Мат. Всеросс. конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 57–59.
- Киселёва Е.Ф. Обзор вредных насекомых Томской области и меры борьбы с ними // Труды Томского университета. 1952. Т. 118. С. 47–60.
- Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М., Захарова В.И., Гоголева П.А., Миронова С.И. Экологическая оценка флоры и растительности Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. 108 с.

- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 708 с.
- Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.: Наука, 1976. Т. V. 320 с.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М. Оценка жизненного состояния пихты сибирской в очагах массового размножения уссурийского полиграфа // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Мат. Всеросс. конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 60–64.
- Кривец С.А., Керчев И.А. Уссурийский полиграф – новый опасный вредитель хвойных лесов Томской области // В сб.: Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью. Мат. VII междунар. научн. конгресса «ГЕО-Сибирь». Новосибирск: СГГА, 2011. Т. 3. Ч. 2. С. 211–215.
- Криволицкая Г.О. Скрытостволовые вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири, повреждённых сибирским шелкопрядом. Л.: Наука, 1965. 125 с.
- Криволицкая Г.О. Сем. Scolytidae – короеды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. III. Жесткокрылые, или жуки / Под общ. ред. П.А. Лера. Владивосток, 1996. С. 312–373.
- Лойко С.В., Герасько Л.И., Куликова О.Р. Сукцессии растительности на дерново-подзолистых почвах подтайги Томь-Яйского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 4. С. 32–40.
- Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука, 1966. 64 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Строганова В.К. Рогохвосты Сибири. Новосибирск: Изд-во Наука Сиб. отделение, 1968. 147 с.
- Чмыр А.Ф., Маркова Н.А., Сенов С.Н. Методология лесоводственных исследований: Учебное пособие. СПб.: ЛТА, 2001. 96 с.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Иностранная литература, 1960. 230 с.
- Baranchikov Yu., Pashenova N., Petko V. United they stand: invasive association of four-eyed fir bark beetle and ophiostomal fungus destroy fir taiga forest in Siberia // 3rd meeting of IUFRO Working Unit 7.03.12 “Alien invasive species and international trade”. Tokyo, June 10–16, 2012. P. 04.
- Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal and microbe species / Ed. D. Pimentel. CRC Press, Boca Raton, Fl., 2002. 384 p.
- Kenis M., Auger-Rosenberg M.-A., Roques A., Timms L., Péré C., Cock M.J.W., Setelle J., Augustin S., Lopez-Vaamonde C. Ecological effects of invasive alien insects // Biological Invasions. 2008. 11. N 1. P. 21–45.
- Kenis M., Péré C. Ecological impact of invasive forest insects // IUFRO Working Party 7.03.10. Proceedings of the Workshop. Gmunden, Austria. 2006. P. 158–162.
- Lovett G.M., Canham C.D., Arthur M.A., Weathers K.C., Fitzhugh R.D. Forest ecosystems responses to exotic pests and pathogens in eastern North America // Bioscience. 2006. 56. P. 395–405.
- Lovett G.M., Christenson L.M., Groffman P.M., Jones C.G., Hart J.E., Mitchell M.J. Insect defoliating and nitrogen cycling in forests // Bioscience. 2002. 52. P. 335–341.

Moser K.W., Barnard E.L., Billings R.F., Crocker S.J., Dix M.E., Gray A.N., Ice G.G., Kim M.-S., Reid R., Rodman S.U., McWilliams W.H. Impacts of nonnative species on US forests and recommendations for policy and management // *Journal of Forestry*. September 2009. P. 320–327.

Økland B., Erbilgin N., Scarpaas O., Christiansen E., Långström B. Inter-species interactions and ecosystems effects

of non-indigenous invasive and native tree-killing bark beetles // *Biological Invasions*. 2011. 13. P. 1151–1164.

Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Dane Panetta F., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and distributions*. 2000. 6. N 2. P. 93–107.

**TRANSFORMATION OF TAIGA ECOSYSTEMS IN
WESTERN SIBERIA IN INVASION FOCUS OF FOUR-
EYED FIR BARK BEETLE *POLYGRAPHUS PROXIMUS*
BLANDFORD (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE,
SCOLYTINAE)**

© 2015 Krivets S.A., Bisirova E.M., Kerchev I.A.,
Pats E.N., Chernova N.A.

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Russian Ac. Sc., Sib. Br.,
634021 Tomsk, Akademichesky Av., 10/3; krivec@inbox.ru

The role of *Polygraphus proximus* Blandf., an invasive beetle of the Far Eastern origin, in the transformation of taiga ecosystems of Western Siberia was evaluated. It is shown that at present time this species is one of the main factors of degradation of the Siberian fir forests and various changes in their ecosystems. The consequences of invader outbreaks in fir forests of the region are the massive mortality of forest stands, reduction in the number and deterioration in the vitality of fir saplings, significant changes in the species composition and structure of the living ground cover and xylophilous insect fauna.

Key words: *Polygraphus proximus*, invasive focus, transformation of ecosystems, Western Siberia.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ РОДА *DREISSENA* В ВОДОЁМАХ И ВОДОТОКАХ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2015 Михайлов Р.А.

Институт экологии Волжского бассейна РАН, 445003, г. Тольятти;
roman_mihaylov_1987@mail.ru

Поступила в редакцию 18.03.2014

Показано современное распространение понто-каспийских моллюсков-вселенцев рода *Dreissena* (*Dreissena bugensis* и *D. polymorpha*) в водоёмах Среднего и Нижнего Поволжья. За двадцатилетний период после проникновения *D. bugensis* в водоёмы Среднего и Нижнего Поволжья соотношение встречаемости между этими понто-каспийскими видами-вселенцами остаётся на прежнем уровне, что не подтверждает предположение о вытеснении *D. polymorpha*. Ареал *D. polymorpha* расширяется за счёт проникновения в реки, где ранее этот вид не регистрировался.

Ключевые слова: виды-вселенцы, *Dreissena*, численность, биомасса, водохранилища, реки, расширение ареала.

Введение

Проблема биологических инвазий, связанная с проникновением видов из одного региона в другой и усилением их влияния на структурно-функциональную организацию экосистем, в последние десятилетия привлекает повышенное внимание [Invasive..., 2002; Биологические инвазии..., 2004; Дгебуадзе, 2011; и др.].

Моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) является одним из древних понто-каспийских гидробионтов [Колесников, 1950] и впервые был описан П.С. Палласом [Паллас, 1773] на реках Урал и Волга. Исключительная способность *D. polymorpha* к расширению ареала, быстрая адаптация во вновь заселяемых водоёмах, высокая плодовитость даёт этому моллюску неограниченные возможности для массового распространения в водоёмах, и лишь отсутствие для них оптимальных биотопов ограничивает и регулирует этот процесс [Кирпиченко, Ляхов, 1976]. В настоящее время ареал моллюска *D. polymorpha* достиг водоёмов Северной Америки [Mills at al., 1993; и др.].

В 1980-х гг. в водоёмах Средней и Нижней Волги был обнаружен новый чужеродный вид рода *Dreissena* – *D. bugensis* (Andrussov, 1847) [Антонов, 1993], который широко расселился по Волжским водохранилищам, а с 1996 г. стал отмечаться в водоёмах Верхней Волги [Орлова, Щербина, 2001]. По данным Г.Х. Щербины [Щербина, 2009] за 2000 и 2003 гг., в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища на долю *D. bugensis* приходилось более 95% общей численности и биомассы дрейссенид.

Существует мнение о том, что *D. bugensis* в северных и южных водоёмах Волжского бассейна полностью заместила *D. polymorpha*, а в некоторых местах, особенно в открытых частях водохранилищ, сместила её в менее благоприятные условия существования [Антонов, 2008]. В этом случае можно говорить о том, что между двумя видами моллюсков рода *Dreissena* складываются антагонистические взаимоотношения и один вид вытесняет другой. Вопрос о взаимоотношениях между двумя видами моллюсков рода *Dreissena* до конца не изучен.

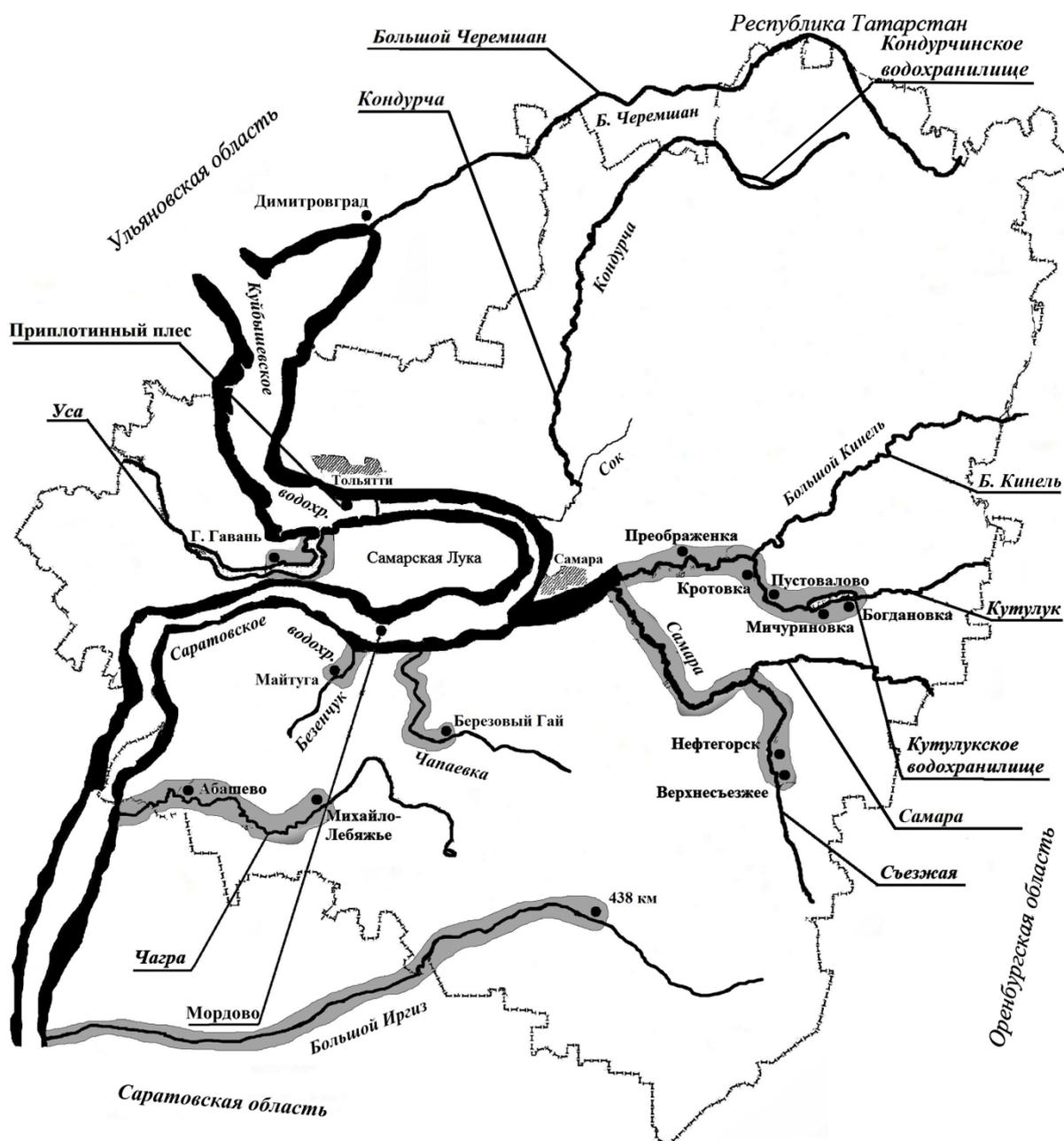


Рис. Карта-схема района исследований: ■ – распространение моллюска *D. polymorpha*; ■ – совместное обитание *D. polymorpha* и *D. bugensis*; - - - - - граница Самарской области. ● – станции обнаружения дрейссенид.

Цель работы – изучить современное распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках бассейна Средней и Нижней Волги.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили исследования, проведённые в период с мая по октябрь 2012–2013 гг. в двух Волжских (Куйбышевском и Саратовском), двух малых (Кондурчинском и Кутулукском) водохрани-

лищах, притоках р. Волги I-го (Самара, Большой Черемшан, Уса, Чагра), II-го (Большой Кинель, Сызьжая, Кондурча) и III-го (Кутулук) порядка (см. рис.).

При анализе малакофауны рек Большой Иргиз, Чапаевка, Безенчук, Чагра, Самара использованы данные П.И. Антонова [Антонов, 2001].

Основные физико-географические характеристики мест нахождения моллюска *D. polymorpha* представлены в таблице 1.

Таблица 1. Физико-географические характеристики мест регистрации *D. polytricha* в изучаемых водоёмах и водотоках

Показатели	с. Верхнесезжье (р. Сьезжая)	г. Нефтегорск (р. Сьезжая)	с. Преображенка (р. Б. Кинель)	с. Богдановка (Кутулукское вдр.)	п. Минчуриновка (Кутулукское вдр.)	с. Пустьоволово (р. Кутулук)	с. Кротовка (р. Кутулук)	с. Михайло-Лебяжье (р. Чара)	г. Гавань (р. Уса)	г. Димитровград (р. Б. Черемшан)
Координаты	52°43' с.ш. 51°13' в.д.	52°48' с.ш. 51°11' в.д.	53°17' с.ш. 50°44' в.д.	53°12' с.ш. 51°32' в.д.	53°11' с.ш. 51°32' в.д.	53°13' с.ш. 51°12' в.д.	53°17' с.ш. 51°09' в.д.	52°38' с.ш. 49°13' в.д.	53°16' с.ш. 49°0' в.д.	54°12' с.ш. 49°37' в.д.
Ширина, м	4	6	0.7	1000	2000	4	3	6	3000	
Глубина, м	1	3	2.5	0.7	7	1	0.7	0.5	0.7	6
Прозрачность, м	0.7	0.8	1	0.7	0.8	0.3	0.7	0.5	0.7	1.2
Скорость течения реки, м/с	<0.1	<0.1	0.3	<0.1	<0.1	<0.1	0.2	<0.1	<0.1	<0.1
Температура, °С	21	20	21	26	22	21	24	22	23	23
Грунт *	Илистый песок	Песчаный ил	Песчаный ил	Песчаный ил	Илистый песок	Песчаный ил	Илистый песок	Песчаный ил	Илистый песок	Песчаный ил
Макрофиты	<i>Niphar lutea</i> (L.) Sibth. & Sm., 1809; <i>Typha angustifolia</i> L., 1753	<i>Carex</i> sp.; <i>Potamogeton perfoliatus</i> L., 1753	<i>Najas major</i> All., 1785; <i>Typha angustifolia</i>	–	–	–	<i>Typha angustifolia</i>	<i>Typha angustifolia</i>	<i>Typha latifolia</i> L., 1753	<i>Typha angustifolia</i> ; <i>N. lutea</i>

Примечание.* – типы грунтов [по: Бреховских и др., 2006]; «→» – отсутствие данных.

Пробы отбирали в различных биотопах, отличающихся скоростями течения, глубиной и степенью зарастания высшими водными растениями. Сбор моллюсков проводили с использованием скребка (длина ножа 20 см) с площадью облова не менее 0.5 м² и драги с ножами (длина ножа 40 см), длина протаскивания по дну 2.5 м (1 м²) [Жадин, 1960; Абакумов, 1992]. Дополнительно просматривали искусственные субстраты: бутылки из стекла, пластмассы, опоры мостов, арматуру, остатки древесины, камни и другие твёрдые предметы. Фиксировали материал 96%-м спиртом. Всего за период исследования была отобрана и обработана 121 проба.

Камеральную обработку материала проводили после просушки на фильтровальной бумаге. Для взвешивания использовали торсионные весы, с точностью до 0.01 мг. Линейные размеры измеряли под биноклем окулярной линейкой с точностью до 0.1 мм. Виды, размеры которых превышали 10 мм – с помощью штангенциркуля. С учётом этих показателей рассчитывали плотность (экз./м²) и биомассу (г/м²) моллюсков. Для оценки возрастной структуры дрейссенид у каждой особи учитывали годовые кольца роста, формирующиеся на внешней поверхности раковины [Методы изучения..., 1990]. При определении таксономического состава моллюсков использовали традиционные отечественные определители [Жадин, 1952; Определитель пресноводных..., 1977; Старобогатов и др., 2004]. При систематическом анализе пользовались общепринятой классификацией, предложенной Старобогатовым и др., в 2004.

Для определения доли отдельного вида моллюска в биотопе проводили сравнение процентного соотношения численности *D. polymorpha* и *D. bugensis* в пробах.

Математическая обработка данных и их графическое представление выполнены в программах Microsoft

Excel, Adobe Photoshop. Географические координаты определяли при помощи GPS прибора марки Garmin GPS 72H.

Результаты исследования

Волжские водохранилища. До зарегулирования Волги и образования каскада водохранилищ *D. polymorpha* являлась обычным компонентом донных биоценозов [Волга и её жизнь, 1978]. При этом показатели количественного развития вида в Волге были невелики, а в Верхней Волге он совершенно отсутствовал. После создания каскада водохранилищ условия для существования *D. polymorpha* улучшились, и она в огромных количествах начала развиваться на затопленных лесах и кустарниках [Ляхов, Михеев, 1964].

Куйбышевское водохранилище. В Куйбышевском водохранилище дрейссены появились в массе через 3–4 года после его заполнения [Кирпиченко, Антонов, 1977]. На седьмом году существования Куйбышевского водохранилища численность *D. polymorpha* в водоёме достигала 3150 экз./м², биомасса – около 2 тыс. г/м² [Ляхов, Михеев, 1964]. К началу XXI в. численность вида в волжских водохранилищах снижалась в 10 раз [Волга и её жизнь, 1978; Яковлева, Яковлев, 2010].

Опубликованные работы по динамике численности и биомассы *D. polymorpha* за длительный период времени (с начала 1970-х и до конца 1980-х гг.) в условиях меняющегося экологического состояния Куйбышевского водохранилища отсутствуют. Поэтому оценить степень её развития до вселения *D. bugensis* сложно. По литературным данным, в первые годы после заполнения водохранилища *D. polymorpha* встречалась в разных биотопах (открытое мелководье, закрытое мелководье, русло, заливы), где показатели её численности и биомассы значительно различались [Куйбышевское..., 1983]. В последующие годы существования

водоёма произошли существенные изменения в структуре донных биоценозов, которые связаны с исчезновением ранее затопленных кустарников, остатков лесов, процессом активного заиления и т. п. Логично предположить, что эти факторы могли оказать определённое влияние на показатели «естественной» численности и биомассы *D. polymorpha*. Изменения придонного слоя Куйбышевского водохранилища повлияли на развитие и других систематических групп моллюсков. Так, по данным Е.П. Загорской [2009], за период с 1975 по 2005 г. отмечено постепенное исчезновение представителей сем. Sphaeriidae, падение общей численности моллюсков отряда Lucicniformes в 16 раз (с 603 до 38 экз./м²), биомассы – в 128 раз (с 12.8 до 0.1 г/м²), и снижение их вклада в общую биомассу макрозообентоса с 34 до 2%. Кроме того, при сборе материала исследователи использовали различные орудия отбора. При отборе проб способом донного траления показатели количественного развития моллюсков при пересчёте на 1 м² были высоки. Высокие показатели их численности и биомассы отмечались также при сборе материала при помощи погружения с применением водолазной техники на заросших участках, где не было возможности использовать трал. Современные исследователи чаще применяют дночерпатель или драгу. Дночерпатель хорошо использовать, зная дно водоёма и участки распространения по ним моллюсков дрейссенид, в противном случае дночерпателем будет невозможно взять пробу (он не закроется). При использовании этого орудия лова многое зависит от того куда попал прибор: в центр их биоценоза (даёт максимальные количественные показатели) или на край (даёт минимальные количественные показатели). Использовать драгу проще, однако она даёт не совсем точные показатели, в связи с её плохой

уловистостью (часто проходит над раковинами, собирая лишь малую часть). Таким образом, при использовании различных орудий отбора проб можно получить несопоставимые данные, которые не позволяют объективно оценить динамику изменения численности и биомассы дрейссены.

D. bugensis впервые в Куйбышевском водохранилище была зарегистрирована в 1992 г. П.И. Антоновым [1993]. На тот момент соотношение численности двух видов (*D. bugensis* и *D. polymorpha*) в пробах составляло соответственно 69:31%. По результатам наших исследований 2012 г., проведённых в Приплотинном плёсе водохранилища, это соотношение было приблизительно таким же и составило на русловой станции (глубина 12 м) 71:29%. Средний возраст моллюсков практически не отличался. Для бугской дрейссены он составлял 5+, а для полиморфной 4+, что говорит об одинаковом уровне развития обоих видов на русловом участке водохранилища. В литоральной зоне Приплотинного плёса (глубина станции 4–5 м) также отмечалось совместное обитание моллюсков обоих видов при соотношении численности 52:48%, т. е., по сравнению с русловым участком, разница в численности видов практически нивелировалась. Это позволяет сделать предположение, что условия мелководья более благоприятны для развития *D. polymorpha*. При этом в литоральной зоне средний возраст *D. polymorpha* составил 4+, а у *D. bugensis* встречались в основном сеголетки и особи, возраст которых не превышал 2+. Такая разница в возрасте видов способствовала тому, что соотношение их было обратным, по сравнению с численностью и составило 37:63%.

Подробное изучение особенностей экологии дрейссенид в верхних плёсах Куйбышевского водохранилища [Яковлева, 2010] также свидетельствует о том, что вытеснение одного вида

дрейссены другим не наблюдается. Однако обнаруживается разница в количественном развитии этих видов в отдельных биотопах.

Саратовское водохранилище. В Саратовском водохранилище срок появления дрейссен в массе составил всего 2–3 года после его заполнения и относится к началу 1970-х гг. [Кирпиченко, Антонов, 1977]. Затем длительный промежуток времени наблюдения за развитием этой группы моллюсков в водоёме практически отсутствуют, за исключением научных отчётов ИЭВБ РАН. По данным сотрудников ИЭВБ РАН, в 2006 г. *D. bugensis* доминировала по численности на всём протяжении Саратовского водохранилища [Зинченко, Курина, 2011]. В 2012 г. на русловой станции в районе с. Мордово отмечалось совместное обитание двух видов дрейссенид (*D. bugensis* и *D. polymorpha*). При этом соотношение показателей их количественного развития (численности и биомассы) было практически одинаковым и составляло 67:33% и 66:34% соответственно. Возрастной состав моллюсков разных видов на этой станции отличался незначительно и в среднем составлял 5+.

Таким образом, как показали наши исследования, вывод о том, что *D. bugensis* вытесняет *D. polymorpha* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах, делать преждевременно. Соотношение их численности на русловом участке Куйбышевского водохранилища на сегодняшний день осталось таким же, как и 20 лет назад (приблизительно 70:30%). В его мелководной зоне численность этих видов практически одинакова, а биомасса *D. polymorpha* значительно превышает этот показатель у *D. bugensis*. Хочется отметить, что подобная тенденция отмечается и в других водоёмах. Так, в оз. Эри [Adrian et al., 1994], после вселения *D. bugensis* её численность резко увеличилась, при этом численность *D. polymorpha*

уменьшилась. Однако полного исчезновения второго вида не произошло, и спустя некоторое время его численность составила 39% от численности моллюсков этих двух видов.

Малые водохранилища.
Кондурчинское водохранилище расположено в верхнем течении р. Кондурча, которая впадает в р. Сок – левый приток Саратовского водохранилища. Водоём введён в эксплуатацию в 1976–1977 гг. Его площадь 0.74 га, объём 0.03 км³. На предмет нахождения моллюсков рода *Dreissena* нами впервые были проведены исследования в 2013 г., при этом ни одного представителя этого рода зарегистрировано не было.

Кутулукское водохранилище. Первые исследования бентоса левобережного притока р. Б. Кинеля – р. Кутулук и созданного на нём в 1939 г. Кутулукского водохранилища, площадь которого 2.15 га и объём 0.1 км³, были проведены в 1946–1947 гг. С.М. Ляховым [1950]. Представителей рода *Dreissena* в этих водоёмах он не отмечал. В 2013 г. в среднем течении реки, на станции, находящейся на верхнем участке Кутулукского водохранилища в 50 км от впадения в р. Б. Кинель в районе с. Богдановка (табл. 2) был обнаружен моллюск *D. polymorpha*. В качестве субстрата *D. polymorpha* использовала раковины моллюсков семейства Unionidae, а также живые и мёртвые раковины представителей своего вида, образуя друзы (табл. 1). Численность *D. polymorpha* составляла 382 экз./м², биомасса – 893.5 г/м². Длина раковин моллюсков изменялась от 15 до 30.1 мм, а возраст от 2+ до 6+. В момент исследования макрофиты располагались на расстоянии 20 м от кромки воды. При этом берег был покрыт раковинами дрейссены и моллюсков семейства Unionidae на расстоянии от уреза воды более чем 10 м, что позволяет нам сделать предположение о значительном колебании уровня воды в водохранилище.

Таблица 2. Водоёмы и водотоки Среднего и Нижнего Поволжья, где был найден моллюск *D. polymorpha*, с указанием предположительного года проникновения и расстояние от устья

Водоёмы и водотоки	Расстояние от устья	Год исследования	Возраст (max)	Предположительный год проникновения (по max возрасту моллюсков)
Б. Кинель	25 км	2012	4+	2008
Уса (Усинский залив)	40 км	2012	3+	2010
Съезжая	60 км	2013	6+	2007
Кутулук	28 км	2013	6+	2007
Кутулукское вдхр.	50 км	2013	6+	2007
Чагра*	100 км	1997	8+	1989
Самара*	44 км	2003	4+	1999
Б. Иргиз*	438 км	1997	7+	1990
Безенчук*	21 км	1997	6+	1991
Чапаевка*	91 км	1992	–	–

Примечание. * – данные [по: Антонов, 2001]; «–» – отсутствие данных.

На станции, расположенной в 38 км от устья реки, возле пос. Мичуриновка (табл. 2), на песчаном грунте была зарегистрирована небольшая друза *D. polymorpha* (табл. 1).

Здесь их численность была ниже, чем на предыдущей станции, и составляла 86 экз./м², с биомассой 134.1 г/м². Возраст составлял от 1+ до 5+, длина раковин – от 9.7 до 24 мм. В этом районе урез воды был расположен значительно ближе к берегу, чем на предыдущей станции (макрофиты были расположены на расстоянии 3 м от уреза воды). Вероятно, это связано с характером берегов – здесь они более обрывистые (нагорные).

Водотоки. Данные о распространении *D. polymorpha* и *D. bugensis* вверх по течению рек Среднего и Нижнего Поволжья незначительны, и представлены только в работах П.И. Антонова [Антонов, 2001; Козловский и др., 2003]. *D. polymorpha* была обнаружена им в следующих реках: Самара, Большой Кинель, Большой Иргиз, Чагра, Безенчук, Чапаевка. В р. Самара и в устьевом участке р. Большой Кинель совместно с поселениями *D. polymorpha* была найдена и *D. bugensis*. Хотелось бы отметить, что данные пробы были отобраны при помощи «кошки-драги» [Методы изучения..., 1990].

В 2012–2013 гг. нами были проведены исследования по обнаружению и распространению представителей рода *Dreissena* в 8 малых и средних реках региона. Из них 4 являются притоками Куйбышевского и Саратовского водохранилищ первого порядка, 3 – второго и 1 – третьего.

Притоки первого порядка. Река Самара. Левый приток Саратовского водохранилища. Относится к средним рекам. Ее длина – 594 км, площадь бассейна – 46 500 км². Моллюски рода *Dreissena* найдены были в районе с. Алексеевка, расположенном в 44 км от её устья, в зоне подпора Саратовского водохранилища (табл. 2). На других участках моллюски рода *Dreissena* не обнаружены.

Река Чагра. Левый приток первого порядка Саратовского водохранилища. Относится к средним рекам. Длина реки 251 км, площадь бассейна – 3440 км². Впервые *D. polymorpha* была зарегистрирована в р. Чагра П.И. Антоновым в 1997 г. в 100 км от её устья (табл. 2) [Антонов, 2001]. Нами вид был обнаружен на станции, расположенной в 120 км от устья, возле с. Михайло-Лебяжье. Субстратом для моллюсков служили древесные остатки, а также основания макрофитов *Typha angustifolia* (табл. 1). Численность

дрейссены на данном участке составляла 28 экз./м², биомасса – 21.6 г/м². Найденные моллюски имели возраст от 3+ до 5+, длину раковин от 15.2 до 25.4 мм. В месте его регистрации отмечалось снижение скорости течения воды до <0.1 м/с за счёт создания насыпной дамбы ниже по течению. Выше с. Михайло-Лебяжье река летом частично пересыхает, образуя цепь прудов. Вероятно, именно этот факт мешает распространению моллюска *Dreissena polymorpha* выше по течению реки.

Река Уса. Впадает в Куйбышевское водохранилище, являясь его правым притоком первого порядка. Относится к малым рекам. Длина реки составляет 143 км, площадь бассейна – 3390 км². Впервые *D. polymorpha* была зарегистрирована в месте впадения р. Усы в Куйбышевское водохранилище в 1959 г. С.М. Ляховым в массовом количестве. Численность вида была практически такой же, как и в водохранилище – около 5 тыс. экз./м² [Ляхов, Михеев, 1964]. Нами *D. polymorpha* была зарегистрирована в зоне подпора – в Усинском заливе Куйбышевского водохранилища, в 40 км от устья (табл. 2) в районе базы отдыха «Голубая гавань».

Дрейссена была встречена на песчано-илистом грунте (табл. 1). Численность моллюска составила 3 экз./м², биомасса – 0.3 г/м², возраст – от 1+ до 3+, длина раковин – от 10.8 до 14.2 мм.

Река Большой Черемшан. Левый приток Куйбышевского водохранилища. Средняя река, длина которой 336 км, а площадь бассейна – 11 500 км². Вид *D. polymorpha* впервые был зарегистрирован в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища на второй год после его создания. Встречался очень редко, его биомасса не превышала 1 г/м², что было связано с проходившим затоплением весной, до появления личинок в планктоне [Мордухай-Болтовской, 1961]. Однако, уже через год, в сентябре 1960 г.,

численность *Dreissena* значительно увеличилась (до 147 экз./м², а биомасса составила 104.3 г/м²) [Аристовская, 1964]. Нами река исследована от истока до верхнего участка Черемшанского залива. *D. polymorpha* найдена в районе г. Димитровграда, в зоне подпора Куйбышевского водохранилища в количестве 85 экз./м², биомасса составила при этом 18.4 г/м², возраст – от 1+ до 5+. В этом же районе был найден и другой моллюск – *D. bugensis* с численностью 46 экз./м² и биомассой 12.9 г/м² (табл. 1).

Притоки второго порядка. Река Съезжая. Левый приток р. Самары, который впадает в неё в 130 км от устья. Относится к малым рекам. Длина реки составляет 107 км, площадь бассейна – 1640 км². *D. polymorpha* была встречена нами на станции, расположенной в 60 км от устья, в районе с. Верхнесъезжее (табл. 2). Моллюск обнаружен на глубине 1 м, на раковинах представителей семейства Unionidae и макрофитах (табл. 1). Численность вида составляла 6 экз./м², а биомасса – 5.3 г/м², возраст от 1+ до 4+, длина раковин – от 8.6 до 19.9 мм.

Ниже по течению, в 48 км от устья, в районе г. Нефтегорск, также был встречен моллюск *D. polymorpha*. Его численность здесь была выше и составляла 30 экз./м², биомасса – 126.1 г/м², возраст – от 1+ до 6+, длина раковин – от 14.9 до 30.6 мм. Моллюск зарегистрирован на илистом грунте прикреплённым к древесным остаткам и раковинам других дрейссен, образуя маленькие друзы (табл. 1).

Река Большой Кинель. Правый приток р. Самары, впадающий в неё в 50 км от устья. Относится к средним рекам. Длина – 442 км, площадь бассейна – 14 900 км². Впервые *D. polymorpha* была обнаружена в устьевом участке реки в 2007 г. [Антонов, 2008]. Нами вид был зарегистрирован в 25 км от устья (табл. 1), в районе с. Преображенка (табл. 2). Моллюск был прикреплён к раковине живого моллюска семейства Unionidae. Всего

было найдено 2 экз./м², биомасса составила 1.7 г/м², возраст зарегистрированных экземпляров – 4+, длина раковин – 18.3 и 19.2 мм.

Река Кондурча. Правый приток р. Сок. Относится к средним рекам. Длина реки 294 км, площадь водосбора – 4.36 км². На р. Кондурче моллюсков рода *Dreissena* найдено не было. Вероятно, их отсутствие в реке связано с сильным течением в устьевой части реки, не позволяющим велигерам проникнуть вглубь и закрепиться на субстратах.

Притоки третьего порядка. *Река Кутулк.* Впадает в р. Б. Кинель слева, в 68 км от её устья. Относится к малым рекам. Длина водотока 144 км, площадь бассейна – 1340 км². Моллюск *D. polymorpha* был встречен нами в районе, расположенном ниже Кутулковского водохранилища, возле с. Пустовалово, в 28 км от устья (табл. 2). Его численность здесь значительно ниже, чем в водохранилище, и составила 6 экз./м², а биомасса – 18.3 г/м², возраст – от 4+ до 6+, длина раковин от 20.3 до 26.1 мм. Субстратом для моллюсков служили раковины моллюсков семейства Unionidae (табл. 1). На станции, расположенной в 5 км от устья, возле с. Кротовка, также был найден моллюск *D. polymorpha*, с гораздо меньшей численностью – 2 экз./м², биомассой 4.9 г/м², возраст – 3+ и 4+, длиной раковин – 16.3 и 20.5 мм. Они были встречены на глубине 0.3 м, прикреплёнными к оставленным после строительства моста арматурам (табл. 1).

Обсуждение результатов

Как показали наши исследования, утверждения о том, что *D. bugensis* вытесняет *D. polymorpha* [Антонов, 2008; Зинченко, Курина, 2011; и др.] в Волжских водохранилищах, преждевременно. Значительное увеличение численности *D. polymorpha* в Волге отмечается при создании на ней водохранилищ. В конце 1980-х гг. в составе малакофауны зарегулированной Волги появляется *D. bugensis* [Антонов,

1993]. Через 30 лет второй вид значительно превосходит первый по численности и биомассе в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах [Антонов, 2008; Зинченко, Курина, 2011].

Возможно, основной причиной этого является конкурентный тип питания (оба вида – сестонофаги-фильтраторы) [Орлова, 2010]. Однако, известно [Дрейссена: *Dreissena polymorpha*..., 1994], что эти моллюски являются представителями эпифауны, для которых большое значение имеет наличие специального субстрата, каковым после создания водохранилищ служили древесные остатки. Именно в этот промежуток времени количественные показатели *D. polymorpha* в водоёмах были максимальными [Ляхов, Михеев, 1964]. С течением времени число благоприятных субстратов сокращалось (разрушились древесные и кустарниковые остатки), и естественная численность вида *D. polymorpha* стала снижаться. В это время в Волге появляется *D. bugensis*. Как известно, этот вид, в отличие от *D. polymorpha*, менее требователен к субстрату [Roe, Maclsaak, 1997; Stoeckmann, 2003]. Возможно, это также явилось причиной увеличения численности *D. bugensis*. В современный период, согласно нашим данным, в литоральной зоне Приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища численность этих двух видов была практически одинаковой, а биомасса *D. polymorpha* даже превосходила биомассу *D. bugensis*. В русловой же части водоёма *D. bugensis* достигала значительно большего количественного развития по сравнению с *D. polymorpha*. Полученные данные можно объяснить тем, что эти виды предпочитают разные зоны водоёмов: *D. bugensis* хорошо развивается в более глубоководных участках, способна обитать на глубине > 40 м, в то время как показатели количественного развития *D. polymorpha* уже на глубине 10–15 м

ниже [Adrian, Ferro, Keppner, 1994; Jones, Ricciardi, 2005]. Кроме того, эти виды имеют наибольшее количественное развитие при совместном обитании [Яковлева, 2010]. Как известно моллюски дрейссены имеют мозаичное (пятнами) распространение [Кирпиченко, 1963], и их численность в конкретном месте может значительно меняться, поэтому сравнивать данные, полученные при изучении различных биотопов, достаточно сложно.

Как известно, скорость течения является одним из главных факторов, определяющих развитие моллюсков рода дрейссена. В незарегулированных реках русло подвергается постоянному размыву, а речное дно образовано подвижным песком. Это, по мнению некоторых авторов, служит одной из основных причин того, что дрейссена в них появляется значительно позже, чем в водохранилищах [Кирпиченко, 1963].

В настоящее время заселению рек представителями рода дрейссена способствуют следующие факторы: наличие в большинстве средних и малых рек благоприятных субстратов в виде остатков наземной растительности (старые упавшие деревья, которые в воде способны пролежать не один десяток лет, пни), камни, различные искусственные субстраты (сваи мостов, стеклянные и пластиковые бутылки), сооружение рядом с городами насыпных дамб. В зарегулированных реках течение сильно замедлилось, а на некоторых участках практически исчезло; на дно оседает много ила, что приводит к его зарастанию, и, в свою очередь, также влияет на скорость течения. За счёт седиментации органических веществ и увеличения числа планктонных организмов, изменяется состав бентоса и его кормовая база. В результате этого дрейссена начала проникать в реки, расширяя свой ареал в регионе. Однако, численность представителей этого рода в большинстве малых рек невелика.

Количество велигеров дрейссены может быть огромным (десятки тысяч) [Кирпиченко, 1963], однако не все они находят благоприятные условия для прикрепления, поэтому их распределение в водоёмах носит мозаичный характер.

В изученных водотоках *D. polymorpha* была отмечена, в основном, в реках с медленным течением. Это позволяет сделать предположение о том, что одним из важных факторов для её расселения в реки является скорость течения. Создание плотин уменьшает взмучивание грунта. Это также служит важным фактором для развития дрейссены, так как они очень чувствительны к концентрации частиц взвеси в воде в связи с особенностью строения фильтрационного аппарата [Биологические инвазии..., 2004].

Одним из факторов, влияющих на развитие дрейссены в небольших водоёмах, является площадь их промерзания в зимний период и обсыхания в летний. Эти моллюски способны обитать в широком температурном диапазоне (от 10 до 32°C), однако они совершенно не переносят замерзания [Биологические инвазии..., 2004]. Также в малых и средних реках отмечается гибель дрейссены, расположенной не на русловом участке, и её смывание в периоды половодья и дождевых паводков. Создание плотин помогло снизить влияние этого фактора: уровень воды на зарегулированном участке реки практически не меняется, и это позволяет моллюску существовать на различных глубинах и даже недалеко от уреза воды.

Часто в реках мы наблюдали эпибионтные группировки моллюсков семейства Unionidae и *D. polymorpha*, которая прикреплена к их раковинам. Экологические требования этих моллюсков сходны: они являются фильтраторами. Крупные представители семейства Unionidae способны к более активному движению, чем дрейссены, ведущие прикреплённый образ жизни.

Летом они перемещаются с большей глубины на меньшую, а зимой наоборот, что позволяет выживать и *D. polymorpha*.

С заселением дрейссены в реки Среднего и Нижнего Поволжья возможно и так называемое явление «сопряжённой инвазии», когда отмечаются другие виды-вселенцы из одного и того же региона-донора [Биологические инвазии..., 2004]. Не исключено, что дрейссена изменит структурно-функциональную организацию экосистем водотоков [Higler, 1981]. Появление дрейссены в малых и средних реках может повлиять на них следующим образом. Будучи мощными собирателями-фильтраторами [Львова, Извекова, Соколова, 1980; Дрейссена: *Dreissena polymorpha*..., 1994; и др.], дрейссениды осаждают огромное количество органического вещества из толщи воды, а выделяемые ими аглотинаты и фекалии становятся источниками пищи для бентосных и других организмов [Greenwood et al., 2001; Щербина, 2008; и др.], избирательно заселяющих друзы, которые также представляют собой убежище от хищников [Протасов, 1994; Щербина, 2009; и др.]; моллюски активно участвуют в самоочищении воды, влияя на круговорот веществ; велигеры вместе с током воды проникают в системы водозаборов и теплоцентралей, где оседают, а затем образуют мощные обрастания, являющиеся серьезной помехой в работе [Кирпиченко, Ляхов, 1976]; выделяемые моллюсками фекалии содержат значительное количество биогенных веществ (азота и фосфора), что, в свою очередь, приводит к вспышкам роста донных водорослей [Bobat, Hengurmen, Zapletal, 2004].

Заключение

На основании проведённых исследований можно сделать следующие заключения:

1. В Куйбышевском и Саратовском водохранилище на протяжении более

чем 20 лет отношение количественных показателей развития *D. polymorpha* и *D. bugensis* остаётся на прежнем уровне, около 70% численности этих двух видов приходится на долю *D. bugensis*, около 30% – *D. polymorpha*, т. е. достаточных оснований говорить о том, что один вид вытесняется другим, нет.

2. Из 14 исследованных водоёмов и водотоков нами впервые *D. polymorpha* отмечена в 4 (Б. Кинель, Кутулук, Съезжая, Уса). Также подтверждены более ранние данные о нахождении *D. polymorpha* в реках Чагра, Самара и Б. Черемшан [Мордухай-Болтовской, 1961; Аристовская, 1964; Антонов, 2001, 2008].

3. Процесс расширения ареала в регионе, отмечен только у *D. polymorpha*. Возможно, это связано со способностью *D. polymorpha* обитать на участках с большей скоростью течения воды и предпочтением менее глубоководных участков в сравнении с *D. bugensis* [Пряничникова, 2013].

Литература

Абакумов В.А. Руководства по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В.А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 320 с.

Антонов П.И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез. докл. междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.

Антонов П.И. Экология моллюска *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas) малых рек Самарской области // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. С. 13.

Антонов П.И. Биоинвазийные организмы в водоёмах Средней Волги // Самарская Лука. 2008. Т. 17. № 3(25). С. 500–517.

- Аристовская Г.В. Бентос Куйбышевского водохранилища за период с 1960 по 1962 г. // Тр. Тат. отд. Гос. науч.-исслед. ин-та озёрн. и речн. рыб. хоз-ва. Казань, 1964. Вып. 10. С. 85–119.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах/ Под редакцией А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.:Товарищество научных изданий КМК и ЗИН РАН, 2004. 436 с.
- Бреховских В.Ф., Казмирук Т.Н., Казмирук В.Д. Донные отложения Ивановского водохранилища: Состояние, состав, свойства. М.: Наука, 2006. 176 с.
- Волга и её жизнь / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет инвазий чужеродных видов в Голарктике (Электронный журнал) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Предисловие к 1, 2 и 3 номерам за 2011 год. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2011_1/2011_preface.pdf). Проверено 10.01.2014.
- Дрейссена: *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология, практическое значение / Под ред. Я.И. Старобогатова. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: АН СССР, 1952. 376 с.
- Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 188 с.
- Загорская Е.П. Экология и специфика развития моллюсков надсемейства Pisidioidea (Mollusca, Bivalvia) в условиях Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2009. 19 с.
- Зинченко Т.Д., Курина Е.М. Распределение видов вселенцев в открытых мелководьях Саратовского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 74–85. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2011_2/Zinchenko_11_2.pdf). Проверено 10.01.2014.
- Кирпиченко М.Я. Особенности расселения дрейссены в условиях зарегулирования Волги // Тр. ИБВВ. Биологические аспекты изучения водохранилищ. Вып. 6(9), М.: Изд. АН СССР, 1963. С. 153–158.
- Кирпиченко М.Я., Антонов П.И. Интенсивность заселения дрейссеной водохранилищ // Круговорот веществ и энергии в водоёмах. Элементы биотического круговорота. Тез. докл. на 4-м Всесоюзном Лимнологическом совещании. Лиственичное на Байкале, 1977. С. 302–305.
- Кирпиченко М.Я. Ляхов С.М. *Dreissena polymorpha* Pallas и её значение в водоёмах замедленного стока // III съезд всесоюзного гидробиологического общества. 1976. Т. 5. С. 264–266.
- Козловский С.В., Антонов П.И., Буркова Т.Н., Бычек Е.А., Горбунов М.Ю., Жариков В.В. Экологическая оценка современного состояния рыбохозяйственных водоёмов Кинельского района Самарской области // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». 2003. Вып. 3. С. 32–57.
- Колесников В.П. Акчагыльские и апшеронские моллюски // Палеонтология СССР. М.: АН СССР, 1950. Т. 10. Ч. 3. Вып. 12. 259 с.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
- Ляхов С.М. Бентос Кутулукского водохранилища (Куйбышевская область) // Зоологический журнал. 1950. Т. 29, вып. 1. С. 93–96.
- Ляхов С.М., Михеев В.П. Распределение и количество дрейссены в Куйбышевском водохранилище на седьмом году его существования // В

- сб.: Биология дрейссены и борьба с ней. / Под ред. Б.К. Штегман. Тр. ИБВВ. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 7(10). С. 3–18.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоёмов // В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Методы изучения двустворчатых моллюсков / Под ред. Г.Л. Шкорбатова, Я.И. Старобогатова // Тр. АН СССР. Л., 1990. Т. 219. 208 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. ИБВ АН СССР, 1961. № 4(7). С. 49–177.
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / Под ред. Л.А. Кутиковой, Я.И. Старобогатова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 512 с.
- Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2010. 47 с.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (Dreissenidae, Bivalvia): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие пути распространения // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. Борок, Россия. Тез. докл. Ярославль, 2001. С. 152–154.
- Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб.: Императорской Академии наук, 1773. 786 с.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. Думка, 1994. 307 с.
- Пряничникова Е.Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // В сб. Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: лекции и материалы докладов II-й Международной школы-конференции / Ред. А.В. Крылов, В.Г. Пряничникова. Ярославль: Канцлер, 2013. 129 с.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски, полихеты, немуртины // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. 526 с.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) // Биол. внутр. вод. 2008. № 4. С. 72–80.
- Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2009. 468 с.
- Яковлева А.В. Фауна и экология инвазионных видов в донных сообществах верхних плёсов Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 22 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 2. С. 97–111. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2010_2/Yakovleva_10_2.pdf). Проверено 10.01.2014.
- Adrian D.J., Ferro Th. A., Keppner H.T. Relative Abundance of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) and Quagga Mussels (*Dreissena bugensis*) in Eastern Lake Erie // Proceedings of The Fourth Internat. Zebra Mussel Conf., March 1994. Madison, Wisconsin, 1994. P. 401–407.
- Bobat A., Hengurmen M., Zapletal W. Zebra Mussel and Fouling problems in the Euphrates Basin // Turk. J. Zool. 2004. V. 28. P. 161–177.

- Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Lappakoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 608 p.
- Greenwood K.S., Thorp J.H., Summers R.B., Guelda D.L. Effects of an exotic bivalve mollusc on benthic invertebrates and food quality in the Ohio River // *Hydrobiologia*. 2001. V. 462. P. 169–172.
- Higler L. W. G. Bottom fauna and littoral vegetation fauna in Lake Maarsseveen // *Aq. ecol.* 1981. V. 15. № 1, 2. P. 82–86.
- Jones L.A., Ricciardi A. Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005. V. 62. P. 1953–1962.
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor S.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // *J. Great Lakes Res.* 1993. V. 19(1). P. 1–54.
- Roe S.L., MacIsaac H.J. Deepwater population structure and reproductive state of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) in lake Erie // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997. V. 54. P. 2428–2433.
- Stoeckmann A.M. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis* // *Can. J. Fish Aquat Sci.* 2003. V. 60. 126–134.

DISTRIBUTION OF MOLLUSKS OF THE GENUS *DREISSENA* IN WATER BODIES AND WATERCOURSES OF THE MIDDLE AND LOWER VOLGA

© 2015 Mikhaylov R.A.

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, 445003 Togliatti, Russia
E-mail: roman_mihaylov_1987@mail.ru

Current distribution of the Ponto-Caspian alien mollusk species of the genus *Dreissena* (*Dreissena bugensis* and *D. polymorpha*) in the water bodies of the Middle and Lower Volga is shown. Since the invasion of Quagga Mussel (*D. bugensis*) which took place 20 years ago, the occurrence ratio of this species has been remaining stable. This fact provides no evidence for the ongoing replacement of one species by another. Distribution area of *D. polymorpha* is expanding presently due to its penetration into the rivers, where this species was never registered before.

Key words: invader species, *Dreissena*, number, biomass, reservoirs, rivers, area expansion.

ПЕРВАЯ НАХОДКА И ВОЗМОЖНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ КАМЧАТСКОГО КРАБА *PARALITHODES CAMTSCHATICUS* (CRUSTACEA DECAPODA LITHODIDAE) В БЕЛОМ МОРЕ

© 2015 Стариков Ю.В.¹, Спиридонов В.А.², Наумов А.Д.¹, Зуев Ю.А.³

¹ Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034;
andrewnm@gmail.com

² Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН,

Нахимовский проспект, 36, Москва, 117997; vspiridonov@ocean.ru

³ Российский государственный гидрометеорологический университет,
Малоохтинский пр., 98, Санкт-Петербург, 195196; yzuyev@yandex.ru

Поступила в редакцию 8.09.2014

Половозрелая самка камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*), пойманная вблизи Беломорской биостанции ЗИН РАН (Кандалакшский залив, внешняя часть губы Чупа, губа Кривозёрская, мыс Картеш) 21 августа 2013 г., представляет собой первую находку этого вида (вида-вселенца, натурализовавшегося в Баренцевом море) во внутренней части Белого моря. До этого представители данного вида регистрировались только в Воронке, которая по своим океанографическим характеристикам значительно ближе к Баренцеву морю, чем Белому. Размеры самки и её репродуктивное состояние в целом соответствуют норме для баренцевоморских особей в данном сезоне, однако количество развивающейся икры на плеоподах было на два порядка меньше того, что наблюдается у особей такого размера в Баренцевом море. Обсуждаются современные данные об экологических особенностях камчатского краба, возможности его обитания во внутренней части Белого моря и возможные пути попадания в район мыса Картеш. Более вероятным объяснением появления там обнаруженного экземпляра следует считать завоз в Кандалакшский залив человеком. Как в случае завоза, так и естественного расселения из Воронки Белого моря, перспективы натурализации *P. camtschaticus* во внутренних частях Белого моря сомнительны. Этому будут, очевидно, препятствовать пониженная солёность в прибрежных районах, где происходит размножение крабов, и отрицательная температура всей толщи воды в зимний период, не позволяющая найти подходящие места для зимовки взрослых самок и самцов.

Ключевые слова: крабоиды, миграции, влияние температуры и солёности, донные сообщества, промысел, завоз, Кандалакшский залив, Горло, Воронка, Баренцево море.

Введение

Камчатский крабоид, *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) был интродуцирован в Баренцево море из дальневосточных морей России (Японского и Охотского) в результате планомерной деятельности советских специалистов-акклиматизаторов, прежде

всего Ю.И. Орлова, с целью формирования нового промыслового запаса [Orlov, Ivanov, 1978; Кузьмин, Гудимова, 2002; Орлов, 2004; Türkay, Spiridonov, 2004]. Русское бытовое и промысловое название этого вида «камчатский краб», поэтому в дальнейшем мы используем именно его,

хотя более корректным для русской научной литературы является введённое Л.Г. Виноградовым [1950] обозначение «крабоид» (английское название вида – red (реже Kamchatka или Kamchatkan) king crab). В настоящее время этот вид встречается в шельфовой зоне Баренцева моря от северной Норвегии, в основном, фьордов губернии Финмарк (западная граница примерно на 22–23° в. д.) до района о. Колгуев и Гусиной банки [Кузьмин, Гудимова, 2002; Беренбойм, 2003; Hjelset et al., 2009; Pinchukov, 2009; Состояние..., 2013], включая центральную часть Воронки Белого моря [Золотарёв, 2010]. Северная и центральная часть Воронки по своим океанографическим характеристикам гораздо ближе к Баренцеву, нежели к Белому морю [Наумов, Федяков, 1991; Елисов, 1996; Лисицын, 2010; Пантюлин, 2012].

С 2004 г. в российских водах открыт промышленный лов камчатского краба. С начала 2-й половины 2000-х гг. отмечено смещение наиболее плотных концентраций на восток в район мыса Святой Нос вблизи географической границы Баренцева и Белого морей [Соколов, Милютин, 2008]. Здесь, в особенности на Канинской банке (к СЗ от мыса Канин Нос) и в настоящее время (2011–2013 гг.) формируются промысловые скопления и вылавливается значительная часть промысловой квоты камчатского краба [Состояние..., 2013].

Истории о ещё более широком расселении камчатского краба подавались средствами массовой информации, как в России, так и в странах Западной Европы, часто сенсационно и искажённо, и в ряде случаев можно доказать, что они основаны на недостоверных данных [Türkau, Spiridonov, 2004]. Тем не менее, описан (хотя и небезупречно – обстоятельства поимки детально не охарактеризованы, находка документирована только фотографией) случай поимки крупного экземпляра в Средиземном море [Faccia et al., 2009].

Достоверные находки *P. camtschaticus* в Белом море южнее Воронки были неизвестны. Летом 2013 г. в районе Беломорской биологической станции Зоологического института РАН «Картеш» был пойман экземпляр камчатского краба. Данное сообщение посвящено описанию этой находки и обсуждению возможности вселения этого вида крабоидов в Белом море.

Методика

Пойманный экземпляр был исследован на предмет стадии зрелости икры на плеоподах, стадии линейного цикла и обрастания покровов в соответствии со стандартной методикой [Родин и др., 1979; Павлов, 2003], сфотографирован и зафиксирован в 4%-м растворе формалина на морской воде. При этом образец ткани был зафиксирован в 96%-м этаноле для возможного молекулярно-генетического анализа. Экземпляр хранится в коллекции Зоологического института РАН. У него был отпрепарирован и отделён яичник и произведён осмотр части жаберных полостей для выявления симбионтов. Икра на плеоподах и количество ооцитов старшей генерации (в процессе вителлогенеза) подсчитаны путём взвешивания общей массы и отдельных навесок и подсчёта икринок и ооцитов из навесок под биноклем в камере Богорова.

Результаты

21 августа около 13.00 вблизи Беломорской биостанции ЗИН РАН в координатах 66°20' N, 33°39' E (Кандалакшский залив, внешняя часть губы Чупа, губа Кривозёрская, мыс Картеш) (рис. 1) в рыбацкую сеть (ячей 30 мм) был пойман камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (рис. 2). Краб запутался в мористом отделе нижницы сети.

Так как мористый конец сети был смещён приливом в сторону берега на неопределённое расстояние, все



Рис. 1. Картограмма Белого моря (источник: http://www.zin.ru/kartesh/general.asp#white_sea). Звездочкой показано место поимки камчатского краба в районе Беломорской биостанции «Мыс Картеш».

характеристики абиотических условий места поимки следует считать приблизительными.

Сеть была поставлена на расстоянии около 100 м от скалистого берега. От линии уровня отлива начинается крутой свал до глубин порядка 10–15 м, далее плоское дно с пологим уклоном. (Описание места поимки основано на водолазных наблюдениях сотрудника Института биологии КНЦ РАН, г. Петрозаводск, к. б. н. И.Н. Бахмета.) Глубина места составляла около 20 м, грунт каменистый на илесто-глинистом ложе.

Гидрологические наблюдения в месте постановки сети не проводились. По данным, полученным накануне, в 800 м от точки поимки на глубине 25 м температура составляла 6.7 °С, солёность – 26.7‰ (данные предоставлены планктологом Биостанции Н.В. Усовым).

Краткое описание пойманного экземпляра: самка, длина карапакса

(ДК) без рострума 98 мм; ДК с рострумом 120 мм; максимальная ширина карапакса (ШК) 110 мм; максимальная ширина брюшка (абдомена) 114 мм; вес 790 г. Покровы нормально кальцинированы [Павлов, 2003], их обрастания отсутствовали. Комменсалы на покровах и при поверхностном осмотре жаберной полости (с отгибанием краёв карапакса, без вскрытия) не обнаружены. Самка находилась на III стадии линеечного цикла и имела на плеоподах икру бурого цвета (стадия 3, формирование эмбрионизованной личинки) на плеоподах. Количество икринок составило 7750. Яичник фиолетового цвета (вес после фиксации в спирте 29 г) содержал около 160 000 ооцитов, вступивших в фазу вителлогенеза.

Обсуждение

Экологические особенности. В пределах своего природного ареала камчатский краб встречается при

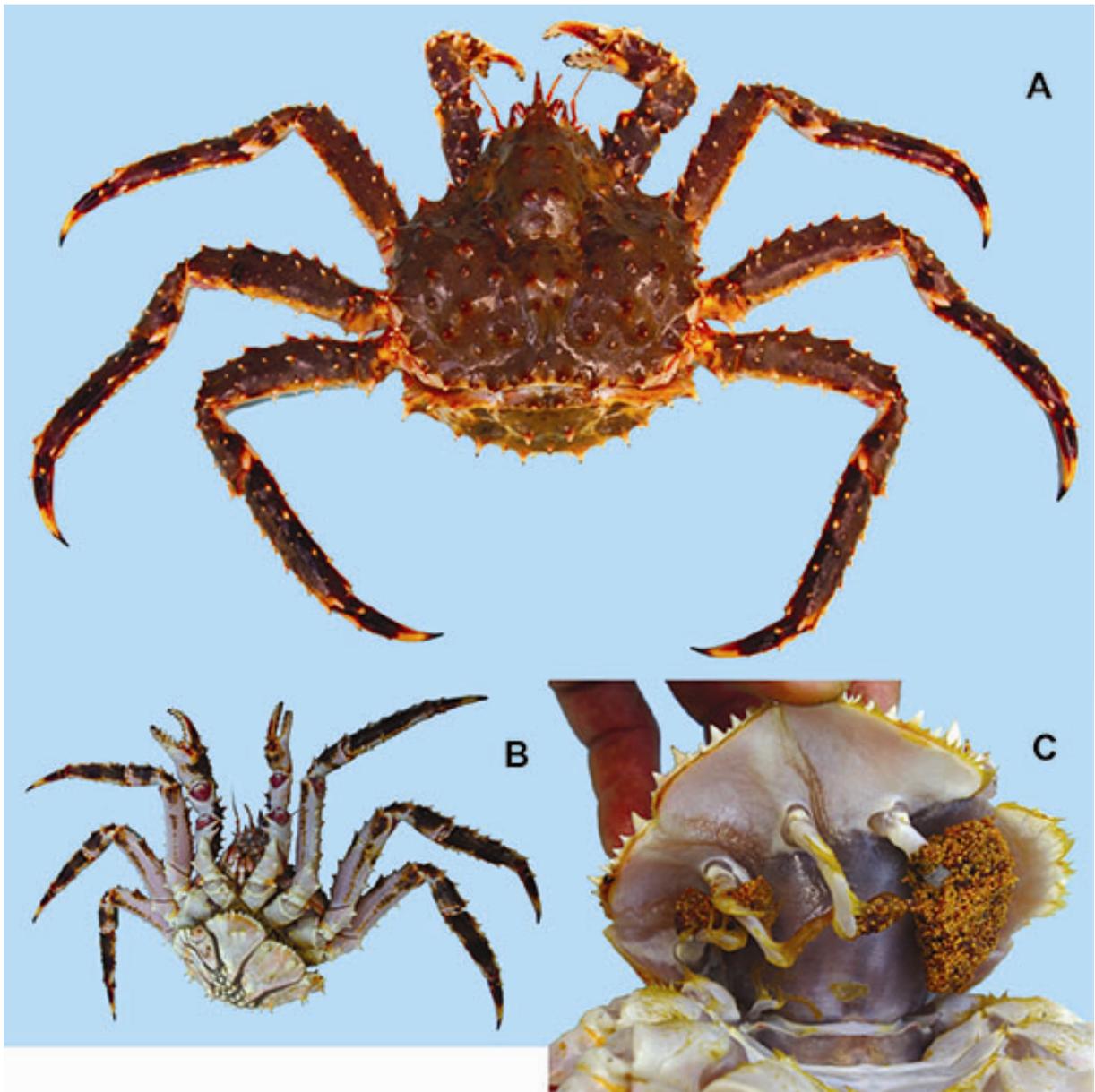


Рис. 2. Самка камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*), пойманного в районе мыса Картеш. А – дорсальный вид; В – латеро-вентральный вид; С – кладка развивающейся икры на плеоподах абдомена (отогнут). ШК 100 мм.

температуре от -2 до $+18$ °С, преферендум от $+2$ до $+7$ °С [Иванов, 1955]. В Баренцевом море в местах обитания вида температура в течение года изменяется от 0.4 до $8-9$ °С [Бойцов, 2003]. Л.Г. Виноградов [1945] отмечает единичный случай, когда придонная температура в области формирования Хариузовского скопления промысловых самцов у Западной Камчатки составляла -0.6 °С, обычно она была выше 2 °С. Самки считаются более теплолюбивыми, чем самцы, и поэтому их сезонные

миграции протекают отдельно от взрослых (промыслового размера) самцов [Виноградов, 1945, 1968], и образование агрегаций наблюдается при более высоких температурах [Клитин, 2003]. В Варангер-фьорде концентрации икряных самок наблюдаются почти исключительно при температуре выше 6 °С [Переладов, 2003]. С конца лета в Баренцевом море икряные самки, избегая зоны охлаждения, постепенно перемещаются в более глубокие участки так, что периоды максимума плотности распределения икряных самок на

различной глубине фактически совпадают с периодами сезонного максимума температуры на соответствующих глубинах [Бойцов, 1985]. Общее направление сезонных миграций самцов и самок камчатского краба в морях Северной Пацифики – осенью – от берега на глубины более 100 м, весной – обратно на прибрежные мелководья [Виноградов, 1945, 1968; Иванов, 1955; Клитин, 2003; Тальберг, 2005]. Летние миграции взрослых крабов в Охотском море носят кормовой характер и проходят по районам с высокой биомассой бентоса [Виноградов, 1945]. В Баренцевом море размах миграций меньше [Тальберг, 2005], и часть самцов может в течение всего года оставаться на больших глубинах [Матюшкин, 2003а]. В некоторых частично изолированных донными порогами фьордах Баренцева моря, например Западном рукаве губы Ура, и самцы, и самки живут относительно оседло и размножаются на большой глубине и большую часть года проводят при температуре 2.0–2.5 °С [Матюшкин, 2003а].

В Кольском заливе неполовозрелые особи краба круглый год находятся на верхних горизонтах сублиторали. При понижении температуры до 1–2 °С неоднократно наблюдалось явление двигательной диапаузы, когда молодь зарывалась в ил [Павлова, Зуев, 2010]. По-видимому, температуры близкие к нулевым ограничивают распространение камчатского краба в Баренцевом море [Бойцов, 2003]. Для семейства Lithodidae в целом обитание при температуре ниже 0 °С совершенно нехарактерно [Hall, Thatje, 2009].

Диапазон солёности воды, при котором камчатский краб обитает как в природном ареале, так и Баренцевом море, составляет 32–35‰. При содержании солей 20‰ в эксперименте *P. camtschaticus* выживает около месяца. При такой солёности нарушается нормальное развитие яиц и наблюдается абортное вылупление личинок [Иванов, 1955]. Таким образом, самка,

пойманная в Белом море, обитала в области температурной толерантности, но заметно более низкой солёности, чем в обычных местообитаниях. Наиболее распределённой частью нового ареала камчатского краба в северо-восточной Атлантике является Кольский залив. Молодь *P. camtschaticus* распространена вдоль большей части залива включая устьевые области довольно крупных рек. Там, где в Кольском заливе солёность воды варьирует у пограничных значений (31–32‰) никаких других возрастных групп камчатского краба, кроме неполовозрелой молодежи, не отмечали. Случаев обнаружения особей этого вида при солёности воды ниже 31‰ не зафиксировано [Зуев, 2012].

Оседание личинок камчатского краба в Баренцевом море происходит, в основном, на красные и бурые водоросли в прибрежье; в дальнейшем сеголетки встречаются на водорослях или водорослевом опаде. Годовики обитают на скальных субстратах с развитым микрорельефом, обеспечивающим укрытие от хищников [Переладов, 2003]. Неполовозрелые особи (старше 1 года) концентрируются, в основном, на твёрдых субстратах прибрежья, часто в поясе ламинарий [Матюшкин, 2003б; Переладов, 2003; Соколов, Штрик, 2003; Соколов, Милютин, 2008; наблюдения авторов], и вдали от берегов – в поселениях гребешков в Воронке Белого моря [Золотарёв, 2010], но отмечены также на мягких грунтах вблизи устьев рек в Кольском заливе и губах Мурмана [Павлова, 2008; Павлова, Зуев, 2010; Britayev et al., 2010], полуизолированных кутовых частях (ковшового типа) фьордов [Бобков и др., 2013; Переладов и др., 2013]. Предпочитаемые местообитания взрослых крабов в Баренцевом море – в основном илисто-песчаные грунты с богатой инфауной [Соколов, Штрик, 2003], но в период обитания в прибрежной зоне они могут быть встречены и в других, самых различных

биотопах, вплоть до вертикальных скальных стенок [Переладов, 2003]. Икраные самки летом часто встречаются отдельно от самцов в таких местообитаниях, как твёрдые субстраты, покрытые корковыми водорослями [Соколов, Штрик, 2003], пески, заросли ламинарии, поселения мидий [Переладов, 2003]. В Воронке Белого моря икраные самки обитают на банках, образованных гребешком (*Chlamys islandica*), где взрослые самцы практически не встречены [Золотарёв, 2010]. Местообитание самки *P. camtschaticus* в Белом море (илисто-каменистое дно на глубине около 20 м), таким образом, было вполне обычным для данного сезона и в Баренцевом море.

Минимальный размер икраной самки в Баренцевом море в конце 1990-х – начале 2000-х гг. составлял 99 мм (ШК) и 93 мм (ДК, видимо без рострума), а 50% самок созревали при ДК 103.8–13.5 мм [Баканев, 2003]. В больших фьордах северной Норвегии средняя за ряд лет ДК, при которой созрела половина самок, варьировала (в зависимости от фьорда) от 108.7 до 111.8 мм, что несколько больше, чем в природном ареале [Hjelset et al., 2009]. Этот показатель отражает условия роста и взросления крабов и подвержен пространственной и временной изменчивости. Размеры икраной самки, пойманной в Белом море, укладывались в норму, известную для зрелых баренцевоморских экземпляров.

Нерест крабов сопровождается линькой. Если самка несла на плеоподах отложенную в прошлом году икру, развитие последней к моменту нереста завершается, и личинки на стадии зоэа 1 выпускаются в воду. Часть самок после выпуска личинок остаются яловыми. Самка с созревшими яйцеклетками в гонадах встречается с самцом, который захватывает её (так называемая фаза «рукопожатия») и не отпускает, пока самка не перелиняет, после чего происходит спаривание. После оплодотворения икринки приклеиваются к

щетинкам плеопод, и начинается эмбриональное развитие, которое замедляется до практической остановки зимой и завершается к весне следующего года [Виноградов, 1945; Павлов, 2003]. В губе Ура в 1990-е – начале 2000-х гг. в конце марта половина всех половозрелых самок имели новую кладку икры, а к началу мая массовый нерест завершался, однако в отдельных случаях он мог происходить до июля [Матюшкин, 2003а]. В российской части Варангер-фьорда массовое участие крабов в фазе «рукопожатия» наблюдали в марте, но отдельные представители отмечались в таком состоянии и в июне [Переладов, 2003]. Сроки нереста в различных районах и в разные годы могут значительно меняться, но его общая приуроченность к весне (март-апрель) является существенной особенностью жизненного цикла вида в Баренцевом море. Самка, обнаруженная в Белом море в августе, судя по состоянию её развивающейся икры и гонад (формирование новой генерации ооцитов), соответствовала норме протекания цикла размножения крабов в Баренцевом море. Её встреча с самцом и спаривание, таким образом, должны были произойти не позже июня, а скорее всего, еще раньше в весенний или даже позднезимний период. Необычным в состоянии обнаруженного в Белом море экземпляра была только низкая реализованная плодовитость. Степенное уравнение регрессии, выведенное на основании изучения связи размеров самок баренцевоморских крабов с количеством отложенной на плеоподы икры [Баканев, 2003], предсказывает для самки соответствующего размера около 300 000 икринок, в то время как у нашего экземпляра их было на два порядка меньше. Даже если учесть неизбежные неточности подсчёта икринок у давно фиксированного экземпляра, количество развивающейся икры было намного ниже нормы. Возможно, что это обуславливалось

нерестом и/ или развитием икринок в воде пониженной солёности. У некоторых ракообразных, например мизид (Mysidacea), отмечено снижение плодовитости в популяциях, обитающих в условиях пониженной солёности [Петрашев, 1990].

Третья стадия линечного цикла камчатских крабов часто связана с наличием на покровах организмов-обрастателей (Hydrozoa, Polychaeta Spirorbidae, Bivalvia, Cirripedia, Bryozoa) [Павлов, 2003; Дворецкий, Дворецкий, 2012]. Обнаруженная самка была, однако, лишена обрастаний. Это не совсем обычно, но не даёт особых возможностей для интерпретации, поскольку крабы без обрастаний нередко обнаруживаются и в Баренцевом море, а в тех случаях, когда между самцами и самками отмечены статистически значимые различия в степени обрастания покровов, самки обрастают в меньшей степени [Дворецкий, Дворецкий, 2012].

Миграции и направленные перемещения камчатских крабов существенно различаются в различных районах, как природного ареала, так и области интродукции. Телеметрическое мечение взрослых самцов крабов в Варангер-фьорде показало, что они не обнаруживали направленного перемещения, и периоды активного движения сочетались с периодами покоя, а медианная скорость за весь период наблюдений была в пределах от 0.01 до 0.03 м/с; максимальная наблюдаемая скорость направленного перемещения крабов составила 0.15 м/с, или 13 км/день [Jørgensen et al., 2007]. Крабы, помеченные обычными метками, смещались от места поимки (обычный интервал несколько месяцев) на модальные расстояния 10–12 и 20–25 морских миль [Sundet et al., 2009]; представляя указанный доклад Я. Сундет (личное сообщ.) привёл данные о максимальном перемещении самца *P. camtschaticus* на запад в водах Норвегии на 360 миль за 26 месяцев со средней скоростью 0.8 км/день.

Мечение в российских водах Варангер-фьорда показало, что сезонные перемещения по градиенту глубин имеют характер направленного движения и происходят со средней скоростью 0.3–0.4 км/день [Гальберг, 2005]. К востоку от Варангер-фьорда в 1993–2007 гг. 55.8% помеченных крабов не совершали протяжённых перемещений вдоль берега Кольского полуострова, 40.7% перемещалось в западном направлении и лишь 3.5% в восточном. Максимальное расстояние, на которое перемещались крабы, составляло 100–160 миль [Pinchukov, 2009]. Следует отметить, что активное перемещение на запад, в общем, происходит в направлении градиента увеличивающихся температуры и солёности. Расселение крабов на запад и на восток могло происходить за счёт разных механизмов: если появление крабов в Варангер-фьорде и далее во фьордах Финмарка, по нашему мнению, могло идти за счёт результирующей направленной компоненты перемещений взрослых крабов и переноса личинок в локальных формах циркуляции вод, то расселение на восток, скорее всего, обязано транспорту личинок с преобладающими течениями восточного направления [Pinchukov, 2009].

Paralithodes camtschaticus использует в пищу широкий круг объектов, преимущественно моллюсков, иглокожих, ракообразных, полихет, а также отходы рыбного промысла [Виноградов, 1945; Иванов, 1955; Герасимова, Качанов, 1997; Анисимова, Манушин, 2003]. Иглокожие служат предпочитаемой пищей в послелинечный период [Sundet et al., 2000].

В условиях Кольского залива наблюдалась существенная связь между доминирующими в составе донных сообществ видами и содержимым желудочно-кишечного тракта крабов. На мягких грунтах в пищевом коме преобладали полихеты и инфузорные моллюски, а на твёрдых – двустворчатые моллюски и иглокожие

[Павлова, 2008; Britayev et al., 2010]. При этом при нехватке доступных жертв до половины объёма желудка молоди *P. camtschaticus* может занимать растительный материал, гидроида, мшанки и детрит. Распределение краба в заливе не связано с изменениями значений температуры и солёности, а совпадает с увеличением изоляции от моря и с наличием твёрдых грунтов, на которых выше обилие и разнообразие кормовой базы. Эта тенденция продолжается вплоть до открытого побережья Баренцева моря, где с многократным ростом последних параметров растёт и обилие камчатского краба [Павлова, 2008].

В работе Л.В. Павловой [2008] высказывается предположение, что лимитирование роста краба в Кольском заливе связано с малой плотностью поселения на твёрдых грунтах Кольского залива офиур – доступного источника кальция во время линьки. В Кольском заливе пополнение популяции *P. camtschaticus* связано с миграциями из ближайших районов Баренцева моря. Подрост молоди ограничен отсутствием на твёрдых грунтах офиур и меньшей доступностью более крупных ежей и звёзд. Перемещение мягких, только отливших особей в поисках пищи делает их лёгкой добычей хищников, например трески и зубатки.

В Белом море камчатский краб оказывается в весьма неблагоприятных для него условиях. Судя по данным «Морского гидрометеорологического ежемесячника» за 1961–1968 гг., солёность беломорских вод даже на самых больших глубинах никогда не превышает 30‰, причём в области таких величин температура круглый год отрицательна. Поверхностные слои воды опреснены, и в течение всего года на глубинах менее 35 м солёность никогда не достигает 28‰. Во время гидрологической зимы (с начала января по конец апреля) температура в Белом море отрицательна по всему столбу воды, причём летний прогрев

практически не затрагивает глубины свыше 70 м. Таким образом, область, в которой камчатский краб теоретически может жить в течение относительно длительного времени, ограничена достаточно узкой прибрежной полосой с глубинами 35–70 м. При этом необходимо помнить, что наиболее богатый пищевыми ресурсами Онежский залив для него вообще недоступен, так как на этой мелководной акватории летняя солёность на всех глубинах не превышает 26‰ (наши данные).

Пригодная для жизни камчатского краба область глубин по площади не превышает 10% от всей акватории моря. По материалам, содержащимся в базе данных «Бентос Белого моря»¹, она характеризуется высоким разнообразием грунтов от пелитовых илов до валунных россыпей, диапазоном летних температур от +0.1 до +8.7 °С и солёностью от 27.7 до 28.8‰. В названной базе данных имеется 44 станции, взятые в пределах интересующих нас глубин. Их донное население представлено 287 видами, биомасса бентоса составляет 80.5 г/м². Из числа этих видов 8 (табл. 1) по своей биомассе, встречаемости и средним размерам могут входить в основной состав потенциального пищевого спектра камчатского краба в Белом море. Их общая биомасса составляет 27.4 г/м². Большая часть этих видов – детритофаги, что характерно для беломорского бентоса таких глубин. Это же подтверждают и проведённые нами расчёты продукции: на исследованных глубинах её энергетический эквивалент в пастбищных цепях составляет 1.35 ккал/год×м², а в детритных – 18.8 ккал/год×м². Таким

¹ База данных «Бентос Белого моря», реализованная А.Д. Наумовым на алгоритмическом языке Clipper 5.0, содержит сведения о беломорском бентосе и ряде средовых параметров, полученные Беломорской биологической станцией ЗИН РАН в процессе полевых работ в 1981–2013 гг.

Таблица 1. Потенциальный пищевой спектр камчатского краба в Белом море

Вид	Биомасса, г/м ²			Плотность поселения, экз./м ²			Средний вес экземпляра, г			Встречаемость, %		
		±			±			±			±	
<i>Portlandia arctica</i>	9.818	±	4.730	39.545	±	18.095	0.1464	±	0.0515	36.36	±	7.25
<i>Pectinaria hyperborea</i>	4.753	±	1.737	49.045	±	18.785	0.1420	±	0.0389	56.82	±	7.47
<i>Elliptica elliptica</i>	3.211	±	1.316	4.773	±	1.558	1.0905	±	0.4037	36.36	±	7.25
Nemertini	2.708	±	1.002	5.636	±	1.321	0.4294	±	0.1311	59.09	±	7.41
<i>Macoma calcarea</i>	2.360	±	1.252	29.545	±	10.085	0.0978	±	0.0396	54.55	±	7.51
<i>Nicania montagui</i>	1.262	±	0.543	9.727	±	2.857	0.1362	±	0.0460	50.00	±	7.54
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	1.163	±	0.472	6.227	±	2.122	0.2479	±	0.0995	47.73	±	7.53

образом, попавший в Белое море камчатский краб неизбежно будет питаться в основном представителями детритной пищевой сети. С наибольшей вероятностью они будут принадлежать трём крупным таксонам, которые вместе составляют $77.3 \pm 11.18\%$ от общей биомассы бентоса на глубинах от 35 до 70 м: *Bivalvia* ($42.55 \pm 7.45\%$), *Echinodermata* ($17.6 \pm 6.08\%$) и *Polychaeta* ($17.8 \pm 5.69\%$). Из иглокожих главная роль может принадлежать крупной, но довольно разреженно распространённой звезде *Urasterias lincki* (встречаемость $13.6 \pm 5.2\%$).

Считая, что для такого крупного организма, как камчатский краб, питание объектами с массой менее 100 мкг энергетически невыгодно и не учитывая их, получаем, что доступный ему кормовой ресурс составляет порядка 68 г/м². Далее, полагая, что, согласно пирамиде биомасс, биомасса хищника не может превосходить одной десятой биомассы жертв, получаем, что его обилие в Белом море не должно быть больше 700 г/1000 м²; это будет соответствовать нескольким неполовозрелым крабам разного возраста или примерно одному взрослому. Данная оценка, однако, не учитывает и многих биотических факторов, возможного лимитирования за счёт недостатка или малой доступности необходимых кормовых объектов (например, иглокожих), наличия спасающих от хищников укрытий для молоди и линяющих

особей. Не касаемся мы здесь также важного и весьма далёкого от общего решения вопроса влияния хищничества крабов на донные сообщества [Britayev et al., 2010], которое может привести к изменению состава и биомассы макробентоса. Поэтому можно полагать, что даже если *P. camtschaticus* способен адаптироваться к физиологическим ограничениям жизни в Белом море, его популяция там будет находиться в ещё более угнетённом состоянии, чем во внутренней части Кольского залива. Тем не менее, факту поимки половозрелой самки камчатского краба в Кандалакшском заливе необходимо дать объяснение.

Возможные причины находки камчатского краба в Белом море. Появление камчатского краба в Белом море и поимка его в районе губы Чупа могут быть обусловлены несколькими возможными ситуациями.

1а). Прямая миграция пойманной самки из района мыса Святой Нос (географическая граница Белого моря), где произошло её спаривание.

1б). Прямая миграция группы особей, в составе которой имеются, как самцы, так и самки, и спаривание «по дороге».

2). Наличие в Кандалакшском заливе группировки камчатского краба, в которой происходит по крайней мере ряд этапов нормального жизненного цикла вида: созревание и спаривание самцов и самок и развитие оплодотворённой икры.

3). Выпуск в Кандалакшском заливе живых взрослых крабов, пойманных после спаривания в Баренцевом море.

Рассмотрим, насколько вероятными представляются эти сценарии.

Вариант прямой миграции предполагает, что если единичная самка или группа двигались по кратчайшему пути (два отрезка ломаной линии общей протяжённостью около 550 км), то при допущении направленного движения с максимальной известной для баренцевоморских крабов скоростью перемещения 13 км в сутки, кратчайшее время для такого перемещения составило бы 42 дня. С учётом движения по дну со сложным рельефом оно будет очевидно больше и, по самой минимальной оценке, составит несколько месяцев. Мы не учитываем здесь также очень сильных и меняющих направление придонных течений в Горле Белого моря [Дерюгин, 1928; Наумов, Федяков, 1991; Berger, Naumov, 2001; Solyanko et al., 2011], которые, несомненно, оказывали бы влияние на скорость перемещения. Однако при таком крайне маловероятном допущении (направленное движение на большие расстояния у камчатских крабов наблюдается редко, а поддержание максимальной скорости изо дня в день практически невероятно – см. выше) окажется, что перемещение будет происходить сначала в область больших (более 200 м) глубин Бассейна Белого моря, где глубже 75 м находятся воды с постоянно отрицательной температурой, около -1.4°C , которой камчатские крабы должны избегать. Данные по батиметрии и океанологическим характеристикам глубинных вод см. в обзоре В.Я. Бергера и А.Д. Наумова [Berger, Naumov, 2001]. Кроме того, при подъёме из котловины крабы будут двигаться против градиента солёности от 30–29‰ до 28–26‰ (но по градиенту температур). Движение вдоль Терского берега Кольского п-ва и далее через внутреннюю часть Кандалакшского залива значительно и непредсказуемо

увеличивает время пути и, что самое существенное, также практически не позволяет избежать попадания в область отрицательных температур, поскольку у мыса Турьего большие глубины подходят очень близко к берегу. Движение вдоль восточного побережья Белого моря с избеганием области отрицательной температуры по кратчайшему пути (три отрезка ломаной линии) могло бы также занять несколько месяцев. Однако оно привело бы к тому, что крабы быстро достигли области пониженной солёности, создающейся под влиянием стока р. Северная Двина в Двинском заливе (26‰ и менее). Иными словами, в любом случае быстрое направленное перемещение крабов, само по себе крайне маловероятное, чтобы его могла проделать самка, отложившая икру на плеоподы весной того же года в Баренцевом море или даже Воронке Белого моря, постоянно происходило бы в направлении субоптимальных для их существования, тем более размножения, условий. Столь же маловероятной представляется миграция группы самцов и самок камчатского краба в направлении неблагоприятных условий температуры и солёности с линькой, спариванием и откладкой икры во время пути.

Объясняющий сценарий 2 связан с попаданием в Белое море личинок камчатского краба и формированием в Кандалакшском заливе популяции, в которой крабы проходят нормальный репродуктивный цикл. Следует заметить, что транспорт личинок через Горло, пролив, соединяющий внешнюю часть Белого моря с внутренней, конечно, возможен, но характер циркуляции там таков, что слабо стратифицированная масса воды, хотя и движется под воздействием приливов и отливов, и за половину приливного цикла сперва на юго-запад перемещается приблизительно на 45 км, но затем возвращается обратно на северо-восток практически на такое же расстояние. Таким образом,

результатирующий перенос, обычно называемый квазистационарным течением (его скорость составляет около 20 см/с [Наумов, Федяков, 1991; Berger, Naumov, 2001]), ограничен приблизительно 300 м в сутки. Таким образом, время смещения частицы воды вдоль Горла от его северной до южной границы составляет порядка 450 суток, что существенно превышает те два месяца, что занимают развитие личинок до стадии глаукотэ [Павлов, 2003], на которой происходит оседание, даже если вымет зоеа произошёл не у Святого Носа, а на границе Воронки и Горла.

Возможности для многих видов донных беспозвоночных образовывать стабильные популяции (как своего рода «stepping stones» для дальнейшего проникновения из внешней во внутреннюю часть моря) в Горле также, по-видимому, ограничены. Поэтому можно говорить об «изолирующей роли Горла» в аспекте современного расселения донных организмов с пелагической личинкой из Баренцева моря в Белое [Дерюгин, 1928; Наумов, Гонтарь, 2004; Наумов, 2006; Solyanko et al., 2011]. Весьма вероятно, что такую роль Горло играет и для камчатского краба. Здесь преобладают песчаные грунты с количественно бедным бентосом [Луканин и др., 1995; Соляноко, 2010; Naumov, 2001; Денисенко и др., 2006], ограничивающие возможность оседания, выживания молоди крабов и добычи ими достаточного количества пищи.

Предположим, однако, что транспорт значительного количества личинок *P. camtschaticus* через Горло всё-таки имел место. В таком случае единственное место, куда их может принести течение – мелководья Терского берега. По данным, имеющимся в базе данных «Бентос Белого моря», в этих местах на глубинах от 5 до 10 м широко распространены каменистые грунты, заселённые сообществами багрянок с довольно богатой эпифауной, где может

происходить оседание личинок на стадии глаукотэ. Хотя такие местообитания несколько отличны от тех, которые распространены в Баренцевом море, а ргогі утверждать, что они не могут обеспечить выживание молоди крабов нельзя. Кроме того, обнаружение молоди крабов в Воронке на глубинах до 90 м на расстоянии десятков миль от берега [Золотарёв, 2010] указывает на возможность оседания и на достаточно больших глубинах. Однако в любом случае рост и созревание крабов будет происходить в условиях пониженной солёности (25–26‰ в пределах верхних 5 м), эффект которой на эти процессы, весьма вероятно, будет отрицательным. Но главное даже не это, а то, что неизменный компонент жизненного цикла камчатских крабов, а именно осенняя миграция взрослых особей с созревающими гонадами и, в частности, самок с развивающейся икрой в более глубокие районы, где зимой сохраняется положительная температура воды, ни в какой внутренней части Белого моря невозможна. Как было сказано выше, вся водная толща в нём зимой имеет отрицательную температуру. Таким образом, вариант присутствия сложившейся популяции камчатского краба во внутренней части Белого моря представляется маловероятным.

Рассмотрим, далее сценарий намеренного вывоза крабов из Баренцева моря и выпуска их в Кандалакшском заливе. Здесь можно представить два варианта, которые имеют некоторый смысл, не считая перевозки краба в аэрируемом аквариуме при ресторане круизного судна. С такого судна, скорее всего, и происходил экземпляр камчатского краба, найденного в Средиземном море [Faccia et al., 2009], если только сообщение о нём не было мистификацией. Но по Белому морю подобные суда не курсируют, а на любом другом судне, идущем из Баренцева моря, перевозку крабов,

предназначенных в пищу, гораздо проще осуществлять в морозильной камере. С другой стороны, завоз крабов на автомобиле мог быть частной инициативой достаточно состоятельного человека или группы людей, который(е) в качестве туристов, занимались подводными погружениями на Баренцевом и Белом морях и решил(и) перевезти краба из Баренцева моря, чтобы посмотреть, например, акклиматизируется ли он в Белом море². В настоящее время на Кольском полуострове функционируют по нашим данным не менее 4–5 баз, так или иначе оказывающих услуги организации дайвинга, на побережье Кандалакшского залива работают два официальных дайв-центра «Полярный круг» в деревне Нильмогуба и «Нереис» в посёлке Чкаловский на побережье губы Чупа. Однако перевозка живых крабов автотранспортом требует применения специальной технологии, которая любителям-дайверам может быть, в принципе, доступна, но в этом случае придётся допустить, что они самостоятельно подготовили достаточно дорогостоящий проект с неясными перспективами.

Другой вариант попадания камчатского краба в Белое море мог быть связан с перевозкой автотранспортом партии крабов, пойманных для продажи в живом виде. Поскольку весь легальный промысел камчатского краба осуществляется в исключительной экономической зоне Баренцева моря [Состояние..., 2013], официально производится мороженая

продукция. Это значит, что коммерческая партия живых крабов могла быть только нелегальной. В 2013 г. в Москве в ряде ресторанов и на рынках можно было увидеть живых камчатских крабов в аквариумах, но уверенно сказать, происходят ли они из Баренцева моря или с Дальнего Востока пока нельзя. В любом случае, легальность поимки этих крабов сомнительна. Поэтому можно представить ситуацию, что перевозчики партии живых крабов с Баренцева моря решили избавиться от груза из-за возникшей опасности быть обнаруженными контролирующими органами, или просто потому, что самки краба не являются полноценным товаром. Сбросить крабов в море удобнее там, где автодорога Мурманск – Санкт-Петербург подходит близко к беломорскому берегу, то есть в г. Кандалакше или пос. Зеленоборский (Княжая губа). Если исследованная нами самка была выпущена там, то за лето она вполне могла пройти расстояние до места поимки, двигаясь по градиенту повышающейся солёности.

Заключение

Практически все рассмотренные пути попадания икрам самки камчатского краба в Белое море представляются в той или иной степени маловероятными. Если считать, что мы достаточно хорошо знаем общие черты жизненного цикла вида и его требования к среде, то гипотезы о направленном расселении или существовании популяции во внутренних частях Белого моря выглядят менее согласующимися с фактами, чем предположение о намеренном или случайном завозе крабов в Кандалакшский залив из Баренцева моря. Как в случае завоза, так и естественного расселения из Воронки Белого моря, перспективы натурализации *Paralithodes camtschaticus* во внутренних частях Белого моря сомнительны. Этому будут, очевидно,

² Такие попытки несанкционированной интродукции, к сожалению, совсем не редкость. В качестве примера можно привести общеизвестный случай с канадской элодеей *Elodea canadensis* [Жакова, 2004]. Авторам известны многочисленные, но, к счастью, безуспешные попытки заселения морских ежей в Могильное озеро на о. Кильдин, и стальноголового лосося *Parasalmo mykiss* в озёра Карелии (персональные сообщения различных лиц и собственные наблюдения).

препятствовать пониженная солёность в прибрежных районах, где происходит размножение крабов, и отрицательная температура всей толщи воды в зимний период, не позволяющая найти подходящих мест для зимовки взрослых самок и самцов. Впрочем, камчатский краб уже преподнёс немало сюрпризов своим исследователям. Поэтому для прогноза дальнейшего развития событий очень важна возможность и надёжность научной документации будущих находок как этого, так и других необычных для Белого моря видов, которые могут быть обнаружены не только и не столько специалистами, сколько рыбаками, туристами и сотрудниками туристических баз. Как обеспечить эффективную связь между ними и учёными представляется отдельной задачей, заслуживающей самого пристального внимания научных организаций и государственных органов, ответственных за рыболовство, природные ресурсы и охрану окружающей среды.

Благодарности

Авторы благодарны И.Н. Бахмету за предоставление подводных наблюдений о месте поимки камчатского краба, сотруднику Баренцевоморского Института морских исследований, Тромсе Я. Сундету за сообщение данных о максимальной скорости миграции меченых крабов, куратору коллекции Malacostraca Зоологического института РАН В.В. Петряшеву за организацию депонирования коллекционного материала, заведующему лабораторией прибрежных исследований ВНИРО М.В. Переладову, заместителю директора ПИНРО Е.А. Шамраю и директору по экономике Северо-западного рыбопромышленного консорциума А.В. Якушину за обсуждение возможных сценариев попадания краба в Белое море. Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований 13-04-01127.

Литература

- Анисимова Н.А., Манушин И.Е. Питание камчатского краба в Баренцевом море // В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море: 2-е изд. / Отв. ред. Б.И. Беренбойм. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 170–189.
- Баканев С.В. Плодовитость и некоторые другие репродуктивные параметры камчатского краба в Баренцевом море // В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море: 2-е изд. / Отв. ред. Б.И. Беренбойм. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 78–88.
- Беренбойм Б.И. Миграции и расселение камчатского краба в Баренцевом море // В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море: 2-е изд. / Отв. ред. Б.И. Беренбойм. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 65–69.
- Бобков А.А., Май Р.И., Лазарева Е.И., Спиридонов В.А. Геоморфологические особенности берегов и гидрологический режим кутовой части губы Амбарной (Кольский полуостров) // Изв. РГО, 2013. Т. 145, вып. 6. С. 44–52.
- Бойцов В.Д. Океанографические факторы формирования биопродуктивности Баренцева моря. Температура воды // В сб.: Жизнь и условия её существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1985. С. 30–37.
- Бойцов В.Д. Распределение камчатского краба в Баренцевом море и условия среды // В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море: 2-е изд. / Отв. ред. Б.И. Беренбойм. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 59–65.
- Виноградов Л.Г. Годичный цикл жизни и миграции краба в северной части западнокамчатского шельфа // Известия ТИНРО. 1945. Т. 19. С. 3–54.
- Виноградов Л.Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Известия ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 179–358.
- Виноградов Л.Г. Камчатское стадо крабов // Природа. 1968. № 7. С. 43–50.

- Герасимова О.В., Кочанов М.А. Трофические взаимоотношения камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в Баренцевом море // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Сб. научных трудов ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. С. 35–58.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Эпифауна крабов-литодид в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2012. 410 с.
- Денисенко Н.В., Денисенко С.Г., Фролов А.А. Зообентос Горла и Воронки Белого моря: структура и особенности распределения в прибрежье Кольского полуострова // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Исследования фауны морей / Ред. Б.И. Сиренко, С.В. Василенко. СПб., 2006. Т. 56 (64). С. 15–34.
- Дерюгин К.М. Фауна Белого моря и условия её существования // Исслед. морей СССР. 1928. Вып. 7–8. С. 1–511.
- Елисов В.В. Исследование фронтальных зон Белого моря // Метеорология и гидрология. 1996. № 3. С. 74–82.
- Жакова Л.В. Канадская элодея – характерный пример инвазии водного растения на территории России // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 98–100.
- Золотарёв П.Н. Молодь камчатского краба в Воронке Белого моря // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11. № 1. С. 60–64.
- Зуев Ю.А. Мегабентос верхней сублиторали Кольского залива Баренцева моря: Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Государственный гидрометеорологический университет, 2012. 252 с.
- Иванов А. В. Промысловые водные беспозвоночные. М.: Советская наука, 1955. 353 с.
- Клитин А.К. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских о-вов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Изд-во ФГУП «Национальные рыбные ресурсы», 2003. 252 с.
- Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2002. 236 с.
- Лисицын А. П. Процессы в водосборе Белого моря: подготовка, транспортировка и отложение осадочного материала, потоки вещества, концепция «живого водосбора» // В кн.: Система Белого моря. Т. 1. Природная среда водосбора Белого моря / Ред. И.А. Немировская, В.П. Шевченко. М.: Научный мир, 2010. С. 353–445.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Особенности распределения бентоса в Горле // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования / Ред. В.Я. Бергер. СПб., 1995. Ч. 1 С. 236–239.
- Матюшкин В.Б. Сезонные миграции камчатского краба в Баренцевом море // В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море: 2-е изд. / Отв. ред. Б.И. Беренбойм. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003а. С. 70–78.
- Матюшкин В.Б. Ранняя молодь камчатского краба в районах Западного Мурмана // В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море: 2-е изд. / Отв. ред. Б.И. Беренбойм. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003б. С. 140–152.
- Наумов А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря: Опыт эколого-фаунистического анализа. // Исследования фауны морей. СПб., 2006. Т. 59 (67). 367 с.
- Наумов А.Д., Гонтарь В.И. Расселение морских донных животных как механизм биологической инвазии // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф.

- Алимов, Н.Г. Богуцкая. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 214–220.
- Наумов А.Д., Федяков В.В. Особенности гидрологического режима северной части Белого моря // Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Тр. Зоол. ин-та АН СССР / Ред. А.Д. Наумов, В.В. Федяков. Л., 1991. Т. 233. С. 13–26.
- Орлов Ю.И. Камчатский краб в Атлантике: как вам это удалось? М.: Изд-во А.А. Зусман, 2004. 90 с. ISBN 5-93076-038-4
- Павлов В.Я. Жизнеописание краба камчатского. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 110 с.
- Павлова Л.В. Трофические связи камчатского краба и его воздействие на донные биоценозы // В кн.: Биология и физиология камчатского краба Баренцева моря / Отв. ред. Г.Г. Матишов. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2008. С. 77–104.
- Павлова Л.В., Зуев Ю.А., Распределение, динамика численности и размерно-возрастного состава камчатского краба в Кольском заливе в 2005–2008 гг. // Рыбное хозяйство. 2010. №6. С. 66–69.
- Пантюлин А.Н. Динамика, структура и водные массы // Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / Ред. И.А. Немировская. М.: Научный мир, 2012. С. 309–379.
- Переладов М.В. Некоторые особенности распределения камчатского краба на прибрежных мелководьях Баренцева моря // В сб.: Донные экосистемы Баренцева моря. Труды ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 103–119.
- Переладов М.В., Спиридонов Вас. А., Аносов С.Е., Бобков А.А., Бритаев Т.А. Деарт Ю.В., Лабутин А.В., Симакова У.В., Спиридонов Вик. А. Исследование лагун Линьялампи и Сисяярви (Варангер-фьорд, юго-западная часть Баренцева моря): общая характеристика, донные сообщества и влияние на них интродуцированного камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // В кн.: Морская биология, геология, океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах. Мат. научн. конф., посвящённой 75-летию Беломорской биологич. станции МГУ (Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, 27 февраля – 1 марта 2013 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 241–245.
- Петряшев В.В. Размножение и плодовитость мизид (Crustacea. Mysidacea) Арктики и северо-западной Пацифики // Тр. Зоологического ин-та АН СССР. 1990. Т. 218. С. 140–160.
- Родин В.Е., Слизкин А.Г., Мясоедов В.И., Барсуков В.Н, Мирошников В.В., Згуровский К.А., Канарская О.А., Федосеев В.Я. Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1979. 60 с.
- Соколов В.И., Милютин Д.М. Современное состояние популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 2. С. 141–155.
- Соколов В.И., Штрик В.А. Биоценотический анализ донного поселения прибрежной зоны губы Териберка Баренцева моря и возможность его применения для оценки воздействия камчатского краба на экосистемы // В сб.: Донные экосистемы Баренцева моря. Труды ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 6–24.
- Солянка Е.Ю. Сравнительная характеристика фауны и сообществ сублитерального макробентоса Горла и Онежского залива Белого моря: Автореф. дисс. ... к. б. н. Калининград: Калининградский гос. техн. университет, 2010. 27 с.
- Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева моря и Северной

- Атлантики в 2013 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2012. 123 с.
- Тальберг Н.Б. Сравнительная характеристика особенностей миграций камчатского краба на прибрежных акваториях Баренцева и Охотского морей // В сб.: Прибрежные гидробиологические исследования. Труды ВНИРО. 2005. Т. 144. С. 91–101.
- Berger V.Ya., Naumov A.D. General features. Ch. 1 // In: Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. White Sea. Ecology and environment. St. Petersburg; Tromsø: Derzavets Publisher, 2001. P. 9–20
- Britayev T.A., Rzhavsky A.V., Pavlova L.V., Dvoretzkiy A.V. Studies on impact of the alien red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) on the shallow water benthic communities of the Barents Sea // Journal of Applied Ichthyology, 26 (Suppl. 2), 2010. P. 66–73
- Faccia I., Alyakrinsky A., Bianchi C.N. The crab that came in from the cold: first record of *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) in the Mediterranean Sea // Aquatic Invasions. 2009. V. 4. P. 715–718
- Hall S., Thatje S. Global bottlenecks in the distribution of marine Crustacea: temperature constraints in the family Lithodidae // J. Biogeogr. 2009. V. 36. P. 2125–2135.
- Hjelset A.M., Sundet J., Nilsen E.M. Size at Sexual Maturity in the Female Red King Crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a Newly Settled Population in the Barents Sea, Norway // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 2009. V. 41. P. 173–182.
- Jørgensen T., Løkkeborg S., Fernö A., Hufthammer M. Walking speed and area utilization of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) introduced to the Barents Sea coastal ecosystem // Hydrobiologia. 2007. V. 582. P. 17–24
- Naumov A.D. Benthos. Ch. 4 // In: Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. White Sea. Ecology and environment. St. Petersburg; Tromsø: Derzavets Publisher, 2001. P. 41–53.
- Orlov, Y.I., Ivanov B.G. On the introduction of the Kamchatka king crab *Paralithodes camtschatica* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) into the Barents Sea // Mar. Biol. 1978. Vol. 48. № 4. P. 373–375.
- Pinchukov M.A. Spreading pattern of the red king crab in the Barents Sea (results of tagging in 1993 – 2007) // In: Abstracts of 14th Russian – Norwegian fishery science symposium «The Kamchatka (red king) crab in the Barents Sea and its effects on the Barents Sea ecosystem», Moscow, 11–13 August 2009. Moscow: VNIRO, 2009. P. 40–41.
- Solyanko K., Spiridonov V., Naumov A. Benthic fauna of the Gorlo Strait, White Sea: a first species inventory based on data from three different decades from the 1920s to 2000s. // Mar. Biodiv. 2011. Vol. 41, № 3. P. 441–453
- Sundet J.H., Rafter E.E., Nilssen E.M. Stomach content of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) (Tilesius, 1815) in the Southern Barents Sea // In: The biodiversity crisis and Crustacea / Crustacean issues / Editors F.R. Schram and von C. Vaupel Klein. Leiden: Brill, 2000. V. 12, Part 2. P. 19–201.
- Sundet J.H., Nilsen E.M., Hjelset A.M. 2009. The introduced species red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea. I. Movement patterns in Norwegian waters // In: Abstracts of 14th Russian – Norwegian fishery science symposium «The Kamchatka (red king) crab in the Barents Sea and its effects on the Barents Sea ecosystem», Moscow, 11–13 August 2009. Moscow: VNIRO, 2009. P. 32.
- Türkay M., Spiridonov V.A. Die Kamtschatka-Königskrabbe, ein Neubürger Europas // Natur und Museum. 2004. B. 134. H. 4. P. 97–111.

**FIRST RECORD AND POTENTIAL FOR
RED KING CRAB *PARALITHODES CAMTSCHATICUS*
(CRUSTACEA DECAPODA LITHODIDAE)
POPULATION ESTABLISHMENT
IN THE WHITE SEA**

© 2015 Starikov Yu.V.¹, Spiridonov V.A.², Naumov A.D.¹, Zuev Yu.A.³

¹ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (Universitetskaya naberezhnaya. 1, St. Petersburg 199034, Russia), andrewnm@gmail.com

² P.P. Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences (Nakhimovsky prospect 36, Moscow, 117997, Russia) vspiridonov@ocean.ru

³ Russian State Hydrometeorological University (Malokhtinsky prospect 98, St. Petersburg, 195196, Russia), yzuyev@yandex.ru

Ovigerous female of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) was caught near the White Sea Biological Station of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (Kandalaksha Bay, outer part of Chupa Inlet, Krivozerkkaya Cove, Cape Kartesh) on the 21st of August, 2013. That was the first record of the red king crab (an alien species having established in the Barents Sea) in the inner White Sea. Earlier this species was recorded only in the Voronka, the most distant part of the White Sea, which is substantially closer to the Barents Sea than the White Sea by its oceanographic features. Size of the female crab and its reproductive phase corresponded in general to those observed in the Barents Sea population in summer, but the quantity of developing eggs on pleopods was two order of magnitude lower than in the females of similar size in the Barents Sea. We discuss ecological characteristics of red king crab, possibility of its habitation in the inner White Sea, and explanations for finding of the crab specimen near Cape Kartesh. The more likely scenario is introduction by man. Both in the case of human-mediated introduction and natural migration from the Voronka of the White Sea, the prospect for naturalization of *P. camtschaticus* in the inner White Sea is doubtful. This naturalization will be limited by low salinity in the coastal areas where crabs' reproduction takes place and negative temperature of the entire water column, not allowing the finding of suitable for wintering habitats for adult crab males and females.

Key words: craboids, migration, impact of temperature and salinity, bottom communities, fishery, human-mediated introduction, Kandalaksha Bay, Gorlo, Voronka, Barents Sea.

HERE COME THE CLAM: SOUTHERNMOST RECORD WORLDWIDE OF THE ASIAN CLAM *CORBICULA FLUMINEA* (PATAGONIA, ARGENTINA)

© 2015 Lucas M. Molina^{1,3*}, Patricio J. Pereyra^{2,3}, Nadia G. Molina Carrizo¹ and Mariza A. Abrameto¹

¹ Departamento de Ciencias Exactas, Naturales y de Ingeniería, Sede Atlántica. Universidad Nacional de Río Negro, Av. Don Bosco y Leloir (R8500AEC), Río Negro, Argentina

* e-mail: lmolina@unrn.edu.ar

² Instituto de Biología Marina y Pesquera "Almirante Storni".

Güemes 1030 - San Antonio Oeste (8520). Río Negro - Argentina.

³ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

Received on the 15th of March, 2014

The invasive Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1778), is reported in new localities from the Negro River, from Conesa until Viedma. Fourteen years since its first record in this area, the species has established in the entire Negro River basin, upstream until Cipolletti and downstream until Viedma, where it reached densities up to 525 ind/m². The most probable dispersal vector of clams is passive upstream and downstream transport which is probably facilitated by some human activities, such as fishing, fish stocking, recreational activities, sand and gravel extraction. This work state the southernmost record worldwide of *C. fluminea*.

Key words: rivers; dispersal; introductions; Negro River; invertebrates; alien species.

INTRODUCTION

Invasive species are considered a huge environmental problem worldwide, with known impacts in biodiversity [e.g. Kaufman, 1992], ecosystem functioning [Sousa *et al.* 2011] as well as economic and human health [e.g. Pyšek & Richardson, 2010].

The human - assisted spread of non - indigenous fishes and aquatic invertebrates, microbes and plants has had strong ecological impacts in lakes and rivers worldwide [Ricciardi & McIssac, 2011]. One of the most "efficient" worldwide freshwater invaders, listed among the 100 worst invasive alien species [DAISIE 2009] is the Asian clam or so called basket clam, *Corbicula fluminea* [O.F. Müller, 1774]. *C. fluminea* has many traits that let it become a successful invasive species: rapid growth, early sexual maturity, and high fecundity among others [reviewed in Sousa *et al.*, 2008].

The Asian clam has been reported as indigenous from Southern and eastern Asia

(eastern Russia, Thailand, Philippines, China, Taiwan, and Korea). However, *Corbicula fluminea* has been widely distributed worldwide [Sousa *et al.*, 2008]. It can be founded as an introduced species in North and South America [Darrigran, 2002; Strayer, 1999], Europe [Araujo *et al.*, 1993] and Japan [Magara *et al.*, 2001].

In South America, *C. fluminea* was first reported in del Plata basin in 1979 [Ituarte, 1981]. *C. fluminea* has been also reported in Uruguay [Darrigran, 2002], Brazil [Mansur *et al.*, 2003; Maroneze *et al.*, 2011] and Colombia [de la Hoz Aristizábal, 2008].

Since Ituarte's report [Ituarte, 1981] in Argentina its distribution has continuously increased and now *C. fluminea* can be found in several rivers and streams in the Buenos Aires province (Argentina) [Martín & Estebenet, 2002; Martín & Tiecher, 2009] and also has reached some Patagonian's rivers [Colorado River, Cazzaniga, 1997; Negro River, Cazzaniga

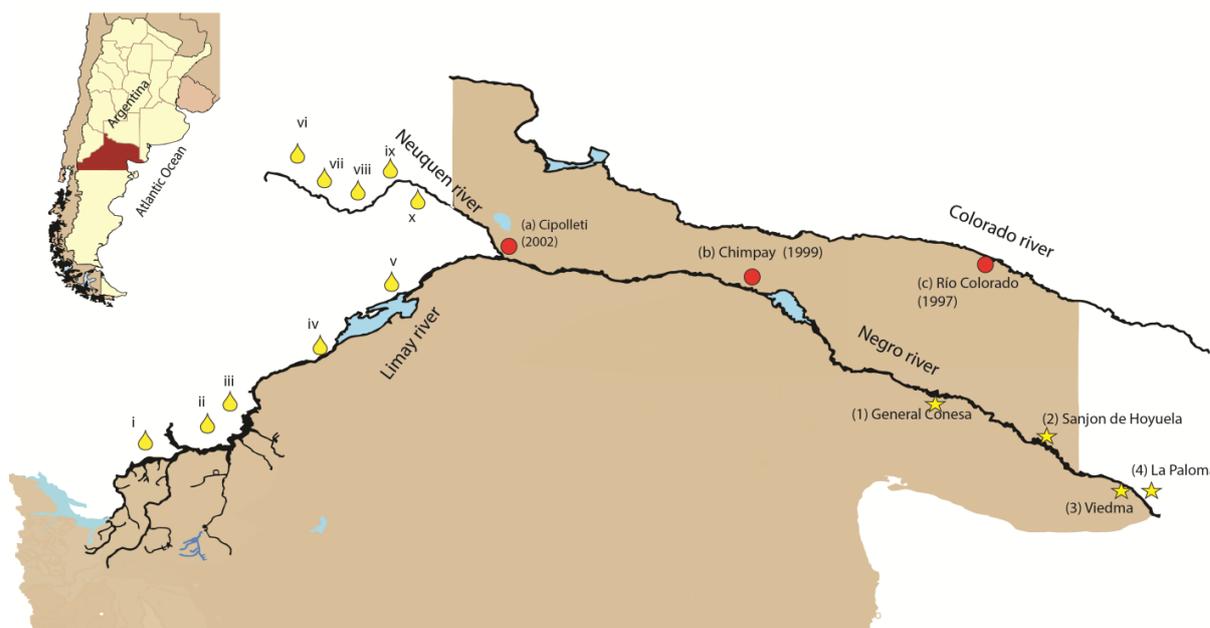


Figure 1. Map of Río Negro province showing the location of sites referred in the text and inset map of Argentina showing the study area. *Circles*: previous records (a= Cipolletti (Semenas & Flores, 2005); b= Chimpay (Cazzaniga & Perez, 1999); c=Río Colorado City (Cazzaniga, 1997). *Stars*: spatial distribution of sampling sites (1= Conesa; 2= Zanjón de Hoyuela; 3=Viedma; 4= La Paloma). *Drops*: Dams on Limay River (i- Alicura, ii- Piedra del Aguila, iii- Pichi Picún Leufú, iv- El Chocón, v- Arroyito) and Neuquén River (vi- Portezuelo Grande, vii- Loma de la Lata, viii- Marí Menuco, ix- Planicie Banderita, x- El Chañar)

& Pérez, 1999; Limay and Neuquen rivers, Semenas & Flores, 2005].

In this paper we report *C. fluminea* downstream spread along one of the most important rivers of Patagonia, the Negro River, since the last southernmost invasion report [Cazzaniga & Perez, 1999] until the river end, being this record the latest southernmost record worldwide of this invasive species.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The Rio Negro basin is located to the north of Patagonia, where the river flows approximately 869 km from the mountains up to the Atlantic Ocean (Figure 1). Its current outflow is muffled by the presence of reservoirs damming and hydroelectric dams that regulate it placed in its tributaries rivers, Limay River (Dams: Alicura, Piedra del Aguila, Pichi Picún Leufú, El Chocón and Arroyito; Figure 1) and Neuquén River (Dams: Portezuelo

Grande, Loma de la Lata, Marí Menuco, Planicie Banderita and El Chañar; Figure 1) The Negro River has three principal sections: high, middle and low valley.

The river's water have been characterized as slightly alkaline [Abrameto, 2004], low organic carbon content ($1.2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) and suspended particulate matter ($16 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) [Gaiero *et al.*, 2002]. It receives the contribution of drainage channels, transporting salty water derived from fruit activity and from its associated industry, introducing to the river organic matter, nutrients and xenobiotic substances, products of the anthropic activities that are developed in the region.

The specific sites where *C. fluminea* was searched corresponds to the last section of the river, covering a river distance of 250 km between Conesa city ($40^{\circ}6' \text{ S } 64^{\circ}27' \text{ W}$) and the river end ($40^{\circ}58' \text{ S } 62^{\circ}49' \text{ W}$, Figure 1). The substrate is composed of a mixture of sand, mud. and gravel. Vegetation was absent.



Figure 2. Individuals of *Corbicula fluminea* collected in the Negro River.

Field sampling

In December 2011 we found a few isolated clams (Figure 2) in sediment samples at Conesa city, during a field survey intended to determine heavy metals concentrations at river's sediment.

After that, we carried out a systematic sampling downriver to test the presence and abundance of this species. The samplings were made between the last southernmost record (Chimpay - 39°9'55.75" S 66°8'55.32" O' - figure 1)

[Cazzaniga, 1997] and the Negro's River end, with five sampling stations: Conesa, Guardia Mitre, Sanjon de Hoyuela, Viedma y La Paloma, covering 250 km long, from summer 2011 to spring 2013 (Conesa, Sanjon de Hoyuela y La Paloma once in summer 2011; Viedma, once in summer 2011, 2012 and once in spring 2013).

At each station 20 PVC cores of sediment (20 cm in diameter and 10 cm in depth) were taken from the sediment in each sampling date. Sediment was washed and sieved through a 500 μm mesh screen. Specimens of clams retained were preserved in fridge, and then were counted and measured (height) using an electronic caliper. Although this was a descriptive investigation, we performed descriptive statistic for morphometric characters, and one way ANOVA to test differences in density between localities. Also in Viedma station, we tested between years variation using a student t test [Zar, 1999].

RESULTS AND DISCUSSION

We found the Asian clam in all the sampling stations along the Negro River. Number and length of specimens of *Corbicula fluminea* collected at different stations are shown in table 1. The specimens collected were larger at the Viedma y La Paloma sampling sites, being the smallest ones registered at Hoyuela sampling site (Figure 3). There were significant differences in density between sampling sites (ANOVA, $F_{(3;422)} = 436,24$; $p < 0.001$). The highest densities were found at Viedma city, and the lowest ones at Conesa (Table I).

It is worth noting that one of us (LM) has found the clam since 1997 at Viedma city, but it was not reported because he did not know that it was an invasive species [Molina, personal communication].

The first records of the Asian clam *Corbicula fluminea* in Patagonia were from the Colorado River at Río Colorado city in 1997 [Cazzaniga, 1997] (figure 1) and two years later in Negro River at Chimpay [Cazzaniga & Perez, 1999] (figure 1). In 14 years the species has established in the

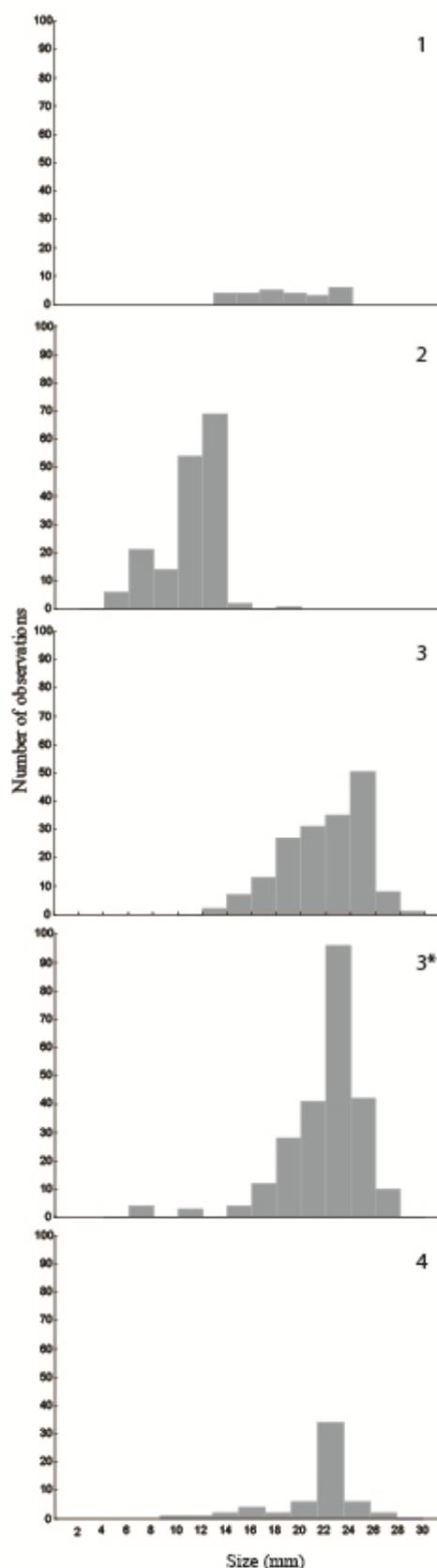


Figure 3. Histogram of measurements of the collected specimens of *Corbicula fluminea* from: 1 - Conesa (2011); 2 - Zanjon de Hoyuela (2011); 3 - Viedma (2011); 3* - Viedma (2013); 4 - La Paloma (2011).

Table 1. Abundance and length of *Corbicula fluminea* collected at different sites. The first column shows shells length measurements; last columns shows the average density and its standard deviation in each place

	Size						Density			
	N	Mean	Median	Min	Max	Std.Dev.	Mean	Min	Max	Std.Dev.
Conesa	26	18,62	18,37	12,94	24,15	3,45	40,28	0,00	162,50	65,78
Hoyuela	167	10,97	11,64	4,76	18,25	2,34	117,36	0,00	356,25	126,51
Viedma	175	21,93	22,40	12,58	28,42	3,17	166,67	25,00	525,00	170,82
La Paloma	58	19,97	21,12	9,68	25,43	3,12	60,42	0,00	93,75	33,23

entire Negro River basin, upstream until Cipolletti [Semenas & Flores, 2005] and downstream to Viedma (this work), where it reached densities up to 525 ind./m². The most probable dispersal vector of *C. fluminea* is passive upstream and downstream transport, which is probably facilitated by some human activities, such as fishing, fish stocking, recreational activities, sand and gravel extraction [Sousa *et al.*, 2008]. This work states the southernmost record worldwide of *C. fluminea*.

Conclusions

Several factors favour for the presence of *C. fluminea* in most locations, such as their ability to reproduce asexually and to survive in a wide range of environmental conditions, plus the absence of predators [Sousa *et al.*, 2008].

The ecological impact of *C. fluminea* in the study area needs determination, especially its effect on community structure. Further work is required to determine the clam effects on other bivalve species like *Diplodon chilensis*. This species is an important component of the fauna of lotic and lentic water bodies, living in muddy substrate, sandy loam, unusually on hard substrate, filter feeding, with an important role as recyclers of organic matter [Soto and Mena, 1999; Semenas and Brugni 2002], and sensible to ambient contamination [Bogan, 1993; Darrigran, 1999; Bogan, 2008; Clavijo, 2009], and to interspecific competition with invaders who change the native composition of molluscs [Mansur *et al.*, 2003; Scarabino, 2004; Cherry *et al.*, 2005; Darrigran and Damborenea, 2005; Scarabino and Mansur 2008; Clavijo, 2009].

Acknowledgements

We thank Pablo Martin and Nestor Cazzaniga for giving us important lessons during our "biological training", and also Gustavo Darrigan for bibliographical material. This study was supported by grant from the Universidad Nacional de Río Negro. LM had a postdoctoral fellowship from CONICET.

References

- Abrameto M.A. Distribución, especiación y biodisponibilidad de metales pesados en compartimientos abióticos y biológicos del río Negro // PhD thesis, Universidad Nacional del Sur, Argentina, 2004. 223 pp.
- Araujo R., Moreno D., Ramos M.A. The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe // Am. Malacol. Bull., 1993. 10:39-49.
- Bogan A.E. Freshwater bivalve extinctions (Mollusca: Unionoida) A search for causes // Am. Zool., 1993. 33(3):169-185.
- Bogan A.E. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater // Hydrobiologia, 2008. 595:139-147.
- Cazzaniga N.J., Pérez C. Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in Northwestern Patagonia (Argentina) // J. Freshw. Ecol., 1999. 14:551-552.
- Cazzaniga N.J. Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, reaching Patagonia (Argentina) // J. Freshw. Ecol., 1997. 12:629-630.
- Cherry D., Scheller J., Cooper N., Bidwell J. Potential effects of Asian clam (*Corbicula fluminea*) die-offs on native freshwater mussels (Unionidae) I: water-column ammonia levels and ammonia

- toxicity // J. N. Am. Benthol. Soc., 2005. 24 (2): 369-380.
- Clavijo C. Distribución del género *Anodontites* (Mollusca: Bivalvia: Mycetopodidae) en Uruguay // Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2009. 9 (92):201-210.
- DAISIE. Handbook of alien species in Europe. Springer, Dordrecht. 2009.
- Darrigran G. Longitudinal distribution of molluscan communities in the Río de la Plata estuary as indicators of environmental conditions // Malacological review, 1999. 8:1-12.
- Darrigran G. Potential Impact of Filter-feeding Invaders on Temperate Inland Freshwater Environments // Biol. Invasions, 2002. 4:145-156.
- De la Hoz Aristizábal M. Primer registro en Colombia de *Corbicula fluminea* (Mollusca : Bivalvia : Corbiculidae), una especie invasora // Boletín de Investigaciones Marinas Costeras, 2008. 37:197-202.
- Darrigran G., Damborena M.C. A bioinvasion history in South America. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), the golden mussel // Am. Malacol. Bull., 2005 20: 105-112.
- Gaiero D.M., Probst J.L., Depetris P.J., Lelyter L., Kempe S. Riverine transfer of heavy metals from Patagonia to the southwestern Atlantic Ocean // Reg. Envir. Chang., 2002. 3:51-64.
- Ituarte C.F. Primera noticia acerca de la introducción de pelecípodos asiáticos en el área rioplatense // Neotropica, 1981. 27:79-82.
- Kaufman L. Catastrophic Change in Species-rich Freshwater Ecosystems: the Lessons of Lake Victoria // Bioscience, 1992.42:846-858.
- Magara Y., Matsui Y., Goto Y., Yuasa A. Invasion of the Non-indigenous Nuisance Mussel, *Limnoperna fortunei*, into Water Supply Facilities in Japan // Journal of Water Supply, 2001. 50:113-124.
- Mansur M.C., Dos Santos D.P., Darrigran D., Heydrich I., Callil C.T., Cardoso F.R. Primeiros dados quali-quantitativos do mexilhão-dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker), no Delta do Jacuí, no Lago Guaíba e na Laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil e alguns aspectos de sua invasão no novo ambiente // Revista brasileira de zoologia, 2003. 20:75-84.
- Maroneze D.M., Coscarelli D., Vidigal T.H.D.A., Callisto M. First record of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the drainage basin of the Araguari River, Minas Gerais, Brazil // Brazilian journal of Biology, 2011. 71:221-2.
- Martín P., Tiecher M. Hallazgo de la almeja invasora *Corbicula fluminea* en el río sauce grande (Provincia de buenos aires, argentina) // BioScriba, 2009. 2:115-120.
- Martín, P.R., Estebenet A.L. Spread of the Asiatic Clam *Corbicula fluminea* in Southern Pampas and Northern Patagonia, Argentina // J. Freshw. Ecol., 2002. 17:331-333.
- Pyšek P., Richardson D.M. Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health // Annu. Rev. Environ. Resour., 2010. 35:25-55.
- Ricciardi A., MacIsaac H.J. Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems. // In: Richardson, DM (ed.): Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton, Wiley-Blackwell. 2011. 211-224 pp.
- Scarabino F. Conservación de la malacofauna Uruguayana // Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2004. 8(82-83):267-273.
- Scarabino F., Mansur M.C.D. Lista sistemática de los Bivalvia dulciacuícolas vivientes de Uruguay // Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2008. 9(90): 89-99.
- Semenas L., Brugni N. Características poblacionales y ciclo de vida de *Diplodon chilensis* (d'Orbigny, 1835) (Hyriidae, Bivalvia) en el lago Gutiérrez (Patagonia,

- Argentina) // *Ecología Austral*, 2002. 12: 29-40.
- Semenas L., Flores V. Presence of *Corbicula fluminea* in the upper Negro river basin (Patagonia, Argentina) // *J. Freshw. Ecol.*, 2005. 20(3):615-616.
- Soto D., Mena G. Filter feeding by the freshwater mussel, *Diplodon chilensis*, as a biocontrol of salmon farming eutrophication // *Aquaculture*, 1999 7:65-81
- Sousa R., Antunes C., Guilhermino L. Ecology of the Invasive Asian Clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in Aquatic Ecosystems: an Overview // *International journal of Limnology*, 2008. 44:85-94.
- Sousa R., Morais P., Dias E., Antunes C. Biological invasions and ecosystem functioning: time to merge // *Biol. Invasions*, 2011. 13:1055-1058.
- Strayer D.L. Effects of Alien Species on Freshwater Mollusks in North America // *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 1999. 18:74-98.
- Zar J.H. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliff, USA. 1999. 24 25

УДК 595.18:574.91(476)

FIRST RECORD OF THE NORTH AMERICAN ROTIFER *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) FROM THE SOZH RIVER, BELARUS

© 2015 Vezhnavevts V.V., Litvinova A.G.

Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources, Minsk, 220072 Belarus, vvv@biobel.bas-net.by

Received on the 1st of June 2014

The alien species rotifer *Kellicottia bostoniensis* was recorded for the first time in oxbow at the Sozh River flood plain (Dnieper River basin, Republic of Belarus) in August 2013. This species was found in littoral zone at a depth of about 0.5 m.

Key words: alien species, rotifer, *Kellicottia bostoniensis*, Belarus.

Introduction

Now only one species of rotifers of genus *Kellicottia* was recorded in the lakes of Republic of Belarus. It is a native species – *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) [Galkovskaya et al. 2001].

The rotifer *Kellicottia bostoniensis* is a species of North American origin [Edmondson, 1959]. Its appearance in Europe was reported by Carlin in Sweden in 1943 [Pejler, 1998; Arnemo et al., 1968], in the Netherlands [Leentvaar, 1961], Finland [Eloranta, 1988] and France [Balvay, 1994]. In Russia the species was found in two lakes of Leningrad region [Ivanova, Telesh, 2004] and in 13 lakes of different types of European part of Russia [Zhdanova, Dobrynin 2008, 2011]. *K. bostoniensis* was found also in the west and the southwest of the Nizhniy Novgorod region [Bayanov 2014]. The history of the spread of *K. bostoniensis* from North America to Europe is not clear. Ballast fresh water may be one of the possible pathways [Arnemo et al., 1968].

In present paper, we report the first records of the American invader rotifer species *Kellicottia bostoniensis* (Rotifera: Brachionidae) in the fauna of Belarus.

Material and methods

Samples were collected in oxbow at the Sozh River flood plain. This river is the main tributary in the upper part of the Dnieper River. Zooplankton was sampled in littoral zone with higher aquatic vegetation at a depth of about 0.5 m. Sampling site coordinates were as follows: Latitude 52°56.663' N, Longitude 30°54.922' E. It took place to the north of municipality of Chechersk at the village of Ippolitovka (Fig 1). Rotifers were collected on the 15th of August, 2013 by planktonic net (mesh size of 45 µm). Morphological variability of *Kellicottia bostoniensis* was analysed by the use of photographs which were obtained by Jenaval microscope (Karl Zeiss, Jena) with a Canon Power Shot A 710IS digital camera (Fig. 2).

Results and discussion

Five individuals of rotifers (one of them with eggs) were found in the studied site. The abundance of *K. bostoniensis* was low. Absolute and relative abundance were approx. 20 ind./m³ and constituted only 0.008% of the total zooplankton community.

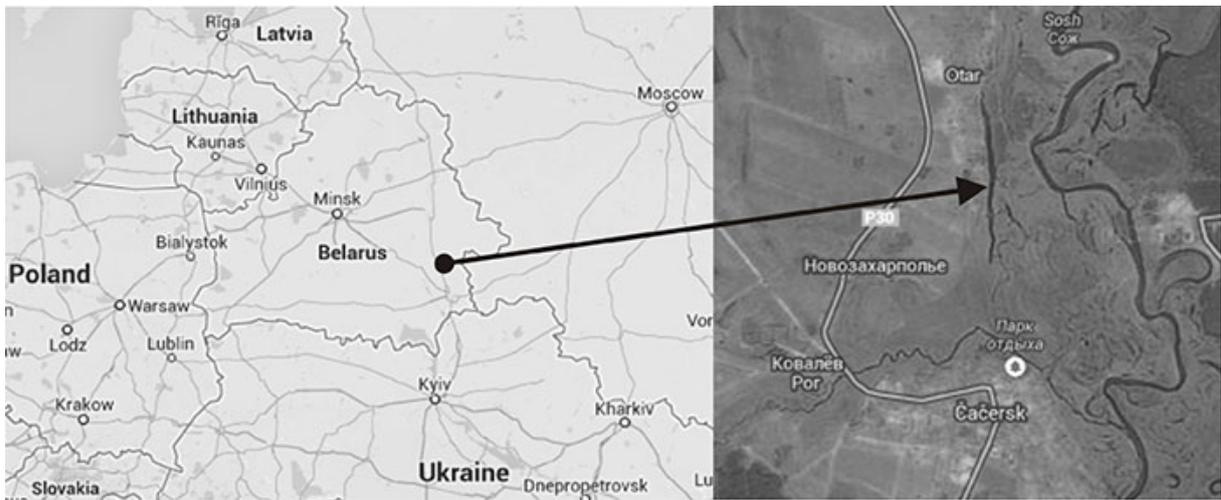


Fig. 1. Sampling site on the Sozh River flood plain.

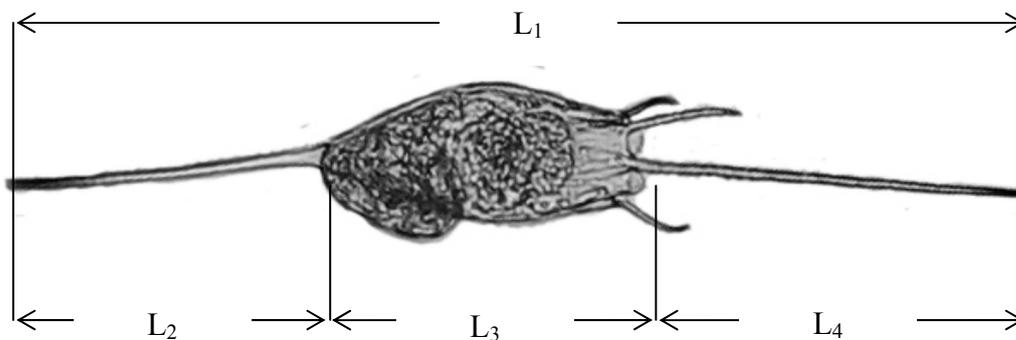


Fig. 2. Photo of *Kellicottia bostoniensis* (female with egg) from oxbow at the Sozh River flood plain, collected in August 15, 2013 (Authors' photo).

Table 1. Morphometrical indices of *K. bostoniensis* (μm)

Number individuals	Length total (L_1)	Length shell (L_3)	Length anterior spine (L_4)	Length posterior spine (L_2)
1	360	112	140	108
2	328	112	124	92
3	372	112	140	112
4	380	112	148	120
Average	358	112	138	108

The invasion pathway of this species to Belarus water bodies is unknown. Probably, *K. bostoniensis* could spread from Russia downstream the Dnieper River.

A high abundance of this species was recorded in the littoral zone among macrophyte beds in floodplain water bodies in the basins of Pra River and Oka River [Zhdanova, Dobrynin 2011]. The maximum abundance constituted 603 thousand ind. / m^3 there.

The method of size measurement and photo of *K. bostoniensis* are shown in Fig.2 and Table 1. The total length varies from 328 to 380 μm . These lengths are the same for the individuals found in different water bodies in Europe and North America [Zhdanova, Dobrynin 2011].

Acknowledgements

We are grateful to PhD student Andrei Makarenko and Dr. Vitaliy Semchenko for assistance in preparing of manuscript.

References

- Arnemo R., Berzins B., Gronberg B., Mellgren I. The Dispersal in Swedish Waters of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) (Rotatoria). // Oikos. 1968. v. 19. No. 2. P. 351–358.
- Bayanov N.G. Occurrence and abundance level of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in Lakes of the Nizhny Novgorod region. // Russian Journal of Biological Invasions, 2014. No 1, P. 83-87.
- Galkovskaya G.A., Vezhnavets V.V., Zarubov A.I., Molotkov D.V. Kolovratki (Rotifera) v vodnich ekosistemach Belarusi [Rotifers (Rotifera) in aquatic ecosystems of Belarus]. Minsk, BGU, 2001. 184 pp.
- Eloranta, P. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), a Plankton Rotifer Species New to Finland. // Ann. Zool. Fennici, 1988, vol. 25, P 249–252.
- Edmondson, W. T. Freshwater Biology. New York, John Wiley, 1959. 597 pp.
- Ivanova, M.B. and Telesh, I.V. Sezonnaja i mezgodovaja dinamika planktonnyh kolovratok i rakoobraznyh [Seasonal and Interannual Dynamics of Planktonic Rotifers and Crustaceans]. In: Zakonomernosti gidrobiologicheskogo rezhima vodoemov raznogo tipa [Consistent Patterns of Hydrobiological Regime of Water Bodies of Different Types]. Moscow: Nauch. Mir, 2004. P. 71–83.
- Leentvaar, P. Quelques rotateurs rares observes em Hollande. // Hydrobiologia. 1961. 18. P. 245-251.
- Pejler, B. History of Rotifer Research in Northern Europe. // Hydrobiologia. 1998. 387/388. P. 1–8.
- Zhdanova S.M., Dobrynin A.E. On the finding of a *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in heterogeneous reservoirs of the European part of Russia. Aquatic and terrestrial ecosystems: Problems and Prospects of Research Materials of the conference with international participation. Vologda. 2008. P. 160–163.
- Zhdanova S.M., Dobrynin A.E. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Waterbodies of European Russia. // Inland Water Biology. 2011. Vol. 1. P. 39–46.