

INSS 1996–1499

**2015 №2**



Российский  
Журнал  
Биологических  
Инвазий

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



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

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

## Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN – 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

Главный редактор  
академик РАН Дгебуадзе Юрий Юлианович

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

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

### Редакционная коллегия

к.б.н., В.В. Бобров, д.б.н., Ю.К. Виноградова, д.б.н., 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](mailto:invasjour@sevin.ru)  
<http://www.sevin.ru/invasjour/>

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Винарский М.В., Андреев Н.И., Андреева С.И., Казанцев И.Е., Каримов А.В., Лазуткина Е.А.</i> <b>Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: обзор</b>	<b>2</b>
<i>Завьялов Н.А., Артаев О.Н., Потапов С.К., Петросян В.Г.</i> <b>Бобры (<i>Castor fiber</i>) Мордовского заповедника: история развития популяции, современное состояние и их дальнейшие перспективы</b>	<b>20</b>
<i>Заиченко Н.В.</i> <b>Паразитофауна ротана <i>Percottus glenii</i> Dybowski, 1877 (<i>Osteichthyes: Odontobutidae</i>) в некоторых водоёмах Киевской области</b>	<b>46</b>
<i>Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Болотова Н.Л.</i> <b>Распространение новых видов рыб по судоходным водным путям в водоёмах Вологодской области</b>	<b>53</b>
<i>Пипоян С.Х., Аракелян А.С.</i> <b>О распространении амурского чебачка <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846) (<i>Actinopterygii: Cyprinidae</i>) по водоёмам Армении</b>	<b>67</b>
<i>Разлуцкий В.И., Сысова Е.А., Бусева Ж.Ф., Фенева И.Ю.</i> <b>Сравнение экологического статуса и качества озёр, заселённых и незаселённых <i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)</b>	<b>75</b>
<i>Сапаргалиева Н.С.</i> <b>Ихтиофауна реки Аксу Балхашского бассейна</b>	<b>94</b>
<i>Серёгин А.П.</i> <b>Экспансии видов во флору Владимирской области в последнее десятилетие. Второе сообщение</b>	<b>101</b>

# ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МОЛЛЮСКОВ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: ОБЗОР

© 2015 Винарский М.В.<sup>1,2</sup>, Андреев Н.И.<sup>2</sup>, Андреева С.И.<sup>2,3</sup>,  
Казанцев И.Е.<sup>3</sup>, Каримов А.В.<sup>3</sup>, Лазуткина Е.А.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Омский государственный педагогический университет  
644099, г. Омск, наб. Тухачевского, 14. [radix.vinarski@gmail.com](mailto:radix.vinarski@gmail.com)

<sup>2</sup> Омская государственная медицинская академия  
644099, г. Омск, ул. Ленина, 12. [sjandreeva@yandex.ru](mailto:sjandreeva@yandex.ru)

<sup>3</sup> Омский государственный университет путей сообщения  
644046, г. Омск, пр-т Маркса, 25. [nik\\_andreyev@mail.ru](mailto:nik_andreyev@mail.ru)

Поступила в редакцию 12.03.2014

Обзорная статья посвящена проблеме инвазий моллюсков в континентальные водоёмы Западной Сибири. Приведены данные обо всех зарегистрированных на сегодняшний день чужеродных видах классов Bivalvia и Gastropoda, отмеченных в водоёмах региона. Обсуждаются пути и механизмы проникновения чужеродных видов в водоёмы Западной Сибири. Детально рассмотрен наиболее хорошо изученный случай инвазии – проникновение европейской речной живородки, *Viviparus viviparus* (L., 1758), в водоёмы Обь-Иртышского бассейна. Предложена эколого-географическая классификация видов-вселенцев с их подразделением на три категории: «экзоты», виды бореально-европейского комплекса, восстанавливающие ранее утраченную часть бывшего ареала, и теплолюбивые виды южноевропейского комплекса. Предполагается, что в обозримом будущем интенсивность притока чужеродных видов моллюсков во внутренние водоёмы Западной Сибири останется невысокой, что обусловлено физико-географическими особенностями данного региона.

**Ключевые слова:** чужеродные виды, малакофауна, Западная Сибирь, Bivalvia, Gastropoda.

## Введение

Несмотря на свои относительно небольшие размеры и малоподвижность, континентальные моллюски, брюхоногие и двустворчатые, относятся к категории успешных видов-вселенцев и уже стали объектом пристального внимания со стороны специалистов в области биологических инвазий. Пример «странствующей ракушки» дрейссены, *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas, 1771), давно стал хрестоматийным. Активному проникновению моллюсков в новые места обитания благоприятствуют их способность к расселению с текучими водами [Rees, 1965; Старобогатов,

1970], а также многообразие доступных им способов зоохорного перемещения. Со времен Ч. Дарвина, обсуждавшего в «Происхождении видов» механизмы расселения пресноводных моллюсков [Дарвин, 2001], изучается распространение этих животных и с участием водоплавающих птиц [Darwin, 1878; Malone, 1965; Voag, 1986; Cadée, 2011]. Кроме птиц, агентами расселения могут выступать также рыбы [Brown, 2007; Gatlin et al., 2013], крупные летающие виды водных насекомых [Kew, 1893; Walther et al., 2008; Proschwitz, 2009] и даже земноводные [Davis, Gilner, 1982]. Многие виды моллюсков гермафродитны и способны

к автогамии, что облегчает им закрепление в новых местах обитания [Берёзкина, Старобогатов, 1991].

В современных условиях важнейшим агентом распространения моллюсков стал человек. Так, взрывное расселение упоминавшейся выше дрейссены было обусловлено развитием судоходства и строительством каналов, соединивших ранее изолированные речные бассейны. Огромное значение приобрела аквариумистика, обеспечившая мощный приток экзотических видов Mollusca, в основном брюхоногих, в несвойственные им места обитания [Кафанов, Старобогатов, 1971; Duggan, 2010]. В результате в наши дни во многих регионах происходит интенсивная трансформация аборигенной малакофауны за счёт проникновения видов-вселенцев. На территории бывшего СССР ярким примером такого региона служит Северное Причерноморье, где наблюдается активная экспансия чужеродных двустворчатых и брюхоногих моллюсков [Сон, 2007].

Современная литература об инвазиях моллюсков и их воздействии на аборигенные экосистемы практически необозрима, что подчёркивает масштаб проблемы и её глобальный характер.

Территория Западной Сибири до недавнего времени почти не обогащалась чужеродными видами моллюсков. Благодаря сравнительно суровым климатическим условиям и относительной изолированности Обь-Иртышского бассейна от других крупных речных систем, южные теплолюбивые виды не проникали в регион, так что в зоогеографическом отношении малакофауна Западной Сибири оставалась «североевропейской с немногими эндемиками» [Старобогатов, 1986, с. 45]. Хотя в оригинале эта характеристика относилась к малакофауне Иртышской провинции, её, с некоторыми оговорками, можно распространить и на

весь регион, за исключением крайнего северо-востока, где заметную долю в составе фауны имеют таксоны восточносибирского и даже североамериканского происхождения. В последние 10–15 лет ситуация изменилась. Проблема чужеродных моллюсков в Западной Сибири стала интенсивно обсуждаться в литературе [Шарапова, 2008; Андреев и др., 2008а, б; Яныгина и др., 2009; Yanygina, Vinarski, 2010; Яныгина, 2011]. Появились данные о вероятной естественной экспансии некоторых европейских видов *Bivalvia* Linnaeus, 1758 в Иртышский бассейн [Andreyeva et al., 2009].

Цель настоящей работы – обобщение и анализ всей накопленной к настоящему времени информации о вселившихся за последние десятилетия в исследуемый регион водных моллюсков. Материалом для работы послужили наблюдения авторов, сборы моллюсков, хранящихся в крупнейших малакологических коллекциях нашей страны, а также информация из литературных источников. Ниже приведён перечень достоверно зарегистрированных в водоёмах Западной Сибири чужеродных видов моллюсков с комментариями об их экологии и географическом распространении.

### **Систематический обзор моллюсков-вселенцев в водоёмах Западной Сибири**

#### Класс Двустворчатые моллюски (*Bivalvia* Linnaeus, 1758)

Фауна и географическое распространение пресноводных двустворчатых моллюсков Западной Сибири изучены далеко не достаточно. Наиболее полно исследована только фауна арктической и субарктической частей региона [Долгин, 2001], бассейна Средней Оби [Новиков, 1971], водоёмов Северного Казахстана [Фролова, 1973]. В последние годы появились специальные исследования представителей семейств

Sphaeriidae Jeffreys, 1862 и Unionidae Rafinesque, 1820 [Винарский и др., 2007; Андреев и др., 2010, 2011; Красногорова, 2011; и др.]. Практически не изученными остаются мелкие двустворки семейств Pisidiidae Grey, 1857 и Euglesidae Pirogov et Starobogatov, 1974 большей части региона, относительно которых информация крайне фрагментарна.

Типичные для водоёмов многих стран Европы вселенцы из класса Bivalvia – представители родов *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811 (семейство Corbiculidae Grey, 1847), *Dreissena* Van Beneden, 1835 (семейство Dreissenidae Grey, 1840) и *Sinanodonta* Modell, 1945 (семейство Unionidae) в водоёмах Западной Сибири пока не обнаружены.

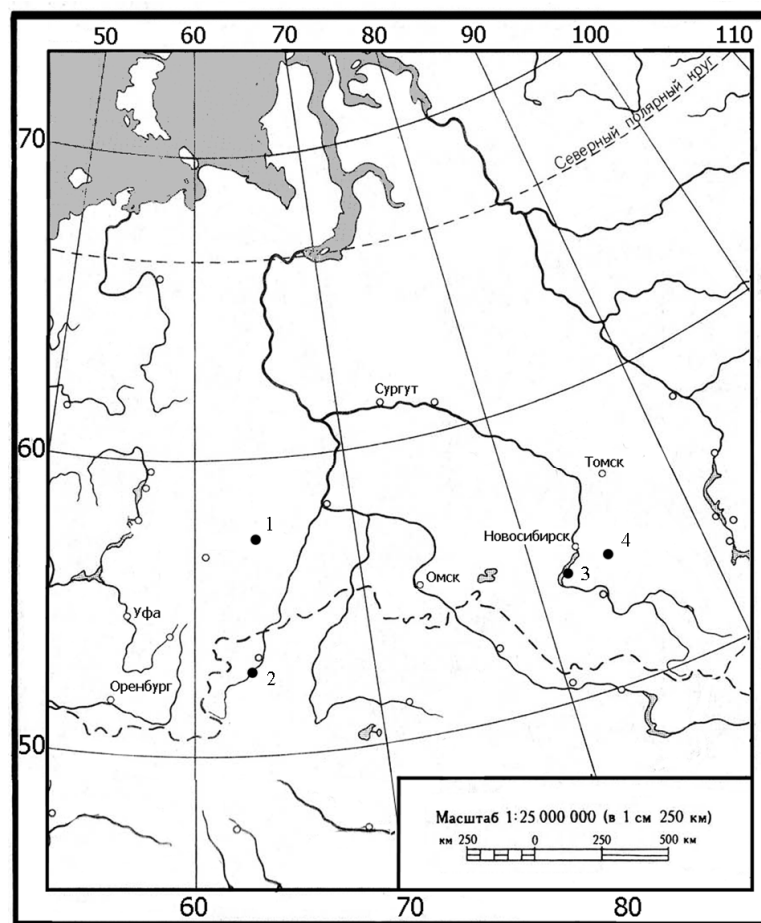
Единственный пример рецентного расширения ареала двустворчатых моллюсков, происходящего на территории Западной Сибири, представляют недавние находки раковин моллюсков рода *Unio* Philippson in Retzius, 1788 (перловицы) в водоёмах Иртышского бассейна. В состав рецентной малакофауны региона из Unionidae традиционно включались лишь беззубки (род *Anodonta* Lamarck, 1799 [Жадин, 1938, 1952], в современной российской литературе относимые к роду *Colletopterum* Bourguignat, 1880 [Богатов и др., 2005; Винарский и др., 2007]).

Обсуждая нахождение перловиц в 2005 г. в реках восточного макросклона Уральского хребта, которые в географическом отношении принадлежат Обь-Иртышскому бассейну, авторы [Andreyeva et al., 2009] предположили, что эти находки отражают современный процесс расширения ареала *Unio* на восток и что в будущем следует ожидать расселения перловиц в равнинной части Западной Сибири. Однако ещё ранее, в 2003 г., информация о находениях моллюсков рода *Unio* в водоёмах Обь-Иртышского бассейна была опубликована в каталоге малакологической коллекции

Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН [Хохуткин и др., 2003]. В каталоге содержались перечни точек, в которых обнаружены моллюски этого рода, их географические координаты, но не было дано изображений раковин, и специально вопрос о проникновении перловиц в водоёмы восточного макросклона Уральского хребта не обсуждался. Считать представителей рода *Unio* чужеродными видами для водоёмов Западной Сибири, видимо, не стоит. Они обитают в водоёмах смежных речных систем, в частности, Уральского и Волжско-Камского бассейнов, и, вероятно, мы наблюдаем начальные этапы восстановления сибирского участка ареала рода, утраченного в ходе плейстоценовых оледенений. Исторически, западносибирская пресноводная малакофауна была очень богата унионидами, десятки видов и несколько родов которых обитали здесь в неогеновое время [Зыкин, 1979]. Эта богатая, высоко эндемичная фауна, полностью исчезла в течение плейстоцена, вероятнее всего, вследствие резкого похолодания, хотя высказывались и другие гипотезы, вплоть до того, что перловиц погубило нашествие некоей неустановленной эпидемии, наподобие «рачьей чумы» [Богачёв, 1966; Мадерни, 1974]. Хотя в филогенетическом отношении большинство этих унионид ближе современным формам перловиц юго-восточной Азии, не относящимся к роду *Unio* [Старобогатов, 1970], представители последнего также отмечены в неогеновых и нижнеплейстоценовых отложениях юга Западной Сибири [Чепалыга, 1967; Зыкин, 1979].

#### Класс брюхоногие моллюски (Gastropoda Cuvier, 1797)

Фауна Gastropoda пресных водоёмов региона изучена в целом лучше, чем фауна двустворчатых моллюсков; имеются обобщающие публикации [Vinarski et al., 2007], а также работы,



**Рис. 1.** Водоёмы Западной Сибири, в которых зарегистрированы чужеродные виды Gastropoda. Номера на карте соответствуют следующим местообитаниям: 1. Водоём-охладитель ТЭЦ-1 г. Тюмень. 2. Каратамарское водохранилище. 3. Новосибирское водохранилище. 4. Беловское водохранилище.

посвящённые изучению фауны отдельных крупных таксонов [Лазуткина, 2004; Каримов, 2005; Андреева и др., 2010]. В водоёмах Западной Сибири отмечены виды-вселенцы, представляющие два подкласса и шесть семейств класса Gastropoda. Почти все они встречаются в водоёмах с изменённым термическим режимом, например, таким как водоём-охладитель Беловской ГРЭС (Беловское водохранилище).

Подкласс гребнежаберные  
(Pectinibranchia Cuvier, 1817)

Семейство Ampullariidae Gray, 1824

В водоёмах Западной Сибири обнаружены представители одного из видов этого семейства – *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1819).

Это обычный в аквариумной культуре вид тропических гастропод южноамериканского происхождения, зарегистрированный в качестве вида-вселенца в самых разных точках земного шара [Biological invasions..., 2005].

Вид отмечен в Кемеровской области в Беловском водохранилище (рис. 1), куда несомненно попал из аквариумной культуры. Особенности биологии *P. canaliculata* в данном водоёме подробно рассмотрены в статье Л.В. Яныгиной с соавторами [2009]. Успешное расселение вида в водоёмы умеренной зоны Европы и Азии связывается с его способностью выдерживать низкую температуру воды, вплоть до 0° C [Matsukura et al., 2009; цит. по Яныгина и др., 2009].

## Семейство Valvatidae Gray, 1840

В естественных водоёмах Западной Сибири обитает не менее двух десятков видов этого семейства [Vinarski et al., 2007]. В качестве чужеродного можно рассматривать вид *Borysthenia naticina* (Menke, 1846), вселившийся в водоём-охладитель ТЭЦ-1 г. Тюмени (см. рис. 1) [Шарапова, 2008]. Это вид бореально-европейского происхождения, обитает в водоёмах Балтийского бассейна, а также бассейнов рек, впадающих в Чёрное море [Glöer, 2002; Старобогатов и др., 2004]. Безусловно, это холодостойкий вид, в недавнем геологическом прошлом имевший гораздо более широкий ареал. В частности, этот моллюск известен из плиоценовых отложений юга Западной Сибири [Зыкин, 1979]. Точные данные о численности вида в водоёме-охладителе тюменской ТЭЦ-1 отсутствуют, Т.А. Шарапова [2008] указывает лишь, что он встречается единично.

## Семейство Thiaridae Gill, 1871

Семейство имеет в целом тропическое распространение, за исключением рода *Melanoides* Olivier, 1874, расселившегося шире, по тропической и субтропической зонам Старого Света [Старобогатов, 1970]. Представители рода *Melanoides* из аквариумной культуры обычно определяются как *M. tuberculatus* (O.F. Müller, 1774). Этот теплолюбивый вид – очень успешный вселенец; из аквариумной культуры он проник в водоёмы таких отдалённых стран, как Аргентина, Парагвай, Новая Зеландия [Duggan, 2002; Peso et al., 2011]. В Западной Сибири в Беловском водохранилище этот вид образовал устойчивую популяцию [Yanygina, Vinarski, 2010].

## Семейство Viviparidae Gray, 1847

Большинство видов семейства обитают в водоёмах умеренной зоны Евразии и Северной Америки [Старобогатов, 1970]. В аборигенной

фауне Западной Сибири представлен один вид семейства – *Contectiana listeri* (Forbes et Hanley, 1853) (= *Viviparus contectus* auct.). Второй вид семейства, *V. viviparus* (L., 1758), известный как «речная живородка», в водах Обь-Иртышского бассейна отсутствовал [Жадин, 1952; Старобогатов и др., 2004], но, в начале 1990-х гг. обнаружен в Новосибирском водохранилище (см. рис. 1) [Селезнёва, 2005; Андреев и др., 2008б]. Поскольку в смежных с Обь-Иртышским бассейнах *V. viviparus* не обитает и гипотеза о естественном расширении ареала из Европы на восток исключается, остаётся предположение о том, что вид случайно вселён в Новосибирское водохранилище. Поскольку *V. viviparus* относится к бореально-европейскому комплексу, в южной части Западной Сибири он может осваивать местообитания с естественным термическим режимом.

На сегодняшний день расселение речной живородки представляет собой наиболее изученный пример инвазии моллюсков в водоёмы Западной Сибири. Имеющаяся на данный момент информация приведена в особом разделе (см. ниже).

Подкласс лёгочные  
(Pulmonata Cuvier, 1814)

## Семейство Physidae Fitzinger, 1833

Наибольшего видового разнообразия семейство достигает в Неарктике и Неотропике, в Старом Свете представлено относительно небольшим числом видов и родов [Старобогатов, 1970; Taylor, 2003]. Многие виды популярны в аквариумной культуре, откуда могут проникать в естественные водоёмы. В водоёмах Западной Сибири отмечены два представителя Physidae, которых можно рассматривать как инвазивные виды.

Первый из них, *Costatella integra* (Haldeman, 1841), имеет североамериканское происхождение. Его нативный ареал – Канада и США [Burch, 1989]. Инвазии *C. integra* зарегистрированы во многих странах



Европы [Стадниченко, 1990; Сон, 2007]. В условиях Западной Сибири этот вид может обитать только в водоёмах, в которые поступают тёплые воды. Известен из водоёма-охладителя ТЭЦ-1 г. Тюмени [Шарапова, 2008], а также из Беловского водохранилища [Yanygina, Vinarski, 2010]. Кроме того, *C. integra* обнаружен в заводских прудах городов Магнитогорска и Нижнего Тагила на Среднем и Южном Урале [Хохуткин, Винарский, 2013]. Известны более ранние находки этого вида из водоёмов Северного Казахстана [Фролова, 1984] и Верхнего Прииртышья [Кривошеина, 1979], однако не исключено, что это был другой вид *C. acuta* (Draparnaud, 1805). Система рода *Costatella* Dall, 1870 весьма запутана. Так, в европейской литературе вид *C. integra* не упоминается, но зато указываются виды *Physella (Costatella) gyrina* (Say, 1821) и *Ph. (C.) heterostropha* (Say, 1817), которые вполне могут быть идентичны с *C. integra*.

Статус *Costatella acuta* как инвазионного вида неясен. Ранее его рассматривали как вид с южнопалеарктическим типом ареала, изредка проникающий в водоёмы Центральной и Восточной Европы [Жадин, 1952; Piechocki, 1979]. В качестве нативного вида *C. acuta* указывался, например, для Средней Азии. В этом случае находки *C. acuta* в водоёмах Северного Казахстана, относящихся к Обь-Иртышскому бассейну [Фролова, 1969], могут принадлежать естественному ареалу вида, его крайней северной границе. В последнее время в литературе появилась тенденция рассматривать *C. acuta* как вид, чужеродный для Европы, имеющий, на самом деле, североамериканское происхождение [Сон, 2007]. Эта гипотеза связана с обнаружением репродуктивной совместимости между *C. acuta* и североамериканскими видами *C. heterostropha* и *C. integra* [Dillon et al., 2002]. Предполагается, что эти три видовых названия относятся на деле к

одному и тому же виду, проникшему в водоёмы Европы из Северной Америки в XVIII в. [Dillon et al., 2002]. Если эта гипотеза верна, то *C. acuta* в Обь-Иртышском бассейне – вид чужеродный. Тогда, впервые он был указан Е.С. Фроловой [1969] для Ишимского бассейна. Однако в своей диссертации Е.С. Фролова [1973] указала этот вид как *C. integra*, хотя по строению раковины (в диссертации приведена фотография) это *C. acuta*. Т.А. Шарапова [2008] обнаружила *C. acuta* в водоёме-охладителе тюменской ТЭЦ-1. Е.С. Фролова [1973] отмечала *Costatella* в пойме р. Ишим в окрестностях г. Петропавловска и в р. Моилды к юго-востоку от г. Целинограда (ныне Астана). В августе 2013 г. один экземпляр *C. acuta* был найден нами в безымянной запруде на территории Кургальджинского заповедника (Акмолинская область, Центральный Казахстан). Таким образом, вполне вероятно, что *C. acuta* sporadически встречается в водоёмах Северного и Центрального Казахстана, в том числе и вдали от крупных населённых пунктов, где могли бы существовать источники инвазии – любительские аквариумы.

#### Семейство Planorbidae Rafinesque, 1815

Большинство аквариумных видов этого семейства, проникающих в естественные места обитания, относятся к родам *Biomphalaria* Preston, 1910, *Menetus* H. et A. Adams, 1855 и *Planorbella* Haldeman, 1842 [Glöer, 2002; Сон, 2007]. В водоёмах Сибири отмечены находки подвида неарктического происхождения *P. duryi duryi* (Wetherby, 1879) на территории Иркутской области [Sitnikova et al., 2010]. Несомненно, какой-то из видов *Planorbella* обитает в водоёмах, в которые поступают тёплые воды, и на территории Среднего Урала. Все находки *Planorbella* из этого региона в коллекциях представлены пустыми раковинами, поэтому определение

проводилось только по конхологическим признакам. И.М. Хохуткин и М.В. Винарский [2013] определили *Planorbella*, найденных в окрестностях Нижнего Тагила, как *P. (?) anceps* Menke, 1830, отметив, что все обнаруженные особи являются ювенильными, не достигшими даже половины размеров *P. anceps* из европейских водоёмов. Это ещё один фактор, осложняющий правильную видовую идентификацию моллюсков. На территории Западной Сибири единственная находка *P. (?) anceps* – это пустые ювенильные раковины из береговых выносов р. Иртыш на территории г. Омска (1999 г.). В Беловском водохранилище также отмечены *Planorbella*, но их видовая принадлежность пока остаётся неясной [Yanygina, Vinarski, 2010].

В Обь-Иртышском бассейне в водоёме-охладителе ТЭЦ-1 г. Тюмени и в Беловском водохранилище были обнаружены [Шарапова, 2008; Yanygina, Vinarski, 2010] представители рода *Ferrissia* Walker, 1903, также относящегося к Planorbidae. Это довольно мелкие улитки с колпачковидными раковинами, длительное время определяемые как представители семейства Acroloxidae Thiele, 1931. Только в 1960 г. они были выделены в самостоятельный род [Mirolli, 1960]. Традиционно в европейской фауне отмечался один вид – *F. wautieri* (Mirolli, 1960), который рассматривался подобно *Costatella acuta* как аборигенный представитель южноевропейской или средиземноморской фауны. В последнее время этот вид также предлагается рассматривать как вселенца из Северной Америки, в связи с чем его всё чаще идентифицируют с неарктическим видом *F. fragilis* (Tryon, 1863) [Walther et al., 2006; Сон, 2007]. И.М. Хохуткин и М.В. Винарский [2013] предлагают сохранить для представителей рода из водоёмов Урала и Западной Сибири видовое название *F. wautieri*, поскольку их таксономический

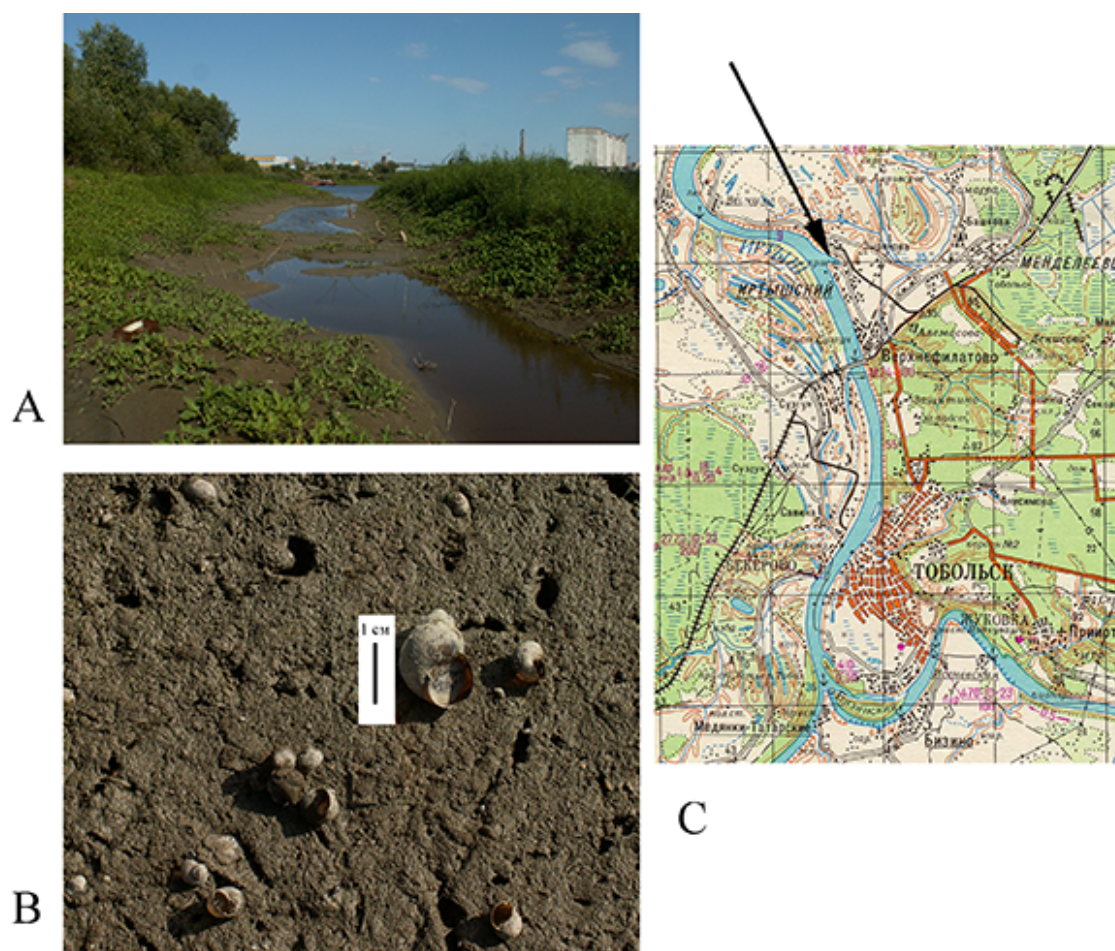
статус ещё не подтверждён генетическими методами.

#### Семейство прудовиковые (Lymnaeidae Rafinesque, 1815)

Широко представленное в Западной Сибири семейство водных лёгочных гастропод не имеет в своём составе чужеродных видов. Однако следует заметить, что в коллекции Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург) хранится пустая раковина прудовика, отнесённая Я.И. Старобогатовым к виду *Lymnaea (Pseudosuccinea) casta* (Lea, 1841), с этикеткой «12.08.1979. Кустанайская обл., Каратамарское водохранилище на р. Тобол, сбор Ю.В. Беляковой» (см. рис. 1). Вид *L. casta* очень близок североамериканскому виду *L. (P.) columella* (Say, 1817) или даже конспецифичен с ним [Hubendick, 1951]. Последний же отмечен в качестве вселенца в разных странах Европы: Австрии, Венгрии, Германии [Glöckler, 2002]. Поскольку вид *L. casta* отсутствует в наших позднейших сборах из Каратамарского водохранилища, выполненных в 1982 и 1985 гг., можно рассматривать этот случай как вероятный пример неудавшейся инвазии. Очевидно, попав в водоём из любительского аквариума, прудовик не сумел сформировать устойчивую популяцию и вымер.

#### Вселение речной живородки (*Viviparus viviparus*) в водоёмы Обь-Иртышского бассейна

Исконный ареал речной живородки – Европа (кроме крайнего севера и крайнего юга). Отсутствие вида на Урале [Хохуткин и др., 2003] практически исключает возможность попадания *V. viviparus* в Западную Сибирь естественным путём, за счёт постепенного преодоления Уральского хребта, как мы это, вероятно, наблюдаем на примере рода *Unio* [см. Andreyeva et al., 2009]. Впервые он был отмечен в Новосибирском

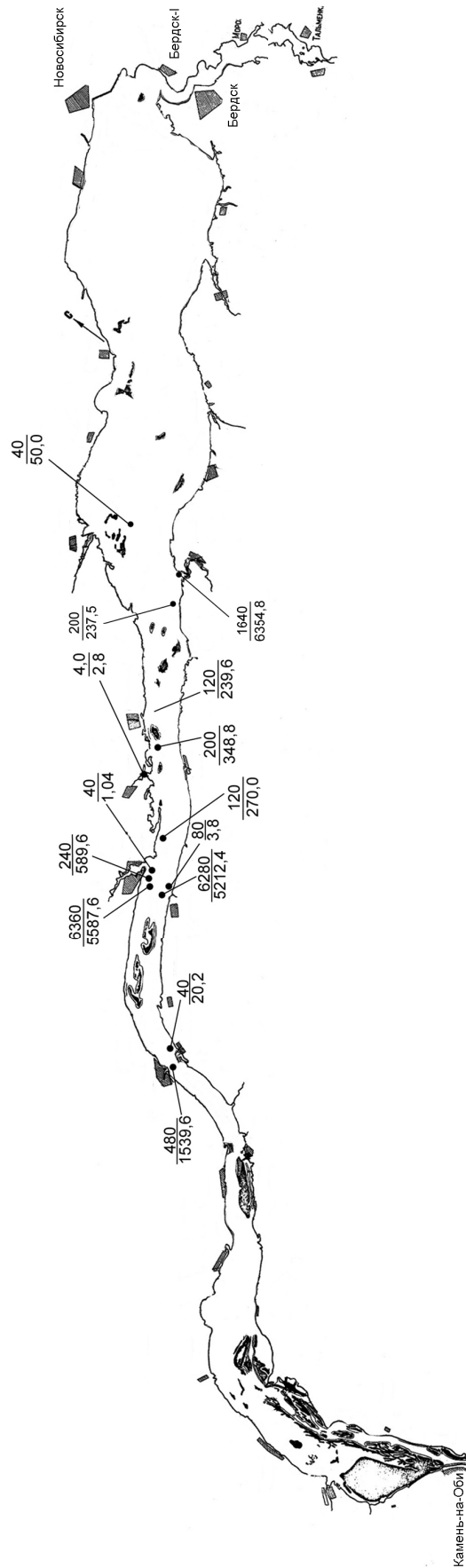


**Рис. 2.** Находка речной живородки (*Viviparus viviparus*) в окрестностях Тобольска. А – общий вид куры. В – раковины речной живородки на обсохшем грунте. С – карта окрестностей г. Тобольска: стрелкой указано расположение куры.

водохранилище в начале 1990-х гг. и с тех пор широко расселился по этому водоёму [Селезнёва, 2005; Андреев и др., 2008б]. Примерно в те же годы речная живородка проникла и в Бухтарминское водохранилище [Яныгина, 2011], расположенное в верховьях Иртыша, но географически не относящееся к Западной Сибири. В августе 2009 г. живые особи речной живородки были обнаружены нами в водоёме совсем иного типа – небольшой почти высохшей курье, соединённой с р. Иртыш и расположенной к северу от г. Тобольск – в районе Тобольского речного порта (рис. 2). Численность моллюсков была низкой, не превышала 5 экз./м<sup>2</sup>.

Документированных сведений об интродукции речной живородки в

водоёмы Западной-Сибири нет, поэтому можно высказать лишь два предположения о появлении вида в водоёмах Западной Сибири: 1. вид завезён попутно при интродукции рыб и беспозвоночных из водоёмов европейской части России, 2. как и многие другие виды гидробионтов, вид интродуцирован аквариумистами. В пользу первого предположения говорит почти одновременное появление речной живородки в двух крупных, удалённых друг от друга, водохранилищах, в которые осуществлялись многочисленные интродукции рыб и беспозвоночных. В пользу второго – тот факт, что речная живородка – вид, достаточно часто содержащийся в аквариумах.



**Рис. 3.** Схема Новосибирского водохранилища с расположением станций, на которых обнаружена речная живородка в августе 2007 г. В числителе – численность *V. viviparus* ( $\text{экз}/\text{м}^2$ ), в знаменателе – биомасса ( $\text{г}/\text{м}^2$ ).

Находки речной живородки в водоёме под г. Тобольском вряд ли можно увязать с работами по акклиматизации рыб. Остаются лишь две гипотезы – либо (не)преднамеренный выпуск живородки из аквариума, либо – то, что в Иртыше или Тоболе, выше г. Тобольска, имеются незарегистрированные доселе популяции *V. viviparus*, откуда живые улитки и попали в курью. Следует отметить, что Бухтарминское водохранилище находится в верховьях Иртыша и также может быть тем местом, откуда *V. viviparus* дошёл до Тобольска.

Проведённая нами в августе 2007 г. гидробиологическая съёмка Новосибирского водохранилища (за исключением крайней южной его части) показала, что речная живородка широко расселилась по центральному участку водохранилища (рис. 3).

В августе 2007 г. моллюск был зарегистрирован на 15 из 93 станций, равномерно распределённых по центральной части акватории водохранилища. Живородки встречены на различных грунтах: на камнях, тёмно-сером иле с примесью щебня и гальки, заиленном песке, сером иле и чёрном иле с детритом в зоне глубин до 15 м. На заиленном песке их численность колебалась от 40 до 6360 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – от 20.2 г/м<sup>2</sup> до 6.35 кг/м<sup>2</sup>; на сером иле – 40–7520 экз./м<sup>2</sup> и 3.8 г/м<sup>2</sup> – 5.21 кг/м<sup>2</sup> соответственно. Чёрный ил с примесью детрита вероятно не является благоприятным биотопом для этого вида, так как численность моллюсков была в среднем 40 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 2.8 г/м<sup>2</sup>. Твёрдые грунты более благоприятны для поселений *V. viviparus*, так на тёмно-сером иле с примесью щебня и гальки численность равнялась 1640 экз./м<sup>2</sup>, при биомассе 6.3 кг/м<sup>2</sup>. В дночерпательных пробах зарегистрированы особи с высотой раковины от 5 до 40 мм, при этом максимальная масса одного моллюска (спиртовая фиксация) достигала 10.1 г.

Размеры раковин в выборках значительно колебались. Так, в пробе, взятой в районе пос. Нижнекаменка, преобладали моллюски с длиной раковины 14.1–16.0 мм; в пос. Ордынское – от 14.1 до 17 мм; в приустьевой части р. Каракан (пос. Завьялово) – от 24.1 до 31.0 мм. Соотношение полов было близко к 1:1.

Биологические особенности *V. viviparus* (низкая вагильность и низкий биотический потенциал) определяют длительное освоение видом акватории водохранилища и плавное достижение на вновь освоенных участках фазы «взрыва» численности. На отдельных станциях биомасса речной живородки превышала 5–6 кг/м<sup>2</sup> и, возможно, это не предел. После расселения по всем пригодным для вида местообитаниям и использования всех кормовых ресурсов его численность и биомасса закономерно будут снижаться. Например, в водохранилищах Днепра, исконных местообитаниях этого моллюска, его численность колеблется от 10–20 экз./м<sup>2</sup> на песчаных слабозаиленных грунтах, лишённых зарослей высших водных растений или со слабым их развитием, до 1.7–1.8 тыс. экз./м<sup>2</sup> в густых зарослях манника большого и рогоза узколистного; биомасса – соответственно от 0.04–0.06 до 1.7–2.6 кг/м<sup>2</sup> [Левина, 1987]. Какова будет биомасса *V. viviparus* после прохождения видом всех фаз акклиматизации можно только предполагать. Но, несомненно, в будущем этот моллюск будет доминировать в зообентосе Новосибирского водохранилища на большей части его акватории.

Общеизвестно, что удлинение пищевой цепи на одно звено сокращает выход значимой для человека продукции в среднем в 10 раз. Вселение *V. viviparus* привело к ещё худшим последствиям. Для преобладающего в промысле бентофага – леща, как и для других рыб Новосибирского водохранилища, моллюск доступен в качестве пищевого объекта только в

короткий период после отрождения молоди, имеющей высоту раковины примерно 5 мм при ширине 5.6 мм. В наших сборах на станциях с высокой биомассой речной живородки преобладают в основном особи с раковинной высотой более 12 мм, в связи с чем бóльшая часть моллюсков в популяции недоступна рыбам и представляет собой пищевой тупик с точки зрения выхода рыбохозяйственной продукции.

Полученные нами в 2007 г. результаты подтверждаются и работой Л.В. Яныгиной [2011], показавшей, что в 2007–2009 гг. в центральной части водохранилища биомасса речной живородки составляла до 94.7–99.9% от общей биомассы зообентоса.

Нахождение живых моллюсков вида *V. viviparus* под Тобольском может свидетельствовать о множественных очагах инвазии этого вида в Западной Сибири. Возможно, в данном случае правильнее говорить не об инвазии в полном смысле слова, а, как и в ситуации с перловицами, восстановлении родом *Viviparus* утраченной части ареала. Моллюски этого рода представлены в неогеновых и нижнеплейстоценовых отложениях юга Западной Сибири и выпали из состава малакофауны в среднем плейстоцене [Чепалыга, 1967; Зыкин, 1979]. Судя по тому, что другой вид этого рода, *V. acerosus* (Bourguignat, 1862), успешно проникает в новые для него речные системы в Европе [Soes et al., 2009], расселительный потенциал видов названного рода достаточно высок. Вероятно, восстановление западносибирской части ареала речной живородки будет идти довольно высокими темпами, поскольку из Новосибирского и Бухтарминского водохранилищ моллюск будет расселяться вниз по течению.

**Зоогеографический анализ  
чужеродных видов Mollusca  
в Западной Сибири и прогноз  
возможных инвазий**

С зоогеографической и экологической точек зрения те немногочисленные виды Mollusca, которых мы считаем чужеродными для Обь-Иртышского бассейна, делятся на несколько групп:

1. «Экзоты» – теплолюбивые виды тропического или – шире – внеевропейского происхождения, не имеющие перспективы широко расселиться в водоёмах региона с естественным термическим режимом. В эту группу попадают виды *Pomacea canaliculata*, *Melanoides tuberculatus*, *Planorbella* sp., а также, видимо, сюда следует относить и *Costatella integra*<sup>1</sup>. Непременным условием их интродукции служит наличие водоёмов с искусственно изменённым термическим режимом, таких как водоёмы-охладители электростанций и металлургических заводов. Формирование водоёмов с неестественно высоким для данной местности термическим режимом рассматривается иногда как «термическое загрязнение среды» [Кузьмин, Маслова, 2005], одним из последствий которого является вселение экзотических видов животных субтропического и тропического происхождения.

2. Представители бореально-европейских родов, восстанавливающие ранее утраченную западносибирскую часть ареала. Это моллюски родов *Borysthenia*, *Unio*, *Viviparus*. Все они обитали на юге Западной Сибири в неогене и раннем плейстоцене, но впоследствии выпали из малакофауны региона вследствие климатических изменений [Чепалыга, 1967; Зыкин, 1979; Мадерни, 1990]. Одни из них восстанавливает ареал путём естественного расселения (*Unio*), другие – за счёт «попутной» или «бракеражной» акклиматизации (*Viviparus*). *Borysthenia naticina* пока вне

<sup>1</sup> Пока мы придерживаемся традиционного взгляда, согласно которому *Costatella integra* не идентичен виду *C. acuta* и помещаем здесь эти виды в две разные группы.

водоёма-охладителя не обнаружен, но вряд ли существуют принципиальные преграды для проникновения этого вида в естественные местообитания.

3. Южноевропейские виды, для которых пригодные условия существования имеются только на крайнем юге региона. Это *Costatella acuta* (вероятно, даже не вселенец, а аборигенный вид) и *Ferrissia wautieri*, способный, судя по всему, вселяться в естественные местообитания на юге Западной Сибири.

В целом, доля чужеродных видов Mollusca в малакофауне Обь-Иртышского бассейна довольно низка, что контрастирует с некоторыми другими хорошо изученными в данном отношении регионами, например, северным Причерноморьем [Сон, 2007]. Кроме того, все известные ныне достоверные находки видов-вселенцев ограничены южной частью региона; севернее широты Тобольска они не найдены.

Основные причины, ограничивающие, по нашему мнению, поток водных моллюсков-вселенцев на территорию Западной Сибири, – это пространственная изолированность Обь-Иртышского бассейна и относительно суровые климатические и гидрологические условия – длительный ледостав, заморность и другие особенности. Первая причина представляется всё же более значимой, чем вторая. С запада изучаемый регион ограничен Уральскими горами, которые, при их относительно низкой абсолютной высоте, всё же представляют естественный водораздел, преодолеть который могут немногие виды моллюсков. С другой стороны, именно здесь пролегал тот миграционный «маршрут», по которому в плейстоцен-голоценовое время многие виды пресноводных моллюсков европейского происхождения проникли на территорию Сибири [Старобогатов, 1970]. В некоторых местах Среднего и Южного Урала верховья рек, принадлежащих Волжско-Камскому

и Обь-Иртышскому бассейнам, практически смыкаются, так что у гидробионтов, иногда, возникает физическая возможность перемещения из одного бассейна в другой. Это особенно облегчается именно для перловиц, имеющих личинку глохидий, паразитирующую в основном в кожных покровах рыб. Рыбы, будучи активно передвигающимися организмами, могут выступать в качестве агентов, обеспечивающих эффективный перенос *Unio* на стадии глохидиев в том числе и из рек одного бассейна в другой. Это позволяет понять механизм появления унионид в самых верхних участках рек, стекающих с Уральского хребта на восток и, возможно, дальнейшего их расселения вниз по течению вплоть до Западно-Сибирской равнины [Andreyeva et al., 2009]. Если это предположение верно, то следует в ближайшем будущем ожидать новых находок перловиц в бассейне Тобола и, вероятно, и в других речных системах, принадлежащих Обь-Иртышскому бассейну. На сегодняшний день самые восточные находки *Unio* по коллекционным материалам из фондов Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) отмечены в р. Тобол в районе п. Утятское (Притобольный район, Курганская область) и в 20 км от устья в районе п. Меримы (Тобольский район, Тюменская область; 58°03' N, 68°01' E) [Винарский и др., 2011]. Отсутствие постоянного водного сообщения между Волжско-Камским и Обь-Иртышским бассейнами, по-видимому, определило отсутствие в водоёмах Западной Сибири дрейссены.

С юга Западная Сибирь отграничена сухими степями и полупустынями Центрального Казахстана, причём некоторые реки данного региона текут в южном направлении (например, р. Тургай) и не могут в настоящее время служить «коридором» для проникновения моллюсков из Центральной Азии в Сибирь. Хотя



такого рода события были возможны в некоторые эпохи четвертичного периода с более высокой, чем сейчас, обводнённостью, когда на юг Западной Сибири проникали корбикулиды [Курсалова, Старобогатов, 1971], ныне на рассматриваемой территории не встречающиеся. Тем не менее, хозяйственная деятельность человека создаёт условия для проникновения гидробионтов. Например, соединение каналом ранее изолированных бассейнов рек Нуры и Ишима позволило аральской колюшке *Pungitius platygaster aralensis* (Kessler, 1877) проникнуть в Обь-Иртышский бассейн [Зюганов, 1984].

Недавнее обнаружение [Шишкоедова, 2010] в солёных озёрах окрестностей г. Челябинска моллюсков рода *Caspiohydrobia* Starobogatov, 1970 (семейство Hydrobiidae Stimpson, 1865), может быть связано как с недостаточной обследованностью водоёмов Южного Урала, так и с их сравнительно недавним проникновением путём орнитохории (для центральноазиатских гидробиоидных гастропод допускается дальний перенос [Naase et al., 2010]). Тем более что *Caspiohydrobia* – группа палеолимнических видов (28 видов), имеющих или имевших в недавнее время высокую численность в ряде солоноватых водоёмов, в частности в Аральском море, в Горькой речке бассейна оз. Баскунчак, водоёмах Северного и Центрального Казахстана [Фролова, 1973; Старобогатов, Андреева, 1981; Андреева, Фролова, 1989]. В ископаемом состоянии *Caspiohydrobia* найдены в бассейне оз. Чаны (Новосибирская обл.).

Наиболее вероятным источником будущих инвазий моллюсков является деятельность аквариумистов. Из числа распространённых в аквариумах видов часть ещё не была отмечена в водоёмах Западной Сибири, поэтому нельзя исключать проникновения в водоёмы-охладители таких моллюсков, как *Menetus dilatatus* (Gould, 1841),

*Planorbella duryi*, *Biomphalaria* sp. из семейства Planorbidae, а также *Lymnaea columella*. Разумеется, эти теплолюбивые виды широкого распространения в регионе получить не смогут.

Вероятно, в силу указанных выше физико-географических особенностей западносибирского региона, он ещё долгое время будет оставаться своеобразным «островком стабильности» в отношении инвазий водных моллюсков.

### Благодарности

Авторы признательны А.А. Ростовцеву (Новосибирск) за помощь в организации гидробиологической съёмки Новосибирского водохранилища, а также Л.В. Яныгиной (Барнаул) за возможность ознакомиться со сборами малакофауны из Беловского водохранилища. Работа по изучению пресноводной малакофауны Западной Сибири проводится при финансовой поддержке грантов РФФИ 12-04-98056-р\_сибирь\_a; 14-04-01236 и РФФИ 14-04-31657, а также Министерства образования и науки РФ.

### Литература

Андреев Н.И., Андреева С.И., Винарский М.В., Лазуткина Е.А. Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири // Эколого-экономическая эффективность природопользования на современном этапе развития Западно-Сибирского региона. Материалы II Международной научно-практической конференции. Омск, 2008а. С. 7–10.

Андреев Н.И., Андреева С.И., Винарский М.В., Лазуткина Е.А., Селезнёва М.В. *Viviparus viviparus* (L. 1758) (Mollusca: Gastropoda) – новый вид для фауны Новосибирского водохранилища // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы международной конференции. Новосибирск: Агрос, 2008б. С. 118–120.



- Андреев Н.И., Красногорова А.Н., Андреева С.И. Фауна двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae водоёмов Западной Сибири и Урала // Омский научный вестник. 2010. № 1. С. 243–246.
- Андреев Н.И., Андреева С.И., Красногорова А.Н. Находки *Sphaerium tamillanum* (Westerlund, 1871) (Mollusca, Bivalvia, Sphaeriidae) в водоёмах Урала и Западно-Сибирской равнины // Биология внутренних вод. 2011. № 2. С. 104–107.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Винарский М.В. Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Западной Сибири. Ч. 1. Gastropoda: Pulmonata. Вып. 1. Семейства Aegoloxidae и Lymnaeidae. Омск, 2010. 200 с.
- Андреева С.И., Фролова Е.С. Новые виды моллюсков семейства Purgulidae (Gastropoda, Pectinibranchia) из солоноватых водоёмов Казахстана // Зоологический журнал. 1989. Т. 68. № 4. С. 134–135.
- Берёзкина Г.В., Старобогатов Я.И. Системы размножения пресноводных лёгочных моллюсков // Размножение и кладки яиц моллюсков. Л., 1991. С. 130–139.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А. Моллюски рода *Colletopterum* (Anodontinae, Bivalvia) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 9. С. 1050–1063.
- Богачёв В.В. Великое вымирание унионид в Сибири // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. 1966. № 32. С. 96–99.
- Винарский М.В., Гребенников М.Е., Андреева С.И., Лазуткина Е.А. Водные брюхоногие моллюски (Mollusca: Gastropoda) Висимского заповедника и его окрестностей // Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала. Материалы научно-практической конференции, посвящённой 40-летию Висимского государственного природного биосферного заповедника и 10-летию присвоения ему статуса биосферного. Нижний Тагил, 2–4 декабря 2011 г. Екатеринбург: ООО «УИПЦ», 2011. С. 82–85.
- Винарский М.В., Дорошенко Е.С., Каримов А.В. Новые данные о беззубках (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) водоёмов Западной Сибири // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Владивосток: Дальнаука, 2007. Вып. 11. С. 91–99.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путём естественного отбора. СПб.: Наука, 2001. 568 с.
- Долгин В.Н. Пресноводные моллюски Субарктики и Арктики Сибири: Дис. ... докт. биол. наук. Томск, 2001. 423 с.
- Жадин В.И. Семейство Unionidae // Фауна СССР. Моллюски. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 4. Вып. 1. С. 1–170.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. М.; Л.: Советская наука, 1952. Вып. 46. С. 1–376.
- Зыкин В.С. Стратиграфия и униониды плиоцена юга Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1979. 106 с.
- Зюганов В.В. О проникновении аральской колюшки *Pungitius platygaster aralensis* (Kessler) в бассейн Оби // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 4. С. 671–672.
- Каримов А.В. Фауна и распространение моллюсков семейств Bulinidae и Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata) в водоёмах Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Омск, 2005. 23 с.
- Кафанов А.И., Старобогатов Я.И. *Pettancylus petterdi* в СССР и аутоинтродукция аквариумных моллюсков в природные водоёмы //

- Зоологический журнал. 1971. Т. 50. № 6. С. 933–935.
- Красногорова А.Н. Двустворчатые моллюски семейства Sphaeriidae Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2011. 23 с.
- Кривошеина Л.В. К зоогеографической характеристике пресноводной малакофауны Верхнего Прииртышья // Природа и хозяйство Восточного Казахстана. Алма-Ата. 1979. С. 100–107.
- Кузьмин С.Л., Маслова И.В. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 434 с.
- Курсалова В.А., Старобогатов Я.И. Моллюски рода *Corbicula* антропогена Северной и Западной Азии и Европы // Моллюски, пути, методы и итоги их изучения. Всесоюзное совещание по изучению моллюсков: Авторефераты докладов. Л.: Наука, 1971. С. 93–96.
- Лазуткина Е.А. Пресноводные гребнежаберные моллюски Западной Сибири (Gastropoda, Pectinibranchia): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2004. 20 с.
- Левина О.В. Распределение и плодовитость моллюсков рода *Viviparus* в бассейне Днепра // Моллюски: результаты и перспективы их исследований. Восьмое Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Ленинград, апрель 1987 г. Автореф. докл. Л.: Наука, 1987. С. 370–372.
- Мадерни У.Н. О наиболее вероятных причинах вымирания вивипарид и унионид в Казахстане и Западной Сибири // Биостратиграфический сборник. Л., 1974. Вып. 5. С. 185–191.
- Мадерни У.Н. Моллюски континентального кайнозоя Тургайского прогиба и смежных регионов. Л.: Недра, 1990. 192 с.
- Новиков Е.А. Пресноводные моллюски бассейна среднего течения реки Оби: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. 1971. Томск, 18 с.
- Селезнёва М.В. Оценка современного экологического состояния Новосибирского водохранилища по структурно-функциональным показателям сообщества макрозообентоса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 21 с.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Стадниченко А.П. Прудовиковообразные (пузырчиковые, катушковые, витушковые) // Фауна Украины. Киев: Наукова думка, 1990. Т. 29. № 4. 292 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоёмов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна озёр как источник сведений об их истории // Общие закономерности возникновения и развития озёр. Методы изучения истории озёр. Л.: Гидрометеиздат, 1986. С. 33–50.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Новые виды моллюсков семейства Ruygulidae (Gastropoda, Pectinibranchia) из Аральского моря // Зоологический журнал. 1981. Т. 60. № 1. С. 29–35.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски. СПб.: Наука, 2004. С. 9–491.
- Фролова Е.С. Исследование пресноводных моллюсков бассейна реки Ишим // Вопросы малакологии Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1969. С. 51–52.
- Фролова Е.С. Пресноводные моллюски Северного Казахстана: Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1973. 254 с.
- Фролова Е.С. Пресноводные моллюски Северного Казахстана и их роль в биомассе бентоса в природных комплексах // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1984. С. 42–50.

- Хохуткин И.М., Винарский М.В. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейства Acroloxidae, Physidae, Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч. 2. Екатеринбург: Гощицкий, 2013. 184 с.
- Хохуткин И.М., Ерохин Н.Г., Гребенников М.Е. Моллюски: биоразнообразие, экология (Каталоги коллекции Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 238 с.
- Чепалыга А.Л. Антропогенные пресноводные моллюски юга Русской равнины и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1967. 222 с.
- Шарапова Т.А. Особенности распространения и экологии моллюсков-вселенцев в водоёме-охладителе Тюменской ТЭЦ-1 в Западной Сибири // Вестник зоологии. 2008. Т. 42. № 2. С. 185–187.
- Шишкородова О.С. Первая находка моллюсков рода *Caspihydrobia* (Mollusca: Gastropoda) в Челябинской области // Экология от южных гор до северных морей. Материалы конференции молодых учёных, 19–23 апреля 2010 г. Екатеринбург: Гощицкий, 2010. С. 210–213.
- Яныгина Л.В. Роль *Viviparus viviparus* (L.) (Gastropoda, Viviparidae) в формировании сообществ макрозообентоса Новосибирского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 4. С. 98–107.
- Яныгина Л.В., Кириллов В.В., Зарубина Е.Ю. Виды-вселенцы в биоценозе водоёма-охладителя Беловской ГРЭС (юг Западной Сибири) // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 60–68.
- Andreyeva S.I., Vinarski M.V., Karimov A.V. The first record of *Unio* species (Bivalvia: Unionidae) in the Irtysh River basin (Western Siberia, Russia) // Mollusca. 2009. V. 27. № 1. P. 87–91.
- Biological invasions: Economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species / Ed. D. Pimentel. Boca Raton etc: CRC Press, 2005. 449 p.
- Boag D.A. Dispersal in pond snails: potential role of waterfowl // Canadian Journal of Zoology. 1986. V. 64. P. 904–909.
- Brown R.J. Freshwater mollusks survive fish gut passage // Arctic. 2007. V. 60. № 2. P. 124–128.
- Burch J.B. North American freshwater snails. Hamburg (Michigan): Malacological publications, 1989. 366 p.
- Cadée G.C. *Hydrobia* as “Jonah in the Whale”: Shell repair after passing through the digestive tract of shellducks alive // Palaios. 2011. V. 26. P. 245–249.
- Darwin Ch.R. Transplantation of shells // Nature. 1878. V. 18. P. 120–121.
- Davis D.S., Gilner J. An observation of the transportation of pea-clams, *Pisidium adamsi*, by blue-spotted salamanders, *Ambystoma laterale* // Canadian Field Naturalist. 1982. V. 96. № 2. P. 213–215.
- Dillon R.T. jr., Wethington A.R., Rhett J.M., Smith Th.P. Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra* // Invertebrate Biology. 2002. V. 121. № 3. P. 226–234.
- Duggan I.C. First record of a wild population of the tropical snail *Melanoides tuberculata* in New Zealand natural waters // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 2002. V. 36. P. 825–829.
- Duggan I.C. The freshwater aquarium trade as a vector for incidental invertebrate fauna // Biological Invasions. 2010. V. 12. P. 3757–3770.
- Gatlin M.R., Shoup D.E., Long J.M. Invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian clams (*Corbicula fluminea*) survive gut passage of migratory fish species: implications for dispersal //

- Biological Invasions. 2013. V. 15: 1195–1200.
- Glöer P. Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung // Die Tierwelt Deutschlands. Hackenheim: Conchbooks, 2002. 73. Teil. 327 S.
- Haase M., Naser M.D., Wilke T. *Ecrobia grimmeri* in brackish Lake Sawa, Iraq: indirect evidence for long-distance dispersal of hydrobiid gastropods (Caenogastropoda: Rissoidae) by birds // Journal of Molluscan Studies. 2010. V. 76. P. 101–105.
- Hubendick B. Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution // Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Series 4. 1951. V. 3. 223 p.
- Kew H.W. The dispersal of shells. L.: Kegan Paul, Trench, Trübner & Co. 1893. xi+291 p.
- Malone C.R. Dispersal of aquatic gastropods via the intestinal tract of water birds // The Nautilus. 1965. V. 78. P. 135–139.
- Matsukura K., Tsumuki H., Izumi Y., Wada T. Physiological response to low temperature in the freshwater apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) // Journal of Experimental Biology. 2009. V. 212. P. 2558–2563.
- Mirolli M. Morfologia, biologia e posizione sistematica di *Watsonula wautieri* n.g., n.s. (Basommatophora, Ancyliidae) // Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia de Marchi. 1960. V. 12. P. 121–163.
- Peso J.G., Pérez D.C., Vogler R.E. The invasive snail *Melanoides tuberculata* in Argentina and Paraguay // Limnologica. 2011. V. 41. P. 281–284.
- Piechocki A. Mięczaki. Mollusca. Warszawa-Poznań: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1979. 188 s.
- Proschwitz T. von. Amerikansk blåssnäckas fröpassagerare på stavformad vattenscorpion // Fauna och Flora. 2009. V. 104. № 2. P. 20–21.
- Rees W.J. The aerial dispersal of Mollusca // Proceedings of the Malacological Society of London. 1965. V. 36. P. 269–282.
- Sitnikova T., Soldatenko E., Kamaltynov R., Riedel F. The finding of North American freshwater gastropods of the genus *Planorbella* Haldeman, 1842 (Pulmonata: Planorbidae) in East Siberia // Aquatic Invasions. 2010. V. 5. № 2. P. 201–205.
- Soes M., Glöer P., de Winter A.J. *Viviparus acerosus* (Bourguignat, 1862) (Gastropoda: Viviparidae), a new exotic snail species for the Dutch fauna // Aquatic Invasions. 2009. V. 4. № 2. P. 373–375.
- Taylor D.W. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophyla): Biogeography, classification, morphology // Revista Biologica Tropica. 2003. V. 51, suppl. 1. P. 1–300.
- Vinarski M.V., Andreeva S.I., Andreev N.I., Lazutkina E.A., Karimov A.V. Diversity of gastropods in the inland waterbodies of Western Siberia // Invertebrate Zoology. 2007. V. 4. № 2. P. 173–183.
- Walther A., Lee T., Burch J.B., Ó Foighil D. Confirmation that the North American ancyliid *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) is a cryptic invader of European and East Asian freshwater ecosystems // Journal of Molluscan Studies. 2006. V. 72. P. 318–321.
- Walther A.C., Benard M.F., Boris L.P., Enstice N., Tindauer-Thompson A., Wan J. Attachment of the freshwater limpet *Laevapex fuscus* to the hemelytra of the water bug *Belostoma flumineum* // Journal of Freshwater Ecology. 2008. V. 23. № 2. P. 337–339.
- Yanygina L.V., Vinarski M.V. Macroinvertebrates invasion in aquatic ecosystems of the upper Ob basin // The III International Symposium “Invasion of alien species in Holarctic. Borok-3”. October 5<sup>th</sup>–9<sup>th</sup>. Programme and book of abstracts. Borok; Myshkin, 2010. P. 98–99.

# ALIEN MOLLUSK SPECIES IN THE AQUATIC ECOSYSTEMS OF WESTERN SIBERIA: A REVIEW

© 2015 Vinarski M.V.<sup>1,2</sup>, Andreev N.I.<sup>2</sup>, Andreeva S.I.<sup>2,3</sup>,  
Kazantsev I.E.<sup>3</sup>, Karimov A.V.<sup>3</sup>, Lazutkina E.A.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Omsk State Pedagogical University. 14 Tukhachevskogo Emb., Omsk, Russia, 644099;  
[radix.vinarski@gmail.com](mailto:radix.vinarski@gmail.com)

<sup>2</sup> Omsk State Medical Academy. 12 Lenina Str., Omsk, Russia 644099;  
[siandreeva@yandex.ru](mailto:siandreeva@yandex.ru)

<sup>3</sup> Omsk State Railway University. 25 K. Marx Ave., Omsk, Russia, 644046;  
[nik\\_andreyev@mail.ru](mailto:nik_andreyev@mail.ru)

The review deals with the problem of mollusca invasions to the inland waters of the Western Siberian Region. The data on all alien species of snails and bivalves registered up to now in the region's waterbodies are provided. Possible ways and mechanisms of penetration of the alien species to the Western Siberian water bodies are discussed. The most well-studied case of mollusca invasion, that of the European river snail, *Viviparus viviparus* (L., 1758), to the water bodies of Ob-Irtysh basin, is considered in detail. An ecological and geographical classification of the invader species is proposed. It includes three categories: 1) "exotic" species; 2) species belonging to the boreal European complex that are restoring previously lost part of their ranges; and 3) heat-loving species of the south European origin. We hypothesize that in the future the afflux of the alien mollusca species to the Western Siberian inland waters will remain low due to some physical-geographical peculiarities of this area.

**Key words:** alien species, malacofauna, Western Siberia, Bivalvia, Gastropoda.

# БОБРЫ (*CASTOR FIBER*) МОРДОВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА: ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИИ, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ЕЁ ДАЛЬНЕЙШИЕ ПЕРСПЕКТИВЫ

© 2015 Завьялов Н.А.<sup>1</sup>, Артаев О.Н.<sup>2</sup>, Потапов С.К.<sup>2</sup>, Петросян В.Г.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Государственный природный заповедник «Рдейский»,  
175270, Новгородская обл., г. Холм, Челпанова, 27, [zavyalov\\_n@mail.ru](mailto:zavyalov_n@mail.ru)

<sup>2</sup> Государственный природный заповедник «Мордовский»,  
431230 Республика Мордовия, Темниковский р-н, пос. Пушта

<sup>3</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, [petrosyan@sevin.ru](mailto:petrosyan@sevin.ru)

Поступила в редакцию 15.07.2014

Представлены результаты анализа многолетней динамики численности обыкновенного (речного) бобра (*Castor fiber*) и его поселений в бассейне р. Пушты и пойменных озёрах Мокши в юго-западной части Мордовского заповедника в 1940–2013 гг. Показано, что через 73 года после реинтродукции бобров количество их поселений и численность животных стабилизировались в диапазоне от 20 и 29 поселений и от 65 до 96 особей, соответственно. Проведенный комплексный анализ природных условий, климата, гидрологической сети, влияния хищников, болезней, пространственного размещения поселений, размеров занятых участков, количества плотин в поселениях, особенностей кормодобывания, запасов кормовых ресурсов, а также математическая обработка данных с помощью классических моделей популяционной динамики (Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера) и модели временных рядов позволяют утверждать, что динамика характеризуется климаксной стадией при флуктуации на низком уровне численности. Обсуждается гипотетическая – теоретическая качественная модель долговременной динамики численности бобровых популяций для разных скоростей восстановления кормовых ресурсов. В рамках этой модели показано, что динамика численности популяций на территории Березинского, Окского заповедников и национального парка Аллегейни характерна для высоких скоростей восстановления кормовых ресурсов (I тип динамики), а динамика численности для других популяций, обитающих на территории Лапландского, Ильменского, Печоро-Илычского и Мордовского заповедников – для низких скоростей восстановления кормовых ресурсов (II тип динамики). Утверждается, что дальнейшее развитие популяции в Мордовском заповеднике в основном будет зависеть от функциональных (скорости восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, масштабов и скорости развития черноольшаников на заброшенных бобровых поселениях) и случайных (морозных зим, зимних паводков и летних засух) факторов, оказывающих влияние на динамику бобровой популяции в заповеднике.

**Ключевые слова:** реинтродукция, речной бобр, численность, поселения, математическая и гипотетическая модель, прогноз.

## Введение

В настоящее время поголовье бобра (*Castor fiber* L.) в России стабильно увеличивается за счёт самостоятельного расселения животных на незанятые

водоёмы и уплотнения сформировавшихся популяций [Гревцев, 2011]. В 2011 г. в России насчитывалось 600–650 тыс. бобров [Борисов, 2011]. В истории

восстановления численности и ареала обыкновенного (речного) бобра на территории б. СССР и России особую роль сыграли три заповедника (Березинский, Воронежский, Кондо-Сосьвинский), созданные специально для сохранения бобровых популяций, а многие другие заповедники стали местом первых реинтродукций и источником для расселения бобров в своих регионах [Жарков, Соколов, 1967]. Восстановление численности бобров происходило одновременно с их изучением, поэтому экологические последствия восстановления бобра всё ещё остаются плохо изученными. В этой связи изучение бобровых популяций на территории заповедников имеет большое значение, поскольку известны места выпуска, количество, пол и возраст выпущенных животных; организованы их охрана и учёт, и проводится мониторинг состояния окружающей среды. Значительная часть современного ареала бобра [Жарков, Соколов, 1967], и большинство заповедников в Европейской части России находятся в регионах с высокой степенью антропогенной трансформации экосистем. Последнее обстоятельство затрудняет оценку эталонных качеств ООПТ, осложняет установление точки отсчёта, необходимой для анализа многолетних динамических процессов в экосистемах [Соколов и др., 1997]. Возвращение бобра приводит к восстановлению того режима нарушений, который, по-видимому, существовал на малых реках и в прибрежных местообитаниях с момента отступления ледников и примерно до I тысячелетия н.э., пока не началось заметное снижение численности бобров, завершившееся их почти полным исчезновением на большей части ареала к XVI–XVIII вв. [Дьяков, 1975; Лавров, 1981; Дёжкин и др., 1986]. Признавая, что на протяжении всего голоцена бобр был обязательным компонентом прибрежных и околородных экосистем, одновременно нельзя не признать, что

мы плохо себе представляем характерные особенности организации этих «бобровых экосистем», их структуру и динамику. Некоторые первые результаты анализа экологических последствий возвращения бобров в экосистемы уже известны [Restoring the European Beaver..., 2011], но эти результаты также показывают и сложность этой проблемы. Отсюда заповедники, на территориях которых были проведены первые реинтродукции бобров, где бобры обитали непрерывно в течение десятилетий и привнесли все возможные изменения в среду обитания, представляют особый интерес. И долговременная динамика численности, и последствия средообразующей деятельности бобров ранее уже были проанализированы для Лапландского [Катаев, 2011], Центрально-Лесного [Завьялов и др., 2011; Korablev et al., 2011; Кораблёв и др., 2012], Печоро-Илычского [Бобрецов и др., 2004], Приокско-Тerrasного [Zav'yalov et. al, 2010; Речной бобр ..., 2012; Petrosyan et. al., 2013], Воронежского [Николаев, 1997] заповедников. Мордовский заповедник также относится к числу старых заповедников и имеет свою историю расселения и многолетнего обитания бобров. Отсюда следует цель данного исследования: обобщить и проанализировать имеющиеся данные по долговременной динамике численности бобров Мордовского заповедника, факторах её определяющих и дать потенциальный прогноз на ближайшие годы.

### Материалы и методы

Настоящая статья основана на материалах, собранных сотрудниками Мордовского заповедника за 75 лет его существования. Это: Н.И. Корчагин [2011], Н.И. Ивановская [Летопись природы..., 1939–1944], Л.В. Шапошников [Летопись природы..., 1939–1944], И.Д. Щербаков [1960], М.Н. Бородин [1956, 1966, 1967а,

1967б, 1971а, 1971б, 1974а, 1974б, 1974в], К.Е. Бугаев [2013], Н.И. Кузнецов [2013]. Использовались и собственные наблюдения авторов С.К. Потапова [Летопись природы..., 1939–1973] и Н.А. Завьялова (учёт 2013 г.).

*Учёты бобров.* До 1949 г. учёт бобров проводился путем подсчёта нор, при котором считалось, что каждая нора занята отдельной семьей. Это приводило к тому, что нередко семьи «учитывались» на расстоянии нескольких метров одна от другой, а полученные сведения делали имевшийся материал несравнимым по годам [Щербаков, 1960]. С 1949 г. и по настоящее время учёт бобров в Мордовском заповеднике проводится по методике Л.С. Лаврова [1952]. Осенний 2013 г. учёт бобров на р. Пуште также проведён по этой методике.

*Методы анализа динамики численности.* Для понимания особенности динамики численности бобра на территории Мордовского заповедника мы использовали два типа моделей.

Первый тип моделей включает набор классических моделей популяционной динамики, эффективность использования которых обсуждалась ранее при сравнительном анализе динамики численности бобра на территории модельных заповедников России и Белоруссии [Речной бобр..., 2012]. Необходимость использования этих моделей заключается в том, что они позволяют получать важные дополнительные параметры популяции с использованием данных динамики численности животных, которые имеют достаточно наглядную биологическую интерпретацию. К этим параметрам относятся – репродуктивный потенциал популяций, экологическая ёмкость среды обитания, величины годового воспроизводства и интенсивности миграционных потоков, которые оцениваются на основе модифицированных дискретных моделей Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера [Речной

бобр..., 2012]. Дискретная форма записи этих моделей представлена ниже:

модель Мальтуса:

$$X_{t+1} = r_0 X_t;$$

модифицированная модель Мальтуса:

$$X_{t+1} = r_1 X_t + m;$$

модель Бивертон-Холта:

$$X_{t+1} = r_2 X_t / (1 + c X_t);$$

модель Рикера:

$$X_{t+1} = r_3 X_t \text{EXP}(-b X_t);$$

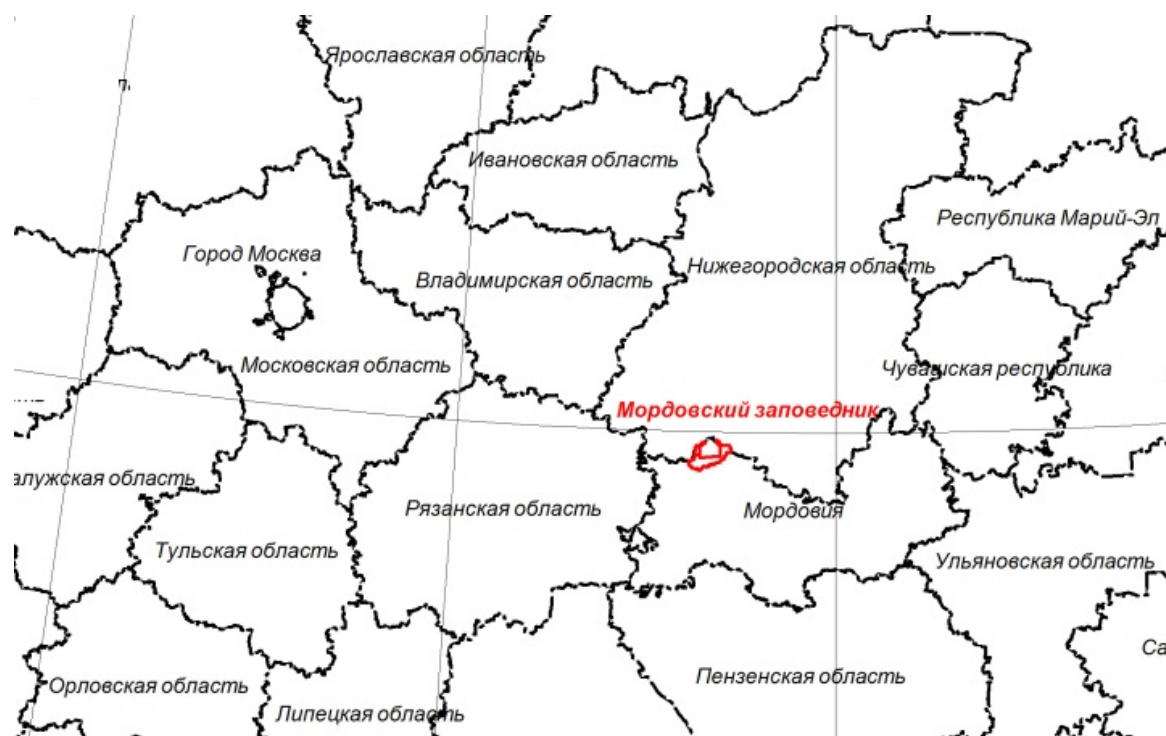
где  $X_{t+1}$ ,  $X_t$  – численность особей в моменты времени  $t$  и  $t+1$ ;  $r_0$  – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства, включающий миграционный поток;  $r_1$  – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства;  $m$  – интенсивность условного годового иммиграционного потока;  $r_2$ ,  $r_3$  – репродуктивный потенциал популяции (средняя плодовитость в расчёте на одну особь);  $c$  – интенсивность конкурентных взаимоотношений в популяции;  $b$  – пороговое значение развития популяции (порог, начиная с которого популяция начинает снижать численность).

Удобство использования моделей первого типа заключается в том, что они в явной или не явной форме включают в себя демографические параметры популяции, характеризующие процесс воспроизводства, смертности и миграции.

Второй класс моделей построен на основе методов анализа временных рядов. Анализ временного ряда динамики численности заключается в кратком описании характерных особенностей ряда численности бобров, то есть выявление тренда, циклического составляющего ряда и подбора математической модели, адекватно описывающей временной ряд. Этот тип моделей ранее был использован для количественного описания ряда важных видов охотничье-промысловых видов России на основе данных многолетнего мониторинга [Zav'yalov et al., 2010; Петросян и др., 2012а, 2012б].

*Характеристика района исследований.* Мордовский государственный





**Рис. 1.** Расположение Мордовского заповедника (географические координаты заповедника:  $54^{\circ}41' - 54^{\circ}54'$  с. ш.,  $43^{\circ}14' - 43^{\circ}37'$  в. д.).

заповедник, организованный в 1936 г., расположен на востоке Окско-Клязьминской геоморфологической и ландшафтной провинции и занимает междуречье рек Мокши и Сатиса (рис. 1).

*Природные условия* заповедника характерны для Окско-Клязьминской низменности, представляющей собой слабоволнистую равнину. В рельефе заповедника выражены небольшие повышения между поймами рек и логами, воронки и замкнутые понижения карстового происхождения. Территория заповедника занимает четыре террасы правого берега р. Мокши [Ремезов и др., 1947]. Первая терраса – пойма р. Мокши шириной 4–6 км, заливается весенними паводками. Для неё характерно наличие большого количества озёр-стариц. Три древние надпойменные террасы сглажены под влиянием процессов оледенения и эрозии и представляют собой равнину с общим уклоном к долине р. Мокши. Вторая и третья надпойменные террасы отличаются сильно расчленённым рельефом в виде карстовых воронок и всхолмлений.

*Климат* умеренно-континентальный с холодной зимой и умеренно жарким летом. Средняя годовая температура воздуха составляет  $+3.2^{\circ}\text{C}$ . Абсолютная максимальная температура –  $+37^{\circ}\text{C}$ , абсолютная минимальная составляет  $-43^{\circ}\text{C}$ . Продолжительность вегетационного периода – 134 дня, количество дней со снежным покровом – 150. Средняя высота снежного покрова 60 см. В год в среднем выпадает 530–600 мм осадков.

*Гидрологическая сеть* образована системой притоков р. Мокши. Это р. Сатис, на западной границе заповедника; р. Пушта – приток Сатиса, в нижнем течении проходящая через старичные озёра поймы Мокши; реки Вязь-Пушта, Большая Чёрная и Малая Чёрная, Саровка, Ворскляй, Арга и Нулуй. Все малые реки, за исключением Пушты и Большой Чёрной пересыхают, или имеют прерывистое течение летом. Река Мокша лишь на протяжении 3 км течёт по западной границе заповедника. Ширина реки здесь составляет около 50 м. Её правый приток р. Сатис протекает по западной и северной границе заповедника, служа ей на протяжении

31 км. Ширина русла – от 8 м в верхнем течении до 13 м в нижнем. В заповеднике берут начало притоки Сатиса: Саровка (22 км), Глинка (9 км), Чёрная (10 км), Пушта с её притоком Вязь-Пуштой (35 км). Большая часть водосборных бассейнов этих рек располагается на территории заповедника.

Общая площадь девяти наиболее крупных озёр заповедника составляет 68,7 га. Все озёра Мордовского заповедника по происхождению – старицы р. Мокша. Озёра Сумежное, Пичерки, Каретное, Боковое, Таратинское, Кочеулово представляют современное расширение русла р. Пушты.

*Растительность.* Более 90% площади заповедника занято лесами. 56% лесопокрытой площади приходится на сосняки. Распространены также смешанные леса: сосново-липовые, сосново-дубовые. Сложные еловые леса приурочены к долинам рек. Значительные площади заняты березняками, есть липовые и дубовые насаждения, осинники, черноольшаники. Разнообразны заливные луга поймы. Во флоре отмечено свыше 1000 видов сосудистых растений [Елистратова, 2011а, 2011б].

*Фауна позвоночных животных.* В фауне сочетаются представители широколиственных лесов и степи: млекопитающих – 63 вида [Потапов и др., 2012], птиц – 219 видов [Гришуткин, Спиридонов, 2012], земноводных – 10 видов [Ручин, 2012а], рептилий – 7 видов [Ручин, 2012б]. В водоёмах заповедника отмечено 33 вида рыб [Артаев, Ручин, 2012].

## Результаты

### История формирования бобровой популяции

Реакклиматизация бобров на территории Мордовского заповедника началась с 1936 г. Выпуску бобров предшествовало детальное обследование водоёмов заповедника экспедицией С.С. Турова на предмет

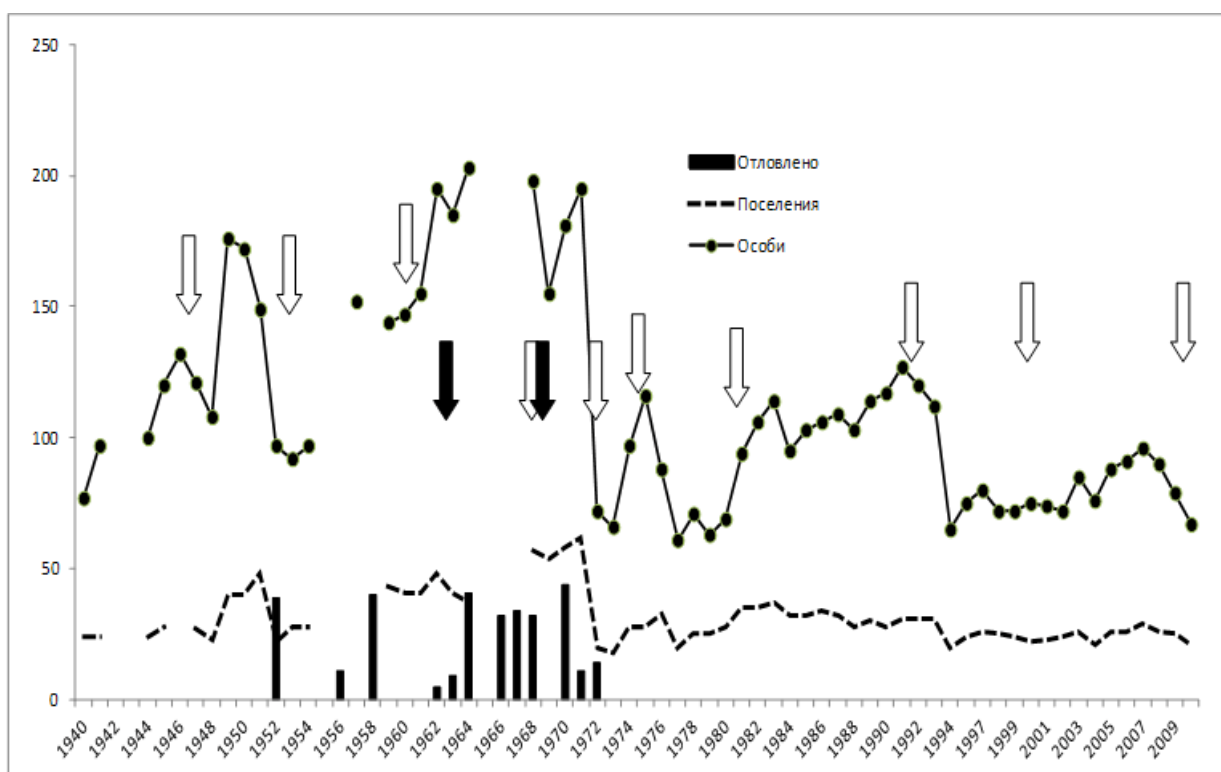
их пригодности для проживания бобра [Туров, 2011]. Сотрудниками экспедиции была обследована р. Пушта и пойменные озёра р. Мокши. Лучшим местом для выпуска бобров признано оз. Пичерки, а менее подходящим – оз. Инорское [Туров, 2011]. Предполагалось, что водоёмы Мордовского заповедника в перспективе могут обеспечить существование до 160 бобровых семей общей численностью не менее 1120 бобров. В том числе в бассейне р. Пушты прогнозировалось существование до 44 поселений [Корчагин, 2011].

Всего в водоёмы заповедника было выпущено 34 бобра из Воронежского заповедника четырьмя партиями в период с 1936 по 1940 г.

Долговременная динамика численности, количество отловленных в заповеднике бобров, и климатические аномалии за 1940–2010 гг. показаны на рис. 2.

Из визуального качественного анализа рис. 2 следует, что с 1940 по 1949 г. численность бобров в заповеднике довольно быстро нарастала. К 1949 г. был достигнут первый пик численности: 40 поселений и 176 особей. После 1950 г. началось заметное снижение численности усиленное первыми отловами. В результате к 1952 г. численность бобров сократилась до 92 особей в 22 поселениях.

В 1957–1961 гг. численность почти не менялась: 41–43 поселения и 144–155 особей, несмотря на вылов 40 особей в 1958 г. С 1961 г. вновь начался период быстрого нарастания численности, завершившийся достижением второго пика в 203 особи и 37 поселений в 1964 г. С 1962 по 1971 г. отмечены флуктуации численности (по количеству особей) на высоком уровне. Максимальное количество поселений – 62 – отмечено в 1971 г. Высокая численность бобров быстро завершилась вторым спадом и в 1972–1973 гг. численность составила всего 66–72 особи, 18–20 поселений.



**Рис. 2.** Динамика численности (в поселениях и особях), количество отловленных бобров и климатические аномалии в Мордовском заповеднике в 1940–2010 гг. Светлые стрелки показывают годы с засухами, чёрные – особо морозные зимы.

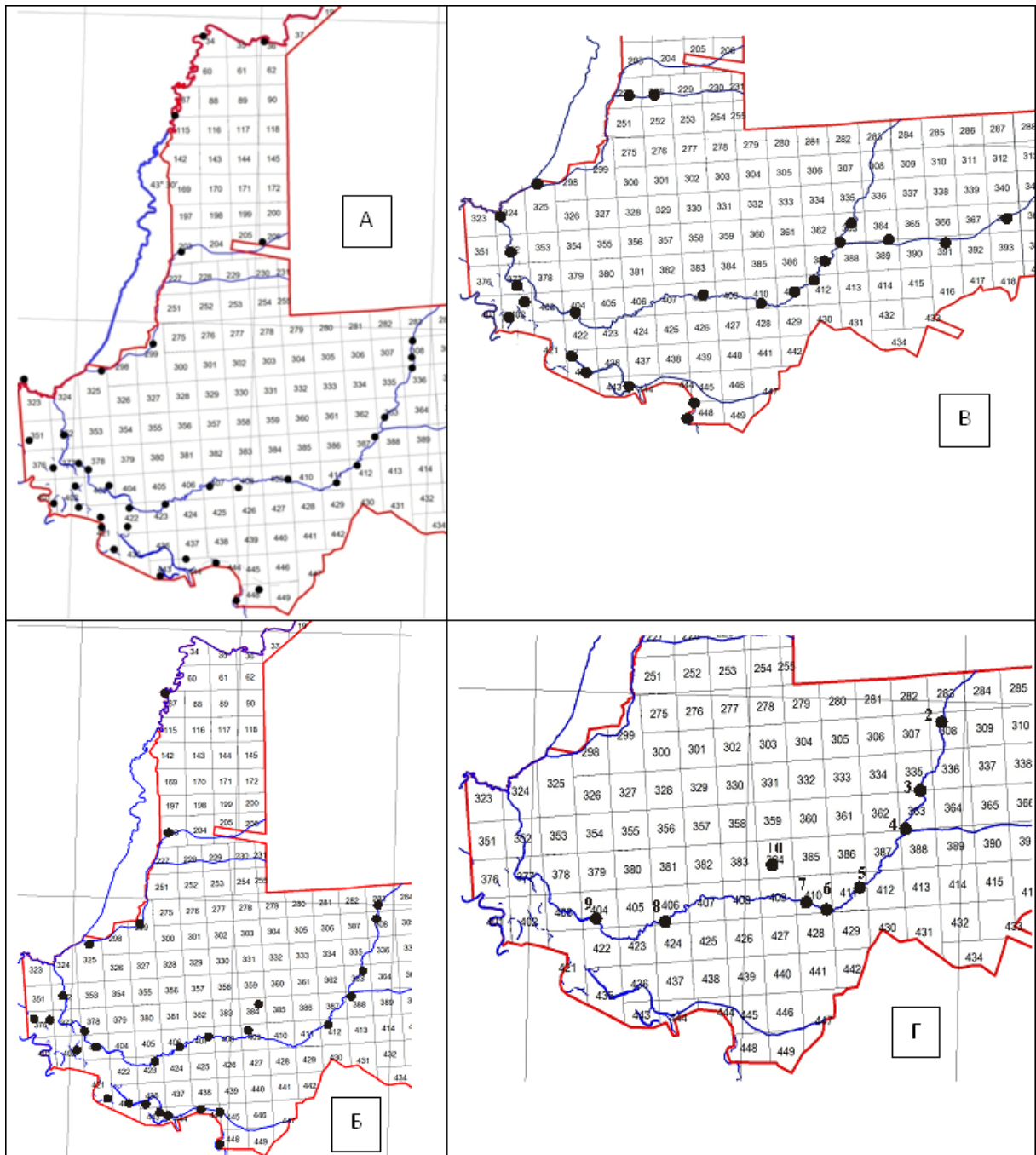
Краткий период очередного роста численности завершился в 1975 г. (116 особей, 28 поселений), после чего последовал спад. В 1977–1980 гг. численность вновь была низкой – 61–71 особь, 20–28 поселений. Затем численность увеличилась, в 1981–1993 гг., она была относительно стабильной – 28–37 поселений, 94–127 особей.

В 1994 г. произошло заметное снижение количества и поселений (до 20) и особей (до 60). С 1995 по 2010 г. численность была относительно стабильной на низком уровне – 20–29 поселений, 65–96 особей.

Необходимо отметить, что с середины 1970-х гг. и до настоящего времени количество поселений варьировало достаточно слабо, а все изменения численности происходили за счёт увеличения и сокращения среднего числа бобров в поселениях. Среднее число бобров в одном поселении больше 4 и, соответственно, увеличение

доли крупных поселений отмечено в 1949–1951 гг., 1962–1964 гг., 1971 г. и в 1990–1991 гг.

Отлов бобров из Мордовского заповедника для их расселения по другим территориям проводился с 1952 по 1972 г. (рис. 2). Первый вылов был проведён в 1952 г. – отловлено 39 бобров или 40% от общей численности. В 1956 и 1958 гг. отлавливались партии в 49 и 40 особей, но при этом общая численность бобров была неизвестна. Интенсивность отлова бобров в некоторые годы была очень высокой. Так в 1964 г. отловлены 41 бобр или 20% от общего поголовья, в 1968 – 32 бобра или 16%, в 1970 – 44 или 24%, 1972 – 14 или 20%. Для сравнения средний прирост численности за 1959–1964 гг. составлял на заповедной территории 7.9%, а вне заповедника – 9% [Бородина, 1966]. Таким образом, интенсивность отлова не менее чем вдвое превышала естественный прирост численности.



**Рис. 3.** Размещение бобровых поселений в Мордовском заповеднике. А – в 1957 г. [Щербаков, 1960], Б – в 1980, В – в 2010, Г – в бассейне р. Пушта в 2013 г. (номера поселений согласно табл. 2).

*Размещение (локализация) поселений.* Анализ пространственного распределения поселений показал, что большая часть бобрового населения Мордовского заповедника в течение многих лет была сконцентрирована в основном на двух участках – пойменных озёрах Мокши в юго-западной части заповедника и в бассейне р. Пушты. И в обоих этих участках наблюдается как

забрасывание старых поселений, так и образование новых. По данным пространственного размещения поселений, в бассейне Пушты в 2010 и 2013 гг. этот процесс идёт относительно быстро, поселения постепенно «перемещаются» вдоль речного русла, и в конечном итоге бобры осваивают все минимально пригодные для них местообитания (рис. 3).

*Климатические аномалии.* Засухи на территории заповедника отмечены в 1946, 1952, 1960, 1968, 1972, 1975, 1981, 1992, 2001 и 2010 гг. Однако информация об их влиянии на бобровое население есть только по трём наиболее сильным засухам.

Засуха 1952 г. привела к пересыханию водоёмов и миграциям бобровых семей [Щербаков, 1960].

Засуха 1972 г. привела к резкому ухудшению гидрологических условий на всех водоёмах. Реки Большая и Малая Чёрная уже к середине лета имели прерывистое течение, а к концу августа полностью пересохли. Река Сатис сильно обмелела, и входы в убежища бобров оказались на суше. Отмечены миграции бобров за пределы заповедника в русло р. Мокши. В дальнейшем в течение четырёх лет бобр на р. Сатис не отмечался.

Притоки р. Пушты полностью пересохли к середине лета. В самой Пуште к концу июля обсохли бобровые пруды в среднем течении, а в первой декаде августа обсохли и самые глубокие ямы русла в нижнем течении. Вода сохранилась только в сильно обмелевших Пуштинских озёрах. Отмечены перемещения бобров из обсохшего русла реки в озёра.

Обсохшие хатки и норы бобров стали доступны хищникам, в особенности медведям. Семь поселений пострадали от медведей; в пяти поселениях бобры были уничтожены полностью, а в двух – частично. По мнению М.Н. Бородиной [Летопись природы..., 1972], общее число съеденных медведями бобров в заповеднике достигало 20–25 особей.

Засуха 2010 г. была одной из наиболее сильных. Среднее месячное количество осадков в июне и июле составило 5 и 4 мм при норме 57 и 74 соответственно. Среднемесячные температуры воздуха были выше нормы на протяжении всего тёплого сезона [Антонюк и др., 2010]. Засуха

сопровождалась обширными пожарами на территории заповедника. Отмечено обмеление и высыхание водоёмов. В р. Вязь-Пушта вода сохранилась только на самых нижних 2 км течения, в р. Пуште обсохли верхние 3 км. Отмечены значительные перемещения бобров вниз по течению Пушты, вслед за водой. Одно поселение, расположенное в верховьях Вязь-Пушты, наоборот, переместилось вверх, к роднику. Однако после засухи не было найдено ни одного погибшего животного и снижения численности бобров в верховьях р. Пушты к концу года не произошло [Бугаев, 2013]. Полевые работы 2013 г. показали, что бобровые местообитания по р. Пуште оказались затронутыми пожарами 2010 г. в минимальной степени. Бобровые плотины способствовали накоплению воды и сохранению влаги в почве, поэтому прибрежные черноольшаники в большинстве своём от пожаров не пострадали.

*Аномально холодные зимы* оказывали заметное влияние на бобровое население. Так, зимой 1962/1963 отмечено промерзание пойменных водоёмов и гибель бобровой семьи замурованной в хатке в пойменном болоте [Бородина, 1966]. Но наиболее суровой была зима 1968/1969 г. Сильные морозы привели к образованию льда толщиной 80–94 см на луговых озёрах Мокши и 60–76 см – на лесных. Прибрежная полоса воды промёрзла на 27 и 3.5–6.5 м, соответственно. Промерзание водоёмов лишило бобров доступа к воде и запасам корма. В течение двух месяцев бобры существовали в условиях низких температур, и много времени проводили на поверхности, заготавливая корма. После этой суровой зимы численность бобров на озёрах заповедника сократилась на 30.5%, на малых реках и ручьях – на 26% [Бородина, 1974а].

*Весенние наводки*, превышающие среднемноголетние по высоте или продолжительности были важны только для бобров в пойме Мокши. Весной

1963 г. отмечен быстрый подъём уровня воды в р. Мокше – на 3 м за 3 дня. Затопленными оказались привычные места спасения бобров в половодье и отмечена гибель отдельных животных [Бородина, 1966].

*Зимние паводки.* В 1960 г. был декабрьский паводок на р. Мокше. Быстрый подъём воды на 180 см привёл к затоплению жилищ и запасов корма, вынужденным перекочевкам бобров, численность обитающих на русле Мокши бобров сократилась примерно на одну треть [Бородина, 1966].

*Болезни.* Эпизоотия туляремии, зарегистрированная в Мордовии 1963 г. не отразилась на состоянии бобров [Бородина, 1966], других массовых заболеваний не зарегистрировано.

*Хищники.* Отмечены случаи гибели бобров от хищничества волка (*Canis lupus*), рыси (*Lynx lynx*), медведя (*Ursus arctos*), но случаи нападений редки, а ущерб, причиняемый бобровому поголовью, ничтожен [Бородина и др., 1970]. Исключение составляет 1972 г., когда зарегистрирована массовая гибель бобров от медведей на р. Пуште. Но имеющиеся материалы не позволяют сделать однозначный вывод о том, что именно медведи были первопричиной гибели бобров. Возможно, что медведи просто добирали бобров погибших от пересыхания водоёмов и перегрева. Следует отметить, что за последние двадцать лет случаев гибели бобра от хищников в заповеднике не зафиксировано.

В настоящее время волки лишь изредка заходят на территорию заповедника. Средняя многолетняя численность медведя 9–12 особей, максимальная – 21 особь в 1972 г. Рысь редка, максимальная численность – 10 зверей в 1953–1954 гг., в настоящее время обитают 2–3 особи. [Потапов и др., 2012].

*Браконьерство* вне заповедника уже в 1957 г. приняло широкие размеры [Бородина, 1966]. Скрыто протекающее систематическое браконьерство на пойменных озёрах Мокши за пределами

заповедника в 1959–1965 гг. оказывало на движение численности бобров много большее воздействие, чем изменения гидрологических условий [Бородина, 1966]. Основным фактором снижения численности бобров в 1994 г. было браконьерство, наиболее сильное на пойменных озёрах заповедника. Были полностью обловлены поселения на озёрах Корлушки, Инорки, Тучерки, Тарманки.

*Биотехния.* Перед выпуском бобров в 1936 г. были подготовлены искусственные норы. После выпуска, зимой 1936–1937 г. проводилась подкормка бобров свежими ветками осины, ивы, берёзы и кормовой свёклой, которую бобры охотно ели. В 1937 г. около бобровых нор была посажена кормовая свёкла на площади 150 м<sup>2</sup>, но свёкла взошла плохо и бобры её игнорировали [Кузнецов, 2013].

В конце 1950-х гг. были вырублены 3 га леса в кв. 408 в пойме р. Пушты для замены ольховых насаждений на ивовые и улучшения кормовой базы бобров, но ольха быстро восстановилась за счёт пнёвой поросли [Терёшкин, 1998]. Подкормка бобров ветвями проводилась в особо суровую зиму 1963 г. [Бородина, 1974а].

*Конкуренция* со стороны дендрофагов-копытных могла быть значимым фактором только в середине 1950-х – начале 1960-х гг., когда численность и плотность населения копытных достигали максимальных значений. Так, пятнистый олень (*Cervus nippon*) был завезён в заповедник в 1938 г. и достиг максимума численности, 380 особей, в 1968 г. Но с 1978 г. его численность начала быстро снижаться и в последнее десятилетие составляет всего 10–12 особей. благородный олень (*Cervus elaphus*) обитал в заповеднике около 40 лет, максимальная численность – 140 особей в 1953 г., после чего начался спад численности, и в настоящее время оленей в заповеднике нет. В период организации заповедника лося (*Alces alces*) насчитывалось не более 10–15



особей. Максимальный показатель – 352 особи – отмечен в 1952 г. В последующие 20 лет численность колебалась в пределах 200–250 особей, затем постепенно снижалась. В последнее десятилетие она варьировала от 141 в 1999 г. до 32 в 2009 г. [Потапов и др., 2012].

*Состояние кормовой базы и изменения местообитаний.* Проведенное перед выпуском бобров обследование показало благоприятное состояние кормовой базы на берегах озёр в бассейне р. Пушты. Так, по десятибалльной шкале доля осины в прибрежных лесонасаждениях оценивалась в 3–7 баллов, дуба – 2, берёзы – 1, липы – 1, ивы серой – 1–3, ивы козьей – 1, рябины – 1, ольхи чёрной – 5–7 баллов [Кузнецов, 2013].

Впервые сильное истощение кормовой базы бобров в Мордовском заповеднике отмечено в 1957 г. Уже в то время не было дальнейших перспектив роста численности бобров в заповеднике [Щербаков, 1960]. Переселения бобров из местообитаний с истощёнными кормами наблюдались в начале 1960-х, в это же время на р. Пуште отмечено образование крупных бобровых семей и перенаселённость [Бородина, 1966]. В дальнейшем, факторами, ограничивающими рост численности бобров на заповедной территории, стали прогрессирующее истощение запасов древесно-кустарниковых кормов и отсутствие свободных участков для расселения [Бородина и др., 1970]. Многолетнее обитание бобров привело к полному истреблению прибрежных зарослей ив на пойменных озёрах заповедника, выборочному изъятию берёзы из прибрежных древостоев на малых реках и развитию ольшаников [Бородина, 1974а]. Быстрому изъятию осины из прибрежных древостоев на озёрах Мокши способствовали и пятнистые олени, концентрирующиеся в пойме и активно объедавшие кору сваленных бобрами осин.

### **Анализ современного состояния популяции и динамики численности**

*Современное состояние популяции* в бассейне р. Пушты представлено в табл. 1. Плотность населения бобров на 2013 г. составила 0.46 поселений на 1 км водотока, расстояние до ближайшего соседа  $3.03 \pm 1.64$  км ( $\pm SD$ ) ( $n=10$ ).

В бассейне Пушты бобры чаще обитают в хатках, выстроенных на основе черноольховых коблов. Хатки среднего размера (высотой до 1.5 м), крупных жилищ не зарегистрировано. На 21.7 км водотоков обнаружены 66 плотин, в среднем 3 плотины/км водотока. Средняя длина плотин  $39.9 \pm 41.3$  ( $\pm SD$ ) м, ( $n=34$ ), наименьшая – 2 м, наибольшая – 170 м. Особенностью плотин бассейна Пушты является малое количество уложенной в них древесины. В большинстве случаев плотины представляют собой извилистый вал из грунта, вытолкнутого со дна пруда. Поскольку большая часть водотоков протекает через черноольшаники, то бобровые пруды, по-видимому, быстро заполняются опавшей листвой и в них осаждаются много взвеси, а плотины зарастают травянистой и древесной растительностью. Площади образовавшихся прудов также невелики.

*Анализ динамики численности бобров Мордовского заповедника.* Оценка интенсивности  $r_0$  годового воспроизводства на основе дискретной модели Мальтуса показала, что она равна 0.98, то есть для изучаемого периода анализа 1940–2010 гг. этот мальтузианский параметр ( $r_0$ ) указывает, что естественное воспроизводство новорождённых особей не превышает уменьшение численности по другим причинам (смертности, эмиграции и др.). В случае сохранения характеристик воспроизводства, а именно приоритета убыли численности популяций над его пополнением, модель Мальтуса предсказывает дальнейшее уменьшение численности животных. Однако увеличение рождаемости (пополнения) на 0.02% приведёт к увеличению

**Таблица 1.** Характеристика «мощности» бобровых поселений в 2013 г.

№	Мощность	Общая характеристика
1	среднее	Взрослые и годовики. Жилище – норы и хатка высотой менее 1 м. Запас корма – пучки берёзовых и черноольховых веток. Плотина длиной 62 м высотой 80 см, старая, заросшая молодняком чёрной ольхи и вся отремонтирована бобрами.
2	слабое	Одиночка. Погрызы редкие и немногочисленные. Комплекс старых бобровых нор на правом берегу реки.
3	среднее	Взрослые и сеголетки. Новая хатка высотой 1.1 м. Бобров слышно в хатке, перед хаткой притоплен запас корма 3×4 м, ива.
4	среднее	Взрослые и сеголетки. Жилая хатка на основе черноольхового кобла. Запасы корма в 2 местах: 1×2 м и 1×1 м. В запасе ива, черёмуха, липа. Ниже хатки – подремонтированная старая плотина длиной 10 м.
5	слабое	Свежий кормовой столик, запас корма – пучок ивовых веток. Старая плотина длиной 15 м, бобрами не ремонтирована. Погрызы немногочисленны.
6	слабое	Хатка высотой 0.7 м, плохо отремонтирована. Погрызы редкие, разбросанные, запаса корма нет.
7	среднее	Взрослые, сеголетки и годовики. Жилище – черноольховый кобел высотой до 1 м. Запас корма 2×3 м, берёза.
8	среднее	Взрослые и сеголетки. Жилище – черноольховый кобел высотой до 1 м. Запас корма 2×4 м (чёрная ольха, черёмуха, ива). Вокруг хатки активно расчищали подходы и каналы. Зимуют в этом месте впервые.
9	среднее	Используют два жилища. Первая хатка высотой до 1 м, вход в неё над водой. Вторая хатка, расположена чуть в стороне от берега озера. Она выстроена на основе черноольхового кобла, высота хатки 1.3 м. Вокруг неё расчищены каналы, а в озере напротив этой хатки притоплен запас корма 2×5 м (ива).
10	не установлена	Большая, сложная, извилистая плотина общей длиной 170 м. Отремонтирована на всём протяжении. Топкое болото, обследование возможно только после ледостава.

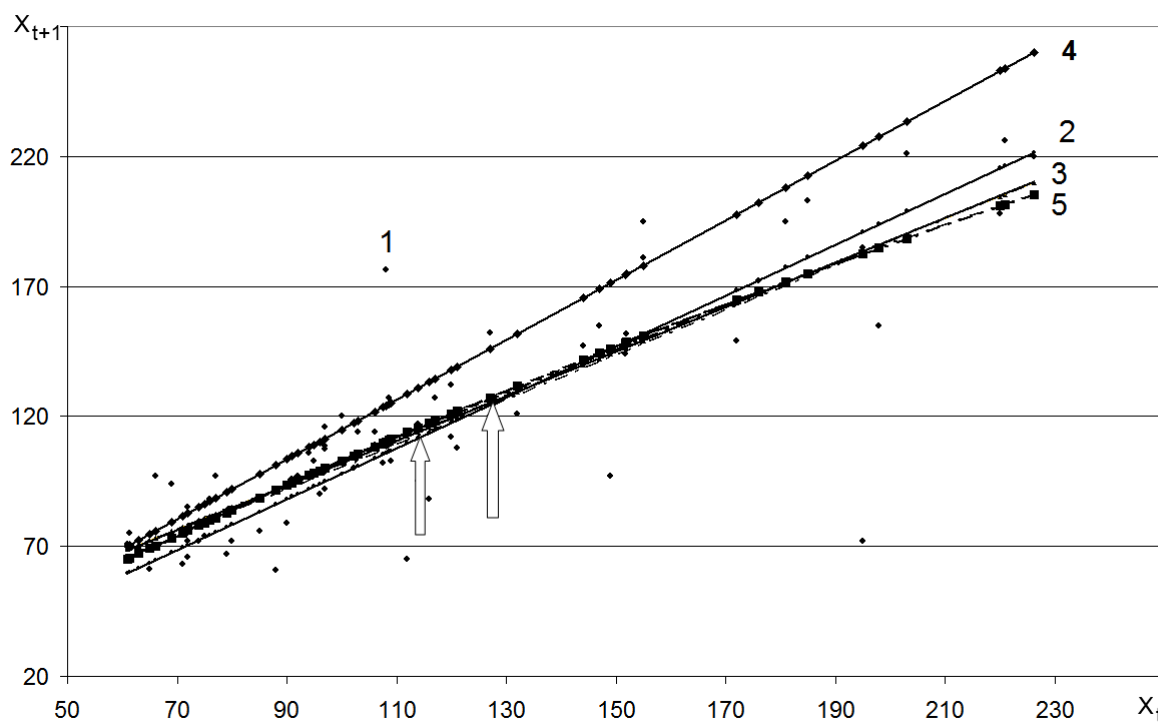
численности, что вероятно позволит удержать численность на стабильном уровне.

Применение модифицированной модели Мальтуса позволяет оценить долю миграционного потока  $m$ . В соответствии с оценкой коэффициент, характеризующий процесс годового воспроизводства с учётом миграционного потока составляет 0.85, что отражает тенденцию снижения численности популяций. Миграционный поток (17 особей) в среднем составляет 15% от среднего значения численности 114.8 особи. Равновесная численность, которая определяется по формуле  $K=m/(1-r_1)$

равна 114.5. Эти оценки позволяют утверждать, что увеличение рождаемости на 15% с учётом миграционного потока, позволит достигать равновесной численности популяций 115 особей в среднесрочной перспективе.

Для описания характера динамики численности модель Бивертон-Холта также определяет равновесную численность 127 особей, которая незначительно отличается от оценки, полученной с помощью модифицированной модели Мальтуса. В этой модели равновесная численность определяется как  $K=(r_2-1)/c$ . В связи с тем, что стационарная численность





**Рис. 4.** Модельные и фактические значения численности бобра на территории Мордовского заповедника (1 – фактические данные; 2, 3, 4, 5 – модельные значения: 2 – Мальтуса, 3 – модифицированного Мальтуса; 4 – Бивертон-Холта; 5 – Рикера; стрелками указаны области равновесных значений).

127 больше численности в последний (2010) год в 67 особей, то можно ожидать естественное увеличение численности. По этой модели максимально возможная численность для заповедника составляет 975 особей.

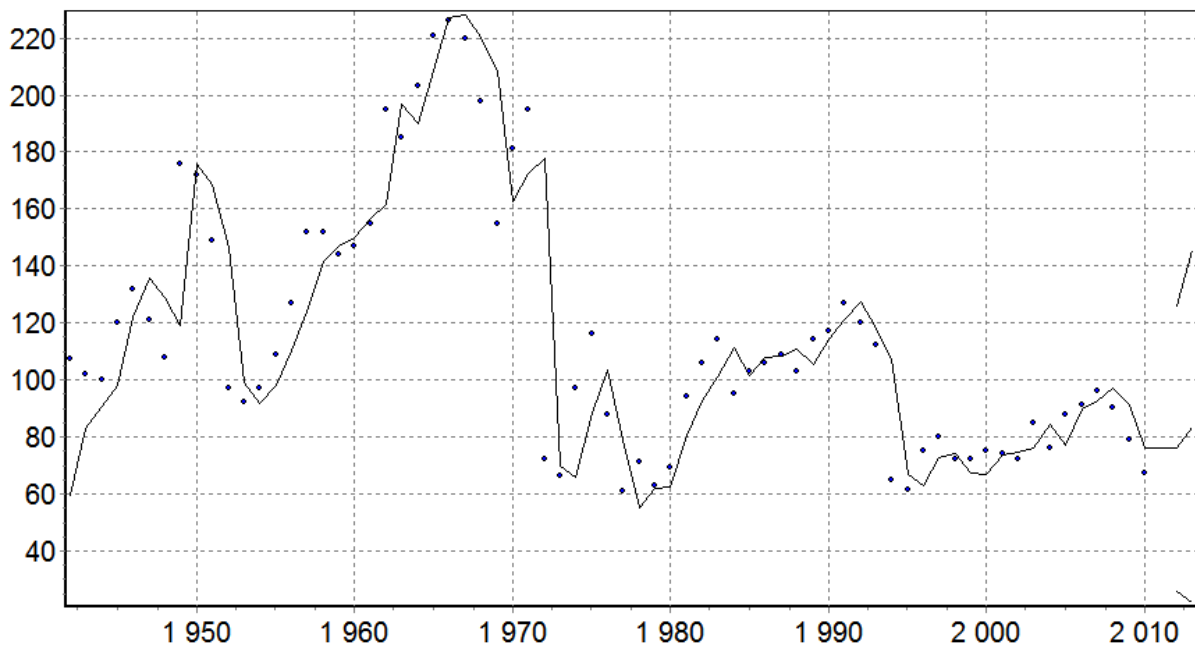
Оценки максимально возможной численности ( $M$ ) и равновесной численности популяции ( $K$ ) на основе модели Рикера равны 420 и 128 особей соответственно. Эти значения в работе определялись с помощью формул  $M=r_3/(b \cdot \text{Exp}(1))$  и  $K=\text{Ln}(r_3)/b$ . В этой модели, в которой более адекватно учитывается интенсивность конкуренции, равновесная максимальная численность более близка к фактическим данным. По фактическим данным максимальная численность и среднее значение популяции равны 226 и 115 особей соответственно.

Итак, модифицированная модель Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера описывают схожие сценарии динамики численности с точки зрения достижения равновесных значений (см. рис. 4). Из

этих оценок следует, что равновесная численность для этих моделей лежит в диапазоне 115–128 особей. Поскольку фактическое значение численности в последние годы наблюдения ниже стационарных значений, то можно ожидать дальнейшее увеличение численности.

Для выявления основных закономерностей динамики численности бобров Мордовского заповедника мы также использовали методы временного анализа. В этом анализе особое внимание уделено выделению закономерных составляющих временного ряда, зависящих от времени: тренда, циклической составляющей, и построению математической модели для описания случайной составляющей. При анализе временных рядов отсутствующие данные о численности бобров восстанавливали с помощью алгоритма сглаживания, включающего от 3 до 15 точек наблюдений.

Один из важных вопросов, которые возникают при анализе данных



**Рис. 5.** Динамика численности бобров в заповеднике (по оси X – годы мониторинга, по оси Y – количество бобров (шт.); \* – фактические данные и отсутствующие значения, которые определялись с помощью специального алгоритма сглаживания; линия – комплексная модель авторегрессии – скользящего среднего: ARMA(2,13,3); пунктирные линии – 95% доверительная трубка).

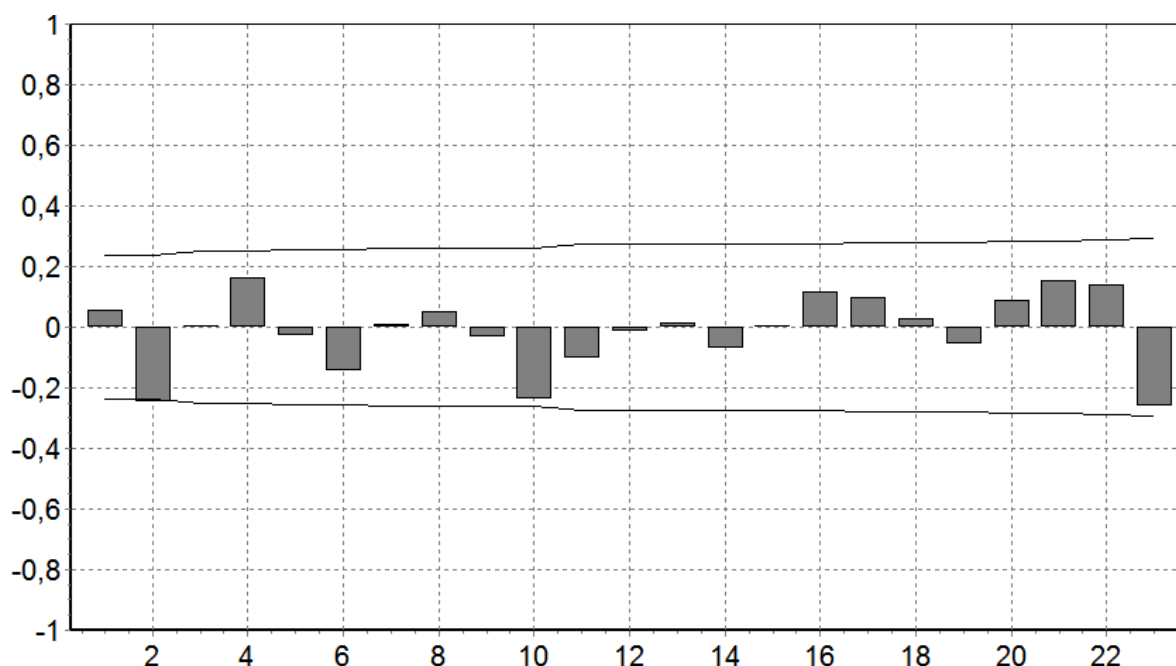
временных рядов: является ли последовательность числовых данных временного ряда случайной? О неслучайном характере временной динамики данных свидетельствуют результаты анализа автокорреляционных функций. Оценки показали, что существует значимая зависимость между количеством численности бобров в соседние моменты времени длительностью до 5 лет. Например, коэффициенты автокорреляции для лагов 1–4 равны 0.84, 0.67, 0.61, 0.56 ( $P < 0.05$ ), которые значимо отличаются от нуля. Статистическая незначимость коэффициентов автокорреляции порядков выше 4 (т. е. с 5 до 24) позволяет говорить о возможности использования авторегрессионной модели 4-го порядка для количественного описания динамики численности.

Для выявления возможной периодичности в характере изменения данных во времени был проведён спектральный анализ с помощью Фурье преобразования временного ряда. Поведение периодограммы с максимальным значением ординаты на

частоте 0.042 и затем резким снижением значений ординат на последующих частотах позволяет утверждать, что во временной динамике численности бобра в заповеднике присутствует циклическая составляющая. Эти оценки указывают, что период колебания составляет  $1/0.042=24$  лет.

С целью выбора адекватной модели, описывающей динамику численности бобров в заповеднике, анализировались пять классов моделей с различными параметрами. После анализа этих моделей с использованием метода наименьших квадратов была выбрана комплексная модель авторегрессии (AR) и скользящего-среднего (MA). Графики комплексной модели авторегрессии – скользящего среднего (ARMA) представлены на рис. 5.

Анализ остатков на основе коэффициентов автокорреляции показывает, что ошибки, то есть разность фактических и модельных данных, можно рассматривать как гауссовский белый шум. На рисунке 6 представлены коэффициенты автокорреляции остатков для временного ряда.



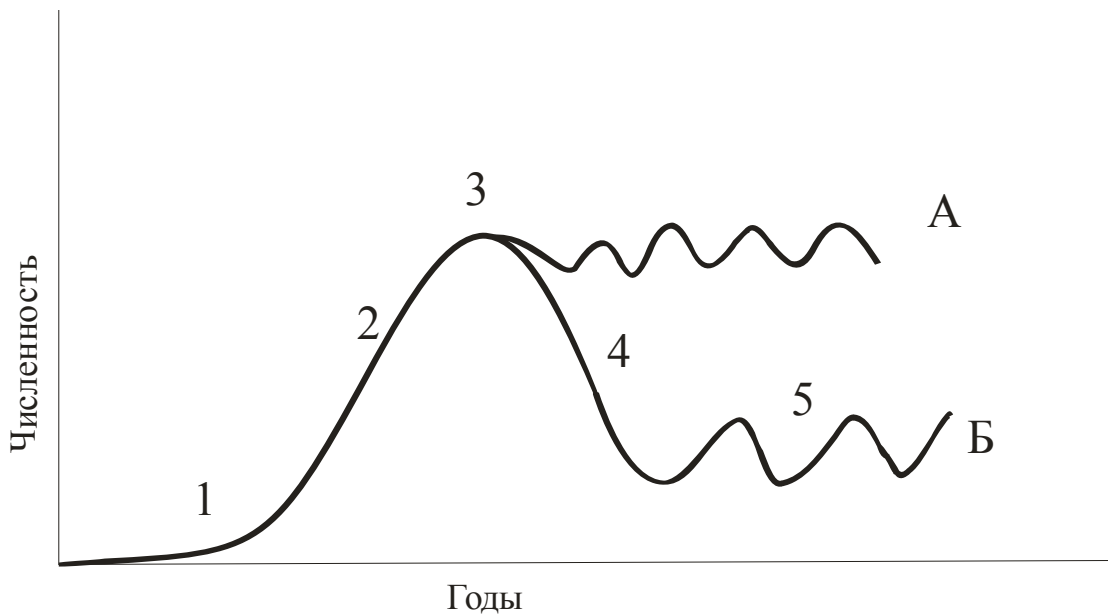
**Рис. 6.** Остатки автокорреляционных функций временных рядов (по оси X – порядок автокорреляции, по оси Y – значения коэффициентов автокорреляции остатков количества бобров в заповеднике).

Видно, что все коэффициенты автокорреляции остатков остаются в доверительной трубке, то есть случайная составляющая является белым шумом. Коэффициенты автокорреляции остатков для выбранной модели достоверно не отличаются от нуля, что подтверждает пригодность данной модели для описания, исследуемого временного ряда.

Таким образом, проведённый нами сравнительный анализ динамики численности бобров с помощью классических моделей показывает, что при благоприятных условиях возможно некоторое увеличение численности бобров в Мордовском заповеднике. Относительно невысокие показатели годового воспроизводства (по модели Мальтуса) подчёркивают уменьшение численности в последние годы наблюдения. Однако увеличение рождаемости (пополнения) на 0.02% приведёт к увеличению численности, что, вероятно, позволит удержать численность на стабильном уровне. Оценки демографических параметров популяции бобра, определённых на основе модифицированной дискретной

модели Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера, позволяют утверждать, что равновесная численность для этих моделей лежит в диапазоне 115–128 особей. В целом комплексная модель авторегрессии – скользящего среднего: ARMA(2,13,3) также указывает, что наблюдается постепенное увеличение численности в последующие годы (см. рис. 5).

Хотя спектральный анализ с помощью Фурье преобразования временного ряда показал, что выявляется цикличность в динамике численности животных, тем не менее, визуально это можно обнаружить только для периодов 1954–1978, 1978–2002 гг. В целом проявление нечёткой цикличности изменения численности животных в исследуемый период (1940–2013 гг.), по-видимому, связано с тем, что на территории заповедника в период 1956–1972 гг. отлавливали животных для расселения. Это оказало существенное влияние на естественный ход развития популяции. Кроме этого, на анализ динамики также влияет модельное восстановление отсутствующих данных по мониторингу численности бобров.



**Рис. 7.** Гипотетическая модель долговременной динамики численности бобровой популяции. 1–5 – стадии развития популяции. А – вариант с высокой скоростью восстановления кормов – флуктуации на высоком уровне численности («климаксная» на высоком уровне). Б – вариант с низкой скоростью восстановления кормов – флуктуации на низком уровне численности («климаксная» на низком уровне).

Анализ динамики количества поселений также показал, что все модели демонстрируют достаточно близкие стационарные значения количества поселений (31.24 – модифицированная модель Мальтуса; 33.2 – Бивертон-Холта; 33.72 – Рикера). Незначительное различие этих показателей от среднего количества поселений 31.22 для периода 1940–2010 гг. указывает на то, что количество поселений будет варьировать в интервале 31–34 поселения с выходом из этого интервала с периодичностью 12 лет и 24 года при условии естественного процесса динамики численности. Наличие цикличности динамики поселений было установлено на основе Фурье преобразований. Этот анализ показал, что периодограммы с максимальным значением ординаты наблюдаются при частотах 0.042 и 0.085, поэтому во временной динамике поселений бобра в заповеднике присутствуют циклические составляющие. Периоды колебания составляют  $1/0.042=24$  года и  $1/0.085=12$  лет.

### Обсуждение

Обобщение накопленных данных по долговременному мониторингу бобровых популяций позволяет выдвинуть гипотетическую качественную модель динамики численности бобров при различных сценариях скорости восстановления кормовых ресурсов. Многочисленные литературные и собственные данные [Теплов, 1960; Жарков, 1968; Дёжкин и др., 1986; Катаев, Брагин, 1986; Ставровский, 1986; Дворникова, 1987; Zuirowski, Kasperzyk, 1988; Hartman, 1994, 2003; Николаев, 1997; Busher, Lyons, 1999; Muller-Schwartz, Schulte, 1999; Busher, 2001; Müller-Schwarze, Sun, 2003; Бобрецов и др., 2004; Кораблёв, 2005; Restoring the European Beaver..., 2011 и др.] позволяют выделить 5 стадий развития популяций (рис. 7).

1 – начальная стадия медленного роста численности. Бобры занимают лучшие, наиболее удобные кормные участки [Жарков, 1968]; кормятся наиболее предпочитаемыми кормами; размеры территорий настолько

большие, что они не успевают их патрулировать за одну ночь [Nolet, Rosell, 1994].

2 – стадия быстрого нарастания численности. Увеличивается численность, количество поселений и плотность населения, но прирост постепенно снижается [Дёжкин и др., 1986]. Невысокие показатели среднего количества бобров в одном поселении: много пар и одиночек [Payne, 1989]. Новые поселения образуются в субоптимальных и пессимальных местообитаниях [Жарков, 1968]. Новых поселений больше, чем заброшенных, следы бобров встречаются на всех водоёмах [Кудряшов, 1975, 1978; Дворникова, 1987; Payne, 1989].

3 – флуктуация на уровне высокой численности, или «климаксная» популяция [Muller-Schwartz, Schulte, 1999] или состояние перенаселения [Жарков, 1968]. Заселены все минимально пригодные местообитания, появляются «пловцы» [Aleksiuk, 1968], не имеющие постоянных территорий. Поселения могут быть расположены вплотную друг к другу, без буферных участков, маркировка интенсивная, территориальные конфликты частые [Кудряшов, 1975]. Предпочитаемые корма уже использованы, бобры кормятся второстепенными кормами, или на значительном удалении от воды [Дворникова, 1987; Muller-Schwartz, Schulte, 1999]. Новых поселений не образуется. Значительная часть половозрелых бобров не участвует в размножении, образуется много крупных поселений, увеличивается среднее число бобров в поселении; задерживается созревание самок и увеличивается прохолостание старых особей; наблюдается большая смертность молодняка; преобладание самцов, особенно среди молодняка; больше относительная доля взрослых животных [Кудряшов, 1975; Payne, 1989; Гревцев, 1990; Muller-Schwartz, Schulte, 1999]. По другим данным, годовики и сеголетки составляют более половины (59.2%) от общего количества

животных [Busher, Lyons, 1999]. Накапливаются возбудители гельминтозов, и сами звери уже сильно заражены паразитами [Жарков, 1968].

4 – снижение численности. Заброшенных поселений больше, чем жилых [Кудряшов, 1975; Дворникова, 1987; Payne, 1989]. Кормовая база истощена многолетней эксплуатацией. Сокращаются среднее число бобров в одном поселении, численность, плотность населения, плодовитость самок, гибель молодняка в первое лето, доля поселений с молодняком старше трёх лет. Но одновременно увеличиваются размеры территории одного поселения, доля семей с приплодом текущего года, доля самок и размер выводков [Кудряшов, 1975]. По другим данным, наоборот, доля взрослых и двухлеток увеличивается до 67.5% [Busher, Lyons, 1999]. Меняется пространственное распределение поселений [Дворникова, 1987].

5 – флуктуации на уровне, определяемом всем комплексом факторов, характерных для данной местности (территории, региона). На этой стадии находится большая часть современных популяций в европейской части России, и пока не накоплено достаточного количества данных для анализа.

В зависимости от скорости восстановления кормов, положения в центре или на границах ареала, суровости условий, долговечности создаваемых бобрами структур, можно выделить два варианта динамики после прохождения первого пика численности. В центре ареала, в благоприятных условиях, при высокой скорости возобновления кормов возможны длительные флуктуации на высоком уровне численности (рис. 7), например, это отмечалось в Березинском [Ставровский, 1986] и Окском [Панкова, Панков, 2011] заповедниках, национальном парке Аллегейни [Müller-Schwarze, Sun, 2003]. В условиях медленного восстановления кормов, суровых условий среды, после

**Таблица 2.** Сравнение некоторых характеристик бобровой популяции бассейна р. Пушты с другими территориями.

Территория (источник)	Расстояние до ближайшего соседа $\pm$ SD, км ( <i>n</i> ).	Поселений / км водотока	Плотин / км водотока	Средняя длина плотин, м ( <i>n</i> )
р. Тюдьма, Центрально-Лесной заповедник [Завьялов и др., 2011]	1.21 $\pm$ 0.42 (21)	0.70	6.8	10.7 $\pm$ 1.2 (151)
Рдейский заповедник [Завьялов, 2012a]	1.48 $\pm$ 0.76 (55)		4.3–6.7	23.4 $\pm$ 3.4 (257)
р. Гаденка, Приокско-Террасный заповедник [Zav'yalov et al., 2010]	0.96 $\pm$ 0.68 (11)	0.90	10–22	26.0 $\pm$ 2.8 (100)
Керженский заповедник [Константинов, Минина, 2013]		0.39	0.8–2.1	большинство более 20 м
р. Пушта	3.03 $\pm$ 1.64 (10)	0.46	3	39.9 $\pm$ 41.3 (34)

Примечание: *n* – объём выборки.

достижения первого пика численности следует спад, затем флуктуации на уровне низкой численности (рис. 7). Это было отмечено в Лапландском [Катаев, Брагин, 1986], Ильменском [Дворникова, 1987] заповедниках, на р. Большой Шежим (Печоро-Илычский заповедник) [Теплов, 1960; Бобрецов и др., 2004], на полуострове Прескотт [Busher, 2001], в Швеции [Hartman, 1994, 2003]. Последний вариант, по-видимому, отмечается чаще и на большей части ареала бобра. Из приведённых выше данных видно, что и динамика численности бобров Мордовского заповедника развивается по этому варианту. Отрицательная обратная связь, определяющая долговременные флуктуации численности бобров на низком уровне, выражается, прежде всего, в создании бобрами условий (в результате строительства плотин и выборочного изъятия из древостоев осины и берёзы), благоприятных для развития прибрежных черноольховых лесов.

В бассейне р. Пушты плотность населения бобров и интенсивность их строительной деятельности меньше, чем в «климаксных» бобровых популяциях,

но больше, нежели в соседнем Керженском заповеднике (табл. 2). Это объясняется малыми запасами древесно-кустарниковых кормов, истощённых многолетней эксплуатацией бобров. В отличие от бобров р. Гаденки, приспособившихся использовать удалённые кормовые ресурсы [Zav'yalov et al., 2010; Речной бобр..., 2012], бобры р. Пушты не могут этого сделать, поскольку р. Пушта имеет относительно широкую долину, унаследованную от ледниковых потоков. Этим же отчасти объясняется и относительно небольшое среднее количество плотин – 3 на километр водотока. Однако верховья реки и ручьи бобры успешно перегораживают своими плотинами, достигающими там значительных размеров. Возможно, что фактическое количество плотин несколько больше, так как наше обследование русла Пушты проводилось в 2013 г. в условиях осеннего паводка, когда некоторые плотины могли быть затоплены. В целом бобры, заселяющие р. Пушту, предпочитают строить относительно немногочисленные, но длинные плотины.

Отсутствие больших жилищ и скудность древесно-кустарниковых кормов указывают на возможные частые перемещения бобров вследствие истощения кормовых ресурсов. Наблюдения на р. Пуште подтверждают наше предположение о том, что бобры вполне адаптированы к тому, чтобы длительное время существовать в условиях и низкой плотности населения, и скудности кормов [Завьялов, 2012б].

Важным фактором, ограничивающим рост популяции в условиях Мордовского заповедника, является дефицит древесно-кустарниковых кормов и сукцессионные изменения прибрежных лесов, связанные с развитием черноольшаников. Развитие черноольшаников на брошенных бобровых прудах отмечено и ранее в заповедниках «Брянский лес» [Евстигнев, Беляков, 1997], Воронежский [Николаев, 1997], Дарвинский [Завьялов и др., 2005], Приокско-Террасный [Zav'yalov et al., 2010]. В условиях заповедника «Брянский лес» примерно к 30–40 годам после заселения бобров ведущая роль в организации растительных сообществ полностью переходит к чёрной ольхе, которая формирует верхний полог и сдерживает развитие популяций древесных растений и лугово-опушечных трав в нижнем ярусе [Евстигнеев, Беляков, 1997]. На Моховском ключе Воронежского заповедника первоначально бобры нашли богатые запасы древесных кормов и быстро размножились. Затем, после строительства плотин, и выборочного изъятия из древостоев осины и берёзы, создались условия для формирования в прибрежной полосе чистых черноольшаников. Это привело к снижению плотности населения бобров и вынудило их увеличить размеры территорий и ежегодно изменять места зимовок [Николаев, 1997]. Наше обследование Моховского ключа в 2013 г. выявило только наличие старых плотин и полностью или

частично осушенных прудов и отсутствие обитаемых поселений [Завьялов, Мишин, не опубликовано]. Результаты долговременных наблюдений на р. Пуште также подтверждают эту общую тенденцию. Очевидно, что в пределах современного ареала чёрной ольхи, весь комплекс жизнедеятельности бобров постепенно приводит к изменению экологических условий в сторону, более благоприятную для развития черноольшаников. Таким образом, средообразователь – бобр и чёрная ольха вступают во взаимодействия с передачей ведущей функции в сообществе от одного вида к другому. Такого рода взаимодействия в условиях пустыни В.С. Залетаев [1976] относил к сложному зоогенно-фитогенному биогеоценологическому циклогенезу. Пример бобра и чёрной ольхи показывает, что такого рода взаимодействия распространены более широко. Данная проблема является одной из наиболее интересных и перспективных в исследованиях средообразующей деятельности организмов [Hastings et al., 2007].

Представленная выше модель динамики численности бобров в Мордовском заповеднике (рис. 5) имеет очень широкую 95%-ю доверительную трубку, а это означает, что случайные события будут иметь существенное влияние на численность бобров. Важнейшие случайные (непериодические) события, неблагоприятно повлиявшие на численность бобров Мордовского заповедника в прошлом, – это особо морозные зимы, зимние паводки и засухи. Частота этих событий и сила их влияния очень изменчивы.

Летние засухи играют в жизни бобров немаловажную роль именно в силу их частоты [Жарков, 1969]. Например, в Окском заповеднике после засухи 1972 г. около 70 бобров (8.8% населения) покинули свои местообитания или погибли [Кудряшов, 1978]. В Ильменском заповеднике, из 38 бобров, найденных погибшими в 1975–1983 гг., 48% погибло засушливым

летом 1975 г. [Дворникова, 1987]. В Мордовском заповеднике за 1940–2010 гг. было 10 засух. Однако, только после двух из них – 1952 и 1972 гг. произошло заметное сокращение численности бобров. Но, необходимо отметить, что в эти или предшествующие им годы в заповеднике проводился отлов зверей для расселения, что могло усугубить снижение численности вследствие природных аномалий. Все остальные 8 засух, включая и сильную засуху 2010 г., не повлияли сколь-нибудь значимо на динамику численности бобров.

Зимние паводки могут быть причиной массовой гибели бобров. Например, в Воронежском заповеднике в 1954–1955 гг. в результате зимнего паводка погибло 40% поголовья [Жарков, 1969], в Хопёрском заповеднике – 39% [Дьяков, 1975]. В Окском заповеднике зимний паводок 1971–1972 гг. погубил до 10% бобров в пойме р. Пры [Кудряшов, 1978]. В Мордовском заповеднике зимний паводок, от которого погибла треть бобров, обитавших на русле р. Мокши, отмечен только в 1960 г. [Бородина, 1966]. Зимние паводки в целом не представляют значимого регулирующего влияния для динамики численности бобров Мордовского заповедника, поскольку, во-первых, они чрезвычайно редки, во-вторых, только половина современного бобрового населения обитает в Мокшанской пойме.

Гибель бобров в особо суровые малоснежные зимы может быть значительной. Так, в Ильменском заповеднике 21% из найденных погибшими 38 бобров погибли именно в холодную малоснежную зиму 1976–1977 гг. [Дворникова, 1987]. В Мордовском заповеднике массовая гибель бобров отмечена только зимой 1968–1969 гг.

Широкий интервал 95%-й доверительной трубки в нашей модели подразумевает, что могут быть и случайные внешние факторы,

положительно влияющие на динамику численности бобров. Таким факторами могут быть послепожарные сукцессии растительности, ветровальная динамика лесов и годы с обильными (особенно осенними) осадками.

В Керженском заповеднике во время обширных пожаров 2010 г. в некоторых бассейнах малых рек, населённых бобрами, выгорело до 80% территории. Но средней линейной плотности 0.8–2.1 плотины на километр водотока оказалось достаточно для поддержания влажности горючих материалов и препятствия распространению огня. Благодаря бобровым плотинам образовались естественные противопожарные рефугиумы [Константинов, Минина, 2013]. Аналогичная ситуация отмечена и в Мордовском заповеднике после пожаров 2010 г. Несмотря на интенсивность пожаров, бобровые местообитания оказались затронутыми ими в минимальной степени. Обследование бассейна р. Пушты осенью 2013 г. показало, что пожары затронули только выпадающие в Пушту ручьи, но не дошли до речного русла.

Ветровальная динамика всё ярче проявляется по мере старения лесов заповедника. Групповые вывалы уже характерны для верхнего течения р. Пушты, но со временем их станет всё больше. Пример бобрового населения р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) показывает, что зарастающие лиственными молодняками ветровальные «окна» – это новый источник корма для бобров [Завьялов и др., 2011].

Годы с обильными осадками, когда наполняются маловодные реки и ручьи, бобры могут широко перемещаться и осваивать новые территории, способствуют и расселению бобров, и росту их численности. Так было в 1962 г., когда бобры освоили верховья р. Вязь-Пушты и маловодные ручьи. Примечательно, что прирост населения за тот год составил 25.8% [Бородина, 1966].



### Заключение

Современная популяция бобра на территории Мордовского заповедника была образована в результате реинтродукции четырёх партий животных в период с 1936 по 1940 г. Всего в водоёмы заповедника были привезены из Воронежского заповедника и выпущены 34 бобра. В течение 73 лет количество поселений стабилизировалось на уровне 20–29 и численность животных 65–96 особей. Модифицированные модели Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера описывают схожие сценарии динамики численности с точки зрения достижения равновесных значений. Из этих оценок следует, что равновесная численность для этих моделей лежит в диапазоне 115–128 особей. Поскольку фактическое значение численности в последние годы наблюдения ниже стационарных значений, то можно ожидать дальнейшее увеличение численности. Комплексная модель авторегрессии – скользящего среднего:  $ARMA(2,13,3)$  также указывает, что наблюдается постепенное увеличение численности в последующие годы. Обобщение результатов наших и литературных данных позволило выделить 5 стадий развития популяций (рис. 7). Предлагаемая нами гипотетическая модель долговременной динамики численности бобровой популяции имеет достаточно наглядную интерпретацию для различных скоростей восстановления кормовых ресурсов. Например, при высокой скорости возобновления кормов возможны длительные флуктуации на высоком уровне численности. Такой характер (первый тип) динамики численности животных ранее был показан для популяций Березинского, Окского заповедников и национального парка Аллегейни [Ставровский, 1986; Müller-Schwarze, Sun, 2003; Панкова, Панков, 2011]. Утверждается, что при медленном восстановлении кормов, после достижения первого пика численности следует спад, затем

флуктуации на уровне низкой численности (рис. 7). Второй тип поведения численности ранее был отмечен в Лапландском, Ильменском, Печоро-Илычском заповедниках, на полуострове Прескотт и в Швеции [Теплов, 1960; Катаев, Брагин, 1986; Дворникова, 1987; Hartman, 1994, 2003; Busher, 2001; Бобрецов и др., 2004]. Есть гипотеза о том, что второй тип поведения, по-видимому, отмечается чаще и на большей части ареала бобра. Модельные оценки с помощью комплексной ARMA-модели (см. рис. 5) и гипотетическая – теоретическая модель долговременной динамики численности бобровых популяций (рис. 7) позволили утверждать, что динамика численности бобров Мордовского заповедника развивается по второму типу. По-видимому, долговременные флуктуации численности бобров на низком уровне обусловлены интенсивным изъятием из древостоев осины и берёзы и развитием прибрежных черноольховых лесов в бобровых местообитаниях. Дальнейшее развитие бобровой популяции Мордовского заповедника будет зависеть от функциональных факторов (скорости восстановления кормов, масштабов и скорости развития черноольшаников в заброшенных бобровых местообитаниях) и случайных факторов (морозных зим, зимних паводков, засух).

Работа частично финансировалась грантами РФФИ № 15-04-06423, № 15-29-02550 и программы ОБН РАН «Рациональное использование биологических ресурсов России: Фундаментальные основы управления».

### Литература

Антонюк Г.С., Хлевина С.Е., Тарасова А.Г. Засуха 2010 г. в Мордовии (Электронный журнал) // Актуальные проблемы географии и геоэкологии. 2010, 2 (8) // (<http://geoeko.mrsu.ru/2010-2/PDF/Antonuk.pdf>) Проверено 18.06.2014.

- Артаев О.Н., Ручин А.Б. Рыбы // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. С. 6–11. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120.]
- Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Теплов В.В., Теплова В.П. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 2004. 464с.
- Борисов Б.П. Бобр. Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг.: Информационно-аналитические материалы // В сб.: Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование). Выпуск 9. М.: Физическая культура, 2011. С. 86–90.
- Бородина М.Н. Итоги расселения бобров в Мордовии и некоторые особенности динамики бобрового населения // В сб.: Материалы к научной конференции. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 1956. С. 48–50.
- Бородина М.Н. Материалы к изучению динамики мокшанской бобровой популяции // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1966. Вып. 3. С. 5–38.
- Бородина М.Н. Итоги расселения бобров в Мордовии и некоторые особенности динамики бобрового населения // В сб.: Мат. науч. конф. (сельскохозяйственные и биологические науки). Ч. III. Животноводство. Саранск: Тип. «Рузаевский печатник», 1967а. С. 48–50.
- Бородина М.Н. Опыт применения морфометрических показателей для оценки состояния мокшанской бобровой популяции // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1967б. Вып. 3. С. 39–54.
- Бородина М.Н. Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков бобров мокшанской популяции // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1971а. Вып. 5. С. 91–130.
- Бородина М.Н. справочные таблицы для определения возраста речных бобров // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1971б. Вып. 5. С. 131–136.
- Бородина М.Н. О влиянии гидрометеорологических условий 1968–1969 гг. на бобров, населяющих среднее течение реки Мокши // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1974а. Вып. 6. С. 31–37.
- Бородина М.Н. Возрастной состав и производительность бобровых семей // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1974б. Вып. 6. С. 23–30.
- Бородина М.Н. Анализ данных о заражении Мокшанских и Клязьминских бобров трематодой стихорхис // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1974в. Вып. 6. С. 152–168.
- Бородина М.Н., Бородин Л.П., Терёшкин И.С., Штарев Ю.Ф. Млекопитающие Мордовского заповедника (Эколого-фаунистический очерк) // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск, 1970. Вып. 5. С. 5–60.
- Бугаев К.Е. Речной бобр (*Castor fiber*) в верховьях реки Пушты // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск; Пушта, 2013. Вып. 11. С. 248–249.
- Гревцев В.И. Итоги реакклиматизации и перспективы воспроизводства бобра в Вологодской области // В сб.: Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров, 1990. С. 206–219.
- Гревцев В.И. Ресурсы бобров в России: современные тенденции и региональные проблемы использования // В сб.: Исследования бобров в Евразии. Киров: Альфа-Ком, 2011. Вып. 1. С. 35–39.

- Гришуткин Г.Ф., Спиридонов С.Н. Птицы // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. С. 19–49. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120.]
- Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 23 с.
- Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза / Ю.В. Дьяков. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника «Брянский лес») // Бюлл. Моск. Об-ва Испытателей природы. Отд. Биол. 1997. Т. 102, вып. 6. С. 34–41.
- Елистратова А.С. Разработка научных основ правильного использования и управления развитием лугов Мордовской АССР (научный отчёт, 1953 год) // Вестник Мордовского университета. Серия «Биологические науки». 2011а. №4. С. 4–48.
- Елистратова А.С. Разработка научных основ правильного использования и управления развитием лугов Мордовской АССР (научный отчёт, 1954 год) // Вестник Мордовского университета. Серия «Биологические науки». 2011б. №4. С. 48–56.
- Жарков И.В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра в СССР: Дис. ... д-ра биол. наук по совокупности опубликованных работ. 1968. 42 с.
- Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в СССР // В кн.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-Чернозёмное кн. изд-во, 1969. Вып. XVI. С. 10–51.
- Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // Acta Theriologica. 1967. Vol. XII. №3. P. 27–46.
- Завьялов Н.А. Особенности экологии бобров (*Castor fiber*), заселяющих водоразделы и начальные звенья гидрографической сети // Зоологический журнал. 2012а. Том 91. № 4. С. 464–474.
- Завьялов Н.А. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения // Поволжский экологический журнал. 2012б. № 2. С. 196–207.
- Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблёв Н.П. Бобры бассейна р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2011. Т. 116, вып. 3. С. 12–23.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Залетаев В.С. Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы). М.: Мысль, 1976. 271 с.
- Катаев Г.Д. Бобры *Castor fiber* на северной периферии ареала (Кольский полуостров) // Бюллетень Моск. Общ-ва Испыт. Природы. Отд. Биол. 2011. Т. 116, вып. 3. С. 3–11.
- Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 148–159.
- Константинов А.В., Минина Л.М. Состояние популяции и средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber*) в заповеднике «Керженский» и на сопредельных территориях // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, №5. С. 602–611.

- Кораблёв Н.П. Методические рекомендации по учёту европейского бобра // В кн.: Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М., 2005. С. 174–184.
- Кораблёв Н.П., Ю.Г. Пузаченко, А.С. Желтухин, Н.А. Завьялов. Многолетняя динамика численности реинтродуцированной популяции бобра (*Castor fiber* L.) на охраняемой территории Центрально-Лесного заповедника // В кн.: Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника. Великие Луки, 2012. Вып. 6. С. 257–271.
- Корчагин Н.И. Отчёт по теме: Выпуск речного бобра в водоёмы МГЗ и меры его усиленной реакклиматизации. 1937 год // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск; Пушта, 2011. Вып. 8. С. 34–55.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // В кн.: Млекопитающие, численность, её динамика и факторы, их определяющие. Труды Окского гос. заповедника. Рязань, 1975. Вып. XI. С. 5–124.
- Кудряшов В.С. Экология и хозяйственное использование речного бобра на юге Мещёры: Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. ЦНИЛОП МСХ РСФСР. Зоология. М.: 1978. 20 с.
- Кузнецов Н.И. Растительный покров в районе поселения бобров (1938 г.) // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск; Пушта, 2013. Вып. 11. С. 58–75.
- Лавров Л.С. Количественный учёт речного бобра методом выявления мощности поселения // В кн.: Методы учёта численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. С. 148–155.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. 272 с.
- Летопись природы Мордовского государственного заповедника за 1939–2010 гг. Рукописи. Архив ФГБУ «Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича». Пушта.
- Николаев А.Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника. Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях // Труды Воронежского биосферного государственного заповедника. Воронеж: Биомик, 1997. С. 81–98.
- Панкова Н.Л., Панков А.Б. История формирования и современное состояние популяции бобра на территории Окского заповедника // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 362.
- Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Бессонов С.А., Омельченко А.В. Анализ динамики численности и пространственного распределения важнейших ресурсных видов диких копытных (лося, косули, кабана) России на основе данных многолетнего мониторинга // Успехи современной биологии. 2012а. Т. 132. № 5. С. 463–476.
- Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Бессонов С.А., Омельченко А.В. Моделирование динамики численности, оценка и сравнительный анализ демографических параметров популяций лося в России и Финляндии с использованием данных многолетнего мониторинга // Математическая биология и биоинформатика. 2012б. Т. 7. № 1. С. 244–256.

- Потапов С.К., Бугаев К.Е., Артаев О.Н. Млекопитающие // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника / М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. С. 50–61. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120].
- Ремезов Н.П., Смирнова К.М., Успенская А.А. Почвенные условия развития лесной растительности и зависимость между почвенным покровом и типами леса в Мордовском государственном заповеднике им. П.Г. Смидовича. Рукопись. М., 1947. 245 с.
- Речной бобр как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялов, В.Г. Петросян. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 150 с.
- Ручин А.Б. Земноводные // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника. М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012а. С. 11–15. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120].
- Ручин А.Б. Пресмыкающиеся // В кн.: Позвоночные животные Мордовского заповедника. М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012б. С. 16–19. [Флора и фауна заповедников. Вып. 120].
- Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрин Г.Д. Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К, 1997. 576 с.
- Ставровский Д.Д. Бобры Березинского биосферного заповедника: Морфо-экологический анализ популяции. Минск: Урожай, 1986. 112 с.
- Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // В кн.: Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Вып. VIII. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1960. 222 с.
- Терёшкин И.С. Мордовский заповедник: вопросы экологии в связи с антропогенными воздействиями // В сб.: Антропогенные воздействия на природные комплексы заповедников. Проблемы заповедного дела. М., 1998. Вып. 9. С. 56–75.
- Туров С.С. Отчёт о работе зоологической экспедиции в Мордовском государственном заповеднике им. П.Г. Смидовича в 1936 г. под руководством профессора С.С. Турова // В кн.: Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск; Пушта, 2011. Вып. 8. С. 14–31.
- Щербаков И.Д. Расселение и численность бобров в Мордовской АССР // В кн.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж. 1960. Вып. XI. С. 31–40.
- Aleksiuk M. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis*) // J. Mamm. 1968. Vol. 49. №4. P. 759–762.
- Busher P. Long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // В кн.: Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. Казань, 2001. Вып. 4. P.39–50.
- Busher P.E., Lyons P.J. Long-term population dynamics of the North American beaver, *Castor canadensis*, on Quabbin reservation, Massachusetts, and Sagehen Creek, California // Beaver Protection, Management, and Utilization in Europe and North America. 1999. С. 147–160.
- Hartman G. Long-term population development of a reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden / G. Hartman // Conservation Biology. 1994. Vol. 8. № 3. P. 713–717.
- Hartman G. Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber*) in southwest Sweden // Lutra. 2003. Vol. 46. № 2. P. 103–108.

- Hastings A., Byers J.E., Crooks J.A., Cuddington K., Jones C.G., Lambrinos J.G., Talley T., Wilson W.G. Ecosystem engineering in space and time // Ecology Letters. 2007. Vol. 10. P. 153–164.
- Korablev N., Puzachenko Y., Zavyalov N., Zeltukhin A. Long-term dynamics and morphological peculiarities of reintroduced beaver population in the Upper Volga Basin // Baltic Forestry. 2011. V. 17. №1. P. 136–147.
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // Beaver protection, management and utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic, Plenum Publishers, 1999. P. 161–177.
- Müller-Schwarze D., Sun L. The beaver. Natural History of a wetlands engineer. Ithaca; London: Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press, 2003. 192 p.
- Nolet B.A., Rosell F. Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement / B.A. Nolet // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72. P. 1227–1237.
- Payne N.F. Population dynamics and harvest response of Beaver (1989) (Электронный документ) // Fourth Eastern Wildlife Damage Control Conference, 1989. Paper 33. // (<http://digitalcommons.unl.edu/ewdcc4/33/>) Проверено 18.06.2014
- Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Goryainova Z.I., Zav'yalov N.A., Al'bov S.A., Khlyap L.A., Dgebuadze Yu.Yu. Modeling of the Eurasian Beaver (*Castor fiber* L.) Population Dynamics in the Basin of a Small Oka River Tributary, the Tadenka River (Prioksko Terrasnyi Nature Reserve) // Russian Journal of Biological Invasions. 2013, 4 (1). P. 45–53.
- Restoring the European Beaver: 50 Years of Experience / Edited by Goran Sjoberg, John P. Ball., Sofia: Pensoft Pub., 2011. 280 p.
- Zav'yalov N.A., Al'bov S.A., Petrosyan V.G., Khlyap L.A., Goryainov Z.I. Invasion of Ecosystem Engineer – the European Beaver (*Castor fiber*) – in the Tadenka River Basin (Prioksko-Terrasnyi Nature Reserve) // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. N. 4. P. 267–281
- Zurowski W., Kasperzyk B. Effect of reintroduction of European beaver in lowland of the Vistula basin // Acta Theriologica. 1988. Vol. 33. № 24. P. 325–338.

# BEAVES (*CASTOR FIBER*) OF MORDOVSKIY RESERVE: POPULATION DEVELOPMENT HISTORY, MODERN STATE AND ITS FURTHER DEVELOPMENT PROSPECT

© 2015 Zavyalov N.A.<sup>1</sup>, Artaev O.N.<sup>2</sup>, Potapov S.K.<sup>2</sup>, Petrosyan V.G.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> State Nature Reserve “Rdeiskiy”,  
175270, Novgorod oblast, the city of Holm, Chelpanova str., [zavyalov\\_n@mail.ru](mailto:zavyalov_n@mail.ru)

<sup>2</sup> State Nature Reserve “Mordovskiy”,  
431230 Mordovia Republic, Temnikovskiy region, Pushta settlement

<sup>3</sup> A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS,  
119071, Moscow, Leninskiy, [petrosyan@sevin.ru](mailto:petrosyan@sevin.ru)

The results of long-term number dynamic analysis of European beaver (*Castor fiber*) and its settlements in the Pushta River basin and flood-plain lakes of the Moksha in the south-western part of Mordovskiy Reserve within the period of 1940–2013 are presented. It is shown that 73 years after beavers' reintroduction, the number of their settlements and animals themselves have stabilized in the range of 20 to 29 settlements with 65 to 96 individuals, respectively. Carried out complex analysis of nature conditions, climate, hydrologic net, predator and disease influence, spatial distribution of settlements, sizes of occupied areas, dam number in settlements, foraging peculiarities, food resource stock and also math proceeding of the data with the help of classic models of population dynamics (Maltus, Biverton-Hault and Ricker) and a model of time-series allow to suggest that the dynamics is characterized by a climax stage under fluctuation at a low number level. Hypothetical and theoretical qualitative model on long-term beaver population number dynamics for various rates of food resource restoration is discussed. In the frames of the model we show that population number dynamics on the territories of Berezinskiy, Okskiy reserves and National Park ‘Alleheini’ is inherent for high rates of food resource reconstitution (the first type of dynamics), and that of other populations living on the territory of Laplandskiy, Il'menskiy, Pechoro-Ilychskiy and Mordovskiy reserves – for the low rates of food resources reconstitution (the second type of dynamics). It is stated that further development of population in Mordovskiy Reserve will be mainly dependent on functional (the rates of food restoration in abandoned ecotopes, the scales and rates of black alder forest development in abandoned beavers' settlements) and occasional (frosty winters, winter floods and summer droughts) factors, influencing the dynamics of beaver population in the reserve.

**Key words:** reintroduction, European beaver, number, settlements, math and hypothetic model, forecast.



# ПАРАЗИТОФАУНА РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* DYBOWSKI, 1877 (OSTEICHTHYES: ODONTOBUTIDAE) В НЕКОТОРЫХ ВОДОЁМАХ КИЕВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2015 Заиченко Н.В.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев, Украина;  
[zaichenko\\_natali@ukr.net](mailto:zaichenko_natali@ukr.net)

Поступила в редакцию 3.10.2014

Исследована паразитофауна ротана в трёх водоёмах Киевской области. Обнаружено 16 видов и неопределённых до вида форм паразитов, один из которых (*Gyrodactylus perccotti*) – представитель паразитофауны ротана из нативного ареала, специфичный для этого вида. Во всех исследованных водоёмах доминировали инфузории рода *Trichodina*, максимум заражения которыми в некоторых водоёмах достигал 100% и до 1.5 тыс. экз./орг. Большинство представленных видов паразитов – широко распространены в водоёмах Европы и Азии, без узкой гостальной специфичности.

**Ключевые слова:** *Perccottus glenii*, приобретённый ареал, паразитофауна.

## Введение

Нативный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 расположен в бассейне р. Амур и некоторых других рек на Дальнем Востоке Российской Федерации, в северо-восточном Китае и на севере Северной Кореи. Первые интродукции ротана в водоёмы западных районов Евразии датируются 1916 г. [Решетников, 2009]. Повышение темпов вселения и распространения этого вида, спровоцированное масштабными мероприятиями в середине прошлого столетия по акклиматизации ценных пород рыб дальневосточного фаунистического комплекса, отмечено с середины 1950-х гг. Вследствие перевозок посадочного рыбоматериала ценных пород рыб (белый амур, толстолобики, амурский сазан) и последующего саморасселения в пределах водных бассейнов, в результате вторичных (местных) перевозок материала, а также действий любителей-аквариумистов, ротан на сегодняшний день занимает обширный ареал, охватывающий значительную

часть территории Украины, Беларуси, РФ, Польши и др. [Решетников, 2009]. Впервые на территории Украины ротан обнаружен в 1967 г. в западных водоёмах страны. Уже с конца 1990-х всё чаще появляются заметки о нахождении больших популяций рыб этого вида в различных водных объектах (бассейны рек Днепр, Днестр, Южный Буг, Дунай) [Kvach, 2012; Reshetnikov, 2013]. На территории Киевской области Украины он впервые зарегистрирован в 2002 г. [Сабодаш и др., 2002]. Ротан характеризуется высокой экологической пластичностью, низкими требованиями к чистоте и кислородному режиму водоёма, выдерживает промерзание водоёмов и временную засуху, способен питаться различными кормовыми объектами. Особенности биологии позволяют ему населять водоёмы, недоступные для большинства местных видов рыб. Присутствие в водоёмах этого достаточно прожорливого хищника ведёт к сокращению видового разнообразия макробеспозвоночных,



моллюсков, рыб и амфибий [Reshetnikov, 2009]. Ещё одним негативным последствием вселения ротана может быть привнесение новых видов паразитов, а также ухудшение эпизоотической обстановки в водоёмах. Целью настоящего исследования является расширение знаний о видовом составе паразитов ротана на территории Украины.

### Материалы и методы

Материал для работы собран методом частичного паразитологического вскрытия ротанов из некоторых водоёмов, расположенных на территории Киевской области Украины. Работы проведены в период с 2013 по 2014 г. Всего было обследовано 278 экземпляров рыб этого вида с длиной тела от 30 до 115 мм (приведена промысловая длина рыб) [Быховская-Павловская, 1982].

#### Водные объекты

Старица р. Десна (возле посёлка Новосёлки). Правобережный пойменный водоём р. Десна. Ихтиофауна представлена 20 видами рыб. Водоём испытывает незначительную антропогенную нагрузку. Экологическое состояние характеризуется как «хорошее». Площадь водного зеркала – 1.2 га, глубина – 1–3 м. Координаты водоёма 50°36'47" N и 30°38'13" E. Исследовано 83 экземпляра ротана.

Озеро Вербное (в г. Киеве). Относительно молодой водоём, создан вследствие карьерного гидронамыва в 1960-х гг. Ихтиофауну составляют 12 видов рыб, среди которых доминируют карась серебрястый и ротан. Координаты водоёма 50°29'24" N и 30°31'0" E. Среди исследованных водоёмов, оз. Вербное (расположено в черте города) испытывает наибольшие антропогенную и рекреационную нагрузки. По экологическому состоянию данный водоём можно охарактеризовать как наиболее неблагоприятный [Сытник, 2005]. Исследовано 83 экземпляра ротана.

Озеро Шапарня. Расположено на территории Национального природного парка «Голосеевский», в бассейне р. Днепр. Площадь водного зеркала около 6 га, озеро заболочено, сильно заросшее высшей водной растительностью. Ихтиофауна представлена 14 видами, наиболее массовые – ротан и серебрястый карась. Находясь на территории садово-дачного кооператива, озеро в последнее время испытывает существенную антропогенную нагрузку (выступая местом захоронения строительных отходов и коммунальных стоков) [Афанасьев, 1996]. Координаты водоёма 50°16'46" N и 30°33'48" E. Исследовано 112 экземпляров ротана.

Инфузории (триходини) изучены по постоянным препаратам, импрегнированным серебром [Klein, 1958]; моногенеи – по глицерин-желатиновым препаратам; цестоды и трематоды – по постоянным препаратам, окрашенным уксуснокислым кармином; нематоды и скребни – по глицериновым препаратам [Определитель..., 1984, 1985, 1987].

### Результаты и обсуждение

В исследованных водоёмах у ротана всего обнаружено 16 видов и неопределённых до вида форм паразитов, принадлежащих к классам Peritricha – 5 видов (*Trichodina cobitis* Lom, 1960, *T. rostrata* Kulemina, 1968, *T. nigra* Lom, 1960, *T. pediculus* Ehrenberg, 1838, *T. mutabilis* Kazubski et Migala, 1968), Monogenea – 1 вид (*Gyrodactylus perccotti* Ergens et Yukhimenko, 1973), Cestoda – 2 вида (*Proteocephalus percae* Müller, 1780, *Paradilepis scolecina* Rudolphi, 1819), Nematoda – 2 вида (*Spiroxys contortus* Rudolphi, 1819, *Raphidascaris acus* Bloch, 1779), Trematoda – 4 вида (*Diplostomum spathaceum* Rudolphi, 1819, *Opisthoglyphe ranae* Froelich, 1791, *Echinochasmus coaxatus* Dietz, 1909, *Echinostomatidae* gen.sp. Dietz, 1909), Acanthocephala – 1 вид (*Acanthocephalus lucii* Müller, 1776), Bivalvia – 1 вид

**Таблица.** Заражённость ротана паразитами в обследованных водоёмах Киевской области

	Исследованный водоём					
	оз. Шапарня		оз. Вербное		старица р. Десна	
	ЭИ,%	ИИ	ЭИ,%	ИИ	ЭИ,%	ИИ
<i>Trichodina*</i>	100(0)**	424.3(27.9)	68.7(0.04)	75.8(12.2)	89.1(0.02)	115(6.1)
<i>Gyrodactylus perccotti</i>	1.8(0.01)	1.0(0.06)	–	–	–	–
<i>Proteocephalus percae</i>	3.57(0.01)	1(0)	–	–	–	–
<i>Paradilepis scolecina</i>	0.89( менее 0.01)	1(0)	–	–	–	–
<i>Spiroxyx contortus</i>	4.46(0.02)	1(0)	–	–	2.4(0.01)	1(0)
<i>Raphidascaris acus</i>	–	–	2.4(0.09)	1(0)	–	–
<i>Echinostomatidae gen.sp</i>	–	–	1.2(0.09)	1.5(0.06)	1.2(0.01)	3(0.3)
<i>Echinochasmus coaxatus</i>	–	–	–	–	1.2(менее 0.01)	1(0)
<i>Diplostomum spathaceum</i>	–	–	12.0(0.08)	1(0)	2.4(0.02)	1(0)
<i>Opisthoglyphe ranae</i>	1.78(0.01)	1.5(0.06)	–	–	9.6(0.03)	2.1(0.1)
<i>Acanthocephalus lucii</i>	–	–	–	–	1.2(менее 0.01)	1(0)
<i>Unionidae gen.sp.</i>	–	–	–	–	2.4(0.01)	3(0.1)

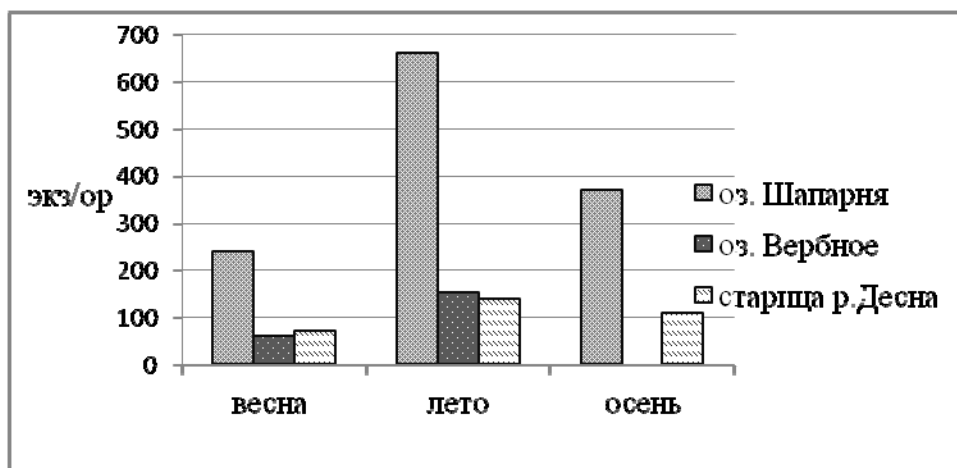
Примечание: ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии; \* – указано значение экстенсивности и интенсивности инвазии для всех выявленных видов инфузорий рода *Trichodina*; в скобках приведены значения математической ошибки; \*\* – нулевое значение математической ошибки ЭИ инфузориями рода *Trichodina* обусловлено тем, что все исследованные рыбы из оз. Шапарня на 100% были заражены указанными паразитами на протяжении всех периодов исследования; нулевое значение ошибки ИИ получено если ИИ паразитом составляла 1 экз./орг.

(*Unionidae* gen.sp.). Видовой состав паразитов в каждом из исследованных водоёмов различен (табл.).

В условиях нативного ареала у ротана отмечено более 60 видов паразитов [Соколов, Фролов 2012]. При этом около 10% видов – узкоспецифичные, отмечены только для ротана. Паразитофауна ротана в условиях приобретённого ареала может включать почти 100 видов паразитов [Sokolov et al., 2014], что свидетельствует о большом потенциале ротана выступать в качестве хозяина разных групп паразитических организмов. Фауна паразитов ротана в водоёмах Киевской области представлена в основном видами с широкой гостальной специфичностью, которые способны заражать большое количество хозяев.

Обнаруженные инфузории рода *Trichodina* – виды, способные заражать

большой круг хозяев, широко распространены в бассейне Днепра, кроме того, их неоднократно отмечали у ротана из различных водоёмов приобретённого ареала. Локализуются инфузории преимущественно на жабрах, плавниках и поверхности тела, но наиболее интенсивно заражают всё-таки жабры. У ротана из оз. Шапарня обнаружены *T. rostrata*, *T. nigra* и *T. pediculus*, при этом доминирующим видом выступает – *T. rostrata*, суммарная численность *T. nigra* и *T. pediculus* не превышала 15% всех обнаруженных инфузорий. Инфузории ротана из старицы р. Десна представлены четырьмя видами – *T. cobitis*, *T. mutabilis*, *T. nigra* и *T. pediculus*. При этом *T. cobitis* и *T. nigra* встречаются практически с одинаковой частотой, а интенсивность инвазии *T. mutabilis* и *T. pediculus* не более 15%. На оз. Вербном у ротана



**Рис.** Сезонная динамика интенсивности заражения ротана инфузориями рода *Trichodina* в исследованных водных объектах

обнаружены только *T. nigra* и *T. pediculus*, с 80% доминированием *T. nigra*. *Trichodina cobitis* характеризуется наибольшей специфичностью, и чаще всего отмечается у щиповок и вьюнов, заражение же ротана можно объяснить приуроченностью рыбы к мелководьям с обильными зарослями высшей водной растительности, к подобным условиям тяготеют и щиповка с вьюном. Подобные условия стали достаточными для заражения ротана инфузорией *T. cobitis*.

Наблюдалась определённая сезонная динамика интенсивности заражения инфузориями ротана. Во всех исследованных водных объектах наибольшие показатели заражения характерны для летнего периода, спад наблюдается в весенне-осенний периоды. Это вполне закономерно, и объясняется тем, что представленные виды инфузорий довольно термофильны и дают максимум численности в более тёплый период (рис.).

Интерес представляет обнаруженная на жабрах моногенея *Gyrodactylus perccotti* – специфичный вид паразитов, отмеченный у ротана в условиях нативного ареала. Ввиду простого жизненного цикла, бесполого размножения непосредственно на теле хозяина, живорождения – появление *G. perccotti* в водоёмах, освоенных ротаном, довольно закономерно.

Цестода *Proteocephalus percae*, характеризуется значительным ареалом, заражает, преимущественно хищные виды рыб (окунь, судак, щука), заражение происходит путём поедания инфицированного паразитом циклопа (промежуточного хозяина цестоды). Ввиду того, что ротан остаётся плотоядным на протяжении всей жизни (переходя с питания зоопланктоном, на водных насекомых, моллюсков и рыб) – высока вероятность его заражения паразитами, характерными для хищных видов рыб. То же касается и *Paradilepis scolecina* – паразита карповых рыб с широким ареалом, окончательным хозяином выступают птицы с участием двух промежуточных – планктонных копепод и рыб.

Обнаруженные нематоды *Spiroxys contortus* и *Raphidascaris acus* попадают в тело рыбы перорально, с заражёнными циклопами и водными беспозвоночными. У ротана *S. contortus* встречается в личиночной форме III стадии, использует организм различных видов рыб в качестве паратенических хозяев, локализуется преимущественно в кишечнике и печени. *R. acus* локализовался в кишечнике. Оба вида встречались единично.

Для метацеркарий трематод *Echinostomatidae* gen.sp, *Echinochasmus coxatus*, *Diplostomum spathaceum*, *Opisthophleps ranae* ротан служит одним из многих возможных вторых

промежуточных хозяев. Мариты этих видов трематод являются паразитами птиц и амфибий. *D. spathaceum* – вид-генералист, характеризуется огромным ареалом и широким кругом хозяев. Как правило, мариты *O. ranae* паразитируют у головастика бесхвостых амфибий. Однако в старице р. Десна создаются условия для заражения ротана *O. ranae* (высокая плотность популяции прудовика – промежуточного хозяина *O. ranae*, обитающего на мелководьях, сильно заросших высшей водной растительностью). В летний период исследований регистрировалось заражение 9.6% исследованных рыб.

Единичная находка *Acanthocephalus lucii* объясняется высоким обилием водяных беспозвоночных, среди которых часто встречаются равноногие раки (в том числе и водяные ослики), которые могут выступать в качестве промежуточных хозяев для акантоцефалид. Присутствие в составе паразитофауны ротана глохийд двустворчатых моллюсков рода *Unio* также обусловлено рядом сопутствующих факторов (высокая плотность популяции моллюсков и сосредоточение ротана на мелководье).

Наиболее бедно паразитофауна ротана представлена в оз. Вербном, и включает 5 видов и неопределённых до вида форм паразитов (*T. nigra*, *T. pediculus*, *R. acus*, *Echinostomatidae* gen.sp, *D. spathaceum*). Не удовлетворительное, ухудшающееся экологическое состояние водоёма, бедная ихтиофауна (донор паразитов для ротана), по-видимому, обуславливают низкое разнообразие паразитов ротана.

Наиболее богато паразитофауна ротана представлена в старице р. Десна и составляет 11 видов (см. табл.). На наш взгляд, это может объясняться рядом причин. Во-первых, насыщенность паразитофауны напрямую зависит от количества и видовой представленности циркулирующих в водоёме паразитических организмов. В случае исследуемого водоёма следует отметить, что наличие связи с р. Десна

(ежегодно, во время весеннего паводка) обеспечивает пополнение гидробионтов с сопутствующими паразитическими организмами. Во-вторых, учитывая экологически благоприятные обстоятельства, в водоёме обильно развиваются разнообразные таксономические группы водных животных. Всё это способствует обогащению паразитофауны ротана через разнообразные трофические связи (спектр питания – от зоопланктона на ранних этапах развития, до хищничества, включая каннибализм при достижении определённых размеров). Кроме того, в малопроточном водоёме отсутствует сильное течение, что способствует заражению паразитами, проникающими в тело хозяина через покровы (*D. spathaceum*, *O. ranae*, *Echinostomatidae* gen.sp, *E. coxatus*).

Промежуточное положение по разнообразию паразитов занимает оз. Шапарня, где фауна паразитов ротана представлена 8 видами. Следует отметить, что для ротана из этого водоёма характерны наивысшие среди исследованных водоёмов показатели заражения инфузориями. В летние периоды, интенсивность заражения ресничными симбионтами достигала почти 1500 экз./орг, а экстенсивность инвазии во все исследуемые периоды составляла 100%.

### Заключение

При обследовании 278 экземпляров ротана из 3 водных объектов Киевской области, было обнаружено 16 видов и неопределённых до вида форм паразитов: эктопаразитические простейшие, моногенетические сосальщики, метацеркарии трематод, нематоды, цестоды, акантоцефалиды и глохийды беззубок. Обнаружен дальневосточный специфичный для ротана вид – *G. perccotti*. Другие отмеченные у ротана виды паразитов относятся к широко распространённым. Около 40% обнаруженных паразитов попадают в организм хозяина алиментарным путём, большая же часть

выявленных видов паразитов проникают через покровы тела. Таксономическое разнообразие паразитофауны ротана в условиях водоёмов Киевской области свидетельствует о том, что ротан включился в аборигенные паразитарные системы. В дальнейшем можно ожидать образования новых паразитических связей, что будет указывать на большую степень интеграции ротана в экосистемы новых освоенных водоёмов.

#### Благодарности

Автор благодарен С.Г. Соколову (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва) и А.Я. Мошу (Институт зоологии Академии наук Молдовы, г. Кишинев) за помощь в определении некоторых видов паразитов.

#### Литература

Афанасьев С.А. Характеристика гидробиологического состояния разнотипных водоёмов города Киева // Вестник экологии, 1996. №1, 2. С. 112–118.

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1982. С. 204–207.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1: Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. 428 с. (Определитель по фауне СССР, изд. Зоол. ин-м АН СССР; вып. 140).

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2: Паразитические многоклеточные (Первая часть). Л.: Наука, 1985. 425 с. (Определитель по фауне СССР, изд. Зоол. ин-м АН СССР; вып. 143).

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3: Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука, 1987. 538 с. (Определитель по фауне СССР, изд. Зоол. ин-м АН СССР; вып. 149).

Решетников А.Н. Современный ареал рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. 2009. Т. 1. № 1. С. 17–27.

Сабодаш В.М., Ткаченко В.А., Цыба А.А. Обнаружена популяция ротана *Perccottus glenii* (Pisces, Odontobutidae) в водоёмах Киевской области // Вестник зоологии. 2002. 36(2). С. 90–98.

Соколов С.Г., Фролов Е.В. Разнообразие паразитов ротана *Perccottus glenii*, (Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала // Зоологический журнал. 2012. 91(1). С. 17–29.

Сытник Ю.М. Эколого-токсикологическое состояние некоторых водоёмов городской зоны Киева // Рыб. хоз-во. 2005. Т. 64. С. 154–160.

Klein B.M. The dry silver method and its proper use // Journal Protozoology. 1958. № 5. P. 99–103.

Kvach Y. First record of the Chinese sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 in the Ukrainian part of the Danube delta. 2012. Vol. 1. P. 25–28.

Reshetnikov A.N. Distribution of the fish rotan (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in the Irthysh river basin and analysis of possible consequences for environment and people / A.N. Reshetnikov, E.A. Chibilev // Contemporary problems of ecology. 2009. Vol. 2. № 3. P. 224–228.

Reshetnikov A.N. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian center of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // Aquatic Invasions. 2013. 8(2). P. 193–206.

Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N. A checklist of parasites in non-native populations of rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) // Journal of applied ichthyology. 2014. Vol. 30. № 3. P. 1–23.

**PARASITE FAUNA OF ROTAN *PERCCOTTUS GLENII*  
DYBOWSKI, 1877 (OSTEICHTHYES:  
ODONTOBUTIDAE) IN SOME WATERBODIES  
OF KIEV REGION**

© 2015 Zaichenko N.V.

Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine, Kiev, Ukraine;  
e-mail: [zaichenko\\_natali@ukr.net](mailto:zaichenko_natali@ukr.net)

The parasite fauna of rotan was studied in 3 waterbodies of Kiev Region. Sixteen parasite species and unidentified to a species forms were recorded. The monogenean parasite *Gyrodactylus perccotti* from the native range is specific to this fish species. In all studied waterbodies the representatives of a ciliate genus of *Trichodina* predominated, which infection maximum reached 100% and up to 1500 specimens per host in some cases. Most of detected species are widely distributed in the waterbodies of Europe and Asia and have low host specificity.

**Key words:** *Perccottus glenii*, non-native range, parasite fauna.

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ НОВЫХ ВИДОВ РЫБ ПО СУДОХОДНЫМ ВОДНЫМ ПУТЯМ В ВОДОЁМАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2015 Коновалов А.Ф.<sup>1</sup>, Борисов М.Я.<sup>1</sup>, Болотова Н.Л.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Вологодская лаборатория – филиал ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озёрного и речного рыбного хозяйства»,

Вологда 160012, [Alexander-Konovалov@yandex.ru](mailto:Alexander-Konovалov@yandex.ru)

<sup>2</sup> ФГБОУ ВПО «Вологодский государственный университет»,

Вологда 160000, [bolotova@vologda.ru](mailto:bolotova@vologda.ru)

Поступила в редакцию 7.02.2014

В статье обобщены сведения о распространении новых видов рыб по водным системам в водоёмах Вологодской области. Оценивается роль Волго-Балтийского водного пути и Северо-Двинской системы в расселении рыб в бассейнах Каспийского, Белого и Балтийского морей. Проанализированы материалы по распространению рыб через водные системы в пределах водосборных бассейнов трёх морей, а также через границы между ними.

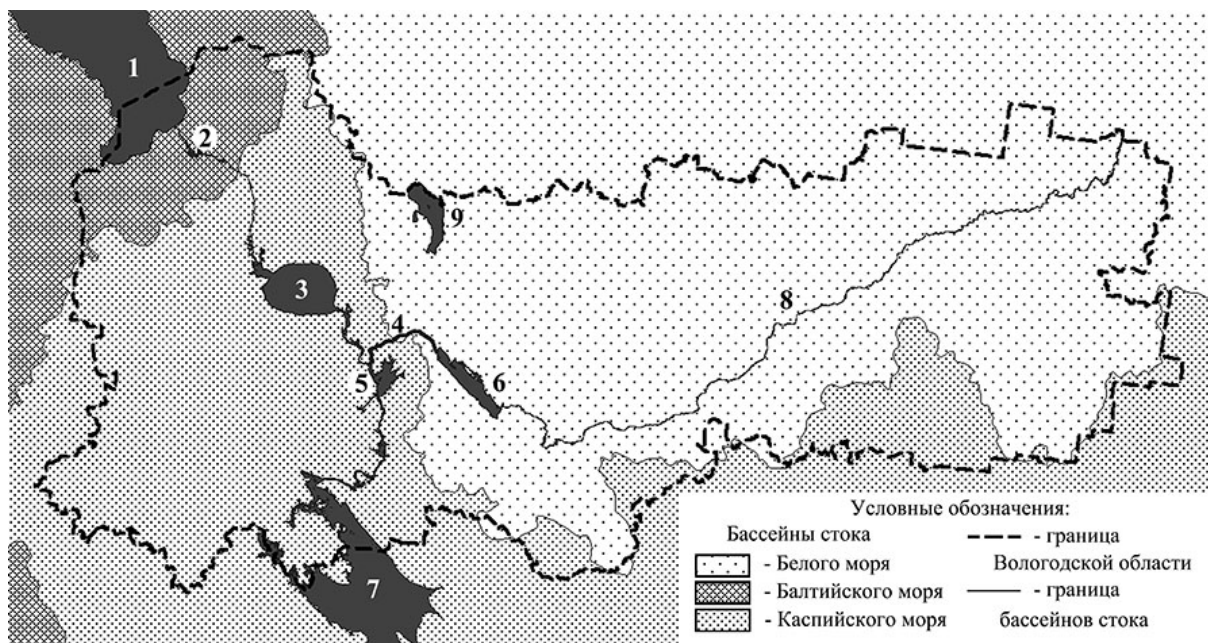
**Ключевые слова:** распространение рыб, рыбы-вселенцы, водные пути, водосборные бассейны, Вологодская область.

## Введение

Распространение чужеродных видов по каналам водных систем в последние десятилетия становится одной из наиболее актуальных проблем экологии пресноводных водоёмов [Биологические инвазии..., 2004; Слынько и др., 2010]. Причём важнейшую роль в расселении рыб за пределы естественного ареала играют судоходные водные пути, соединившие ранее изолированные водные бассейны. В этом плане особый интерес для изучения закономерностей биологических инвазий представляет территория Вологодской области, имеющая благоприятные условия для миграции водных организмов. К ним относятся густая гидрографическая сеть, значительная протяжённость рек, а также расположение региона на водоразделе Белого, Балтийского и Каспийского морей.

Несмотря на высокую актуальность региональных исследований адвентивной фауны, рыбы-вселенцы в водоёмах Вологодской области оставались малоизученными. Первая

попытка обобщения сведений о новых для региона видах рыб была осуществлена в 2005 г. [Болотова и др., 2005]. Впоследствии рассматривались отдельные вопросы формирования популяций рыб-вселенцев за пределами естественных ареалов в водоёмах Вологодской области, изучалось влияние природных и антропогенных факторов на их становление [Болотова, Шабун, 2007; Болотова и др., 2010; Болотова, 2012]. В то же время исследования последних лет позволили расширить существующие представления о распространении новых видов рыб. Ключевую роль в их расселении сыграли каналы Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем, соединившие прежде изолированные водные бассейны, что обеспечило возможность свободной миграции рыб между ними. Поэтому в настоящей статье результаты распространения новых видов рыб проанализированы с учётом границ водосборных бассейнов Белого, Балтийского и Каспийского морей. Целью настоящей работы



**Рис. 1.** Бассейны морей на территории Вологодской области: 1 – Онежское оз.; 2 – Вытегорское, Белоусовское и Новинкинское водохранилища; 3 – Белое оз.; 4 – Северо-Двинский канал; 5 – Шекснинское водохранилище; 6 – Кубенское оз.; 7 – Рыбинское водохранилище; 8 – р. Сухона; 9 – оз. Воже.

является обобщение собственных и литературных материалов по распространению новых для водоёмов региона видов рыб через судосходные водные пути в пределах границ Вологодской области.

### Материал и методика

При подготовке работы использовались фондовые материалы Вологодской лаборатории ФГБНУ «ГосНИОРХ» за период с 1970-х гг. по настоящее время. Анализировались литературные источники и рыбопромысловая статистика (с 1930-х гг.) на водных объектах Вологодской области. Кроме того, обобщались результаты многолетних ихтиологических исследований авторов, включая анализ исследовательского лова частиковым и мальковым тралями, ставными и плавными сетями с разным шагом ячеи, мальковым неводом и мальковой волокушей. Исследования проводились на крупных озёрах Белом и Кубенском, а также на Шекснинском, Новинкинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах, реках и малых озёрах бассейнов Каспийского,

Белого и Балтийского морей. Для оценки количественных показателей популяций рыб-вселенцев в водных объектах балтийского бассейна в 2009–2013 гг. анализировались уловы ставными сетями с шагом ячеи от 20 до 60 мм, а также мальковым неводом, притонения которым осуществлялись в прибрежных участках.

### Результаты

По территории Вологодской области проходит водораздел Каспийского, Белого и Балтийского морей (рис. 1), совпадающий с границей естественного ареала многих видов рыб. Густая гидрологическая сеть региона была одной из причин прокладки транспортных водных путей, начиная с древних волоков и каналов до создания крупных водных систем. Эти работы нарушили географические барьеры между водосборными бассейнами трёх морей, пересекающимися на территории региона. Объединение водных бассейнов создало предпосылки для возникновения инвазионных коридоров и стало одним из основных факторов,



изменивших ареалы некоторых видов рыб в последние десятилетия.

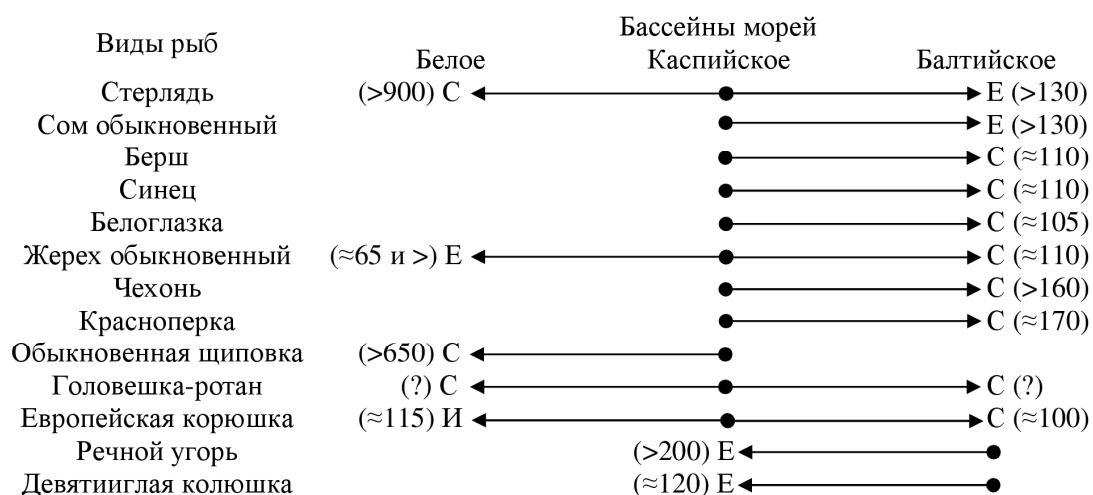
Через территорию Вологодской области проходят две крупные связанные между собой транспортные системы – Волго-Балтийский водный путь и Северо-Двинская система. Основная цель создания этих водных систем заключалась в объединении бассейнов трёх морей для развития судоходства. Волго-Балтийский путь соединяет Волгу с Балтийским морем системой каналов, рек и озёр, которые в пределах Вологодской области объединяют Рыбинское водохранилище и Онежское оз. через Шекснинское водохранилище и оз. Белое (рис. 1). Современные особенности Волго-Балтийский путь окончательно приобрёл в 1964 г. после реконструкции существовавшей с XIX в. Мариинской водной системы. Северо-Двинская водная система была построена в первой половине XIX в. для соединения Мариинской системы с Белым морем. В пределах Вологодской области это гидросооружение представлено Северо-Двинским каналом, соединяющим реки Шексну и Северную Двину через Кубенское оз. и р. Сухону (рис. 1).

В составе ихтиофауны Вологодской области зарегистрировано более 60 видов костных рыб. Из них примерно четверть видов в течение нескольких десятилетий расширяют свой ареал, как в границах региона, так и за его пределами. Для подавляющего большинства этих видов рыб решающую роль в расселении за пределы ареала сыграли водные пути, соединившие водосборы. К ним относятся следующие виды: стерлядь *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758; речной угорь *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758); черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840); синец *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758); белоглазка *Abramis sapa* (Pallas, 1814); обыкновенный жерех *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758); белый амур *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844); обыкновенный карп *Cyprinus*

*carpio* Linnaeus, 1759; белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844); чехонь *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758); краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758); обыкновенная шиповка *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758; обыкновенный сом *Silurus glanis* Linnaeus, 1758; европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758); европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758); пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789); девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758); судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758); берш *Sander volgensis* (Gmelin, 1788); головешка-ротан *Percottus glenii* Dybowski, 1877. Из этих рыб только карп, пелядь, толстолобик, белый амур, ротан и судак появились в новых для них водных объектах в результате рыбоводных и акклиматизационных работ, после которых они начали расселяться по водным путям. Остальные виды начали формировать новые популяции за пределами ареала за счёт саморасселения по водным путям.

**Распространение новых видов рыб за пределы границ водосборных бассейнов Каспийского, Белого и Балтийского морей на территории Вологодской области**

В течение многих лет оставался дискуссионным вопрос о происхождении стерляди в бассейне Северной Двины. В частности, Г.В. Никольский [1943], обнаруживший стерлядь в бассейне оз. Воже по костным остаткам, датированным концом второго – началом третьего тысячелетия до н.э., считал этот вид аборигенным в северодвинском бассейне. При этом он ссылаясь на отсутствие литературных свидетельств, подтверждающих либо опровергающих проникновение стерляди в бассейн Северной Двины из Волги по каналам, построенным в 1822 и 1828 гг. Однако, в «Вологодских губернских ведомостях» вышла заметка Е. Кичина [1847], в которой он изложил последовательность распространения стерляди в первой половине XIX в. в



**Рис. 2.** Распространение рыб по каналам водных путей через границы бассейнов Белого, Каспийского и Балтийского морей на территории Вологодской области: И – в настоящее время вид исчез в водоёме-реципиенте; Е – представители вида встречаются единично; С – вид сформировал самовоспроизводящиеся популяции. В скобках указано примерное расстояние от вероятного ближайшего центра расселения, км.

северодвинском бассейне. По свидетельству этого автора, стерлядь из притоков р. Камы через каналы Северо-Екатерининской системы сначала проникла в р. Вычегду, а затем поднялась вверх по течению в реки Северную Двину и Сухону, преодолев свыше 900 км. В последних обобщающих работах также говорится о распространении стерляди в бассейн Северной Двины по каналам в начале XIX столетия [Атлас пресноводных рыб..., 2003; Рыбы в заповедниках..., 2010]. Таким образом, стерлядь, по-видимому, стала одним из первых видов рыб, которые в результате саморасселения появились в водных объектах, расположенных на территории современной Вологодской области (рис. 2).

После постройки Северо-Двинского канала шекнинская стерлядь также могла распространяться в р. Сухону через Кубенское оз. Подтверждением этого является регистрация стерляди вплоть до 1941 г. в составе ихтиофауны Кубенского оз. [Данилевский, 1862; Дулькин, 1941]. Во второй половине XIX в. в бассейнах рек Сухоны и Северной Двины стерлядь

сформировала популяции и стала важным промысловым объектом. Однако в XX в. её численность постепенно снижалась вследствие ухудшения условий обитания и воспроизводства, чрезмерного вылова при интенсивной многофакторной антропогенной нагрузке, включая последствия лесосплава, судоходства, загрязнения. В настоящее время популяция сухонской стерляди находится под угрозой исчезновения и внесена в Красную книгу Вологодской области [Красная книга..., 2010].

Практически одновременно стерлядь распространялась из водоёмов Верхней Волги в балтийский бассейн в связи с постройкой в XIX в. Мариинской водной системы (рис. 2). Вплоть до начала XX в. стерлядь регулярно встречалась в оз. Белом [Кучин, 1902], откуда по р. Ковже она могла подниматься в бассейн р. Вытегры и далее в Онежское оз. По альтернативной точке зрения стерлядь попала в Онежское оз. в XIX в. с многочисленных живорыбных судов, перевозивших рыбу в Петрозаводск и Санкт-Петербург [Кесслер, 1868; Данилевский, 1875; Пушкарёв, 1900].

По свидетельству Н.Н. Пушкарёва [1900], в Онежском оз. и его бассейне численность стерляди была довольно высокой вдоль юго-восточного побережья в пределах границ современной Вологодской области. Так, во второй половине XIX в. стерлядь в основном вылавливали в озере, а также в устьях рек Вытегра, Мегра и Ошта. В настоящее время в онежском бассейне этот вид также редок и включён в Красную книгу Карелии [Красная книга..., 2007].

Происхождение популяций **обыкновенного сома** в бассейне Онежского оз. в литературе трактуется также неоднозначно. Так, по мнению ряда авторов в Онежском оз. сом является аборигенным видом [Берг, 1949; Рыбы в заповедниках..., 2010]. Однако исследователи ихтиофауны Онежского оз. второй половины XIX в. считали, что сом, как и стерлядь, попал в водоём с перевозивших рыбу судов [Кесслер, 1868; Данилевский, 1875; Пушкарёв, 1900]. Определённую роль в проникновении сома из верхневолжского бассейна в Онежское оз. также могли сыграть и каналы Мариинской водной системы. Недостатком последнего предположения является отсутствие сома в составе ихтиофауны Белого оз. в XIX в., по данным наиболее авторитетных исследователей водоёма в рассматриваемый период [Данилевский, 1875; Кучин, 1902]. По нашим сведениям, в последние годы крупный сом единично встречается в уловах рыболовов-любителей в Новинкинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах. По-видимому, отдельные особи данного вида распространяются в эти водохранилища из бассейна Верхней Волги через Шекснинское водохранилище и Белое оз.

По Мариинской водной системе в бассейне р. Вытегры, впадающей в Онежское оз., также распространились представители понтотанского комплекса: **берш, синец, белоглазка, жерех, чехонь и краснопёрка**,

обитавшие на северной границе естественного ареала в р. Шексне, Белом оз. и его притоках (рис. 2). В настоящее время все эти виды рыб постоянно регистрируются в составе научно-исследовательских уловов в Новинкинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах [Борисов и др., 2013]. Кроме того, чехонь и краснопёрка также появились в водоёмах, непосредственно связанных с Онежским оз. (озёра Мегрское, Тудозеро и др.), а краснопёрка также проникла в р. Андому и её притоки (р. Ялега). При расселении по водным объектам Волго-Балтийской системы эти виды преодолели от устья р. Ковжи более 100 км. Необходимо отметить, что популяции белоглазки, чехони и краснопёрки во всех водохранилищах имеют достаточно высокие количественные показатели. Так, доля белоглазки по численности в исследовательских уловах ставными сетями варьировала от 4 до 22%, а по биомассе – от 3 до 17%. Доля чехони в сетных уловах в водохранилищах на р. Вытегре, а также в оз. Кедринском колебалась от 1 до 10% по численности и в пределах 2–11% по биомассе. Краснопёрка в уловах ставными сетями в Вытегорском водохранилище достигала 13% по численности и 12% по биомассе. В оз. Тудозеро и в р. Ялега уловы данного вида мальковым неводом составляли 20–60% по биомассе от общего вылова. Берш, жерех и синец в рассматриваемых водохранилищах, очевидно, имеют меньшую численность. Например, доля берша и жереха в уловах ставными сетями по численности не превышала 4%, а по биомассе – 6%. Доля синца составляла около 1% по численности и порядка 5% по биомассе. В целом в водохранилищах северного склона Волго-Балтийского водного пути совокупная доля отмеченных рыб-вселенцев в исследовательских уловах 2009–2013 гг. составляла 17–25% по численности и 18–29% по биомассе от общего вылова.

В 1990-е гг. из Шекснинского водохранилища по Северо-Двинской водной системе в Кубенское оз. проник жерех, преодолев около 65 км, а затем спустился в бассейны рек Сухоны и Северной Двины (рис. 2). С начала 2000-х гг. вылов жереха в Кубенском оз. в отдельные годы достигает 30 кг. В Северной Двине к концу 1990-х гг. этот вид распространился вплоть до устьевых участков [Новосёлов, 2000]. Необходимо отметить, что жерех на северной границе естественного ареала в пределах Вологодской области обитает преимущественно в речных экосистемах. По-видимому, эта особенность благоприятствовала его расселению по водным путям, представляющим собой в основном трансформированные речные системы.

В 1960–1980-е гг. в бассейне Северной Двины (р. Вычегда) появились белоглазка и чехонь [Новосёлов, 2000; Бознак, 2003]. К настоящему времени белоглазка распространилась практически по всей Северной Двине вплоть до дельты. Однако чехонь в настоящее время в бассейне Вычегды уже не встречается [Захаров, Бознак, 2011]. По нашим материалам, в водных объектах Вологодской области в пределах бассейна Белого моря белоглазка обитает только в р. Малой Северной Двине, а чехонь в этом бассейне не обнаружена. Это подтверждает вероятность распространения данных видов в северодвинский бассейн через притоки Камы и Северо-Екатерининский канал [Бознак, 2003; Захаров, Бознак, 2011]. В то же время, нельзя полностью исключать и вероятность миграции указанных рыб по Северо-Двинской системе через Кубенское оз. и р. Сухону, в которых они не сформировали популяций. Подтверждением этого являются сообщения промысловиков о единичных случаях поимки чехони в Кубенском оз.

В 1930-е гг. отмечалось проникновение из р. Шексны в реки и

озёра, связанные с Северо-Двинским каналом, **обыкновенной щиповки** (рис. 2). Впоследствии этот вид широко распространился в бассейнах Кубенского оз. и Сухоны. Так, в 2000-е гг. в Вологодской области щиповка встречалась в уловах мальковым неводом и мальковой волокушей в реках Иткле, Сухоне, Вологде, Леже, Кипшеньге и некоторых других. За пределами региона щиповка проникла в Северную Двину, в бассейне которой также широко распространилась [Новосёлов, 2000; Бознак, 2003].

Судоходные водные пути, по-видимому, сыграли определённую роль в распространении экзотического инвазийного вида **головешки-ротана** (рис. 2). Появление данного вида в Вологодской области, вероятно, связано с его проникновением из более южных областей Европейской части России, где он широко расселяется после выпуска аквариумистами в естественные водоёмы [Яковлев, Слынько, Кияшко, 2001; Атлас пресноводных рыб..., 2003]. В Рыбинском водохранилище ротан был впервые пойман в 1994 г. в районе поселка Борок Вологодской области, куда он проник при саморасселении [Зеленецкий, 2006]. В конце 2000-х гг. на территории региона этот вид был отмечен нами в р. Нурме, принадлежащей к верхневолжскому бассейну, где данный вид также появился в результате самопроизвольного расселения. Существует вероятность распространения ротана через каналы Волго-Балтийской и Северо-Двинской систем в бассейнах Онежского оз. и р. Сухоны. Так, в 2000-е гг. были зарегистрированы случаи поимки данного вида в Онежском оз. [Атлас пресноводных рыб..., 2003; Рыбы в заповедниках..., 2010], а также в некоторых естественных водотоках города Вологды [Болотова и др., 2010]. В настоящее время ротан отмечен в прудах Грязовецкого района (г. Грязовец, ст. Бушуиха, д. Степурино), а также в многочисленных прудах города Вологды и его окрестностей. В этих

водоёмах он, по-видимому, появился в результате выпуска рыболовами и аквариумистами. Во всех этих искусственных водоёмах ротан является единственным представителем ихтиофауны и почти повсеместно имеет высокую численность.

Созданный в XIX в. Северо-Двинский канал, соединивший каспийский и беломорский бассейны, стал причиной распространения **европейской корюшки** (снетка) из оз. Белого в Кубенское оз. (рис. 2), преодолевшей расстояние около 115 км [Данилевский, 1862]. Подтверждением проникновения в Кубенское оз. снетка, который ранее отсутствовал в составе ихтиофауны, также служит работа А.П. Межакова [1856], которая стала первой серьёзной публикацией по ихтиофауне водоёма. Снеток сформировал в Кубенском оз. малочисленную популяцию, которая существовала вплоть до конца 1970-х гг. [Лебедев, 1977]. Причиной исчезновения популяции снетка в мелководном и хорошо прогреваемом водоёме стало ухудшение абиотических условий обитания, а также пресс вселённого в водоём судака [Болотова и др., 2010].

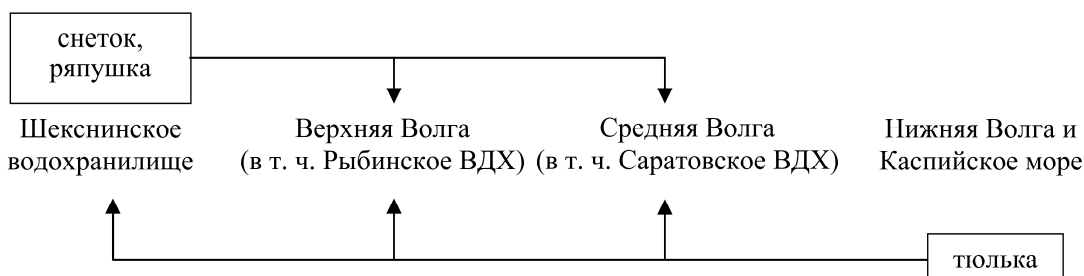
По Волго-Балтийской водной системе снеток из оз. Белого поднялся по р. Ковже в бассейн р. Вытегры (рис. 2). Расселение этой мелкой озёрной формы, вероятно, происходило в период весенней преднерестовой миграции рыб. В 1980–2010-е гг. снеток регулярно отмечался в составе исследовательских уловов в Новинкинском, Вытегорском и Белоусовском водохранилищах в летний период. В этих водных объектах снеток, по-видимому, сформировал стабильные самовоспроизводящиеся популяции, что подтверждается его довольно высокой долей в уловах мальковым неводом, составляющей порядка 6% по численности и 2% по биомассе. Кроме того, молодь снетка была наиболее массовым видом в период покатной миграции в 2013 г.

В конце 2000-х – начале 2010-х гг. в составе ихтиофауны Новинкинского,

Белоусовского и Вытегорского водохранилищ была обнаружена ряпушка. Доля этого вида в научно-исследовательских уловах мальковыми неводами составляла около 0.08% по численности и порядка 0.2% по биомассе, что свидетельствует о невысоких количественных показателях её популяции. Размерные характеристики ряпушки близки к таковым у популяций из озёр Белого и Ковжского, что позволяет предположить о её происхождении как мигранта из бассейна Белого оз. Однако, для решения вопроса о возникновении популяций ряпушки в бассейне р. Вытегры необходимы дополнительные исследования.

Из бассейна Балтийского моря по каналам Волго-Балтийской водной системы в водоёмы бассейна Верхней Волги мигрирует молодь **речного угря** (рис. 2). На территории Вологодской области угорь иногда встречается в уловах в речной части Шекснинского водохранилища. Очень редко представители данного вида отмечаются в уловах в Белом оз. Миграции угря по Волго-Балтийской водной системе подтверждаются его регулярными поимками в Вытегорском, Белоусовском и Новинкинском водохранилищах. На территории региона также известны единичные случаи добычи угря рыболовами в притоках Рыбинского водохранилища, включая бассейн р. Мологи. Периодически регистрируемые в водоёмах каспийского бассейна факты вылова угря, как вида совершающего протяжённые катадромные миграции, вероятно, имеют случайный характер.

Одним из примеров расширения ареала рыбами арктического комплекса служит **девятиглая колюшка**, которая, по-видимому, распространилась в бассейн оз. Белого из Онежского оз. через Волго-Балтийскую систему (рис. 2). Её немногочисленная популяция была обнаружена сотрудниками ИБВВ РАН в 1986 г. в устье р. Кемы [Яковлев, Слынько,



**Рис. 3.** Расселение некоторых видов рыб в водоёмах бассейна Каспийского моря.

Кияшко, 2001]. Подтверждением возможности распространения колюшки из балтийского бассейна в каспийский является обнаружение популяции данного вида в Вытегорском водохранилище. В частности, скопления колюшки были отмечены в 2013 г. в устьевой части небольших притоков водохранилища. Возможно, что через Волго-Балтийскую систему данный вид распространился в бассейне Волги более широко. В частности, имеются сведения о поимке особей колюшки в конце 1990-х гг. в реках Самарской и Ульяновской областей [Евланов, Козловский, Антонов, 1998], а в начале 2000-х гг. – в бассейне Куйбышевского водохранилища [Шакирова, 2007].

***Распространение рыб в пределах границ водосборных бассейнов Каспийского и Белого морей***

В первые же годы после заполнения Рыбинского водохранилища в 1940-х гг. в этот водоём по р. Шексне из Белого оз. спустились **европейская корюшка (снеток)** и **европейская ряпушка** (рис. 3) [Васильев, 1950]. В последующие десятилетия эти виды расселились вниз по Волге вплоть до Саратовского водохранилища [Коскова, 1977; Яковлев, Слынько, Кияшко, 2001; Атлас пресноводных рыб..., 2003]. По имеющимся сведениям, численность этих рыб в водохранилищах Верхней и Средней Волги практически никогда не была такой же высокой как в оз. Белом, а в последние десятилетия повсеместно сильно сокращается [Слынько, Кияшко, 2012].

Южные вселенцы в бассейне Каспийского моря в водных объектах Вологодской области представлены новыми популяциями **черноморско-каспийской тюльки** (рис. 3). Тюлька проникла в Рыбинское водохранилище через каскад волжских водохранилищ в первой половине 1990-х гг. [Яковлев, Слынько, Кияшко, 2001]. Уже в конце 1990-х – начале 2000-х гг. этот вид широко распространился по речной части Шекснинского водохранилища, однако не натурализовался там [Степанов, 2011; Слынько, Кияшко, 2012]. Нами тюлька регистрировалась в 2000-е гг. в питании крупного окуня, добытого в районе Сизьменского разлива водохранилища. В настоящее время этот вид единично встречается в Белом оз., однако популяцию, по всей видимости, также не сформировал. Подтверждением этого служит отсутствие тюльки в исследовательских уловах мелкоячейными орудиями лова (мальковый трал, мальковый невод), а также в питании хищных рыб по материалам ежегодных исследований.

В пределах каспийского бассейна в водных объектах Вологодской области высокую миграционную активность проявляет **обыкновенный карп**. В частности, начиная с 2000-х гг., карп регулярно регистрируется промысловой статистикой в составе уловов в речной части Шекснинского водохранилища и в оз. Белом. В отдельные годы вылов карпа в этих водных объектах составлял от 3 до 30 кг. В 2006 г. половозрелая самка карпа длиной 67 см и массой 8.3

кг была поймана нами в оз. Белом в ходе осенней траловой съёмки. В бассейн оз. Белого и в речную часть Шекснинского водохранилища карп мог попасть, распространяясь из связанных с ними малых озёр, где в 1990–2000-е гг. проводилась его акклиматизация. Кроме того, карп регулярно распространяется по р. Суде, попадая в неё с Кадуйского тепловодного рыбоводного хозяйства ОАО РТФ «Диана». Так, данный вид с конца 1980-х гг. периодически отмечается в уловах в бассейне р. Суды.

В последние годы в Шекснинском водохранилище рыбаками отмечаются единичные случаи поимки **осетровых рыб**, видовой состав которых неизвестен. Кроме того, по сведениям органов рыбоохраны г. Белозерска, в оз. Белом в 2000-е гг. был единично выловлен **толстолобик**, а в Шекснинском водохранилище – **белый амур**. Взрослая особь толстолобика была поймана промысловиками в Шекснинском водохранилище в подлёдный период 2013 г. По всей вероятности, данные теплолюбивые рыбы периодически появляются в водоёмах за счёт ската их молоди, а возможно и «бегства» взрослых особей из рыбоводного хозяйства ООО «РТФ «Диана».

В 1970–1990-е гг. из Лозко-Азатского рыбоводного хозяйства по р. Куность скатывалась **пелядь** в Белое оз., где единично встречалась в уловах [Водоватов, Серенко, 1981; Болотова, Зуянова, 1994]. Из Белого оз. пелядь расселялась по Волго-Балтийской системе, включая Шекснинское водохранилище, однако нигде не сформировала самовоспроизводящихся популяций. Последний зарегистрированный рыбопромысловой статистикой случай вылова пеляди отмечался в 2002 г. в речной части Шекснинского водохранилища.

В водных объектах бассейна Белого моря после успешных акклиматизационных мероприятий

начал активно расселяться **судак**, в том числе и по водным путям. Так, после акклиматизации в 1936 г. в Кубенском оз., судак спустился по Сухоне и проник в Северную Двину, где стал промысловым видом [Новосёлов, 2000; Козьмин, Шатова, 2001]. В настоящее время судак имеет достаточно высокую численность в верховьях Северной Двины, где этот вид успешно размножается. К концу 2000-х гг. появились сообщения о единичных случаях поимки судака в дельте Северной Двины, что свидетельствует о его распространении вплоть до Белого моря.

### Обсуждение результатов

Прокладка судоходных водных путей стала основным фактором, объединившим водосборные бассейны Каспийского, Белого и Балтийского морей и создавшим предпосылки для расселения многих видов рыб. В частности в водных объектах Вологодской области начали распространяться за пределами ареала около 20 видов костных рыб. Из них 5 видов – черноморско-каспийская тюлька, пелядь, толстолобик, белый амур и головешка-ротан являются новыми для ихтиофауны региона. Остальные 15 видов смогли существенно расширить свой ареал в границах Вологодской области и начать освоение новых акваторий в соседних регионах.

В настоящее время основным направлением распространения рыб по водным путям является их расселение из водоёмов низких широт в высокие широты [Болотова и др., 2010; Слынько и др., 2010; Болотова, 2012]. В частности, в северном направлении через территорию Вологодской области расселялись стерлядь, тюлька, сом, синец, белоглазка, карп, жерех, чехонь, краснопёрка, щиповка, европейская корюшка (снеток), ротан, берш, судак и др. Большинство этих видов по происхождению и естественному распространению связаны с бассейном

Каспийского моря. Поэтому расселение большинства видов рыб происходило из каспийского бассейна в бассейны Белого и Балтийского морей. Таким образом, с точки зрения специфики инвазионного процесса для территории Вологодской области бассейн Каспийского моря на протяжении XIX–XXI вв. являлся основным «поставщиком» южных вселенцев в два других бассейна.

Многие виды рыб, проникших в бассейн Белого моря на территории Вологодской области, продолжали расселяться дальше на север и северо-восток в соседние регионы – Архангельскую область и Республику Коми. Это касается распространения стерляди, жереха, щиповки, а также возможно белоглазки и чехони. В то же время южные вселенцы практически не расселяются в балтийском бассейне за границей Вологодской области. Продвижению рыб понтокаспийского комплекса за пределы водохранилищ р. Вытегры и озёр юго-восточного Прионежья в бассейн Балтийского моря, вероятно, препятствуют неблагоприятные условия глубокого и холодноводного Онежского оз. Подтверждением этого является редкость синца, жереха, чехони и краснопёрки в этом водоёме и в его притоках в границах Карелии [Красная книга..., 2007] и отсутствие в них берша и белоглазки.

Расселение из высоких в низкие широты через территорию Вологодской области по водным путям отмечалось лишь у трёх холодноводных видов рыб – корюшки, ряпушки, девятиглай колюшки, а также катадромного вида речного угря. Из них только виды с коротким жизненным циклом (корюшка и ряпушка), способные быстро восстанавливать численность после неблагоприятных изменений условий обитания, смогли проникнуть в новые биотопы водохранилищ Верхней и Средней Волги. Однако численность этих рыб в волжских водохранилищах в последние десятилетия сильно

сокращается [Слынько, Кияшко, 2012]. При наличии миграционного пути распространение холодноводных рыб в южные водоёмы лимитируют температурный фактор, напряжённый кислородный режим, требовательность к нерестовому субстрату, поэтому ограничивается рыбами мелких размеров с r-стратегией выживания популяций [Болотова и др., 2010].

В результате расселения рыб по судоходным водным системам ихтиофауна бассейнов Каспийского, Балтийского и Белого морей по видовому составу приобретает всё более сходный характер. Так, в пресноводных водных объектах в бассейнах трёх морей на территории Вологодской области зарегистрировано около 30 общих для них видов рыб. Отличия по составу ихтиофауны в основном связаны с обитанием в балтийском и беломорском бассейнах крупных представителей холодолюбивых лососёвых и сиговых рыб, биологические особенности которых не позволяют им распространяться в водоёмы каспийского бассейна. Кроме того, рыбное население бассейна Белого моря обеднено видами понтокаспийского фаунистического комплекса и в целом обладает более бедной ихтиофауной.

Учитывая тенденции по активизации расселения южных видов рыб в северные экосистемы по водным путям, существует вероятность проникновения в ближайшие десятилетия по Северо-Двинской системе в водные объекты бассейнов Кубенского оз. и р. Сухоны тюльки, синца, белоглазки, чехони, краснопёрки, линя *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), берша, ротана и некоторых других видов. В пользу этого свидетельствует появление в результате саморасселения белоглазки и чехони в бассейне Северной Двины и наличие в нём реликтовых популяций синца и краснопёрки [Бознак, 2003]. Кроме того, на территории Вологодской области перечисленные виды рыб на границе их ареала за исключением синца и линя



имеют довольно высокую численность и широкое распространение в водоёмах каспийского бассейна.

### Заключение

С точки зрения специфики инвазионного процесса при расселении рыб по судоходным водным путям через Вологодскую область с учётом границ водосборов трёх морей можно выделить четыре категории рыб-вселенцев.

1. Виды, попавшие при расселении в новый для них бассейн. Так, в р. Северную Двину с притоками распространились стерлядь, жерех и щиповка, прежде отсутствовавшие в бассейне Белого моря. В Онежское оз. и его юго-восточные притоки проникли стерлядь, берш и ротан-головешка, которые до этого в балтийском бассейне не встречались. В р. Кему попала девятииглая колюшка, не зарегистрированная ранее в каспийском бассейне.

2. Виды, проникшие через границу бассейна одного из морей в водоёмы, где они отсутствовали, хотя в других водоёмах того же бассейна эти рыбы встречались и ранее. В частности, в Вытегорском, Белоусовском и Новинкинском водохранилищах, а также в ряде других водоёмов юго-восточного Прионежья появились синец, белоглазка, жерех, чехонь, краснопёрка, обыкновенный сом, а также снеток. В водоёмы бассейна Каспийского моря в пределах региона периодически мигрирует молодь речного угря, а в Кубенском оз. беломорского бассейна обитал вселившийся снеток.

3. Виды, проникшие в новые для них водоёмы в пределах границ бассейна Каспийского моря. Так, по каскаду волжских водохранилищ, связанных между собой транспортными водными путями, широко распространились снеток, ряпушка и тюлька.

4. Виды, расселявшиеся в пределах границ водосборного бассейна после акклиматизации или случайного

попадания в водоёмы с рыбоводных предприятий. В бассейне Белого моря к этой группе относятся судак и головешка-ротан. В водоёмах каспийского бассейна распространялись объекты аквакультуры – осетровые рыбы, пелядь, карп, толстолобик и белый амур.

### Литература

Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с. (1 т.). 253 с. (2 т.).

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. II. М.;Л.: Издательство Академии наук СССР, 1949. С. 469–928.

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

Бознак Э.И. Ихтиофауна реки Вычегды: морфология, биология, зоогеография: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2003. 21 с.

Болотова Н.Л. Влияние водных путей, соединяющих водосборы, на пространственно-временную картину инвазионного процесса (на примере водных экосистем Вологодской области) // Проблемы региональной экологии. 2012. № 6. С. 185–189.

Болотова Н.Л., Зуянова О.В. Новые виды сиговых рыб в Вологодской области // Материалы V Всероссийского совещания «Биология и биотехника разведения сиговых рыб». СПб., 1994. С. 28–30.

Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Думнич Н.В. Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 13–32.

Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Думнич Н.В., Борисов М.Я., Сергеева И.С.

- Рыбы-вселенцы в водоёмах Вологодской области // Тезисы докладов второго международного симпозиума по изучению инвазионных видов «Чужеродные виды в Голарктике» (Борок – 2). Рыбинск; Борок, 2005. С. 138–139.
- Болотова Н.Л., Шабунов А.А. Формирование фауны Вологодской области // В кн. Природа Вологодской области. Вологда: Издательский Дом Вологжанин, 2007. С. 246–250.
- Борисов М.Я., Думнич Н.В., Лобуничева Е.В., Болотова Н.Л., Филоненко И.В., Ивичева К.Н., Тропин Н.Ю., Макаренко Н.Н. Особенности формирования сообществ гидробионтов водохранилищ Северного склона Волго-Балтийского водного пути // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов европейского Севера. Тезисы докладов XXIX Международной конференции. Мурманск: ПИНРО, 2013. [Электронный ресурс].
- Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение 1. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища // Труды биологической станции «Борок». М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 236–255.
- Водоватов Ю.С., Серенко В.А. Рыбные ресурсы // В кн. Антропогенное влияние на крупные озёра Северо-Запада СССР. Ч. II. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л.: Наука, 1981. С. 109–130.
- Данилевский Н.Я. Кубенское озеро // В кн.: Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1862. Т. VI. С. 75–83.
- Данилевский Н.Я. Описание рыболовства в северо-западных озёрах // Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1875. Том IX. 151 с.
- Дулькин А.Л. Гельминтофауна рыб Кубенского озера // Труды Вологодского сельскохозяйственного института. 1941. Вып. 3. С. 127–130.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Захаров А.Б., Бознак Э.И. Современные изменения рыбного населения крупных рек Европейского Северо-Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 23–33.
- Зеленецкий Н.М. Об изменении ихтиофауны Дарвинского заповедника за 60-летний период // Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. Череповец, 2006. Вып. XVI. С. 188–193.
- Кичин Е. Тотемские стерляди // Вологодские губернские ведомости. 1847. № 37. С. 365–366.
- Кесслер К. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении. СПб., 1868. 144 с.
- Козьмин А.К., Шатова В.В. Акклиматизация судака в водоёмах Архангельской области // VIII съезд гидробиологического общества РАН. Тезисы докладов. Калининград, 2001. Т. II. С. 40–41.
- Коскова Л.А. Белозёрская ряпушка *Coregonus sardinella vesticus* Drijagin в Саратовском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 3. С. 545–548.
- Красная книга Вологодской области / Под ред. Н.Л. Болотовой, Э.В. Ивантера, В.А. Кривохатского. Том 3. Животные. Вологда: Полиграф-Книга, 2010. 216 с.
- Красная книга Республики Карелия / Под ред. Э.В. Ивантера, О.Л. Кузнецова. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.
- Кучин И.В. Рыболовство на Белоозере, Чарондском и других озёрах

- Белозерского и Кирилловского уездов. Отчёт Новгородскому Губернскому Земству. СПб., 1902. 176 с.
- Лебедев В.Г. Ихтиоценоз оз. Кубенского, его состояние и возможные изменения при зарегулировании стока // В кн.: Озеро Кубенское. Л.: Наука, 1977. Ч. 3. С. 127–145.
- Межаков А.П. Кубенское озеро и его рыбные промыслы // Вестник Императорского Русского географического общества. СПб., 1856. Ч. 15. С. 63–70.
- Никольский Г.В. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря // Зоологический журнал. 1943. Т. XXII. Вып. 1. С. 27–32.
- Новосёлов А.П. Современное состояние рыбной части сообщества в водоёмах Европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 50 с.
- Пушкарёв Н.Н. Рыболовство на Онежском озере. Отчёт Министерству земледелия и государственных имуществ. СПб., 1900. 259 с.
- Рыбы в заповедниках России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. Т. 1. 627 с.
- 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.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Анализ эффективности инвазий пелагических видов рыб в водохранилища Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. С. 73–87.
- Степанов М.В. Морфо-биологическая характеристика черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2011. 24 с.
- Шакирова Ф.М. Современное состояние чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища // В кн.: Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоёмах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского). СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 157–170.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоёмов бассейна Верхней Волги // В кн.: Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Издательство ЯГТУ, 2001. С. 52–69.

# EXPANSION OF ALIEN FISH SPECIES THROUGH THE MAIN WATERWAYS IN THE WATERBODIES OF VOLOGDA REGION

© 2015 Konovalov A.F.<sup>1</sup>, Borisov M.Ya.<sup>1</sup>, Bolotova N.L.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Vologda laboratory of State Research Institute on Lakes and Rivers Fisheries  
Vologda 160012, e-mail: [Alexander-Konovalov@yandex.ru](mailto:Alexander-Konovalov@yandex.ru)

<sup>2</sup> Vologda State University  
Vologda 160000, e-mail: [bolotova@vologda.ru](mailto:bolotova@vologda.ru)

Information on the spreading of alien fish species along the main waterways in the waterbodies of Vologda Region is summarized. The role of the Volga-Baltic waterway and North-Dvina water system in invasion of fish in the basins of the Caspian, White and Baltic seas are evaluated. Materials on invasion of fish through the main water systems within the boundaries of three basins of the seas and fish penetration across these boundaries have been analyzed.

**Key words:** invasion of fish, invader fish species, waterways, drainage basins, Vologda Region.

# О РАСПРОСТРАНЕНИИ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА *PSEUDORASBORA PARVA* (TEMMINCK ET SCHLEGEL, 1846) (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) ПО ВОДОЁМАМ АРМЕНИИ

© 2015 Пипоян С.Х., Аракелян А.С.

Армянский государственный педагогический университет им. Х. Абовяна,  
Ереван, 0010, Армения; [s.pipoyan@gmail.com](mailto:s.pipoyan@gmail.com), [biology.arakelyan@gmail.com](mailto:biology.arakelyan@gmail.com)

Поступила в редакцию 19.01.2014

В работе приведены данные о современном распространении чужеродного для ихтиофауны Армении вида – амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae) в пределах страны. Установлено, что этот вид расселился почти по всем водоёмам Центральной и Северной Армении и в настоящее время является одной из многочисленных рыб данных водоёмов.

**Ключевые слова:** амурский чебачок, *Pseudorasbora parva*, Армения, ихтиофауна.

## Введение

Водоёмы Армении принадлежат к двум большим речным бассейнам Южного Кавказа – Аракса и Куры, где к началу 1920-х гг. описано всего 22 нативных вида рыб [Барач, 1940]. В дальнейшем состав ихтиофауны Армении претерпел коренные изменения в связи с проникновением большого числа новых видов рыб, появление которых преимущественно связано с массовым и многократным завозом посадочного материала прудовых рыб из водоёмов, относящихся к речным системам различных европейских, дальневосточных, центральноазиатских и североамериканских регионов [Дадикян, 1971; 1986; Пипоян, Тигранян, 1998; 2002; Тигранян, Пипоян, 1998; Gabrielyan, 2001]. Вместе с культивируемыми видами рыб в прудовые хозяйства проникли и в дальнейшем расселились по естественным водоёмам другие виды рыб, вследствие чего в настоящее время общее число видов ихтиофауны Армении достигло 40 [Пипоян, 2012]. Из видов-вселенцев особо широкое

распространение получили серебряный карась *Carassius gibelio* и амурский чебачок *Pseudorasbora parva*, которые предположительно попали в водоёмы Армении в 1960-е гг. [Пипоян, 2012]. Родиной амурского чебачка являются водоёмы Дальнего Востока – бассейн р. Амур, реки Китая, Монголии, Кореи, Японии, островов Тайвань и Хайнань [Берг, 1949; Никольский, 1956; Рыбы..., 2010]. Известно, что за последние десятилетия амурский чебачок значительно расширил свой ареал, что в основном связано с его непреднамеренной интродукцией при работах по вселению промысловых дальневосточных видов с 1950-х гг. [Карабанов и др., 2010]. В целом, на сегодняшний день имеется много данных о распространении амурского чебачка вне своего естественного ареала – в водоёмах Европы [Bianco, 1988; Banarescu, 1990; Kottelat, Freyhof, 2007; Карабанов и др., 2010; Britton et al., 2010], России [Позняк, 1988; Атлас..., 2003; Пашков и др., 2004 и др.], Средней Азии и Казахстана [Алиев и др., 1963; Рыбы Казахстана, 1992; Рыбы..., 2010], Грузии [Ninua,

Japoshvili, 2008; Шония и др., 2011], Азербайджана [Карабанов и др., 2013], Ирана [Coad, Abdoli, 1993; Patimar, Baensaf, 2012], Турции [Kottelat, Freyhof, 2007], Алжира [Perdices, Doadrio, 1992]. Известно о расширении ареала этого вида в Китае, Лаосе и Японии, а также в Северном Вьетнаме [Карабанов, Кодухова, 2013].

Учитывая, что до настоящего времени отсутствуют достоверные и систематизированные данные о расселении амурского чебачка в водоёмах Армении, мы поставили перед собой задачу выяснить современные границы распространения данного вида в пределах страны, что и стало целью настоящей работы.

#### Материал и методы исследования

Материал по амурскому чебачку собран в период 1990–2013 гг. из следующих водоёмов Армении: Ереванское водохранилище, озёра у с. Ариндж (Котайский марз, Центральная Армения) и с. Новосельцово (Лорийский марз, Северная Армения), пруд в парке Победы г. Ереван, Азатское и Арпиличское водохранилища, реки Агстев, Азат, Аракс (в пределах Араратской равнины), Арпа, Веди, Мецамор, Касах, Раздан, пруды Масисского, Ехегнутского и Армашского рыбоводных хозяйств (Араратская равнина), искусственные водоёмы у с. Овк (Таширский марз, Северо-Восточная Армения). Было собрано 944 особи из 46 станций. Сбор материала проводился с использованием рыболовного сачка с длиной рукоятки 1.5 м и диаметром 45 см, и с ячейми сетки 2.5 мм, а также круглым подъёмником 70 см в диаметре с ячейми сетки 5 мм.

#### Результаты и обсуждение

Впервые амурский чебачок обнаружен нами в начале 1990-х гг. в изолированном водоёме близ с. Ариндж в черте г. Ереван, где помимо этой рыбы встречались также серебряный карась и

карп *Cyprinus carpio* (в настоящее время данный водоём осушен в связи со строительными работами). В 1994–1995 гг. амурский чебачок был обнаружен в озёрах, реках и каналах Араратской равнины и близлежащих к ней районах (реки Аракс и Мецамор с их придаточными водоёмами, нижнее течение рек Азат, Касах и Раздан, другие водоёмы Армавирского и Араратского марзов, пруды Армашского, Масисского, Ехегнутского рыбоводных хозяйств) [Пипоян, 1996]. В 1998 г. эта рыба нами обнаружена в Азатском водохранилище. Интересно, что если к 1984 г. (через 7 лет образования) в экспериментальных уловах здесь встречались всего 6 видов реофильных рыб – храмуля *Capoeta capoeta* ssp., восточная быстрянка *Alburnoides eichwaldi* (массовые виды), ручьевая форель *Salmo trutta fario*, куринский усач *Barbus cyri*, мурца *Luciobarbus mursa*, ангорский голец *Oxynoemacheilus angorae* [Маилян и др., 1987], то в 1998 г. в составе рыбного населения этого водохранилища произошли глубокие изменения, и наиболее многочисленными рыбами стали рыбы-вселенцы: амурский чебачок и серебряный карась.

К началу 2000-х гг. амурский чебачок был отмечен и в некоторых других водоёмах бассейна р. Аракс – реки Веди, Арпа, среднее течение р. Касах, Ереванское водохранилище, а также в оз. Арпи. Это озеро, которое было вторым по величине естественным водоёмом в Армении, расположенное на высоте 2023 м над уровнем моря, в 1946–1951 гг. было преобразовано в ирригационное водохранилище с площадью 22 км<sup>2</sup> и объёмом воды около 100 млн м<sup>3</sup>. До преобразования в водохранилище озеро имело среднюю глубину 1.6 м, площадь зеркала 4.5 км<sup>2</sup>, объём 5 млн м<sup>3</sup>, где обитало 8 видов рыб – ручьевая форель, жерех *Aspius aspius*, кавказский голавль *Squalius orientalis*, восточная быстрянка, храмуля, сазан *Cyprinus carpio*, куринский подуст *Chondrostoma cyri* и ангорский голец

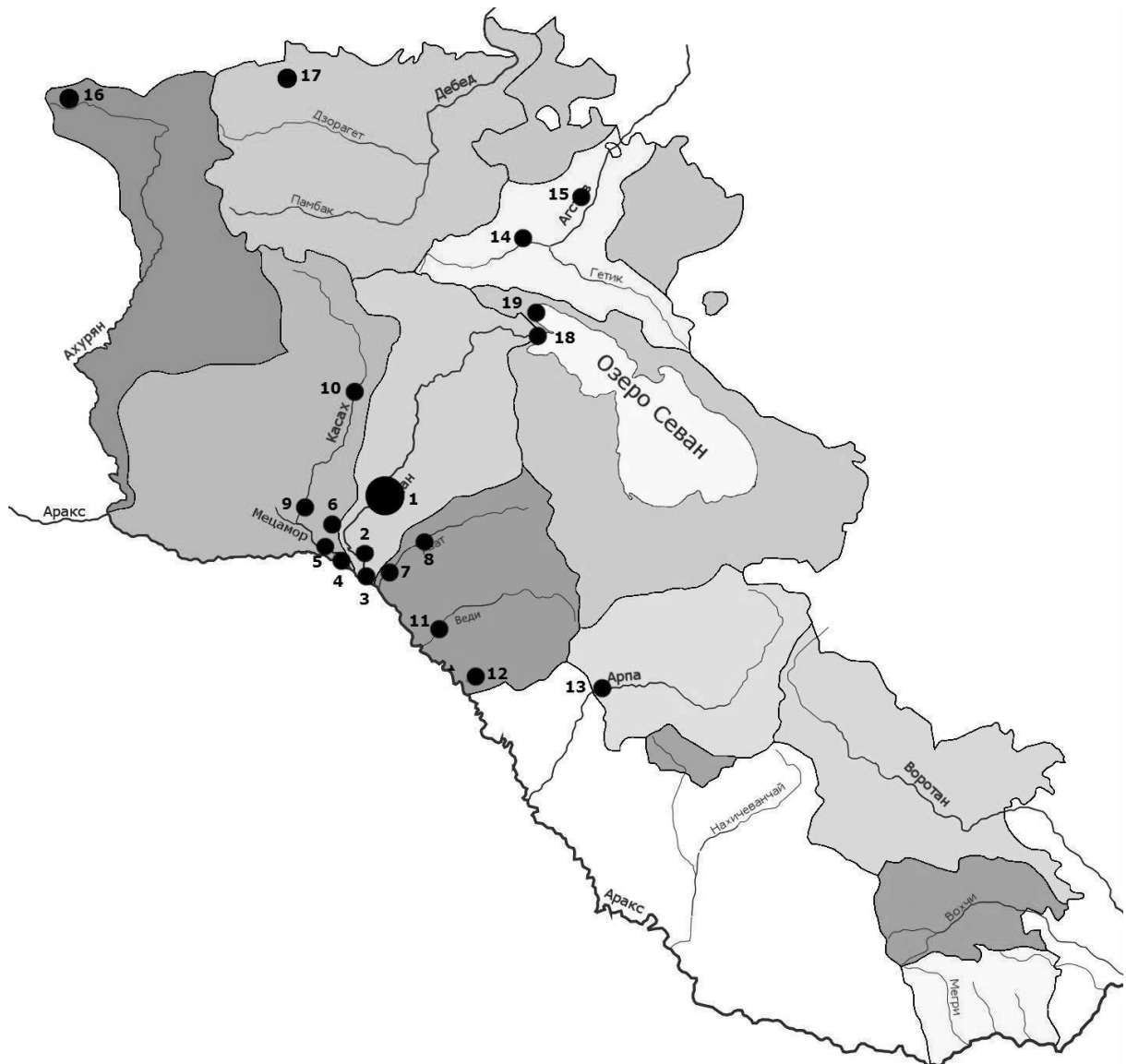
[Державин, 1940; Дадикян, 1971]. В результате подпруживания вод озера и превращения его в водохранилище произошли глубокие гидробиологические и экологические изменения в режиме водоёма, что способствовало появлению и акклиматизации новых вселенцев – амурского чебачка и серебряного карася. Наряду с общим увеличением биоразнообразия ихтиофауны водохранилища за период с 1998 по 2008 г. наблюдался постоянный прессинг антропогенных факторов на водную систему водоёма – частый размыв берегов, увеличение хозяйственного воздействия со стороны сельского населения, браконьерский вылов рыбы и др. Эти факторы в конечном итоге привели к негативным изменениям структуры сообщества аборигенных рыб: снизилась их общая численность, изменился количественный и качественный состав ихтиофауны в пользу малоценных и сорных рыб, в том числе и амурского чебачка [Пипоян, Тигранян, 2012].

В дальнейшем амурский чебачок был обнаружен в водоёмах куринского бассейна на северо-востоке Армении – в р. Агстев (2005 г.), в озере у с. Новосельцово (придаточный водоём р. Ташир, притока р. Дзорагет, который, в свою очередь, является притоком р. Дебед) (2012 г.) и в небольшом искусственном водоёме близ с. Овк Тавушского марза, где чебачок обитал в монокультуре (2012 г.).

Амурский чебачок в настоящее время широко распространён в центральных и северных районах страны и достоверно обнаружен в бассейнах рек Ахурян, Мецамор, Касах, Раздан, Азат, Веди, Арпа, Дебед, Агстев (рис. 1) на высотах над уровнем моря от 880 до 2021 м. Основными местообитаниями данной рыбы в условиях Армении служат мелководные водоёмы с развитой водной и околоводной растительностью, а также прибрежные районы водохранилищ, озёр, рек и каналов. В условиях Арагатской равнины амурский чебачок

в большом количестве встречается и в рыбоводных прудах. Везде этот вид образует небольшие косяки, часто встречаясь с мальками других видов рыб – серебряного карася, чернобровки *Acanthalburnus microlepis*, восточной быстрянки, куринской уклейки *Alburnus filippii* и др. Иногда его можно обнаружить и во временных и сильно заросших околоводными растениями водоёмах вместе с гамбузией Хольбрука *Gambusia holbrooki*.

Примечателен тот факт, что с 2011 г. амурский чебачок был обнаружен и в бассейне оз. Севан, в канале р. Раздан [Варданян и др., 2011] и в нижнем течении р. Дззнагет [Варданян, 2013] (рис. 1). По всей видимости, эта рыба нашла здесь благоприятные условия существования и имеет довольно высокие показатели темпа роста [Варданян, 2013], вследствие чего допустимо ожидать резкое возрастание её численности в последующие годы, что не может не повлиять на современную хрупкую экосистему оз. Севан. Кроме того, амурский чебачок здесь может нападать на икру и молодь других рыб, а при массовом размножении эта рыба способна значительно повлиять и на эпизоотическую ситуацию водоёма. Устойчивый ко многим паразитам и болезням рыб, чебачок может быть промежуточным хозяином паразитов, носителем и переносчиком различных заболеваний, в том числе и заболеваний, потенциально опасных для высших позвоночных [Карабанов и др., 2013]. По нашим наблюдениям, в мае и июне 2013 г. в пруду парка Победы г. Ереван резкое увеличение численности амурского чебачка привело к появлению многочисленных ослабленных особей как своего, так и других видов рыб (восточная быстрянка, серебряный карась) с повреждёнными покровами и плавниками и с признаками вторичной инфекции. Здесь не следует забывать и о некоторой положительной роли амурского чебачка. Обитая в мелких,



**Рис. 1.** Места обнаружения амурского чебачка в Армении (различными оттенками серого обозначены бассейны отдельных рек): 1 – водоёмы в черте г. Ереван; 2– нижнее течение р. Раздан, 3 – р. Аракс, 4 – р. Мецамор у с. Ранчпар, 5 – р. Мецамор и её придаточные водоёмы в окр. с. Овташат; 6 – Масисский рыбхоз; 7 – нижнее течение р. Азат, 8 – Азатское водохранилище; 9 – нижнее течение р. Касах; 10 – среднее течение р. Касах; 11– р. Веди; 12 – Армашское рыбоотоварное хозяйство; 13 – р. Арпа у с. Арени; 14 – р. Агстев; 15 – водоём у с. Овк; 16 – оз. Арпи; 17 – озеро у с. Новосельцово; 18 – канал р. Раздан (оз. Севан) [Варданян и др., 2011]; 19 – р. Дзкнагет [Варданян, 2013].

даже временных водоёмах Араратской равнины, эта рыба, наряду с гамбузией Хольбрука, питается водными личинками насекомых, в том числе личинками малярийных комаров *Anopheles* sp., тем самым снижая возможность случаев заболевания малярией у местного населения.

Весьма трудно достоверно установить происхождение тех или

иных популяций амурского чебачка на территории Армении. Мы предполагаем, что этот вид впервые проник в водоёмы Армении вместе с мальками белого амура *Stenopharyngodon idella* начиная с 1960 г., когда в целях очистки заболочивающихся водоёмов и оросительной системы г. Ереван и Араратской равнины с Дальнего



Востока сюда были перевезены мальки белого амура [Дадилян, 1971; 1986]. Такое предположение нам представляется наиболее обоснованным, так как до этого обнаружение амурского чебачка в государствах Южного Кавказа не отмечалось [Абдурахманов, 1962; Эланидзе, 1983; Дадилян, 1986], а в Турции этот вид был зарегистрирован только в 1980–1990-х гг. в водоёмах западной и центральной частях этой страны [Wildekamp et al., 1997; Innal, Erk'akan, 2006]. Открытым остаётся и вопрос, каким образом амурский чебачок сумел так широко расселиться в водоёмах Армении, в том числе и по небольшим изолированным и искусственным водоёмам. Если его обнаружение в водоёмах бассейна р. Аракс можно объяснить саморасселением через притоки и хорошо развитую сеть каналов и сооружений ирригационного и рыбохозяйственного назначения, то появление чебачка в водоёмах бассейна р. Кура, особенно в небольших, изолированных и/или искусственных водоёмах (например, водоём у с. Овк) сложно объяснить саморасселением. В данном случае теоретически допустимо предполагать возможность преднамеренного или случайного выпуска этих рыб рыболовами-любителями, либо случайный перенос водными и околводными птицами икры чебачка из одного водоёма в другой (устное сообщение М.С. Адамян).

Таким образом, амурский чебачок в настоящее время является одним из самых распространённых и многочисленных случайно интродуцированных рыб в водоёмах Северной и Центральной Армении. По нашему мнению, амурский чебачок имеет более широкое распространение и с большой вероятностью может встречаться и в водоёмах южных районов Армении, которые в ихтиологическом аспекте ещё недостаточно полно изучены специалистами.

Авторы выражают глубокую благодарность М.В. Мине и Э.А. Тиграняну за ценные критические замечания при выполнении данной работы.

### Литература

Абдурахманов Ю.А. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1962. 407 с.

Алиев Д.С., Веригина И.А., Световидова А.А. Видовой состав рыб, завозимых вместе с белым амуром и толстолобиком из Китая // Проблемы рыбохозяйственного использования растительноядных рыб в водоёмах СССР. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР, 1963. С. 178–180.

Атлас пресноводных рыб России. Т. 1 / Ю.С. Решетников. М.: Наука, 2003. 379 с.

Барач Г.П. Рыбы Армении // Тр. Севанской гидробиол. станции. 1940. Т. 6. С. 5–70.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран: 4-е изд. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. 469–925с.

Варданян Т.В. Рост амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Shlegel, 1846) в бассейне оз. Севан // Биоразнообразие и экологические проблемы сохранения дикой природы. Сб. статей международной научн. конф. молодых учёных, посвящённой 70-летию Национальной Академии Наук Армении (Армения, Цахкадзор, 3–5 мая 2013). Ереван, 2013. С. 237–241.

Варданян Т.В., Барсегян Н.Э., Габриелян Б.К. Проникновение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Shlegel, 1846) в бассейн озера Севан // Материалы международной научной конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа». Ереван. 2011. С. 92–95.

- Дадикян М.Г. Рыбы Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1971. 215 с. (на арм. языке).
- Дадикян М.Г. Рыбы Армении. Ереван: АН АрмССР, 1986. 245 с.
- Державин А.Н. Отчёт обследования некоторых водоёмов Армении в целях организации прудового карпового хозяйства // Тр. Севанской гидробиол. станции. 1940. Т. 6. С. 119–130.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) – новый вид в ихтиофауне Вьетнама // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53, № 2. С. 241–245.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Куцоконь Ю.К. Экспансия амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоёмы Евразии // Вестник зоологии. 2010. Т. 44. № 2. С. 115–124.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Мустафаев Н.Дж. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) – новый вид в ихтиофауне Азербайджана // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 41–50.
- Маилян Р.А., Егиазарян Э.М., Вартанян Л.К. Рыбохозяйственное обследование Азатского водохранилища // Уч. записки ЕГУ. 1987. № 1. С. 124–128.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. Изд-во АН СССР. 1956. 551 с.
- Пашков А.Н., Плотников Г.К., Шутов И.В. Новые данные о составе и распространении видов-акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоёмов Северо-Западного Кавказа // Изв. ВУЗов. Сев.-Кавказ. регион. 2004. № 1 (13). С. 46–52.
- Пипоян С.Х. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) в водоёмах Араратской равнины (Армения) // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 4. С. 549–551.
- Пипоян С.Х. Ихтиофауна Армении: этапы формирования и современное состояние. *Palmarium Academic Publishing*. 2012. 548 с. ISBN 978–3–8473–9977–3.
- Пипоян С.Х., Тигранян Э.А. Список рыб водоёмов Армении // Биолог. журн. Армении. 1998. Т. 51. № 4. С. 258–265.
- Пипоян С.Х., Тигранян Э.А. Современная ихтиофауна Армении // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 5. С. 601–604.
- Пипоян С.Х., Тигранян Э.А. Изменения ихтиофауны озера Арпи (Армения) после его преобразования в водохранилище // «Горные экосистемы и их компоненты»: Материалы IV Междунар. конференции, посвящённой 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета // Нальчик: Изд-во М. и В. Котяровых (ООО «Полиграфсервис и Т»). 2012. С. 116–117.
- Позняк В.Г. Амурский чебачок в бассейне реки Куны // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь: СПГИ, 1988. С. 64–65.
- Рыбы в заповедниках России. Т. 1. Пресноводные рыбы / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 627 с.
- Рыбы Казахстана: Акклиматизация, промысел / Под ред. Е.В. Гвоздева, В.П. Митрофанова. Алма-Ата: Гылым, 1992. Т. 5. 464 с.
- Тигранян Э.А., Пипоян С.Х. Рыбоводные хозяйства и прудовые рыбы Армении // Тезисы докладов республиканской научной конференции по зоологии (14, 15 мая 1998 г.). Ереван: Зоол. ин-т НАН Армении, 1998. С. 106.
- Шония Л., Джапошвили Б., Кокосадзе Т. Инвазийный вид *Pseudorasbora parva* (Teleostei, Cyprinidae) в экосистеме озера Базалети // Зоол. журнал. 2011. Т. 90. № 10. С. 1277–1280.
- Эланидзе Р.Ф. Ихтиофауна рек и озёр Грузии. Тбилиси: Мениереба, 1983. 320 с.

- Banarescu P.M. Zur ausbreitungsgeschichte von *Pseudorasbora parva* in Sudosteuroopa (Pisces, Cyprinidae) // Rev. Roum. Biol. Anim. Bucarest. 1990. Bd. 35. N 4. S. 13–16.
- Bianco P.G. Occurrence of the Asiatic gobionid *Pseudorasbora parva* (Temminck et Shlegel, 1846) in sout-eastern Europe // J. Fish Biol. 1988. Vol. 32. P. 973–974.
- Britton J.R., Davies G.D., Brazier M. Towards the successful control of the invasive *Pseudorasbora parva* in the UK // Biol. Invasions. 2010. V. 12. P. 125–131.
- Coad B. W., Abdoli A. Exotic fish species in the fresh waters of Iran // Zool. Middle East. 1993. V. 9. P. 65–80.
- Gabrielyan B.K. An Annotated Checklist of Freshwater Fishes of Armenia. Naga, The ICLARM Quarterly. 2001. Vol. 24, N. 3 & 4, July-Desember. P. 23–29.
- Innal D., Erk'akan F. Effects of exotic and translocated fish species in the inland waters of Turkey // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2006. V. 16. P. 39–50.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland: Publications Kottelat, 2007. P. XIII+646. ISBN 978–2–8399–0298–4.
- Ninua N.Sh., Japoshvili B.O. Check list of fishes of Georgia // Proceeding of the Institute of Zoology. Tbilisi. 2008. XXIII. P. 163–176.
- Patimar R., Baensaf S. Morphology, growt and reproduction of the non-indigenous topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Shlegel, 1846) in the wetland of Alma-Gol, Northern Iran // Rus. J. Biol. Invasion. 2012. V. 3. P. 71–75.
- Perdices A., Doadrio I. Presence of the Asiatic cyprinid *Pseudorasbora parva* (Shlegel, 1842) in Nort Afrika // Misc. Zool (Barcelona). 1992. V. 16. P. 236–239.
- Wildekamp R.H., VanNeer W., Kucuk F., Unlusayin M. First record of the eastern Asiatic gobionid fish *Pseudorasbora parva* from the Asiatic part of Turkey // J. Fish Biol. 1997. V. 51. P. 858–861.

**EXPANSION OF THE TOPMOUTH GUDGEON  
*PSEUDORASBORA PARVA* (TEMMINCK ET  
SCHLEGEL, 1846) (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE)  
IN WATER BODIES OF ARMENIA**

© 2015 Pipoyan S.Kh., Arakelyan A.S.

Khachatur Abovyan Armenian State Pedagogical University,  
Yerevan, 0010, Armenia; [s.pipoyan@gmail.com](mailto:s.pipoyan@gmail.com), [biology.arakelyan@gmail.com](mailto:biology.arakelyan@gmail.com)

This paper provides the data on the current distribution of an alien for Armenian ichthyofauna species – the topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae) within the limits of the country. It is found that the species has expanded in most water bodies of northern and central Armenia and at present is one of the most numerous fish of these water bodies.

**Key words:** topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, Armenia, ichthyofauna.

# СРАВНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СТАТУСА И КАЧЕСТВА ВОДЫ ОЗЁР, ЗАСЕЛЁННЫХ И НЕЗАСЕЛЁННЫХ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS)

© 2015 Разлуцкий В.И.<sup>1</sup>, Сысова Е.А.<sup>1</sup>, Бусева Ж.Ф.<sup>1</sup>, Фенёва И.Ю.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> ГНПО «Научно практический центр НАН Беларуси по биоресурсам». Беларусь, Минск, 220072, ул. Академическая, 27. [vladimirrazl@gmail.com](mailto:vladimirrazl@gmail.com)

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Москва, 119279, Ленинский проспект, 33. [Feniova@mail.ru](mailto:Feniova@mail.ru)

Поступила в редакцию 13.02.2014

*Dreissena polymorpha* – один из видов двустворчатых моллюсков, оказывающих огромное влияние на среду обитания, состав и структуру сообществ водных организмов, что может привести к изменению экологического состояния водоёмов. Для того, чтобы сравнить качество воды озёр, заселённых и незаселённых дрейссеной, и установить причины различий, нами проведены исследования на примере пяти белорусских озёр. Оз. Обстерно с естественным термическим режимом и водоём-охладитель оз. Лукомльское заселены данным моллюском. В озёрах Горушка и Нобисто с естественным термическим режимом и в водоём-охладителе оз. Белое он отсутствует. Для определения классов качества использовали индексы, основанные на физико-химических параметрах и характеристиках фитопланктона и сообществ Cladocera, адаптированные в соответствии с требованиями Европейской Водной Рамочной Директивы, а также индекс сапробности Пантле-Букка в модификации Сладечека. По мнению многих исследователей, прозрачность воды, в большинстве случаев, является хорошим показателем экологического состояния озёр. По данным о прозрачности самый высокий экологический статус имеют озёра Обстерно и Лукомльское. Тем не менее, оценки, полученные с помощью биотических индексов, различались не так значительно, как величины прозрачности в исследуемых озёрах. Расчёты показывают, что несоответствие различий в прозрачности озёр, заселённых и незаселённых дрейссеной, с различиями в оценках экологического качества биотическими индексами может достигать более 70% при использовании индекса сапробности и более 50% – другими биотическими индексами. Это позволяет говорить о том, что, несмотря на увеличение прозрачности и снижение биомассы фитопланктона, изменения в планктонных сообществах не соответствуют улучшению экологического качества вод при вселении дрейссены.

**Ключевые слова:** *Dreissena polymorpha*, экологический статус, биотические индексы, структура сообществ фитопланктона, Cladocera.

## Введение

Дрейссена речная (*Dreissena polymorpha* Pallas) – один из видов двустворчатых моллюсков-фильтраторов, которые оказывают огромное воздействие на водные экосистемы [Karatajev et al., 2007]. Она активно распространяется как в Европе, так и в Америке, и часто является

определяющим фактором функционирования сообществ водных организмов. Этого моллюска относят к видам-инженерам экосистем, способным изменять биотические и абиотические условия среды [Jones et al., 1994; 1997]. Благодаря своему массовому развитию и фильтрационной активности дрейссена способна профильтровывать

весь объём воды заселённого водоёма за короткое время. Например, весь объём оз. Нарочь ( $V=710.4$  млн  $m^3$ ) она профильтровывает за 123 дня [Karatajev et al., 2005]. В результате она оказывает огромное опосредованное и прямое воздействие на планктонные сообщества, осуществляя контроль от верхних трофических уровней к нижним (top-down control). Моллюски влияют на концентрацию биогенных элементов, потребляя органические и неорганические вещества [Strayer et al., 1999; Vanni, 2002; Newell, 2004] и выделяя фосфаты и аммоний в водную толщу, что приводит к изменениям в составе и биомассе фитопланктона. В мелководной части оз. Эри в результате фильтрационной активности дрейссены было зарегистрировано снижение обилия диатомовых и зелёных водорослей [Makarewicz et al., 1999]. Таким образом, данный моллюск, изменяя, как концентрацию биогенных веществ, так и состав и обилие фитопланктона, может оказывать влияние на нижестоящие трофические уровни.

Кроме того, эти моллюски способны непосредственно влиять на состав зоопланктона. Для р. Гудзон показано, что дрейссена может потреблять мелкие и медленно плавающие зоопланктонные виды, удовлетворяя до 25% энергетических потребностей своей популяции в пищу [Wong et al., 2003]. В экспериментальных мезокосмах, с планктоном из Рыбинского водохранилища, под воздействием этого моллюска снижалась биомасса коловраток и копепод, биомасса кладоцер не менялась, однако, менялось соотношение между их мелкими и крупными видами [Лаптева и др., 2006]. В экспериментальных мезокосмах в р. Миссисипи дрейссена снижала биомассу коловраток, копепод и кладоцер [Thorp, Casper, 2003]. Подавление зоопланктона было отмечено и в оз. Эри [Johannsson et al., 2000]. Из приведённых примеров следует, что в результате вселения

дрейссены может меняться состояние всего планктонного сообщества.

В целом после её вселения происходит снижение концентрации сестона, растворённого органического вещества (BOD), снижение численности фитопланктона и содержания хлорофилла *a* [обзоры Karatajev et al., 1997, 2002; Vanderploeg et al., 2002; Kelly et al., 2010]. В результате этих процессов происходит увеличение прозрачности воды. Дрейссена продолжает активно распространяться в различных регионах мира [Pollux et al., 2010]. При её вселении происходят увеличение прозрачности воды и изменения в функционировании всей экосистемы водоёмов, что не может не сказываться на их экологическом статусе.

Основной целью нашего исследования было сравнение экологического состояния и качества воды озёр, заселённых и незаселённых дрейссеной, на основании данных о гидрофизических, гидрохимических характеристиках и составе планктонных сообществ. Исследования были проведены в пяти мелководных озёрах на территории Беларуси.

Для оценки качества воды использовали модифицированный индекс сапробности [Sladecsek, 1973], который является одним из основных методов, применяющихся для этих целей в России. В странах ЕС в настоящее время для оценки экологического статуса водоёмов и качества их вод (ecological water quality) используется методология сравнения с эталонными водными объектами, принятая в рамках Водной Рамочной Директивы (ВРД) [Directive..., 2000, 2008]. Одной из обязательных биологических групп, которая используется для оценки экологического статуса озёр, является фитопланктон. Поскольку специально для белорусских озёр индексов, основанных на фитопланктоне, не разработано, мы использовали мультиметрический индекс PSI

[Mischke et al., 2008], который позволял адекватно оценивать экологическое качество воды в стране с близкими природно-климатическими условиями, в мелких польских озёрах [Pasztales, Poniewozik, 2010]. Также для оценки использовали мультиметрический индекс, разработанный в соответствии с ВРД для белорусских лентических водоёмов, основанный на показателях сообществ *Cladocera* [Семенченко, Разлуцкий, 2007].

### Материалы и методы

Исследования проводили в озёрах Перебродской группы, расположенных на северо-западе Беларуси. Оз. Обстерно и оз. Нобисто непосредственно сообщаются через короткую (около 50 м) протоку. Оз. Горушка расположено в 500 м от этих озёр, но непосредственно с ними не связано. В оз. Обстерно дрейссена появилась в середине 1990-х гг. и в настоящее время её биомасса составляет около 100 г/м<sup>2</sup>. Так в 2012 г. средняя ( $\pm$  стандартное отклонение) для озера численность и биомасса были 346.1 $\pm$ 347.7 экз./м<sup>2</sup> и 116.0 $\pm$ 129.4 г/ м<sup>2</sup> соответственно. Из этих данных видно, что численность и биомасса очень сильно варьировали в разных участках озера. Поскольку эти данные не опубликованы, приводим методику отбора проб. Пробы отбирали по трансекте от береговой линии в пелагиаль озера. До глубины 2 м пробы отбирали, облавливая определённую площадь дна стандартным гидробиологическим скребком (ширина захвата 0.25 м ISO 7828), на больших глубинах – дночерпателем Экмана (площадь захвата 0.025 м). Оз. Обстерно неглубокое, участки с глубинами менее 4 м составляют 52% его общей площади. В связи с этим пробы отбирали до глубины 5 м, на станциях глубиной 0.5–1.0, 1.5–2.0, 2.5–3.0, 4–5 м. Также проведены исследования в двух озёрах-охладителях. В оз. Лукомльское – охладителе Лукомльской ГРЭС дрейссена была обнаружена в 1972 г.,

предполагается, что она появилась там в середине 1960-х. В конце 1980-х её средняя для озера численность стабилизировалась на уровне около 180 г/м<sup>2</sup> [Каратаев, Бурлакова, 1995]. Средняя биомасса в 2003–2005 гг. в конце летнего сезона составляла 179 г/м<sup>2</sup> [Митрахович и др., 2008]. В оз. Белое – охладителе Берёзовской ГРЭС дрейссены нет и практически нет других видов двустворчатых моллюсков. В таблице 1 даны основные морфологические характеристики исследуемых озёр и концентрации биогенных элементов в период обследования.

Для определения трофического статуса озёр использовали индекс Карлсона (TSI) [Carlson, 1977], который рассчитывали исходя из величин прозрачности по формуле [Carlson, Simpson, 1996]:

$$TSI = 60 - 14.41 \ln (\text{прозрачность, м})$$

Трофический статус водоёма (олиготрофный, мезотрофный, эвтрофный, гипертрофный) соответствует определённому диапазону величин индекса [Carlson, Simpson, 1996]. Для оценки качества вод по прозрачности, гидрохимическим показателям и индексу сапробности использовали комплексную классификацию поверхностных вод [Оксиюк и др., 1993]. По этой классификации выделяются следующие градации качества: предельно чистые (пч), очень чистые (оч), вполне чистые (вч), достаточно чистые (дч), слабо загрязнённые (слз), умеренно загрязнённые (уз), сильно загрязнённые (сз), весьма грязные (вг), предельно грязные (пг).

Пробы фито- и зоопланктона отбирали в пелагической, а фитопланктона – и в литоральной зоне озёр (литорали без растительности – ЧЛ и в зарослях тростника – Тр). *Dreissena polymorpha* встречается в наибольших количествах в прибрежной части озёр на твёрдых грунтах. По нашим

наблюдениям, в оз. Обстерно её численность и биомасса максимальные на глубинах от 1 до 3 м. Поэтому мы полагали, что наибольшее влияние на качество воды моллюск может оказывать именно в литоральных биотопах. Пробы были отобраны в близкие сроки 15–17 июля во всех озёрах. В открытой части озёр пробы фитопланктона отбирали батометром Рутнера (объёмом 2 л) через каждый метр. Затем отобранные пробы объединяли в одну и фиксировали формалином 0.5 л. Определение и оценку численности проводили в камере Фукс-Розенталя, биомассу определяли методом подобия геометрическим фигурам [Hillebrand et al., 1999].

Пробы зоопланктона отбирали в пелагиали озера сетью Джеди, протягивая от дна до поверхности. Одновременно измеряли прозрачность воды по диску Секки и отбирали пробы для химического анализа. Определение концентрации растворённых биогенных элементов ( $N-NH_4^+$ ,  $N-NO_3^-$ ,  $P-PO_4^{3-}$ ) определяли колориметрическими методами в соответствии с инструкциями к мультипараметрическому флуориметру (Hanna C 205, HI-8300).

**Индекс сапробности** рассчитывали методом Пантле-Бука [Pantle, Buck, 1955] в модификации Сладечека [Sladecsek, 1973] по формуле:

$$S = \frac{\sum s * h}{\sum h},$$

где S – степень сапробности водоёма; s – сапробное значение организма-сапробионта; h – частота встречаемости сапробионта в пробе. Сапробную значимость отдельных видов водорослей определяли по спискам индикаторных видов [Унифицированные методы..., 1977; Баринаова и др., 2006].

**Индекс загрязнения.** Немецкая система оценки экологического качества озёр на основе фитопланктона

сводится к расчёту величины мультиметрического индекса, Phyto-See-Index (PSI, индекс загрязнения) [Mischke et al., 2008]. Для оценки экологического статуса вод исследуемых озёр использовали соответствующие их типу варианты PTS индекса. Все исследуемые нами озёра соответствовали одному типу – 14 (низинные, полимиктические, мелкие озёра с отношением объёма воды в озере к площади водосбора ( $V/Q < 1.5$ ), выделенному в PSI. В соответствии с ВРД он классифицирует озёра по пяти градациям качества: высокое (в), хорошее (х), посредственное (пс), низкое (н) и плохое (п). Индекс загрязнения состоит из трёх обязательных метрик: «биомасса», «классы водорослей» и «Phytoplankton-Taха-Seen-Index» (PTSI). Все три метрики калиброваны по стрессовому фактору «эвтрофикация» и приведены в соответствие с эталонными участками и их трофическими условиями. Метрика «биомасса» рассчитывается как среднее из трёх параметров: общей биомассы фитопланктона, концентрации хлорофилла *a* и максимальной его концентрации. Метрика «классы водорослей» составлена из двух или трёх различных параметров в зависимости от типа озера. Для типа 14 при оценке качества используется суммарная биомасса «Dinophyta + Cyanophyta», по ней рассчитывается параметр «у» по формуле:

$$y = 1.3659Ln(x) + 1.3696,$$

где x – суммарная биомасса этих групп водорослей. Границами классов качества в/х; х/пс; пс/н; н/п являются величины 1.1; 2.29; 4.75 и 9.9 соответственно. Для расчёта также используется биомасса «Chlorophyta», если она больше 1 мг/л, то оценка может быть только 5 [Mischke et al., 2008, табл. 4–10].

Индекс PTSI рассчитывается аналогично индексу сапробности. При его расчёте используются бальная



оценка категории обилия каждого таксона в зависимости от его биомассы, его трофический статус и индикаторный вес. Величина индекса рассчитывается как сумма произведений категории обилия, трофического статуса и индикаторного веса таксонов, делённая на сумму произведений категорий обилия и индикаторного веса этих таксонов:

$$PTSI = \frac{\sum_1^i (Ok_i \cdot Trc_i \cdot I_i)}{\sum_1^i (Ok_i \cdot I_i)},$$

где  $Ok_i$  – категория обилия [Mischke et al., 2008, табл. 4.4.8],  $Trc_i$  – трофический статус,  $I_i$  – индикаторный вес  $i$ -го таксона. Полученные величины индекса сравниваются с эталонными величинами для соответствующего типа озёр.

Отдельные метрики и PSI индекс могут использоваться для оценки экологического качества вод по шкале от 0.5 до 5.5. Границы классов качества: 0.5–1.5 – высокое; 1.51–2.5 – хорошее; 2.51–3.5 – посредственное; 3.51–4.5 – низкое; 4.51–5.5 – плохое.

**Мультиметрический индекс (MI)** учитывает как структуру (относительное обилие видов), так и качественный (видовой) состав пелагических сообществ клadoцер, поскольку основан на сравнении этих характеристик в исследуемом и эталонном водоёмах. [Семенченко, Разлуцкий, 2007; 2010]. В качестве эталонного было выбрано сообщество клadoцер из оз. Юж. Волос в период наиболее высокой прозрачности – 7.0 м (1995 г.). Юж. Волос – мезотрофное с признаками олиготрофии озеро, расположенное на территории Национального парка «Браславские озёра» и в тот период не подвергавшееся рекреационной и хозяйственной нагрузке. За весь период наблюдений его трофический статус и видовой состав пелагического зоопланктона не претерпевали существенных изменений [Вежновец и

др., 2005]. Индекс представляет собой среднее из суммы величин логарифма числа видов, индекса видового разнообразия Маргалефа и величины количественного индекса сходства Чекановского-Серенсена [Песенко, 1982] исследуемого водоёма с сообществом Cladocera эталонного озера (оз. Северный Волос, мезотрофное с признаками олиготрофии):

$$MI = (\log n + M + Ч - С) / 3,$$

где  $n$  — число видов,  $M$  — индекс Маргалефа,  $Ч - С$  — индекс Чекановского-Серенсена.

Индекс калиброван в соответствии с требованиями ВРД [Wallin M. et al., 2003]. Границы классов качества: 1.0–0.8 – высокое; 0.79–0.6 – хорошее; 0.59–0.4 – посредственное; 0.39–0.2 – низкое; < 0.2 – плохое.

Метод определения индекса PSI, основанный на фитопланктоне, предполагает отбор проб несколько раз в течение периода вегетации. Расчёт индексов производится для каждой отдельной даты, а затем рассчитывается средняя величина для всех отборов проб. Мы использовали данные только одного отбора проб. Использование этих данных для расчёта индексов можно считать оправданным по следующим причинам. Пробы для всех водоёмов были собраны примерно в одни сроки (в течение 3 дней). Для оценки экологического статуса водоёмов используются функциональные группы и индикаторные виды фитопланктона. Поскольку водоёмы обследовались в один сезон, в одинаковые сроки и для оценки применялись одинаковые методы, представляется, что для сравнительных целей такой подход вполне может быть правомерен. По требованиям ВРД при оценке обилия фитопланктона необходимо использовать такой показатель как содержание хлорофилла  $a$ . В то же время, последний показатель применяется для характеристики биомассы фитопланктона. Авторы

индекса PSI допускают использование для расчёта метрики «биомасса» величины биомассы фитопланктона и определяют границы для выделения классов качества воды по этому показателю [Mischke et al., 2008].

В присутствии дрейссены наблюдается снижение биомассы фитопланктона и повышение прозрачности воды, что служит признаками более высокого экологического качества водоёмов [Directive..., 2000, 2008; Mischke et al., 2008; Peeters et al., 2009]. Такие же процессы наблюдались и в исследуемых нами озёрах. В то же время повышение прозрачности и снижение общей биомассы фитопланктона не сопровождалось сопоставимыми изменениями в планктонных сообществах, соответствующими более высокому экологическому качеству воды, что будет показано ниже. Для того, чтобы количественно оценить это несоответствие, мы использовали разность (в %) в отклонении величин прозрачности и биотических индексов оз. Обстерно и оз. Лукомльское, заселённых дрейссеной, от этих показателей в озёрах, не заселённых ею.

## Результаты

### **Физико-химические и биотические характеристики**

Все исследуемые озёра могут быть отнесены к мелким озёрам, поскольку они нестратифицированные с небольшой средней глубиной (табл. 1). Озёра достаточно сильно различаются по прозрачности, от 0.65 м в оз. Белое до 3.7 м в оз. Обстерно. Прозрачность отрицательно связана с биомассой фитопланктона (коэффициент корреляции =  $-0.859$ ,  $P < 0.05$ ). По активной реакции воды (рН) все озёра относятся к щелочным, рН варьирует в небольших пределах от 6.99 в пелагиали оз. Лукомльского до 8.55 в оз. Белое. Проводимость воды (TDS) мало различалась в озёрах Перебродской группы. От 105 мСи/см в оз. Нобисто до 131 в оз. Горушка. В озёрах-

охладителях она была значительно выше. Наблюдаются существенные различия во многих физико-химических показателях, как разных озёр, так и в пелагических и литоральных биотопах одного озера. Содержание фосфатного фосфора в оз. Обстерно соответствовало очень чистым водам в пелагиали и увеличивалось в прибрежных биотопах до величин, соответствующих слабо загрязнённым. В озёрах Нобисто и Горушка, напротив, концентрация фосфатов была меньше в прибрежье. В целом наблюдается увеличение концентрации фосфатов и аммиачного азота по мере снижения прозрачности и увеличения биомассы фитопланктона (табл. 3). По содержанию нитратного азота такой закономерности не наблюдается, поскольку в оз. Белое нитраты не обнаруживались. Несмотря на высокую прозрачность в оз. Обстерно, его концентрации соответствовали загрязнению от слабого до сильного. В оз. Горушка, с относительно низкой прозрачностью, концентрации нитратного азота соответствовали предельному загрязнению. По содержанию аммиачного азота наиболее загрязнёнными были озёра Горушка и Белое.

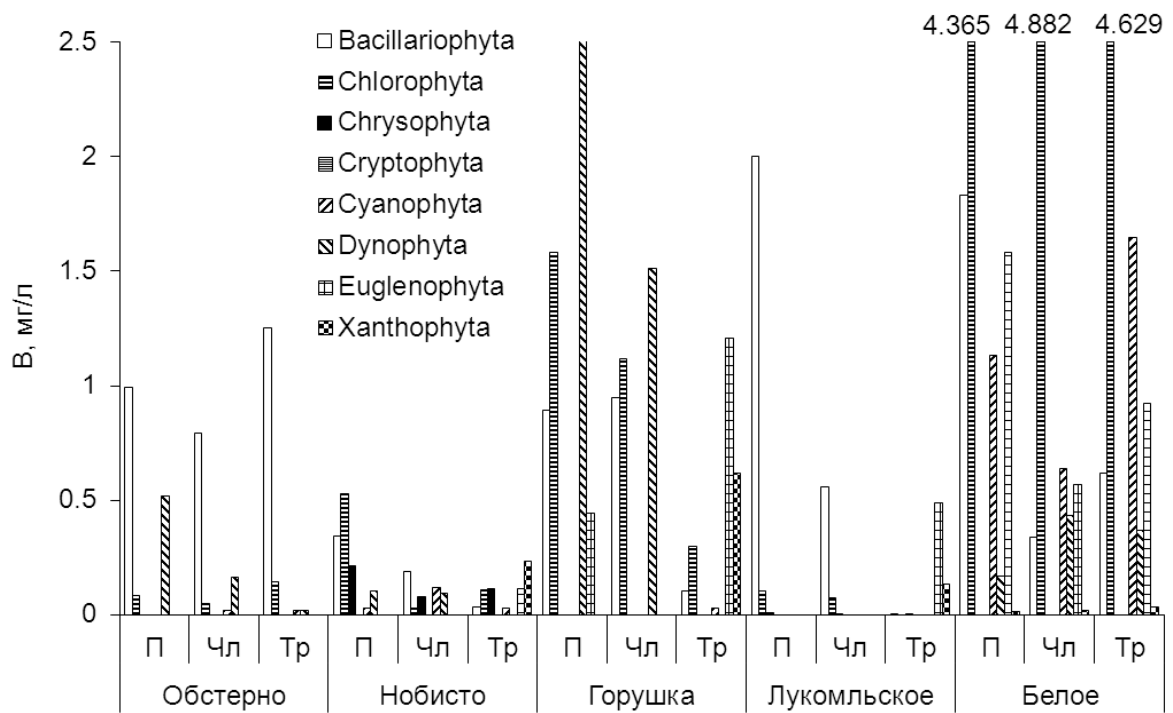
### **Фитопланктон**

В период исследования было обнаружено более 100 видов фитопланктона. Исследуемые озёра существенно различались по биомассе различных отделов водорослей (рис. 1). Во всех биотопах оз. Обстерно наибольшую биомассу имели диатомовые водоросли. Среди них в пелагиали (Пел) доминировали такие виды, как *Stephanodiscus* sp., *Fragilaria crotonensis*, в открытой литорали (Чл) эти же виды были представлены в обратной последовательности, а в тростнике (Тр) наибольшую биомассу имела *F. crotonensis*. На втором месте по биомассе в Пел и Чл находился представитель диатомовых водорослей *Ceratium hirundinella*, в Тр – зелёные водоросли *Cosmarium meneghinii* и

**Таблица 1.** Характеристики исследуемых озёр. Пел – пелагиаль, чл – открытая литораль, тр – заросли тростника. Градации качества воды [Оксинок и др., 1993]: предельно чистые (пч), очень чистые (оч), вполне чистые (вч), достаточо чистые (дч), слабо загрязнённые (слз), умеренно загрязнённые (уз), сильно загрязнённые (сз), весьма грязные (вг), предельно грязные (пг).

Параметр	оз. Обстерно			оз. Нобисто			оз. Горушка			оз. Лукомльское			оз. Белое		
	пел	чл	тр	пел	чл	тр	пел	чл	тр	пел	чл	тр	пел	чл	тр
Пл., км <sup>2</sup>	9.89			3.75			0.18			37.71			5.69		
Объём воды, млн м <sup>3</sup>	50.0			4.37			0.50			249.0			45.02		
V/Q <sup>1</sup>	0.44			0.03			0.25			1.39			1.05		
Глубина макс., м	12			2.8			6.9			11.5			13.2		
Глубина средняя, м	5.1			1.2			2.8			4.5			7.9		
Глубина станции отбора проб, м	5.5	1.5	1.5	2.0	1.5	1.5	4.0	1.5		4.0	1.5		3.0	1.5	1.5
Прозрачность	3.7 пч			2.2 оч			1.7 оч			3.0 оч			0.65 дч		
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг N/л	0.8 уз	1.8 сз	0.6 слз	0	0.8 уз		4.1 пг	4.1 пг		1.7 сз	0.8 уз		0	0	
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг N/л	0.09 оч	0.04 оч	0.09 оч	0.11 вч	0.1 вч		0.41 сз	0.41 сз		0.25 вч	0.05 оч		0.43 сз	0.44 сз	
pH	7.85	7.85	8.15	7.88	7.71		7.96	8.0		6.99	7.72		8.55	8.50	
TDS	123	122	123	105	109	103	131	131	130	167	156	157	223	219	218
T, °C	20.3	20.1	20.2	21.0	20.9		22.1	22.0	22.3	28.5	29.0	26.9	32.0	30.2	32.5
Nф, 10 <sup>3</sup> кл./л	553.75	891.3	1126.6	1715.1	9453.1		7120.3	7284.4		2393.4	1099.7		12285.0		
NCIadoceta, 10 <sup>3</sup> экз./л	28.1			37.0			145.1			23.5			1.4		

<sup>1</sup> Отношение объёма озера к его водосборной площади



**Рис. 1.** Биомассы водорослей из различных отделов в исследуемых озёрах (П – пелагиаль, Чл – литораль без растительности, Тр – тростник).

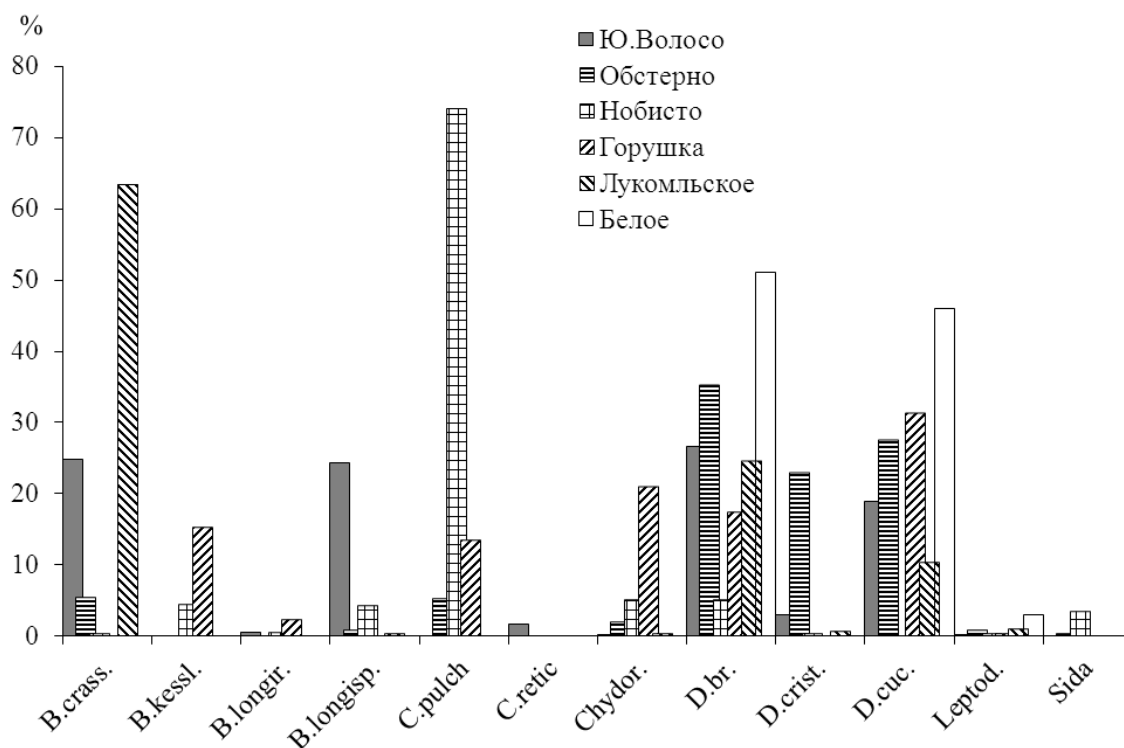
*Staurostrum* sp. В оз. Лукомльское также доминировали диатомовые водоросли, основу их биомассы составляла в основном *F. crotonensis*. В Пел оз. Нобисто в наибольших количествах встречались зелёные (*Dictiosphaerium echrenbergii*), диатомовые (*F. crotonensis*) и хризифитовые (*Dinobryon*) водоросли. В Чл больше всего было диатомовых (*Amphora ovalis*), сине-зелёных (*Gloeocapsa minuta*) и динофитовых (*Glenodinium pygmaeum*) водорослей. В озёрах с более высокой общей биомассой фитопланктона с большим отрывом преобладали разные его отделы. В оз. Горушка в Пел и Чл доминировал представитель динофитовых *C. hirundinella*, но он отсутствовал в Тр, и зелёные водоросли (*Crucigenia tetrapedia*, *Dictiosphaerium echrenbergii*) с биомассой более 1 мг/л во всех биотопах. В оз. Белое наиболее многочисленными были эвгленовые (*Trachelomonas* sp.), диатомовые (*Stephanodiscus* sp.) и зелёные водоросли (*Scenedesmus quadricauda*).

### Зоопланктон

Всего в пелагиали исследуемых озёр было обнаружено достаточно большое количество видов кладоцер – 29. В оз. Обстерно 15 видов, доминировали *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia cristata* и *D. cucullata*; в Нобисто – 24, доминировала *Ceriodaphnia pulhella*; в Горушке – 10, доминировали *D. cucullata*, *D. brachyurum*, *Chydorus sphaericus* и *Bosmina keslery*; в Лукомльском – 12, доминировали *Bosmina crassicornis*, и *D. brachyurum*; в оз. Белое – 3, доминировали *D. brachyurum* и *D. cucullata* (рис. 2). Наибольшая общая численность кладоцер в пелагиали наблюдалась в оз. Горушка, а наименьшая – в оз. Белое. В остальных озёрах различия по этому показателю были сравнительно небольшими (табл. 1).

### Экологический статус озёр Индекс сапробности

Несмотря на существенные различия между озёрами по многим параметрам, величины индекса сапробности мало



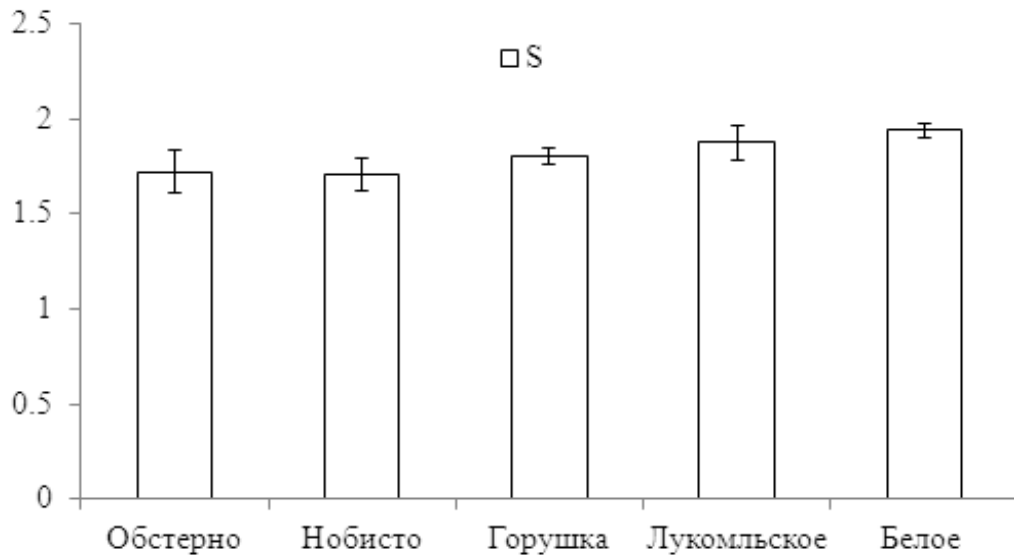
**Рис. 2.** Процент численности отдельных видов кладоцер в их общей численности в исследуемых озёрах и в эталонном оз. Южный Волос. (B. crass. – *Bosmina crassicornis* (O.F. Müller), B. kessl. – *B. kessleri* (Uljanin), B. longir. – *B. longirostris* (O.F. Müller), B. longisp. – *B. longispina* (Leydig), C. pulch. – *Ceriodaphnia pulchella* (Sars), C. retic. – *C. reticulata* (Jurine), Chydor. – *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), D. br. – *Diaphanosoma brachyurum* (Levin), D. crist. – *Daphnia cristata* (Sars), D. cuc. – *D. cucullata* (Sars), Leptod. – *Leptodora kindti* (Foske), Sida – *Sida crystallina* (O.F. Müller).

различались (рис. 3). Величины индекса во всех озёрах укладывались в диапазон соответствующий классу – достаточно чистая (табл. 2) [Оксиук и др., 1993]. Наиболее высокие значения наблюдались в оз. Белое, статистически недостоверными были различия только с оз. Лукомльское. Всего было выявлено 10 групп сапробионтов (рис. 4). Реже всего встречались ксеносапробионты – индикаторы низкого органического загрязнения, которые отмечены в озёрах Нобисто и Лукомльское и были представлены *Navicula cryptocephala*. В то же время во всех озёрах отсутствовали полисапробионты, характерные для сильно загрязнённых органикой вод. В озёрах Обстерно, Нобисто и Лукомльское, с достаточно высокой прозрачностью, в больших количествах встречались представители ксено-, олиго-, мезосапробионтов и,

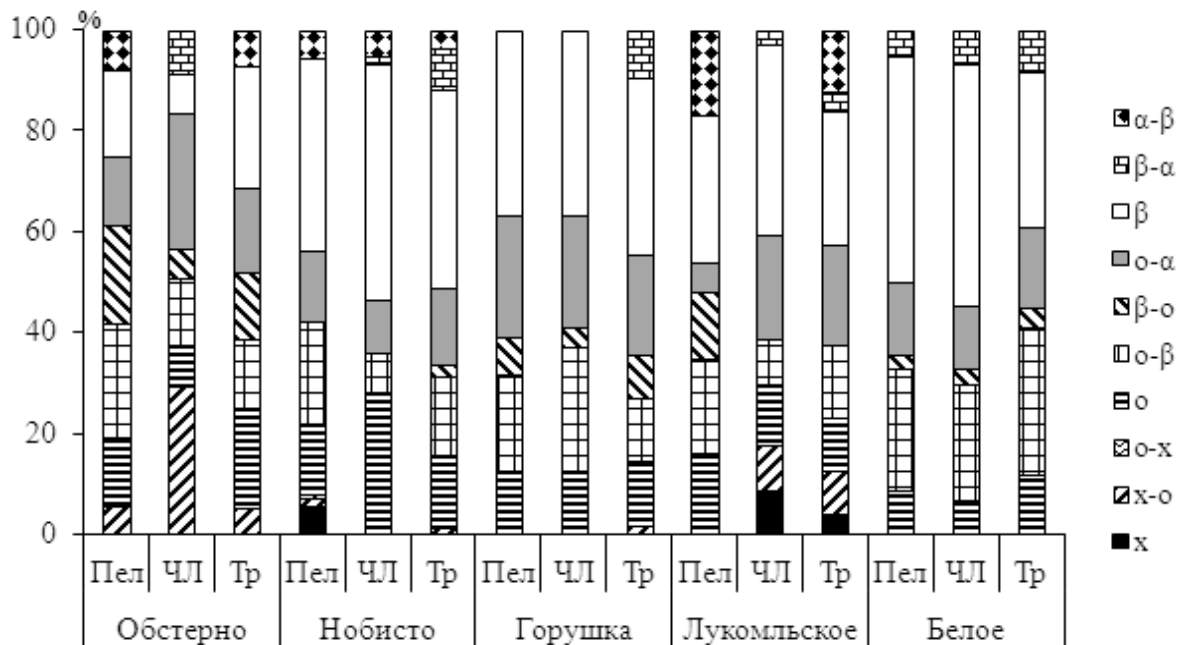
в то же время, достаточно много было индикаторов значительного органического загрязнения. В озёрах Горущка и Белое, с низкой прозрачностью, отсутствовали ксеносапробионты, но было много олиго- и мезосапробионтов. Этим объясняются достаточно близкие величины индексов сапробионности во всех озёрах.

#### Индекс загрязнения PSI

Разные метрики PSI индекса дали достаточно сходные оценки качества воды (табл. 2). В период проведения исследований в озёрах Обстерно, Нобисто и Лукомльское наблюдалась очень низкая общая биомасса фитопланктона, что соответствовало по уровню высокому классу качества. Суммарная биомасса Dinophyta и Cyanophyta также оказалась низкой в этих озёрах, что соответствовало



**Рис. 3.** Величины индекса сапробности (S), рассчитанные по данным о составе фитопланктона.



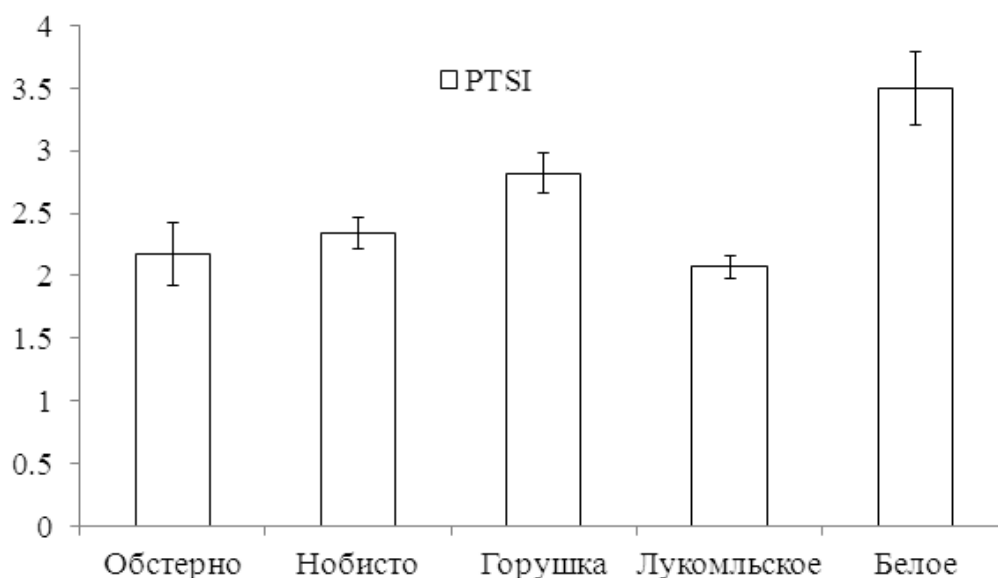
**4.** Процент групп фитопланктона с различной сапробной значимостью в общей биомассе фитопланктона исследуемых озёр.

высокому классу качества. В оз. Горушка этот показатель соответствовал низкому качеству, кроме того биомасса Chlorophyta значительно превышала 1 мг/л, за исключением биотопа с зарослями тростника (Тр). В оз. Белое биомасса Dinophyta и Суанophyta была небольшой, но очень обильно развивались Chlorophyta. В результате в этих двух озёрах класс качества был в основном низким.

Метрика PTSI, величина которой зависит от категории обилия, индикаторного веса и трофического статуса отдельных таксонов, дала более строгую оценку качества воды в озёрах Обстерно, Нобисто и Лукомльское и, напротив, несколько более высокие оценки для оз. Горушка. Самое низкое качество в соответствии с этой метрикой наблюдается в оз. Белое (рис. 5).

**Таблица 2.** Величины прозрачности, индекса Карлсона [Carlson, 1977], рассчитанные по прозрачности ( $TSI_{пр}$ ), концентраций биогенных элементов, индекса сапробности [S, Sladecsek, 1973] и соответствующий класс чистоты (пч – предельно чистые, оч – очень чистые, вч – вполне чистые, дч – достаточо чистые, слз – слабо загрязнённые, уз – умеренно загрязнённые, сз – сильно загрязнённые, вг – всяьма грязная, пг – предельно грязная [Оксиюк и др., 1993]), метрик индекса PSI [Mischke et al., 2008] и MI [Семенченко, Разлуцкий, 2007] и соответствующее экологическое качество воды озёр [Digestive..., 2000] (в – высокое; х – хорошее; пс – посредственное; н – низкое; п – плохое).

Параметр	оз. Обстерно			оз. Нобисто			оз. Горушка			оз. Лукомльское			оз. Белое		
	пел	чл	тр	пел	чл	тр	пел	чл	тр	пел	чл	тр	пел	чл	тр
$TSI_{пр}$	42.4 х			48.6 х			52.4 пс			44.2 х			66.2 н		
Вф, мг/л	1.62 дч	0.809 вч	1.731 дч	1.236 дч	0.515 вч	0.642 вч	7.809 уз	3.584 слз	2.263 слз	2.12 слз	0.638 дч	0.628 дч	9.10 уз	6.875 уз	8.221 уз
S	1.73 дч	1.6 дч	1.83 дч	1.75 дч	1.61 дч	1.75 дч	1.83 дч	1.96 дч	1.78 дч	1.88 дч	1.96 дч	1.98 дч	1.96 дч	1.92 дч	1.92 дч
PSIBф	1.15 в	0.50 в	1.24 в	0.79 в	0.50 в	0.50 в	3.29 пс	2.23 х	1.6 х	1.52 х	0.50 в	0.50 в	3.50 н	3.12 н	3.36 н
PSI классы	0.52 в	0.5 в	0.5 в	0.5 в	0.5 в	0.5 в	5.5 п	5.5 п	1.94 х	0.5 в	0.5 в	0.5 в	5.5 п	5.5 п	5.5 п
PTSI	2.31 х	2.32 х	1.88 в	2.47 х	2.27 х	2.34 х	2.79 пс	2.67 х	2.99 пс	2.09 в	2.15 в	1.97 в	3.37 н	3.83 н	3.29 н
PSI	1.11 в	1.11 в	1.21 в	1.25 в	1.09 в	1.11 в	3.86 н	3.46 пс	2.18 х	1.37 в	1.05 в	0.99 в	4.12 н	4.15 н	4.05 н
Log n	1.18			1.38			1.00			1.08			0.48		
Маргалефа	0.95			1.52			0.52			0.76			0.19		
Ч-С	0.50			0.03			0.30			0.60			0.22		
MI	0.87 х			0.98 в			0.61 х			0.81 х			0.29 н		



**Рис. 5.** Величины индекса PTSI, основанного на индикаторных видах фитопланктона [Mischke et al., 2008].

**Таблица 3.** Коэффициенты корреляции прозрачности, индекса Карлсона, рассчитанного по прозрачности ( $TSI_{пр}$ ), и гидрохимических показателей с биомассой фитопланктона ( $B_f$ ) и индексами: сапробности S, PTSI, PSI. Жирным шрифтом – статистически достоверные коэффициенты ( $P < 0.05$ ), для прозрачности и  $TSI_{пр}$   $df = 3$ , для остальных  $df = 8$ .

Параметр	Бф	S	PTSI	PSI	MI
Прозрачность	<b>-0.859</b>	-0.469	<b>-0.926</b>	<b>-0.886</b>	0.799
$TSI_{пр}$	<b>0.933</b>	0.508	<b>0.974</b>	<b>0.918</b>	<b>-0.889</b>
$PO_4^{3-}$ , P мг/л	0.461	0.332	0.283	0.521	<b>-0.922</b>
$NO_3^-$ , мг N/л	0.293	0.093	0.152	0.276	-0.068
$NH_4^-$ , мг N/л	<b>0.875</b>	<b>0.623</b>	<b>0.765</b>	<b>0.959</b>	<b>-0.890</b>

По величинам всех метрик индекса PSI наиболее высокое качество получила вода в озёрах Лукомльское и Нобисто, несколько хуже оно в пелагиали оз. Обстерно, низкое и посредственное в оз. Горушка и плохое в оз. Белое (см. табл. 2). Индекс имеет статистически достоверную связь с величинами прозрачности,  $TSI_{пр}$  и содержанием аммонийного азота (табл. 3).

#### Мультиметрический индекс (MI)

Индекс MI рассчитывается как среднее из трёх характеристик, все они представлены в таблице 2. Можно видеть, что в наибольшей степени величины индекса определяли величины логарифма числа видов и индекса Маргалефа. Индекс сходства Чекановского-Серенсена имел существ-

венный вклад в величины индекса в озёрах Обстерно и Лукомльское. На рисунке 2 можно сравнить процент видов, которые встречались в эталонном водоёме и в исследуемых озёрах. Например, очень близким с эталонным был процент таких видов как *Daphnia cristata* и *D. cucullata* в оз. Обстерно, доминирующего вида *B. crassicornis* в оз. Лукомльское, что объясняет более высокие индексы сходства. Величины индекса имеют тесную корреляцию с величинами прозрачности и индексом Карлсона (табл. 3). В соответствии с индексом наиболее хорошее качество воды наблюдается в оз. Нобисто, что можно объяснить большим количеством видов. Хорошее качество воды в озёрах Обстерно и Лукомльское, на границе



**Таблица 4.** Разница в отклонении величин прозрачности и биотических индексов оз. Обстерно и оз. Лукомльское, заселённых дрейссеной, от этих показателей для озёр, не заселённых ею.

	% Пр	%PTSI	отклонение	% S	отклонение	% MI	отклонение
Обстерно							
Нобисто	-40.54	7.82	-32.92	-0.97	-41.51	12.64	-53.18
Горушка	-54.05	29.60	-23.89	7.95	-46.10	-29.89	-24.16
Белое	-82.43	60.89	-21.54	12.40	-70.03	-66.67	-15.76
среднее			-26.12		-52.55		-31.04
ст. откл.			6.01		15.31		19.63
Лукомльское							
Нобисто	-26.67	-13.20	-13.47	12.20	-14.47	-20.99	-47.66
Горушка	-43.33	-36.07	-7.26	4.30	-39.03	24.69	-18.64
Белое	-78.33	-68.92	-9.41	0.34	-77.99	64.20	-14.13
среднее			-10.04		-43.83		-26.81
ст. откл.			3.15		32.03		18.19

хорошего и посредственного – в оз. Горушка и на границе низкого и посредственного – в оз. Белое (табл. 2).

Расчёты показывают, что различия между величинами прозрачности озёр Обстерно и Лукомльское, заселённых дрейссеной, с величинами прозрачности остальных озёр были больше, чем различия в величинах биотических индексов. Наибольшими эти различия были для индекса сапробности, поскольку различия с прозрачностью оз. Белое достигали 78–82%, а величины индекса S различались максимум на 12.4%. Для остальных индексов также получены достаточно большие отклонения в различиях прозрачности и их величин (табл. 4).

### Обсуждение

Одним из самых заметных проявлений изменений водных экосистем в результате вселения дрейссены является увеличение прозрачности воды. В озёрах хорошо изученной Нарочанской системы (северо-запад Беларуси) в результате снижения внешней биогенной нагрузки и вселения дрейссены снизились концентрации взвешенных веществ и хлорофилла, общего азота и фосфора, уменьшились биомассы фито- и зоопланктона. Средняя за вегетационный сезон прозрачность в

оз. Нарочь возросла с  $4.5 \pm 1.08$  м в 1981 г. до  $6.9 \pm 1.1$  м в 2006 г. [Остапеня, 2007]. Биомасса дрейссены после стабилизации её численности мало изменялась. По данным с 1993 по 2002 г. различия в биомассе были статистически недостоверными, и она составляла около  $100 \text{ г/м}^3$  [Burlakova et al., 2006]. Для того, чтобы профильтровать весь объём оз. Нарочь, дрейссене требуется 123 дня [Karataev et al., 2005]. В результате вселения этого моллюска в оз. Лукомльское прозрачность увеличилась в два раза [Каратаев, Бурлакова, 1995], а биомасса дрейссены начиная с 1988 г. составляет около  $180 \text{ г/м}^2$  [Митрахович и др., 2008]. Расчёты показывают, что весь объём оз. Лукомльское *Dreissena polymorpha* может профильтровывать за 17 дней [Каратаев, Бурлакова, 1995]. По нашим данным, биомасса моллюска в оз. Обстерно составляет около  $100 \text{ г/м}^2$ , а объём воды в нём значительно меньше, чем в озёрах Нарочь и Лукомльское. По результатам разных исследований, скорость фильтрации дрейссены в среднем составляет 38 мл/ч на 1 г сырого веса моллюсков [Каратаев, Бурлакова, 1995]. Тогда при средней биомассе  $116 \text{ г/м}^3$  она способна профильтровывать весь объём оз. Обстерно (табл. 1) за 5.2 дня. Поскольку среднюю биомассу моллюска мы

получили по данным для участков с глубинами до 5 м, можно предположить, что она может быть меньше для всего водоёма с учётом более глубоких частей озера. Площадь озера под глубинами больше 4 м составляет около 48%. Тем не менее, даже если допустить, что биомасса дрейссены в оз. Обстерно в 2 раза меньше, чем полученные нами величины, моллюску требуется около 10 дней, чтобы профильтровать весь объём водоёма. Эта величина почти в 2 раза меньше, чем для оз. Лукомльское, в котором после вселения *Dreissena polymorpha* прозрачность увеличилась в 2 раза [Каратаев, Бурлакова, 1995]. По нашим наблюдениям, популяция достигла обильного развития в середине 1990-х гг., поэтому увеличение прозрачности в летние месяцы с  $2.32 \pm 0.09$  м в период с 1990 по 1995 г. до  $3.68 \pm 0.76$  м в последующие годы вполне можно объяснить вселением этого моллюска.

По оценкам ряда исследователей, основанным на данных о 86 озёрах из разных регионов Европы, в 78% случаев экологическое качество воды мелких озёр находится в соответствии с её прозрачностью [Peeters et al., 2009]. Рассчитанные по прозрачности величины индекса TSI<sub>пр</sub> для наших озёр соответствовали хорошему экологическому качеству воды в озёрах Обстерно, Лукомльское и Нобисто и посредственному и низкому в озёрах Горушка и Белое соответственно. Этим грациям качества вполне соответствовали концентрации фосфатов и аммонийного азота, оценённые с использованием комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши [Оксиюк, 1993] (табл. 1). С прозрачностью и TSI<sub>пр</sub> достаточно тесно коррелировали биомасса фитопланктона и все использованные биотические индексы (табл. 3). Относительно низкие величины связи были только для индекса сапробности. В целом этот индекс оказался менее

чувствительным поскольку, несмотря на существенные различия по разным абиотическим и биотическим параметрам исследуемых озёр, он оценил их органическое загрязнение как соответствующее одному классу – достаточно чистые (табл. 2). Наблюдается статистически достоверная корреляция всех биотических индексов с содержанием аммонийного азота (табл. 3). Таким образом, оценки качества воды, полученные различными индексами, вполне соответствовали гидрофизическим и гидрохимическим характеристикам озёр.

В литорали оз. Обстерно отмечались концентрации фосфора, в несколько раз превышающие его содержание в пелагиали (см. табл. 1). Наиболее обильное развитие популяции дрейссены наблюдается в прибрежной зоне озера. В разных исследованиях указывается на различную направленность воздействия моллюска на содержание биогенных элементов в озёрной воде. Так увеличение концентрации фосфора в оз. Эри после его снижения в результате специальных превентивных мер, регулирующих его поступление с водосбора, объясняют повышенной ресуспензией и потреблением органических материалов, и выделением питательных веществ моллюсками [Pelley, 2003; Conroy, Culver, 2004]. В то же время в системе Нарочанских озёр наблюдается снижение концентраций общего азота и фосфора. Особенно оно выражено в слабо эвтрофном оз. Мястро, где концентрация этих элементов снизилась более чем в 2 раза [Остапеня, 2000]. В экспериментах [Dzialowski, Jessie, 2009] показано, что дрейссена может оказывать сдерживающий эффект на массовое развитие фитопланктона при внесении дополнительных питательных веществ. В мезокосмах с ней увеличения биомассы фитопланктона, как в вариантах опыта без моллюсков, не происходило. Возможно, такой же эффект наблюдался и в оз. Обстерно.

В целом индекс загрязнения (PSI) оценивает качество воды в озёрах Обстерно, Нобисто и Лукомльское как высокое, несмотря на существенные различия в прозрачности. Объясняется это низкими биомассами фитопланктона и небольшой долей в составе фитопланктона динофитовых водорослей и цианобактерий. Более строгую оценку даёт индекс PTSI. В соответствии с его величинами, наиболее высокое качество воды имеет оз. Лукомльское, а не оз. Обстерно с самой высокой прозрачностью. Величины индекса PTSI для этого озера достоверно не отличаются от величин для оз. Нобисто с прозрачностью меньше на 1.5 м. Также более низкое качество воды в оз. Обстерно по сравнению с Нобисто, показывает индекс MI, основанный на характеристиках сообществ кладоцер (см. табл. 2).

Таким образом, качество воды оз. Обстерно, заселённого дрейссеной, имеющего наиболее высокую прозрачность и низкую биомассу фитопланктона, оценивается не как самое высокое. Следует отметить, что, по нашим многолетним наблюдениям, до вселения в оз. Обстерно *Dreissena polymorpha* максимальная прозрачность воды составляла 2–2.5 м. Соединяющееся с ним оз. Нобисто, где массового развития этого моллюска не наблюдается и прозрачность значительно (более чем на 1 м) ниже, имеет более высокий экологический статус по оценке всеми использованными индексами. Оз. Лукомльское, заселённое дрейссеной, имеет достаточно высокую прозрачность и по всем оценкам высокое экологическое качество. В составе фитопланктона основу биомассы составляют диатомовые водоросли, характерные для чистых озёр. В оз. Белое наибольшая общая биомасса фитопланктона с доминированием зелёных водорослей, в зоопланктоне только 2–3 мелких вида кладоцер, что и объясняет его низкий

экологический статус по оценкам всеми индексами.

Расчёты показали, что несоответствие различий в прозрачности заселённых дрейссеной озёр с различиями в оценках экологического качества биотическими индексами может достигать более 70% при использовании индекса сапробности и более 50% другими биотическими индексами (табл. 4). Это позволяет говорить о том, что, несмотря на увеличение прозрачности и снижение биомассы фитопланктона, изменения в планктонных сообществах не соответствуют улучшению экологического качества вод при вселении дрейссены. Расширение ареалов любых инвазивных чужеродных видов – нежелательное явление. Тем не менее, сейчас наблюдается экспансия как минимум четырёх видов двустворчатых моллюсков, помимо *Dreissena polymorpha*, вызывающих кардинальные изменения в водных экосистемах [Karatajev et al., 2007]. Поэтому, если мы не можем предотвратить вселение чужеродных видов, то надо знать, какие последствия для экологического статуса водоёмов оно будет иметь, и использовать положительные моменты, если такие есть.

### Выводы

Использованные биотические индексы, адаптированные к требованиям Водной Рамочной Директивы, давали достаточно адекватную оценку экологического состояния исследуемых водоёмов в соответствии с их гидрофизическими, гидрохимическими характеристиками. Менее чувствительным методом оказался индекс сапробности.

Исследования показывают, что обычно высокая прозрачность воды соответствует высокому экологическому качеству озёр. Озёра, заселённые дрейссеной, имели наибольшую прозрачность, но экологическое качество, оцениваемое

по составу индикаторных видов планктонных сообществ, не обязательно соответствовало максимальной прозрачности.

Несоответствие величин биотических индексов величинам прозрачности в озёрах, заселённых названным моллюском, составляло более 10–50%.

Экологическое качество воды озера-охладителя, заселённого дрейссеной было значительно выше, чем озера-охладителя без неё.

### Благодарности

Исследования проводились при поддержке Российского и Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект №Б12Р-98). Мы очень благодарны анонимному рецензенту, замечания которого способствовали улучшению рукописи.

### Литература

- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Русское издательство, 2006. 499 с.
- Вежновец В.В., Гигиняк Ю.Г., Разлуцкий В.И. Мониторинг водных беспозвоночных // В сб.: Мониторинг животного мира Беларуси (основные принципы и результаты) / Под ред. Л.М. Сущени, В.П. Семенченко. Минск: Бел НИЦ «Экология», 2005. С. 32–55.
- Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Роль дрейссены в озёрных экосистемах // Экология. 1995. №3. С. 232–236.
- Лаптева Н.А., Курбатова С.А. Изменения в планктонных сообществах, происходящие при интродукции в мезокосмы рыб и дрейссены // В сб.: Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. Мат. межд. конф. / Под ред. А.Ф. Алимова, В.В. Бульона. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 266–278.
- Митрахович П.А., Самойленко В.М., Карташевич З.К., Свирид А.А., Козлов Е.А., Королёв Г.Н., Папко Н.А. Экосистема водоёма-охладителя Лукомльской ГРЭС / Белгосуниверситет. Минск: Право и экономика, 2008. 144 с.
- Оксиук О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П., Линник П.Н., Кузьменко М.И., Кленус В.Г. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29. № 4. С. 62–77.
- Остапеня А.П. Нарочанские озёра: проблемы и прогнозы // В сб.: Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат. Междунар. науч. конф. / Под ред. Т.М. Михеевой. Минск: БГУ, 2000. С. 282–292.
- Остапеня А.П. Дезэвтрофикация, или бентификация // В сб.: Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат. III международной научной конференции / Под ред. Т.М. Михеевой. Минск: Изд. Центр БГУ, 2007. С. 31–32.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. Новый мультиметрический индекс для оценки трофического статуса и экологического состояния лентических водоёмов // ДАН Беларуси. 2007. Т. 51. № 1. С. 72–74.
- Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. Экологическое качество поверхностных вод. Минск: Беларус. навука, 2010. 329 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Атлас сапробных организмов. М., 1977. 227 с.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time // Hydrobiologia. 2006. 571: 133–146.

- Carlson R.E. A trophic state index for lakes // *Limnology and Oceanography*. 1977. V. 22. № 2. P. 361–369.
- Carlson R.E., Simpson J. A Coordinator's Guide to Volunteer Lake Monitoring Methods // North American Lake Management Society. 1996. V. 96.
- Conroy J.D., Culver D.A. Do dreissenid mussels affect Lake Erie ecosystem stability processes? // *Am. Midl. Nat.* 2004. 153: 20–32.
- Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy // *Official Journal* 2000. L. 327. P. 1–73.
- Directive 2008/32/EC of the European Parliament and of the Council of 11 March 2008 amending Directive 2000/60/EC establishing a framework for Community action in the field of water policy, as regards the implementing powers conferred on the Commission // *Official Journal of the European Union*. 2008. L. 164. P. 20–40.
- Dzialowski A.R., Jessie W. Zebra mussels negate or mask the increasing effects of nutrient enrichment on algal biomass: a preliminary mesocosm study // *Journal of plankton research*. 2009. V. 31. № 11. P. 1437–1440.
- Hillebrand H., Dürselen C.D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycol.* 1999. V. 35. P. 403–424.
- Johannsson O.E., Dermott R., Graham D.M., Dahl J.A., Millard E.S., Myles D.D., LeBlanc J. Benthic and pelagic secondary production in Lake Erie after the invasion of *Dreissena* spp. with implications for fish production // *J. Great Lakes Res.* 2000. V. 26. P. 31–54.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*. 1994. V. 69. P. 373–386.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // *Ecology*. 1997. V. 78. P. 1946–1957.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in eastern Europe // *J. Shellfish Res.* 1997. V. 16. P. 187–203.
- Karatayev, A. Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // In: *Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management* / Eds E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 433–446.
- Karatayev, A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // In: *The Comparative Roles of Suspension Feeders in Ecosystems*. NATO Science Series: IV – Earth and Environmental Sciences / Eds R. Dame, S. Olenin. Springer, 2005. P. 239–262.
- Karatayev A., Padilla D.K., Minchin D., Boltovskoy D., Burlakova L.E. Changes in global economics and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves // *Biol. Invasions*. 2007. V. 9. P. 161–180.
- Kelly D.W., Herborg L.M., MacIsaac H.J. Ecosystem changes associated with *Dreissena* invasions: recent developments and emerging issues // In: *The zebra mussel in Europe*. Chapter 20 / Eds G. Van der Velde, S. Rajagopal, A. Bij de Vaate. Backhuys Publishers, Leiden: Margraf Publishers, Weikersheim, 2010. P. 199–210.
- Makarewicz J.C., Lewis T.W., Bertram P. Phytoplankton composition and biomass in the offshore waters of Lake Erie: Pre- and post-*Dreissena* introduction (1983–1993) // *J. Great Lakes Res.* 1999. V. 25. P. 135–148.

- Mischke U., Riedmuller U., Hoehn E. Schonfelder I., Nixdorf B. Description of the German system for phytoplankton-based assessment of lakes for implementation of the EU Water Framework Directive (WFD) // In: Gewasserreport 10, Aktuelle Reihe. Bad Saarow, Freiburg, Berlin. Univ. Cottbus, Lehrstuhl Gewässerschutz, 2008. P. 117–146.
- Newell R.I.E. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review // *J. Shellfish Res.* 2004. V. 23. P. 51–61.
- Pantle F., Buck H. Die Biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. Gas- und Wasserfach. 1955. Bd. 96, H. 18. 604 s.
- Paształeniec, A., Poniewozik, M. Phytoplankton based assessment of the ecological status of four shallow lakes (Eastern Poland) according to Water Framework Directive – a comparison of approaches // *Limnologica*. 2010. V. 40. P. 251–259.
- Peeters E.T.H.M., Franken R.J.M., Jeppesen E., Moss B., Bécares E., Hansson L.-A., Romo S., Kairesalo T., Gross E.M., van Donk E., Nõges T., Irvine K., Kornijów R., Scheffer M. Assessing ecological quality of shallow lakes: Does knowledge of transparency suffice? // *Basic and Applied Ecology*. 2009. V. 10. P. 89–96.
- Pelley J. Multiple stressors behind Lake Erie decline // *Environ Sci Tech.* 2003. V. 37. P. 383a–384a.
- Pollux B.J.A., Van der Velde G., Bij de Vaate A. A perspective on global spread of *Dreissena polymorpha*: a review on possibilities and limitations // In: *The zebra mussel in Europe*. Chapter 4 / Eds Van der G. Velde, S. Rajagopal, A. Bij de Vaate. Backhuys Publishers, Leiden: Margraf Publishers, Weikersheim, 2010. P. 45–58.
- Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol.* 1973. H. 7. P. 1–218.
- Strayer D.L., Caraco N.F., Cole J.J., Findlay S., Pace M.L. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves – A case study of zebra mussels in the Hudson River // *BioScience*. 1999. V. 49. P. 19–28.
- Thorp J.H., Casper A.F. Importance of biotic interactions in large rivers: An experiment with planktivorous fish, dreissenid mussels and zooplankton in the St Lawrence River // *Riv Res Applic.* 2003. V. 19. P. 265–279.
- Vanni M.J. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems // *Ann Rev. Ecol Syst.* 2002. V. 33. P. 341–370.
- Vanderploeg H.A., Nalepa T.F., Jude D.J., Mills E.L., Holeck K.T., Liebig J.R., Grigorovich I.A., Ojaveer H. Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes // *Can J Fish Aquat Sci.* 2002. V. 59. P. 1209–1228.
- Wallin M., Wiederholm T., Johnson R.K. Guidance on establishing reference conditions and ecological status class boundaries for inland surface waters // *CIS Working Group*. 2003. T. 2. №. 3. P. 93.
- Wong W.H., Levinton J.S., Twining B.S., Fisher N.S. Assimilation of micro- and mesozooplankton by zebra mussels: A demonstration of the food web link between zooplankton and benthic suspension feeders // *Limnol Oceanogr.* 2003. V. 48. P. 308–312.

# COMPARISON OF ECOLOGICAL STATUS AND WATER QUALITY BETWEEN THE LAKES INHABITED AND NON-INHABITED BY *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS)

© 2015 Razlutskiy V.I.<sup>1</sup>, Sysova E.A.<sup>1</sup>, Buseva Z.F.<sup>1</sup>, Feniova I.Y.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> The Scientific and Practical Center for Bioresources, the National Academy of Sciences of Belarus, str. Akademicheskaya, 27, 220072 Minsk, Republic of Belarus, [vladimirrazl@gmail.com](mailto:vladimirrazl@gmail.com)

<sup>2</sup> A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, the Russian Academy of Sciences, Leninsky pr., 33, 119071 Moscow, Russia, [Feniova@mail.ru](mailto:Feniova@mail.ru)

*Dreissena polymorpha* is one of the bivalve species that have a great impact on the environment, composition and structure of aquatic communities, thus being an effective driver of the ecological state of the lakes. Five Belorussian lakes were studied in order to find discrepancies of the water quality between the lakes inhabited and non-inhabited by zebra mussel. Lake Obsterno with natural thermal regime and the heated lake Lukolmskoe were inhabited by zebra mussel. Lakes Gorushka and Nobisto with natural thermal regime and the heated lake Beloe were lack of zebra mussel. To determine water quality class, we used water quality indices based on physicochemical parameters, phytoplankton and Cladocera community characteristics in line with requirements of the EU Water Frame Directive and saprobity index calculated by Pantle – Buck method in modification of Sladechek. It is commonly accepted that transparency is a good predictor for ecological state of the lake. Judged only from transparency data, the highest ecological status belongs to Obsterno and Lukolmskoe lakes. However, estimates of biotic indices differed not so much as transparency values in the studied lakes. The range of discrepancy in transparency values between the lakes inhabited and non-inhabited by zebra mussel were not in accordance with the range of discrepancies found with saprobity index, and this mismatch exceeded 70%, and with other biotic indices it was over 50%. To conclude, regardless higher transparency values and reduction of phytoplankton biomass, zebra mussel introduction does not improve water quality through the changes of plankton communities.

**Key words:** *Dreissena polimorpha*, ecological status, biotic indexes, phytoplankton community structure, Cladocera.

# ИХТИОФАУНА РЕКИ АКСУ БАЛХАШСКОГО БАССЕЙНА

© 2015 Сапаргалиева Н.С.

ДГП «Научно-исследовательский институт проблем биологии и биотехнологии»  
РГП «Казахский национальный университет имени аль-Фараби»,  
050038 Алматы, Республика Казахстан  
[Nazym.Sapargaliyeva@kaznu.kz](mailto:Nazym.Sapargaliyeva@kaznu.kz), [sapargaliyeva-n@mail.ru](mailto:sapargaliyeva-n@mail.ru)

Поступила в редакцию 18.09.2013

Река Аксу, впадающая в оз. Балхаш – одна из главных рек Семиречья. Современная ихтиофауна р. Аксу представлена 7 аборигенными и 11 чужеродными видами. Наибольшее число чужеродных видов рыб отмечено на значительной части предгорного и приустьевом участках реки. За последние 20 лет изменилась видовая структура и состав рыбного населения реки. В ней появились и натурализовались речная абботтина *Abbottina rivularis*, которая достигла значительной численности, и сибирский елец *Leuciscus baicalensis*. Видовая структура рыбного населения предгорного участка крайне нестабильна и зависит от его гидрологического режима.

**Ключевые слова:** ихтиофауна, аборигенный, чужеродный, абботтина, хищный.

## Введение

Река Аксу – одна из главных рек Семиречья, которая берёт начало в ледниках Джунгарского Алатау и впадает в оз. Балхаш. Её длина около 316 км, площадь бассейна составляет порядка 5040 км<sup>2</sup>. На р. Аксу построен ряд небольших водохранилищ преимущественно ирригационного назначения. Основным притоком является р. Сарканд, берущая начало вблизи перевала Карасарык с хребта Алагарды и образующаяся от слияния рек Кара-Сарык и Ак-Чаганак. Длина реки около 100 км, из них на протяжении 60 км она течёт в горах.

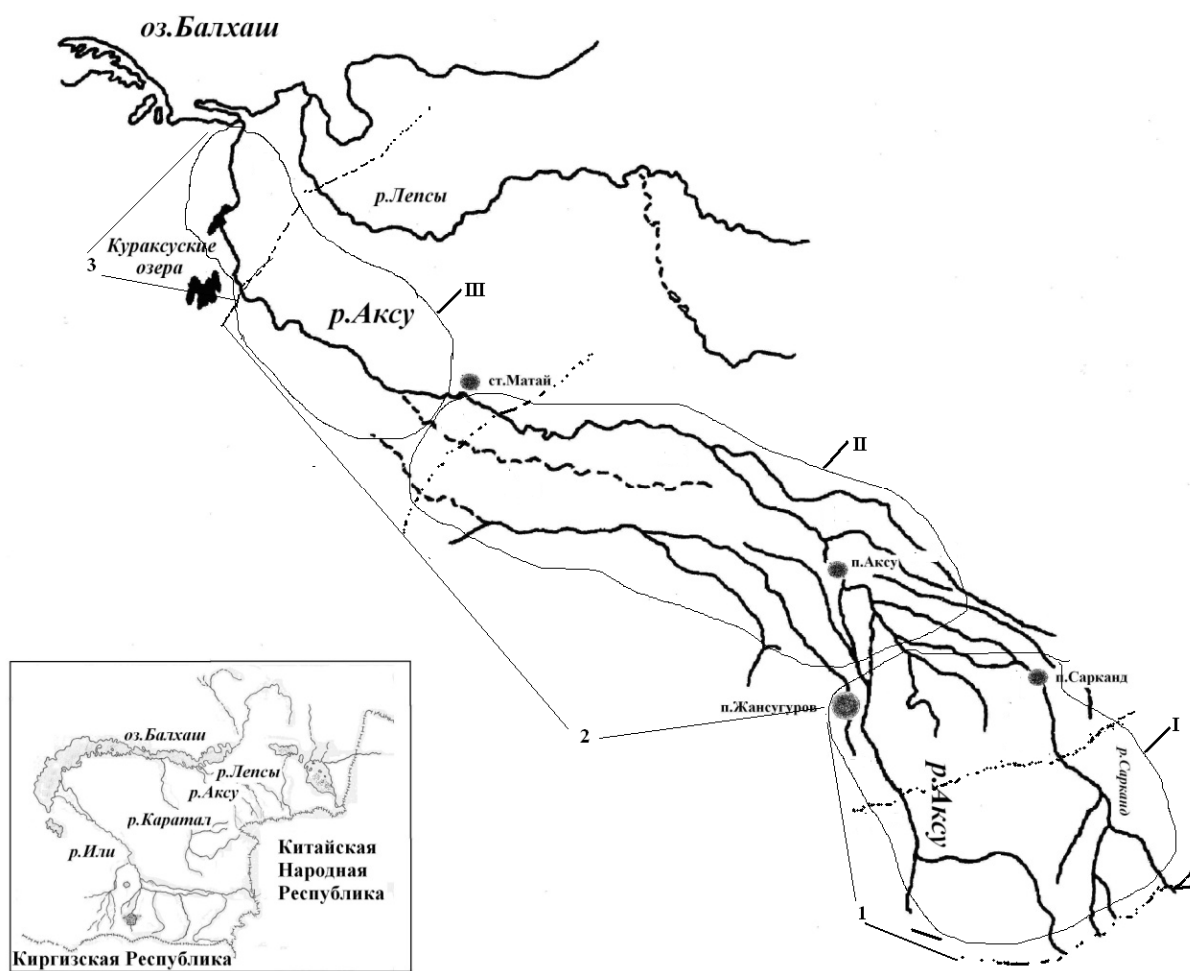
Несмотря на большую площадь водосборного бассейна и полноводность, ихтиофауна р. Аксу изучена слабо. Первое изучение видового состава рыб сделано Н.П. Серовым в 1950-х гг. [Серов, 1961]. Следующее составление списка видов и описание распределения рыб по различным участкам проведено в начале 1990-х гг. [Тимирханов, Щербаков, 1999]. К тому времени стало

очевидным, что чужеродные виды рыб полностью вытеснили аборигенных из оз. Балхаш и р. Или [Митрофанов, Дукравец, 1992; Терещенко, Стрельников, 1995]. В своей работе С.Р. Тимирханов и О.В. Щербаков [1999] указали на большое значение р. Аксу как рефугиума для аборигенной ихтиофауны. Известно, что в настоящее время аборигенная ихтиофауна Балхашского бассейна испытывает сильное негативное воздействие со стороны чужеродных видов рыб, распространившихся в результате акклиматизационных работ [Митрофанов, Дукравец, 1992]. В связи с этим, цель нашего исследования – изучение современного видового состава ихтиофауны р. Аксу.

## Материал и методики

Сбор материала проводился в летний период 2011–2013 гг. Исследованы ихтиофауна р. Аксу от истоков до устья и р. Сарканд (см. рис.). По гидрологическим условиям р. Аксу делится на три участка в соответствии





**Рис.** Карта-схема района исследований. Римскими цифрами показаны зоны, различающиеся по составу ихтиофауны: I – исключительно из аборигенных видов, II – из аборигенных и чужеродных видов, III – исключительно из чужеродных видов. Арабскими цифрами указаны границы участков, выделенных при гидрологическом районировании: 1 – горный, 2 – предгорный и 3 – предустьевой.

с предложенной для горных рек схемой [Feunteun et al., 2001]. Участки получают названия: горный, предгорный и предустьевой, нумеруются арабскими цифрами. На рисунке указываются арабскими цифрами границы участков, а римскими – границы зон с различной ихтиофауной.

Первый из них расположен от истоков до пос. Жансугуров. На этом участке р. Аксу представляет собой типично горную реку со стремительным течением и преимущественно каменистым или каменисто-галечниковым дном. Высшая водная растительность отсутствует или занимает незначительную часть русла.

От пос. Жансугуров до Куракусских озёр находится предгорный участок. Здесь скорость течения несколько снижается, а дно реки с галечникового сменяется сначала песчано-галечниковым, потом песчаным и песчано-глинистым. Высшая водная растительность по-прежнему отсутствует или занимает незначительную часть русла.

На предустьевом участке (от Куракусских озёр до устья) скорость течения существенно снижается, а дно становится песчано-глинистым. Погружённая и прибрежная водная растительность хорошо развиты и занимают значительную часть русла.

Рыбу отлавливали с помощью мальковой волокуши длиной 15 м с ячейей 3 мм, рыболовного сачка 500×700 мм с ячейей 3 мм и крючковой снасти. В устье р. Аксу и водохранилищах на реке также использовали ставные сети с размером ячеи 14, 20, 30, 40, 50, 70, 100 мм длиной 25 м каждая. Часть материалов была предоставлена сотрудниками Института зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан. Названия рыб приводятся в соответствии с [FishBase..., 2013]. Рыб для морфологического анализа фиксировали на месте в 4%-м растворе формалина. Морфобиологический анализ рыб проводили в лаборатории по схеме, предложенной И.Ф. Правдиным [1966].

Для оценки разнообразия сообществ использовали следующие показатели:  $S$  – общее число видов в сообществе (видовое богатство),  $H$  – индекс Шеннона,  $e$  – индекс выровненности Пиелу (равномерность распределения по Шеннону) [Одум, 1975; Бигон и др., 1989]:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$$

$$e = H / \log_2 S,$$

где  $P_i$  – доля  $i$ -го вида в сообществе.

### Результаты и обсуждение

В составе ихтиофауны реки отмечено 18 видов (табл. 1). Анализ распределения различных видов рыб вдоль р. Аксу выявил три зоны, различающиеся по таксономическому составу (рис.)

I – на большинстве горных участков ихтиофауна состоит из 1–5 аборигенных видов (голый осман, голец, голяны);

II – в верхней части предгорного участка происходит смешение аборигенных и чужеродных видов; видовое богатство возрастает до 4–8 видов.

III – на значительной части предгорного и приустьевом участках ихтиофауна представлена исключительно чужеродными видами (от 4 до 12).

Всего в ходе проведённых в течение трёх лет исследований в составе рыбного населения р. Аксу было обнаружено 6 аборигенных и 12 чужеродных видов.

Сравнение современного состава ихтиофауны р. Аксу с данными С.Р. Тимирханова и О.В. Щербакова [1999] выявило существенные изменения, произошедшие за истекшие 20 лет. Ранее обычные и доминировавшие на соответствующих участках реки чешуйчатый осман и илийская маринка нами не обнаружены. По мнению авторов, в прошлом маринка сохранялась в этой реке благодаря изоляции от основного потока акклиматизантов. Аборигенный хищник – балхашский окунь стал встречаться единично. Это произошло в результате чрезмерного и варварского лова [Тимирханов, Щербаков, 1999]. В современных условиях в ихтиофауне реки доминируют молодёжь чужеродных видов (плотва, жерех) и абботтина. В наших уловах длина плотвы составила от 36 мм до 111 мм (в среднем  $58 \pm 1.9$  мм), жереха – от 50 до 72 мм (в среднем  $59 \pm 1.8$  мм), а абботтины – от 23 до 60 мм (в среднем  $34 \pm 1.9$  мм). Зона распространения аборигенных видов значительно сократилась. Они перестали встречаться на большей части предгорного участка. В наших уловах из аборигенной ихтиофауны доминирует голый осман, длина которого составила от 23 мм до 151 мм (в среднем  $60.6 \pm 3.2$  мм), пятнистый губач – длиной от 20 мм до 78 мм (в среднем  $36.7 \pm 2.8$  мм). Остальные виды встречаются в малом количестве.

Видовой состав рыб предгорного участка является крайне нестабильным (табл. 2). Он был богаче в маловодный 2012 г. и резко сократился в многоводном 2013 г., изменился и характер доминирования – вместо плотвы основным видом на этом

Таблица 1. Видовой состав ихтиофауны р. Аксу

№	Вид	Статус	1953–1958 гг. [Серов, 1961]	1990–1991 гг. [Тимирханов, Щербаков, 1999]	Наши данные по годам		
					2011	2012	2013
Отряд карпообразные Cypriniformes, семейство карповые Cyprinidae							
1	Амурский чебачок <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	Ч	0	+	+	+	+
2	Балхашский голянь <i>Rhinchocypris poljakowii</i> (Kessler, 1879)	А	+	0	+	+	+
3	Обыкновенный голянь <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	А	0	0	+	+	+
4	Чешуйчатый осман <i>Diptychus maculatus</i> Steindachner, 1866	А	0	+	0	0	0
5	Голый осман <i>Gymnodiptychus dybowskii</i> (Kessler, 1874)	А	+	+	+	+	+
6	Илийская маринка <i>Schizothorax pseudaksaiensis</i> Herzenstein, 1889	А	+	+	0	0	0
7	Речная абботтина <i>Abbottina rivularis</i> (Basilewsky, 1855)	Ч	0	0	+	+	+
8	Серебряный карась <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	Ч	0	+	+	+	+
9	Жерех <i>Leuciscus aspilus</i> (Linnaeus, 1758)	Ч	0	+	0	+	+
10	Лещ <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	Ч	0	+	0	+	0
11	Сазан <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	Ч	+	+	0	+	0
12	Сибирский елец <i>Leuciscus baicalensis</i> (Dybowski, 1874)	Ч	0	0	0	+	+
13	Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	Ч	0	+	0	+	+
Семейство балиторовые Balitoridae							
14	Пятнистый губач <i>Triplophysa strauchii</i> (Kessler, 1874)	А	+	+	+	+	+
15	Серый голец <i>Triplophysa dorsalis</i> (Kessler, 1872)	А	0	+	+	+	+
Отряд окунеобразные Perciformes, семейство окуневые Percidae							
16	Балхашский окунь <i>Perca schrenkii</i> Kessler, 1874	А	0	+	+	+	0
17	Обыкновенный судак <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	Ч	0	+	0	+	0

Семейство головешковые Odontobutidae							
18	Китайский элеотрис <i>Hypseleotris cinctus</i> (Dabry et Thiersant, 1872)	Ч	0	+	+	+	+
Семейство бычковые Gobiidae							
19	Амурский бычок <i>Rhinogobius</i> sp.	Ч	0	0	0	0	+
Отряд сомообразные Siluriformes, семейство сомовые Siluridae							
20	Обыкновенный сом <i>Siluris glanis</i> Linnaeus, 1758	Ч	0	+	0	+	0
«Ч» – чужеродный вид, «А» – аборигенный вид, «+» – вид представлен в уловах, «0» – вид отсутствует в уловах.							

**Таблица 2.** Показатели видовой структуры рыбного населения

Показатель	р. Аксу 2012 г.	р. Аксу 2013 г.	р. Сарканд 2013 г.
S, число видов	14	6	8
H, индекс Шеннона	2.59	1.78	1.25
e, индекс выровненности Пиелу	0.68	0.69	0.42

участке реки стал жерех. Доминирование по численности молоди и значительная изменчивость показателей разнообразия указывают на большую изменчивость сообщества рыб среднего участка р. Аксу. Значительной численности в настоящее время достигла речная абботтина, которая 20 лет назад вообще отсутствовала в ихтиофауне этой реки.

В летний период 2013 г. ихтиофауна на значительном протяжении р. Аксу состояла преимущественно из чужеродных видов рыб. Длина тела впервые обнаруженного сибирского ельца составила 61–90 мм при средней  $80 \pm 0.2$  мм. По численности, как и в предыдущий год, преобладала речная абботтина.

Из аборигенных видов рыб в р. Сарканд встречаются обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus*, балхашский голянь *Rhynchocypris poljakowii*, пятнистый губач *Triplophysa strauchii*, серый голец *T. dorsalis*, балхашский окунь *Perca schrenkii*, голый осман *Gymnodiptychus dybowskii*, тибетский голец *Triplophysa stoliczkai*, одноцветный губач *T. labiata*, голец

Северцова *T. sewerzowii*. Чужеродные виды представлены сазаном *Cyprinus carpio*, амурским чебачком *Pseudorasbora parva*, серебряным карасём *Carassius gibelio*, элеотрисом *Hypseleotris cinctus* и речной абботтиной *Abbottina rivularis*. Ранее показано, что аборигенные виды рыб быстро исчезают из водоёмов при попадании туда чужеродных хищных видов рыб [Митрофанов, Дукравец, 1992; Терещенко, Стрельников, 1995; Мамилов, 2009]. Это подтверждается и нашими наблюдениями. Вероятно, отсутствием чужеродных хищных видов рыб – судака, жереха, сома – в основном обусловлено большое число видов аборигенной ихтиофауны в р. Сарканд.

### Выводы

1. В настоящее время ихтиофауна р. Аксу представлена 6 аборигенными и 12 чужеродными видами.

2. За последние 20 лет в составе ихтиофауны произошли следующие изменения:

появились новые чужеродные виды – речная абботтина и елец;

ранее обычная аборигенная илийская маринка не была встречена в уловах.

3. Видовая структура предгорного участка крайне нестабильна и зависит от гидрологического режима.

4. Наибольшее разнообразие чужеродных видов рыб наблюдалось на значительной части предгорного и приустьевом участках р. Аксу.

#### **Благодарности**

Автор выражает большую признательность Аубакировой М.О. – сотруднику института зоологии Республики Казахстан, Мамилову Н.Ш. и Беккожаевой Д.К. – сотрудникам Научно-исследовательского института проблем биологии и биотехнологии за помощь в сборе и обработке материала и благодарит Рецензента за критические замечания и ценные рекомендации, которые позволили существенным образом улучшить изложение работы.

Исследования выполнены на средства гранта на фундаментальные исследования Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан.

#### **Литература**

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.

Мамилов Н.Ш. Судак (*Sander lucioperca*) в экосистеме Саз-Талгарских прудов (Алматинская область) // Исследования, результаты. 2009. №1. С. 10–12

Митрофанов В.П., Дукравец Г.М. Некоторые теоретические и практические аспекты акклиматизации рыб в Казахстане // Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Гылым, 1992. Т. 5. С. 329–371.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.

Серов Н.П. Опыт разделения Балхашской ихтиологической провинции // Тр. конф. по рыбн. хоз-ву республик Ср. Азии и Казахстана. Фрунзе: АН КиргССР, 1961. С. 201–211.

Тимирханов С.Р., Щербаков О.В. Ихтиофауна бассейна реки Аксу (басс. оз. Балхаш) и значение этой реки в сохранении биоразнообразия аборигенной ихтиофауны Казахстана // Вестник КазГУ. Серия биологическая. 1999. № 7. С. 73–80.

Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Анализ перестроек в рыбной части сообщества озера Балхаш в результате интродукции новых видов рыб // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35, вып. 1. С. 71–77.

Feunteun E., Ombredane D., Bagliniere J.L. Ecologie des poisons en hydrosystemes continentaux // Atlas des poisons d'eau douce de France. Paris, 2001. P. 36–55.

FishBase / Editors R. Froese, D. Pauly. World Wide Web electronic publication // (www.fishbase.org). Version 03/2013. Проверено 06.05.2013.

# ICHTHYOFAUNA OF THE AKSU RIVER OF BALKHASH BASIN

© 2015 Sapargaliev N.S.

Research Institute of Biology and Biotechnology, Al-Farabi Kazakh National University,  
050038 Almaty, Kazakhstan

[Nazym.Sapargaliyeva@kaznu.kz](mailto:Nazym.Sapargaliyeva@kaznu.kz), [sapargaliev-n@mail.ru](mailto:sapargaliev-n@mail.ru)

The Aksu River is one of the main rivers of the Seven Rivers and flows into Balkhash Lake. Modern ichthyofauna of the Aksu River consists of 7 indigenous and 11 alien species. Most alien fish species is marked in a sizeable part of piedmont and wellhead parts of the river. For the recent 20 years the structure and species composition of the river fish populations have changed. River abbotina (Chinese false gudgeon) *Abbottina rivularis* and Siberian dace *Leuciscus baicalensis* have been appeared and naturalized in it, and the former has achieved a substantial number. Species structure of fish populations in piedmont part is extremely unstable and dependent on its hydrologic regimen.

**Key words:** ichthyofauna, indigenous, alien, abbotina, predatory.

УДК: [581.522.61+581.524.2+581.527.7+581.95](470.314)

## ЭКСПАНСИИ ВИДОВ ВО ФЛОРУ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ В ПОСЛЕДНЕЕ ДЕСЯТИЛЕТИЕ. ВТОРОЕ СООБЩЕНИЕ

© 2015 Серёгин А.П.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
Москва 119991; [botanik.seregin@gmail.com](mailto:botanik.seregin@gmail.com)

Поступила в редакцию 20.01.2014

Во втором сообщении показана натурализация и расселение в последнее десятилетие во Владимирской области 10 видов сосудистых растений (*Acer tataricum* L., *Amelanchier* × *spicata* (Lam.) K. Koch, *Bidens frondosa* L., *Cuscuta campestris* Yuncker, *Galinsoga quadriradiata* Ruiz et Pav., *Nuttallanthus canadensis* (L.) D.A. Sutton, *Poa supina* Schrad., *Rosa villosa* L., *Rumex stenophyllus* Ledeb., *Zizania palustris* L.) с момента первой находки до конца 2013 г. Для всех видов приводятся серии сеточных картосхем (находки на 2007, 2011 и 2013 гг.), встречаемость, основные местообитания, сведения о предшествующих находках в соседних регионах и возможных путях расселения. Даны сведения о дальнейшей четырёхлетней судьбе (2010–2013 гг.) 10 видов, охарактеризованных в первом сообщении: *Epilobium tetragonum* L., *Hypochoeris radicata* L., *Ambrosia trifida* L., *Erigeron* × *huelsenii* Vatke (*E. droebachiensis* auct.), *Aronia mitschurinii* A.K. Skvortsov et Maitul., *Trifolium fragiferum* L., *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabilie, *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort. (= *Festuca arundinacea* Schreb.), *Vicia villosa* Roth, *Galega orientalis* Lam.

**Ключевые слова:** флора, Владимирская область, заносные виды, натурализация, инвазия.

### Введение

Четыре года назад я опубликовал сообщение о подробностях стремительного расселения во Владимирской области 10 видов сосудистых растений с момента первой находки до конца 2009 г. [Серёгин, 2010]. Эти экспансии имели место в течение тех 10–15 лет, которые предшествовали выходу этой статьи, то есть фактически произошли у меня на глазах во время работ по сеточному картированию флоры области. Спустя четыре года я готов обобщить информацию ещё о 10 видах, быстро расселившихся по региону за период наших исследований, а также представить сведения о дальнейшем расселении тех видов, инвазии которых

были охарактеризованы в первом сообщении. Намеренно не включены виды, которые расселяются в области исключительно вдоль железных дорог и ни разу не были найдены в стороне от них. Примерами таких видов, которые стали регулярно попадаться в регионе за последние 10–15 лет, могут быть *Collomia linearis* Nutt., *Eragrostis minor* Host, *Artemisia dubia* Wall. ex Besser, *Chaenorhinum minus* (L.) Lange, *Senecio dubitabilis* C. Jeffrey et Y.L. Chen и др.

Как и прежде, я вынужден констатировать, что большинство авторов-флористов вслед за публикацией первых находок отдельных растений теряют к этим видам какой-либо интерес, поспешно считая эти виды достаточно

банальными. К моменту очередного обобщения по флоре того или иного региона недавняя новинка может стать обычной, а может остаться редкостью. Таким образом, процесс расселения новых видов часто остаётся за рамками текущих флористических работ. При этом, скажем, в какой-нибудь соседней области расселяющийся вид к этому времени может быть ещё не обнаружен, что создаёт значительный диссонанс в представлениях о встречаемости того или иного заносного растения даже в граничащих друг с другом регионах.

В настоящей статье мы хотим показать как динамику числа находок некоторых видов флоры Владимирской области, начиная с первой находки, так и характер экспансий этих растений. Во многих случаях похожий сценарий для данных видов может наблюдаться и в других областях Нечерноземья в пределах Средней России, однако сравнимых данных из соседних регионов у нас нет (например, по Нижегородской, Рязанской, Ярославской областям). С другой стороны, для Ивановской, Тверской и Московской областей есть новые качественные конспекты по адвентивным видам, включающие в том числе элементы наблюдений за динамикой отдельных видов [Борисова, 2007; Нотов, 2009; Майоров и др., 2013]. Сравнение данных по натурализации приведённых видов с другими регионами и странами мы намеренно не проводим из-за несовпадения природно-климатических условий.

### Материалы и методы

С 1999 г. автор ведёт работу по сеточному картированию флоры Владимирской области. Территория области (29 074 км<sup>2</sup>) была разбита на 339 ячеек с размерами 5' по широте и 10' по долготу (примерно 9.2×10.4 км). Площадь ячеек-трапеций (в тексте также называются «квадратами»), таким образом, немного увеличивается к югу, варьируясь от 94.7 км<sup>2</sup> на севере области до 98.2 км<sup>2</sup> на юге.

Как правило, в каждой из 339 ячеек было сделано как минимум одно полное флористическое описание в период с конца мая по конец сентября. До начала полевых работ по топографическим картам и спутниковым снимкам на территорию ячейки автор намечал маршрут, который должен был охватить максимальное разнообразие местообитаний. Обычно на составление флористического описания ячейки уходит 1 день (6–9 часов, иногда до 12). Для этого автор использует пропечатанный в полевом дневнике бланк со списком 680 наиболее обычных растений, то есть примерно с половиной видов от общего объёма флоры области. Более редкие растения размещены в конце списка; неясные или интересные виды обязательно собираем в гербарий.

Полученные за полевой сезон данные в октябре – ноябре автор переносит в базу данных по распространению видов флоры Владимирской области. Эта база данных, дополненная всеми доступными данными литературы и гербарных коллекций, легла в основу карт в вышедшей недавно «Флоре Владимирской области» [Серёгин, 2012]. На момент формирования картосхем для того издания в ноябре 2011 г. в ней содержалась 118 231 запись (иными словами, в этом издании на всех картах нанесено свыше 118 тыс. точек).

В 2012–2013 гг. работы по сеточному картированию флоры Владимирской области были продолжены. Все описания последних двух лет являются повторными и содержат важную информацию о динамике числа местонахождений отдельных видов. В представленном ниже анализе использованы 123 052 индивидуальные записи (в среднем 363 вида на ячейку).

К началу 2013 г. флора Владимирской области насчитывала 1384 вида сосудистых растений



[Серёгин, 2014]<sup>1</sup>. Публикуемые ниже картосхемы (рис. 1, 2) распространения видов выполнены на основе наших личных сборов и наблюдений с использованием немногочисленной литературы по флоре области. Относительное число ячеек, в которых известен вид, высчитывалось от числа изученных ячеек: 209 ячеек было обследовано автором на конец 2007 г., 294 – на конец 2009 г., 337 – на конец 2011 г., 339 – на конец 2013 г. Изученные гербарные образцы по каждому виду располагаются в хронологическом порядке; при их цитировании после названия района указаны индексы квадратов сеточного картирования [Серёгин, 2012].

В 2002 г. мы провели сплошное сеточное картирование флоры национального парка (НП) «Мещёра», расположенного в Гусь-Хрустальном районе. Была использована сетка с четверо меньшими («малыми») ячейками – 2.5'×5' площадью около 24 км<sup>2</sup> каждая [Серёгин, 2004]. В 2012 г. мы повторили это исследование для экспериментального выявления динамики видов на уровне флор небольших квадратов [Серёгин, 2013]. Полученные в Центральной Мещёре в 2012 г. данные широко привлекаются ниже.

### Результаты и обсуждение

В качестве недавно найденных видов, натурализовавшихся в регионе, для второго сообщения мы выбрали следующие растения (в скобках даны даты и авторы первых находок во Владимирской области): *Acer tataricum* L. (2004 г., А.П. Серёгин); *Amelanchier ×spicata* (Lam.) K. Koch (первая находка – нач. 1900-х гг., Н.А. Казанский; вторая – 1995 г., И.В. Вахромеев); *Bidens frondosa* L. (1997 г., А.П. Серёгин);

*Cuscuta campestris* Yuncker (2003 г., А.П. Серёгин); *Galinsoga quadriradiata* Ruiz et Pav. (1995 г., И.В. Вахромеев); *Nuttallanthus canadensis* (L.) D.A. Sutton (1995 г., В.Н. Тихомиров и др.); *Poa supina* Schrad. (2011 г., А.П. Серёгин); *Rosa villosa* L. (первая находка – нач. 1910-х гг., Н.А. Казанский; вторая – 2009 г., А.П. Серёгин); *Rumex stenophyllus* Ledeb. (2002 г., А.П. Серёгин); *Zizania palustris* L. (середина 1990-х гг., М.П. Шилов и др.) (рис. 1).

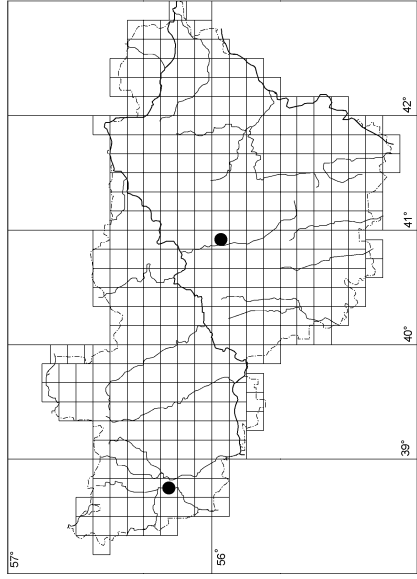
### *Acer tataricum* L.

Изученные образцы: 1) Судогодский р-н, Л14, пос. Муромцево, 7 VIII 2004, А. Серёгин (далее – А.С.), № 2212 (MW); 2) Киржачский р-н, 33, пл. 138 км, ж. д., 27 VIII 2006, А.С., № 2822 (MW, МНА); 3) Вязниковский р-н, 323, ст. Вязники, 30 VIII 2008, А.С., № 3743 (MW); 4) Юрьев-Польский р-н, Г11, с. Малолучинское, 31 V 2009, А.С., № 3856 (MW); 5) Муромский р-н, П13, Дмитриева Слобода, 22 VII 2009, А.С., № 4128 (MW); 6) Меленковский р-н, П11, ст. Кондаково, 19 VIII 2009, А.С., № 4340 (MW); 7) Вязниковский р-н, Е22, пос. Заречный, склон дорожной насыпи, край черноольшаника, 5 VII 2010, А.С., № 4540 (MW); 8) Судогодский р-н, Л15, д. Тюрмеровка, 3 VIII 2010, А.С., № 4702 (MW); 9) Гусь-Хрустальный р-н, Т1, д. Тюрвищи, 7 VIII 2012, А.С., № 5562 (MW); 10) Гусь-Хрустальный р-н, П1, пос. Тасинский Бор, дачный посёлок «Энтузиаст», 13 IX 2012, А.С., № 5696 (MW).

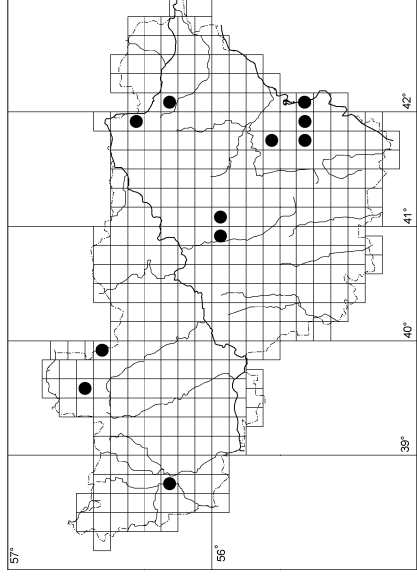
Впервые татарский клён обнаружен в области вне мест культуры в 2004 г. в пос. Муромцево близ г. Судогда [Серёгин, 2007]. Поскольку первая находка была сделана в населённом пункте с большим старинным дендропарком, мы не придали ей должного значения. Спустя два года несколько экземпляров было отмечено на склоне насыпи магистральной железной дороги (ж. д.) в Киржачском районе [Серёгин, 2007].

По результатам специальных наблюдений удалось установить, что вид разводился в придорожных лесополосах, населённых пунктах и даже в опытных лесных посадках (близ д. Тюрмеровка). *Acer tataricum* даёт жизнеспособный самосев и успешно натурализуется по светлым берёзовым лесополосам. Также отмечен по насыпям ж. д., в населённых пунктах

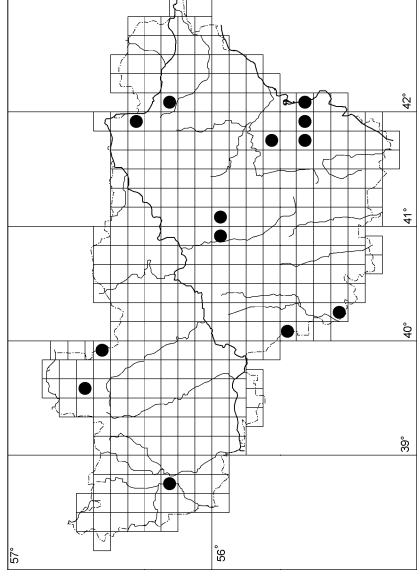
<sup>1</sup> По результатам полевого сезона 2013 г. следует добавить к этому списку ещё 5 видов: *Astragalus falcatus* Lam., *Lunaria rediviva* L., *Cirsium ×hybridum* W.D.J. Koch ex DC. [Серёгин, в печати]; *Digitalis purpurea* L., *Geranium phaeum* L. [Серёгин, неопубл.].



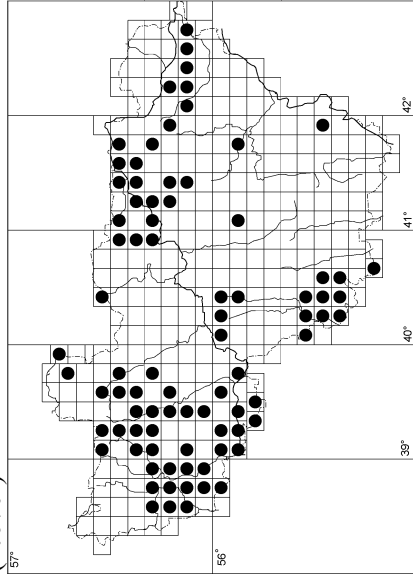
*Acer tataricum*  
2007 – 2 ячейки  
(1.0%<sup>1</sup>)



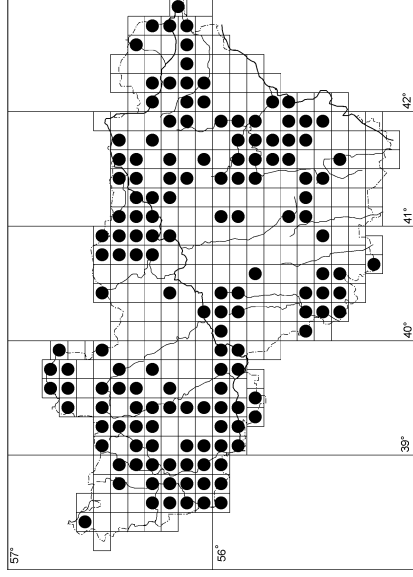
2011 – 12 ячеек (3.6%)



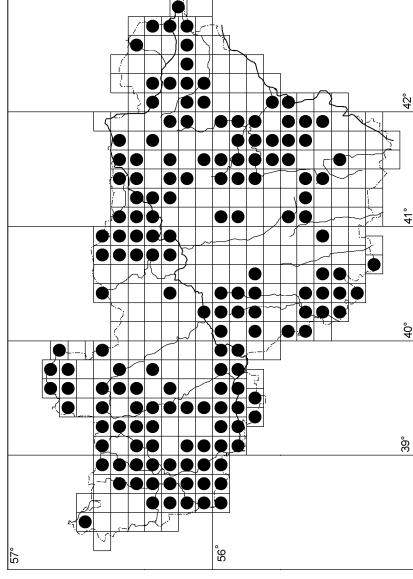
2013 – 14 ячеек (4.1%)



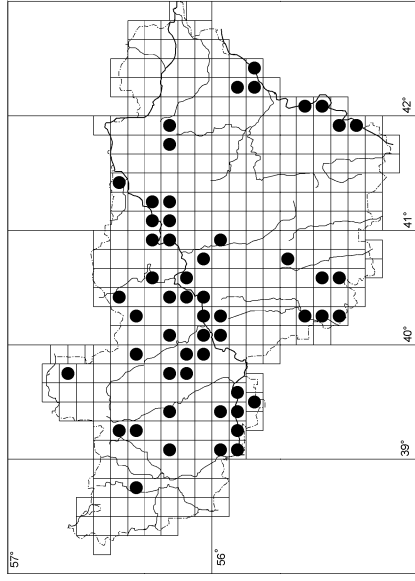
*Amelanchier x spicata*  
2007 – 83 ячейки  
(39.7%)



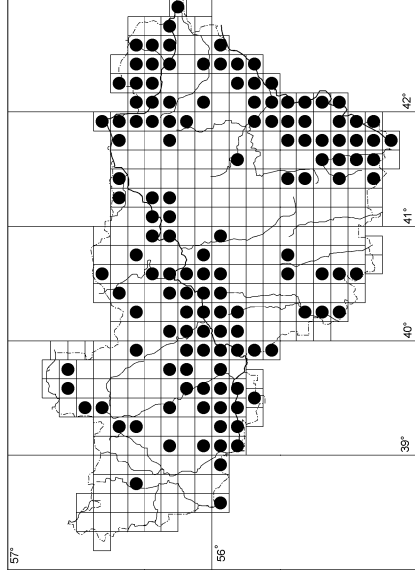
2011 – 149 ячеек (44.2%)



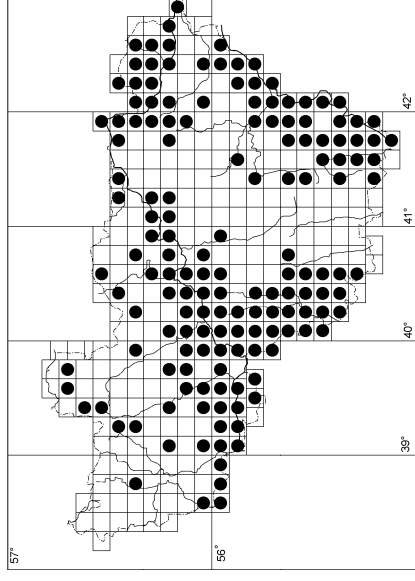
2013 – 159 ячеек (46.9%)



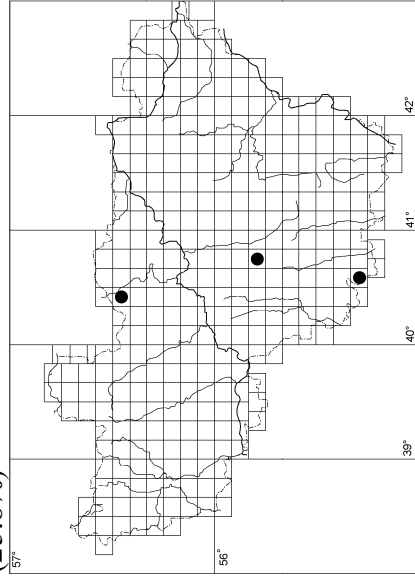
*Bidens frondosa* 2007 – 54 ячейки  
(25.8%)



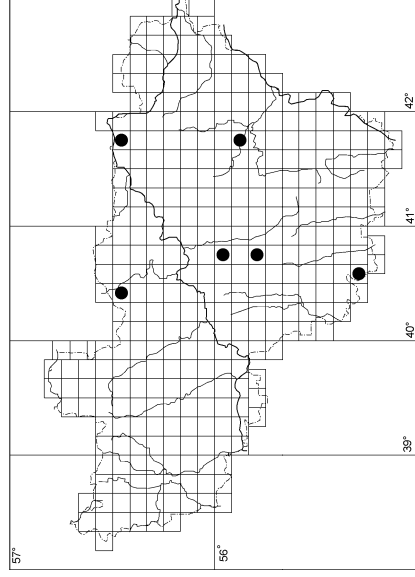
2011 – 134 ячейки (39.8%)



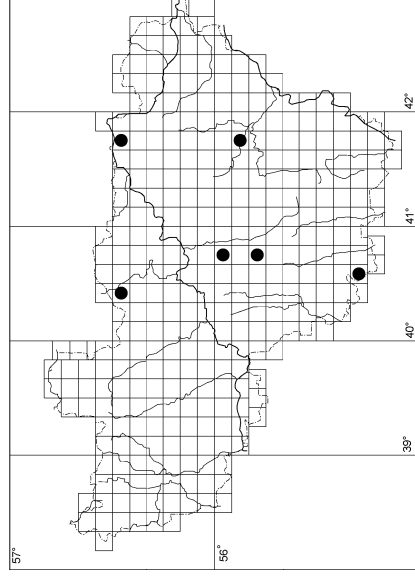
2013 – 154 ячейки (45.4%)



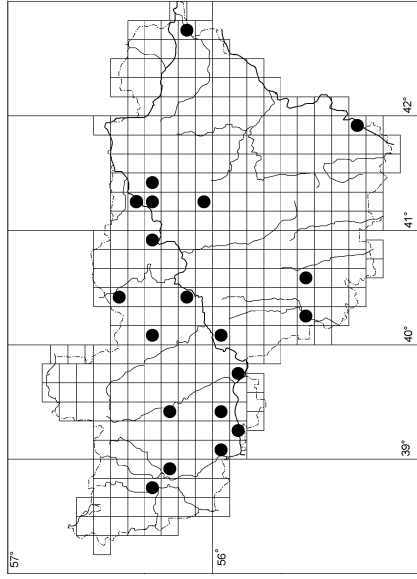
*Cuscuta campestris* 2007 – 3 ячейки  
(1.4%)



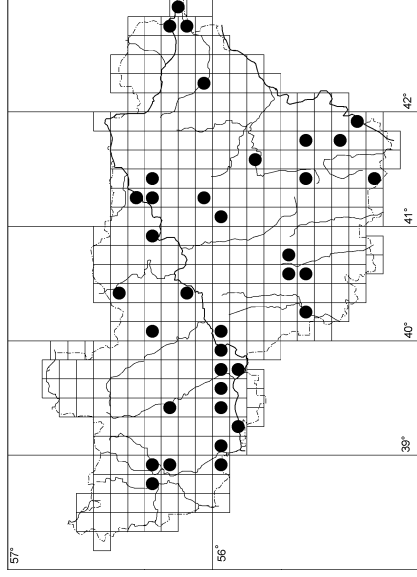
2011 – 6 ячеек (1.8%)



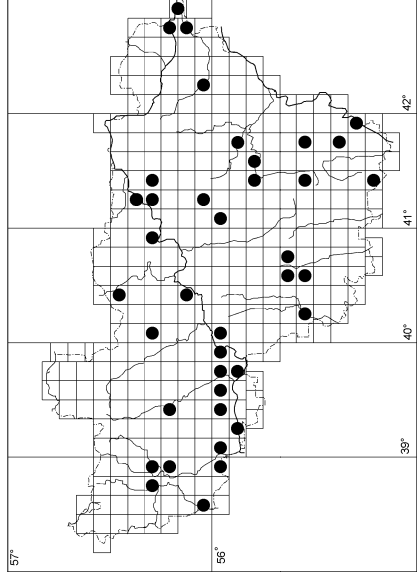
2013 – 6 ячеек (1.8%)



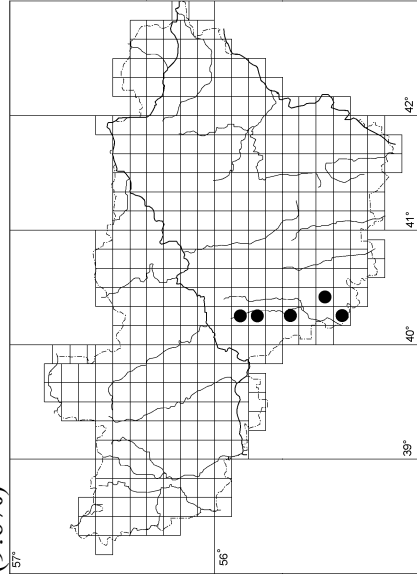
*Gainsoga quadrigradiata* 2007 – 20 ячеек (9.6%)



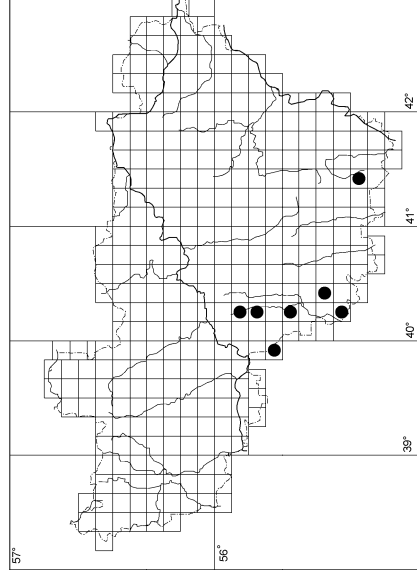
2011 – 36 ячеек (10.7%)



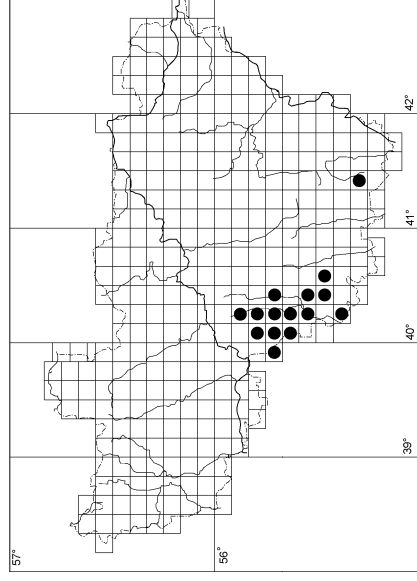
2013 – 39 ячеек (11.5%)



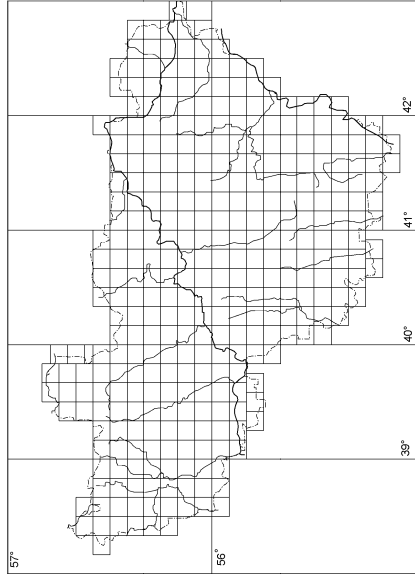
*Nuttallanthus canadensis* 2007 – 5 ячеек (2.4%)



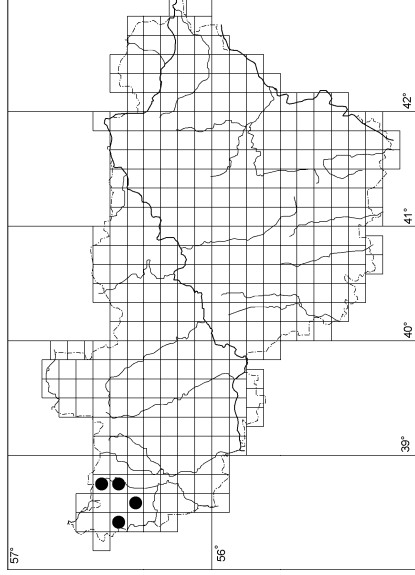
2011 – 7 ячеек (2.1%)



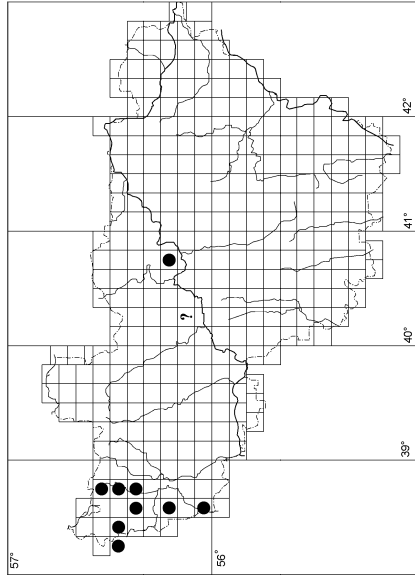
2013 – 15 ячеек (4.4%)



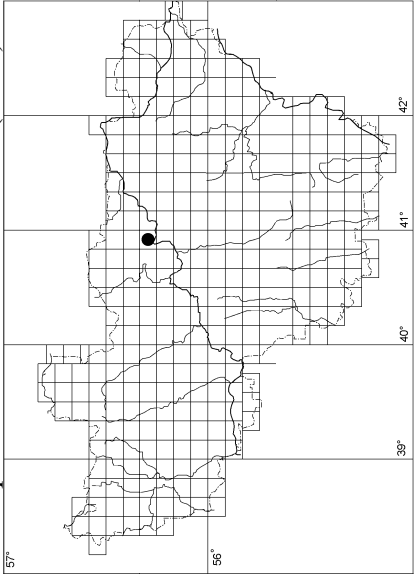
*Rosa spina* 2007 – 0 ячеек (0.0%)



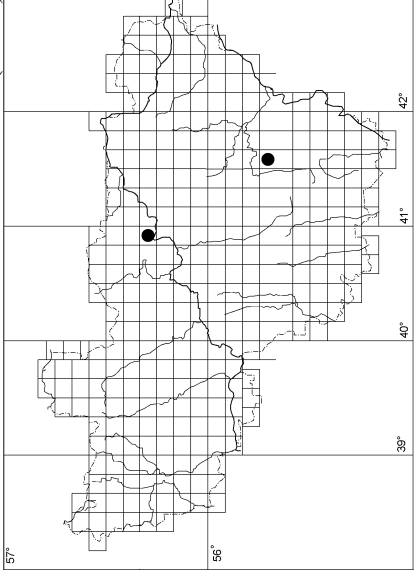
2011 – 4 ячейки (1.2%)



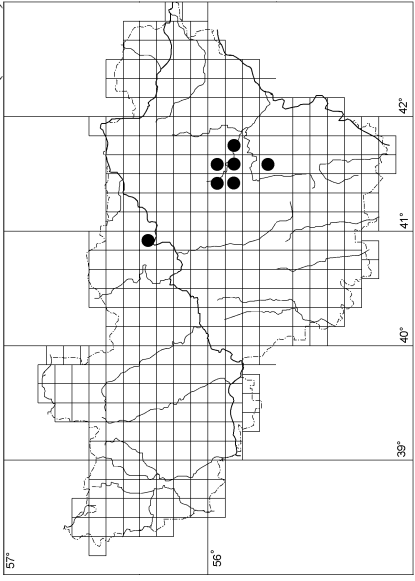
2013 – 9 ячеек (2.7%)



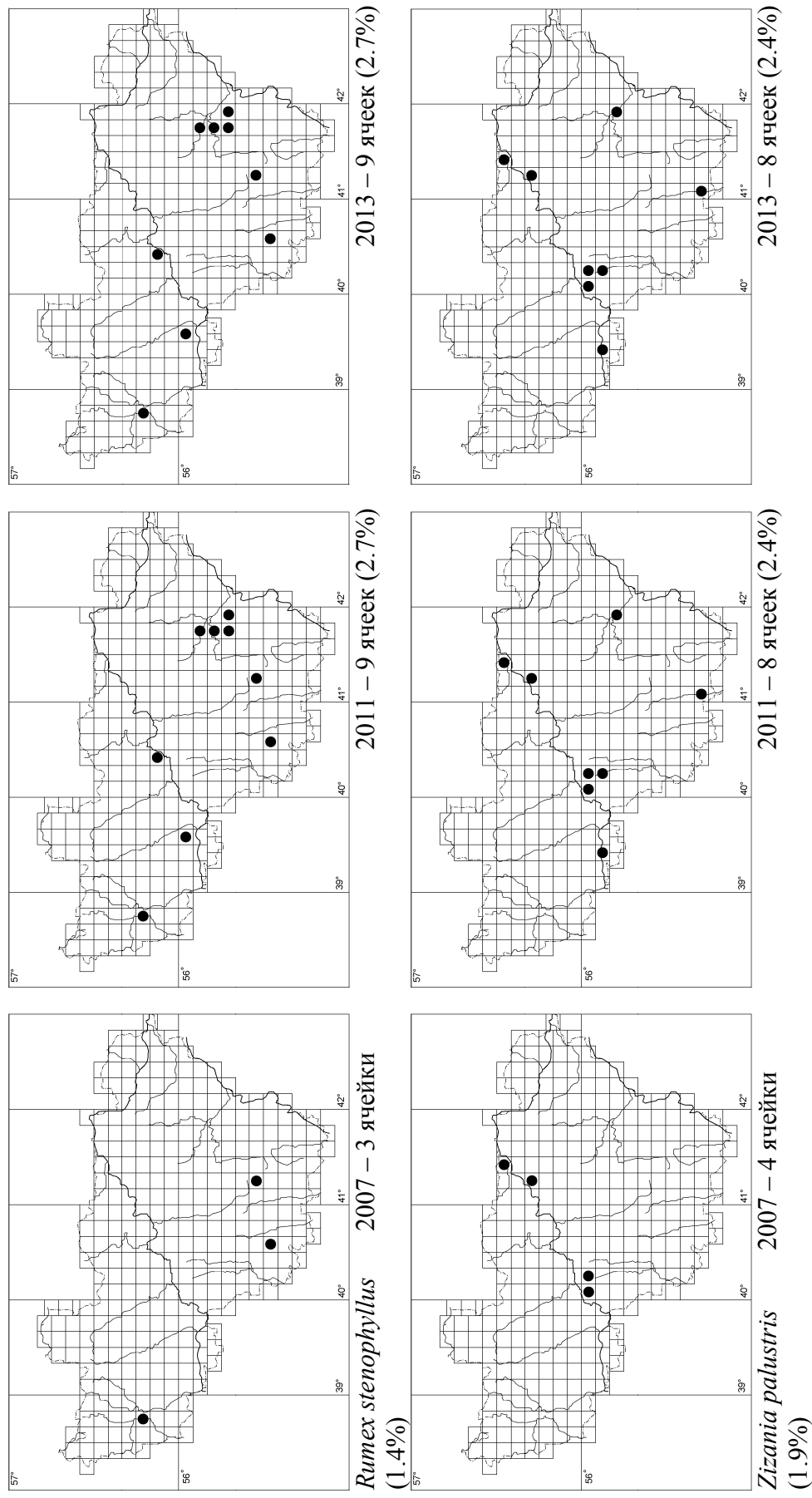
*Rosa villosa* 2007 – 1 ячейка (0.5%)



2011 – 2 ячейки (0.6%)



2013 – 7 ячеек (2.1%)



**Рис. 1.** Прогресс в числе известных местонахождений некоторых видов флоры Владимирской области: данные на конец 2007 г. (публикуется впервые), на конец 2011 г. [по Серегину, 2012] и на конец 2013 г. (публикуется впервые).

<sup>1</sup> Доля ячеек, где обнаружен вид, от числа обследованных ячеек: 209 ячеек на конец 2007 г., 337 на конец 2011 г., 339 на конец 2013 г.

и придорожных кюветах. Наиболее крупные популяции находятся в лесополосах вдоль магистральных ж. д. близ Муром и Вязников. Около пос. Заречный Вязниковского района вдоль шоссе на Мстёру отмечено внедрение вида в древесно-кустарниковые заросли в пойме р. Тары.

В НП «Мещёра» в 2012 г. встречен в двух пунктах. И если в одном случае (пос. «Энтузиаст») чётко удалось установить, что массовое расселение вида и его внедрение в ивняки началось из приусадебной культуры, то в другом случае (д. Тюръвищи) установить источник заноса не удалось [Серёгин, 2013].

Всего вид отмечен на конец 2013 г. в 14 ячейках (4.1%) в шести муниципальных районах области (Юрьев-Польский, Вязниковский, Киржачский, Судогодский, Муромский, Гусь-Хрустальный). Дальние заносы вида и его дальнейшее расселение по региону, безусловно, вероятны.

В Московской области возобновление вида отмечено в старых усадебных парках [Майоров и др., 2013], в Тверской области – в усадебных парках и в двух районах вдоль ж. д. [Нотов, 2009: «отмечено активное образование семян и расселение вдоль полотна железной дороги»].

#### *Amelanchier ×spicata* (Lam.) K. Koch

Изученные образцы: 1) Камешковский р-н, Е17, ст. Новки-2, 19 VIII 2000, А.С., № 552 (MW); 2) Петушинский р-н, ЛЗ, г. Покров, 1 VIII 2001, А.С., М. Шилов, № 758 (MW); 3) Гусь-Хрустальный р-н, С2, пос. Мезиновский, 10 VI 2002, А.С., И. Привалова, № 1210 (MW); 4) Гусь-Хрустальный р-н, С3, ст. Окатово, 25 VIII 2002, А.С., № 1833 (MW); 5) Ковровский р-н, Д20, с. Клязьменский Городок, 8 VII 2006, А.С., № 2586 (MW); 6) Ковровский р-н, Д21, д. Карики, 18 V 2007, А.С., № 2995 (MW); 7) Петушинский р-н, МЗ, оз. Ершевик, 26 VI 2007, В. Виноградов (MW); 8) Юрьев-Польский р-н, Г9, пос. Хвойный, 23 VIII 2007, А.С., № 3373 (MW); 9) Киржачский р-н, К1, д. Мележа, 5 VI 2008, А.С., № 3518 (MW); 10) Камешковский р-н, 315, д. Нестерково, 27 V 2012, А.С., № 5200 (MW); 11) Гусь-Хрустальный р-н, С2, пос. Мезиновский, 14 VII 2012, А.С., № 5276 (MW); 12) Гусь-Хрустальный р-н, Р1, ст. Черусти – пл.

Струя, 16 VII 2012, А.С., № 5330 (MW); 13) Селивановский р-н, М17, пос. Красная Горбатка, 3 VIII 2013, А.С., № 5822 (MW).

Впервые отмечена на территории области одичалой близ с. Патакина [Казанский, 1904, sub nom. *A. vulgaris* Moench] – это, по-видимому, была одна из первых находок вида в Средней России [ср. Виноградова и др., 2009]. Впрочем, натурализовался вид гораздо позднее. Вплоть до 1980-х гг. к югу от Клязьмы ирга во Владимирской области вовсе не была известна [Определитель..., 1986], но уже в середине 1990-х гг. в некоторых пунктах стала массовым видом [И.В. Вахромеев, личное сообщение].

В последние годы наблюдается стабилизация числа ячеек, где известен вид. Так, на конец 2007 г. вид был известен в 40.2% ячейках от числа изученных, в конце 2011 г. – в 44.2%, а в конце 2013 г. – в 46.9%. О том, что расселение ирги у нас близко к завершению (а активная его фаза сошла на нет уже в начале 2000-х гг.), говорит тот факт, что в НП «Мещёра» вид был отмечен в 2002 г. в 26% изученных «малых» ячеек, а в 2012 г. – в 30% [Серёгин, 2004, 2013].

Эта ирга широко культивируется как плодовая культура. Легко разносится птицами и успешно натурализуется. Встречается в травяных сосновых лесах, при этом недалеко от жилья – в массе. Также образует густые заросли близ выходов известняков. Реже попадает по обочинам и насыпям автомобильных и железных дорог, как сорное в населённых пунктах. На данный момент область расселения *A. spicata* в регионе можно разделить на два участка (см. картосхему). Западный охватывает Мещёру, Гряды, северо-запад Ополя и террасы Клязьмы выше Владимира. Восточный участок включает Нерлинский район, Окско-Цнинский Вал, Нижнеокский район, Фролицеву низину. Эти два «фрагмента» разделены неширокой полосой Ополя, Высокорежья и восточного края Мещёры, где вид редок.

### *Bidens frondosa* L.

Изученные образцы: 1) Собинский р-н, К11, объездная дорога г. Владимира, 4 VIII 2000, А.С., № 434 (MW); 2) г. Владимир, И13, р. Клязьма, 5 VIII 2000, А.С., № 450 (MW); 3) Петушинский р-н, Л3, г. Покров, 1 VIII 2001, А.С., М. Шилов, № 742 (MW); 4) Гусь-Хрустальный р-н, С1, д. Тасино, 8 VIII 2002, А.С., № 1669 (MW); 5) Ковровский р-н, Ж18, пос. Первомайский, 1 IX 2003, А.С., № 1988 (MW); 6) Суздальский р-н, Д13, г. Суздаль, 3 IX 2003, А.С., № 2000 (MW); 7) Муромский р-н, С12, с. Панфилово, 10 IX 2006, А.С., Ю. Кокошников, О. Мирошник, № 2898 (MW); 8) Киржачский р-н, 35, д. Власьево, 25 VIII 2007, А.С., А. Хохлов, № 3383 (MW); 9) Собинский р-н, М6, д. Шепели, 6 VIII 2008, А.С., № 3715 (MW); 10) Вязниковский р-н, Ж26, уроч. Почайка, р. Лух, 25 IX 2010, А.С., С. Дудов, № 4830 (MW); 11) Судогодский р-н, Н13, д. Костенец, 4 VIII 2013, А.С., № 5832 (MW).

В Москве это растение было впервые обнаружено в 1976 г., в Московской области – спустя три года [Скворцов, 1982; Макаров, Игнатов, 1983; Майоров и др., 2013]. В 1980-е гг. она стремительно расселяется по рекам Подмосковья [Игнатов и др., 1988] и в 1990-е гг. достигает Владимирской области. Здесь она была обнаружена в 1997 г. на берегах Клязьмы у Владимира [Серёгин, 1998]. История первого этапа расселения вида в Европейской России подробно изложена Е.А. Глазковой [2005].

В первые годы после своего проникновения в область вид быстро расселился по долинам рек, и у него какое-то время был долинный тип распространения – по Оке, Клязьме и ещё нескольким крупным рекам [Серёгин, 2012]. Вот какую картину сугубо долинной приуроченности вида я застал в 2002 г. в НП «Мещёра»: «В нижнем течении р. Бужа, берега оз. Святое, реже по сугубо вторичным местообитаниям. Только в южной половине НП» [Серёгин, 2004].

В последние семь-восемь лет преимущественно вдоль путей сообщения и по населённым пунктам *B. frondosa* перешла к освоению междуречий во Владимирской области [Серёгин, 2012]. Этот процесс продолжается и сейчас: к концу 2011 г.

вид был отмечен в 134 ячейках (39.8%), а к концу 2013 г. – уже в 154 (45.4%).

На сегодняшний день *B. frondosa* уже почти полностью освоила территорию низменной Центральной Мещёры, проникнув по подходящим местообитаниям (лесные дороги, долины рек и ручьёв) в самые глухие уголки этого края. По скорости расселения и взрывному характеру роста числа местонахождений *B. frondosa* (11% от числа изученных ячеек в 2002 г. против 76% в 2012 г.), на мой взгляд, является самым успешным адвентивным видом во флоре НП «Мещёра» за десятилетний период [Серёгин, 2013]. Впрочем, в связи с отсутствием подходящих местообитаний вид до сих пор почти отсутствует в осевой части Окско-Цнинского вала.

Для Владимирской области В.Г. Папченков [2011] приводил гибриды с участием *B. frondosa*, а именно *B. × garumnae* Jeanj. et Debray (= *B. frondosa* × *B. tripartita*, включая возвратные гибриды с *B. frondosa*) и *B. frondosa* × *B. radiata*. Не уверен, что изменчивость наших черёд связана именно с гибридизацией, хотя реальность гибрида *B. frondosa* × *B. radiata* вроде бы подтверждается [Виноградова и др., 2013].

### *Cuscuta campestris* Yuncker

Изученные образцы: 1) Суздальский р-н, г. Суздаль, 3 IX 2003, А.С., № 2023 (MW); 2) пос. Великодворский, 22 VII 2006, А.С., И. Привалова, № 2715 (MW); 3) Селивановский р-н, 47-й км ж. д. Муром – Ковров, 22 VIII 2009, А.С., № 4372 (MW); 4) Ковровский р-н, с. Кувезино, 18 VIII 2011, А.С., № 5062 (MW).

Впервые отмечена в области в 2003 г. [Серёгин, 2006]. У нас *C. campestris* связана, в основном, с шоссе, по одному разу была встречена на ж. д. и деревенской улице. Безусловно, заносится с автомобильным транспортом из более южных районов европейской части страны. В соседней Рязанской области в массе отмечалась в пойме Оки [Определитель..., 1987; MW], но к нам по окской долине так и



не проникла. В отдельных местонахождениях вид быстро исчезает, но это, на мой взгляд, связано с постоянным нарушением его местообитаний, а не с неспособностью успешно существовать несколько сезонов в одном месте. Так, например, в Тверской области в единственном месте современного заноса *C. campestris* удерживалась в течение трёх лет [Нотов, 2009].

Карантинный сорняк; во Владимирской области отмечен на *Polygonum* agg. *aviculare*, *Erigeron canadensis* и др. Всего известен в 6 ячейках (1.8%) в пяти муниципальных районах области (Суздальский, Ковровский, Судогодский, Гусь-Хрустальный, Селивановский). В Московском регионе *C. campestris* известна по единичным находкам с конца 1940-х гг. [Майоров и др., 2013].

***Galinsoga quadriradiata* Ruiz et Pav.  
(*G. ciliata* (Raf.) S.F. Blake)**

Изученные образцы: 1) Петушинский р-н, ЛЗ, г. Покров, 1 VIII 2001, А.С., М. Шилов, № 748 (MW); 2) Гусь-Хрустальный р-н, Р2, д. Тасино, 8 VIII 2002, А.С., № 1683 (MW); 3) Ковровский р-н, Ж19, г. Ковров, 29 VIII 2003, А.С., № 1941 (MW); 4) Гусь-Хрустальный р-н, Р4, пос. Нечаевская, куча песка вдоль дороги у жилья, 31 VII 2004, А.С., № 2161 (MW); 5) Александровский р-н, Ж4, д. Старово, 24 VIII 2006, А.С., № 2776 (MW); 6) Петушинский р-н, Л7, д. Пекша, 20 VIII 2011, А.С., № 5072 (MW).

Вид известен в Москве уже по сборам 1922–1923 гг. [Майоров и др., 2013], однако к нам проник гораздо позднее. Так, например, он не был ни разу встречен в регионе авторами «Определителя...» [1987], хотя к тому моменту вид в Московской Мещёре был «распространён довольно широко, особенно в окрестностях г. Москвы». Впервые *G. quadriradiata* отмечена в 1995 г. в г. Ковров на газонах и обочинах дорог [Вахромеев, 2000] и ещё какое-то время считалась очень редкой [Вахромеев, 2002], несмотря на то, что уже в самом начале 2000-х гг. вид стал регулярно появляться в городах (на газонах и клумбах) и близ дачных посёлков.

К концу 2007 г. это растение было отмечено в 8.6% ячеек от числа изученных, к концу 2011 г. – в 10.7%, а к концу 2013 г. – в 11.5%. На текущий момент оно зарегистрировано почти во всех муниципальных районах (кроме Юрьев-Польского, Вязниковского, Муромского). Произрастает как сорное в огородах и на клумбах, а также на городских газонах, свалках, по огородам и сорным кучам на окраинах дачных посёлков.

Интересно сравнить десятилетнюю судьбу (2002–2012 гг.) в Центральной Мещёре двух видов галинзог, распространённых у нас – *G. parviflora* и *G. quadriradiata*. Оба вида в парке были обнаружены в 2002 г. по одному разу, а также встречены два года спустя на сорных местах на ст. Нечаевская. Несмотря на то, что первый вид во Владимирской области был впервые собран ещё в 1974 г., а другой лишь в 1995 г., оба растения расселялись по области почти синхронно. Так, на конец 2011 г., *G. parviflora* была встречена в 16.3% ячеек, а *G. quadriradiata* – в 10.7% [Серёгин, 2012]. Однако в Центральной Мещёре изменения, произошедшие за 10 лет с расселением галинзог, поражают: *G. parviflora* в 2012 г. отмечена в большинстве обследованных населённых пунктов (26% ячеек), в то время как *G. quadriradiata* встречена лишь один (!) раз – она сохраняется на ст. Нечаевская [Серёгин, 2013].

Таким образом, мы наблюдаем сейчас стабилизацию числа местонахождений *G. quadriradiata*, в то время как *G. parviflora*, существующая в области, по крайней мере, 40 лет, продолжает расселяться и встречается сейчас гораздо чаще. Интересно, что в более урбанизированном Московском регионе *G. quadriradiata* встречается значительно чаще *G. parviflora*, особенно «на плодородных и свежих почвах» [Майоров и др., 2013]; в Тверской области также преобладает *G. quadriradiata* [Нотов, 2009].

***Nuttallanthus canadensis* (L.) D.A.  
Sutton (= *Linaria canadensis* (L.)  
Dum. Cours.)**

Изученные образцы: 1) Гусь-Хрустальный р-н, Т1, д. Тюръвищи, 12 VI 1995, В. Тихомиров, А. Сухоруков, Е. Миронов, № 14863 (MW); 2) Гусь-Хрустальный р-н, С2, д. Часлицы, отвалы мелиоративной канавы, на торфе, 18.VI.1995, А. Девятков, С. Полевова, № 14864 (MW); 3) Гусь-Хрустальный р-н, Н6, д. Большие Острова, 4 VII 2002, А.С., И. Привалова, № 1339–1341 (MW, МНА); 4) Собинский р-н, М8, д. Анфимиха, 5 VII 2002, А.С., И. Привалова, № 1355 (MW, МНА); 5) Собинский р-н, М8, пос. Асерхово, р. Бужа, 4 VIII 2011, А.С., № 5014 (MW); 6) Меленковский р-н, пос. Соколье, Волковское Болото, 2 IX 2009, А.С., № 4398 (MW, LE); 7) Гусь-Хрустальный р-н, С3, г. Курлово, 22 VII 2012, А.С., № 5403 (MW); 8) Гусь-Хрустальный р-н, Р3, Мезиновские торфоразработки, 1 VIII 2012, А.С., А. Возбранная, № 5504 (MW); 9) Собинский р-н, Н5, перешеек между Бакшеевским и Островским болотами, 10 VIII 2012, А.С., № 5571 (MW).

Хорошим примером новейшей задокументированной истории расселения является постепенное распространение во Владимирской области по вскрытым (и ныне заброшенным) торфяникам канадской льнянки.

Этот вид известен на торфяниках Подмосковья, как минимум, с 1894 г. [Петунников, 1900; Майоров и др., 2013], но вплоть до второй половины XX в. оставался очень редким растением. Активная разработка обширных торфяников благоприятствовала широкому расселению вида на востоке Московской Мещёры [Определитель..., 1987], откуда он и попал во Владимирскую область. Здесь вид был впервые найден в 1995 г. в двух пунктах НП «Мещёра» во время студенческой практики студентов МГУ [Тихомиров, 1997]. В 2002 г. мы нашли её на севере НП на Островском болоте ещё в двух «малых» ячейках, а также получили данные о произрастании вида на Гаринском болоте [Серёгин, 2004]. Уже тогда стало ясно, что вид неплохо расселяется по голому песку лесных дорог, прилегающих к торфяникам. К концу 2011 г. в области было известно уже семь «больших» ячеек (в трёх

муниципальных районах), где был отмечен *N. canadensis* [Серёгин, 2012].

В 2012 г. в процессе повторного сеточного картирования Центральной Мещёры вид стал известен уже в 23% «малых» ячеек (против 9% в 2002 г.). В северной части парка он встречается повсеместно в квадратах, примыкающих к Островскому и Бакшеевскому болотам. Сейчас местообитаниями канадской льнянки являются уже не столько торфяники, сколько песчаные лесные дороги и противопожарные рвы.

Таким образом, всего вид известен в 15 ячейках из трёх районов области (скорее всего, вид будет найден также в Петушинском и Судогодском районах). Все местонахождения расположены в пределах Мещёрской низменности. Безусловно, последуют находки вида и в Рязанской области, поскольку ближайшие местонахождения расположены всего в 5 км от её границ.

В Москве отмечается иногда на свежих городских газонах, покрытых торфяными смесями [Майоров и др., 2013; наблюдения автора]. Во Владимирской области строго приурочен к бывшим торфоразработкам и прилегающим лесным дорогам.

***Poa supina* Schrad. (= *Ochlopoa supina*  
(Schrad.) H. Scholz et Valdés)**

Изученные образцы: 1) Александровский р-н, Г4, пос. Балакирево, 25 V 2011, А.С., П. Колодзей, № 4912 (MW, LE); 2) Александровский р-н, Г4, с. Рюминское, 25 V 2011, А.С., П. Колодзей, № 4923 (MW, LE); 3) Александровский р-н, Е2, г. Струнино, 20 VII 2011, А.С., № 4940 (MW); 4) Александровский р-н, Д1, д. [Верхние] Дворики, 10 IX 2011, А.С., Л. Абрамова, № 5109 (MW); 5) Камешковский р-н, 315, пл. Карякинская, 27 V 2012, А.С., № 5204 (MW); 6) Александровский р-н, Е3, г. Александров, 7 VIII 2013, А.С., № 5844 (MW); 7) Александровский р-н, 32, д. Жуклино, 8 IX 2013, А.С., № 5886 (MW); 8) Киржачский р-н, К1, д. Ратьково, 9 IX 2013, А.С., № 5898 (MW).

Это массовое растение Подмосковья было впервые распознано во владимирской флоре лишь в 2011 г.; в тот же год мы выяснили повсеместное распространение вида на западе Александровского района (в пределах

Клинско-Дмитровской гряды) – как раз на границе с Московской областью [Серёгин, 2012]. На сегодняшний день этот мятлик известен мне из 9 ячеек (2.7%). За пределами Александровского района вид встречен лишь дважды: в Левобережной Мещёре (Киржачский район) и на суглинистом правом берегу Нерли (Камешковский район)<sup>2</sup>.

Основные местообитания вида – лесные дороги и тропы в ельниках и широколиственных лесах, гораздо реже встречается он на полевых дорогах и деревенских улицах на тяжёлых суглинистых почвах. Благодаря вегетативному размножению, образует обширные клоны, которые ровным зелёным ковром покрывают просеки и малоезженные лесные дороги, особенно близ старых дачных посёлков.

По данным С.Р. Майорова и др. [2013], в соседнем Подмоскowie был впервые обнаружен ещё в 1891 г. и довольно быстро расселился по Московской области [Скворцов, 1973], придерживаясь, в основном, лесных дорог и троп в ельниках. Судя по массовости вида, во Владимирской области *P. supina* существует не первое десятилетие, однако просматривался из-за короткого периода колошения. Впрочем, легко опознаётся в вегетативном состоянии, особенно в характерных экотопах. Безусловно, последуют новые находки – прежде всего в западных районах области (Александровском, Киржачском, Кольчугинском, Петушинском).

В Тверской области вид считается очень редким [Нотов, 2009]; он до сих пор не обнаружен в Ярославской и Ивановской областях [Алексеев в Маевском, 2006, и последующие работы по флоре этих регионов], где, безусловно, встречается.

### *Rosa villosa* L.

Изученные образцы: 1) Селивановский р-н, О11, 5 км от с. Малышево по дороге на Красную

Горбатку, 7 VIII 2009, А.С., № 4274 (MW); 2) Камешковский р-н, Ж16, с. Патакино, 28 VII 2013, А.С., № 5744 (MW); 3) Селивановский р-н, М15, д. Скалово, уроч. Спасское, 29 VII 2013, А.С., №№ 5759, 5760 (MW); 4) Селивановский р-н, Л17, уроч. Растовец, 31 VII 2013, А.С., № 5785 (MW); 5) Селивановский р-н, Л18, с. Матвеевка, 2 VIII 2013, А.С., № 5802 (MW).

Впервые для территории Владимирской области этот вид был приведён очень давно [Казанский, 1912]: «В зарослях заброшенного парка близ д. Кижаны, в нескольких местах с плодами – так как парк этот существовал лет 50 тому назад, то присутствие этих растений до настоящего времени показывает их крайнюю уживчивость». Спустя 100 лет в 2009 г. один куст был найден в Селивановском районе на обочине шоссе. Две разрозненные находки не давали основания считать, что *R. villosa* может натурализоваться во Владимирской области [Серёгин, 2012], однако данные полевого сезона 2013 г. полностью перевернули наши представления о виде.

Сначала нам удалось подтвердить произрастание вида в Камешковском районе. Два куста 0.6–0.7 м высотой были встречены в широколиственном лесу в верхней части коренного склона Клязьмы в старинном усадебном парке у с. Патакино (сейчас – памятник природы «Патакинская роща»). Это местонахождение находится в паре километров от того места, где вид наблюдал Н.А. Казанский. Стало ясно, что вид успешно существует в старинных усадебных парках, по меньшей мере, столетие.

Затем *R. villosa* была многократно отмечена в долине Колпи (приток Ушны) в Селивановском районе. Здесь она образует устойчивые популяции на луговых залежах близ бывших и нынешних населённых пунктов и на луговых склонах колпинской долины [Серёгин, в печати]. Все крупные популяции расположены в местах с близким залеганием карбонатных известняков осевой зоны Окско-Цнинского вала, толща которых вскрывается Колпью. Отсюда по

<sup>2</sup> Возможно, именно этот вид был отмечен также в лесопарке «Дружба» близ г. Владимира в 2011 г.

лесным и шоссейным дорогам она заносится на прилегающие территории, в том числе в то место, где единственный куст был найден в 2009 г.

Ближайшие природные местонахождения вида связаны с карбонатами Среднерусской возвышенности (Тульская, Московская, Рязанская области). Безусловно, местонахождения по Колпи являются результатом интродукции вида в качестве традиционной декоративной культуры палисадников. В дальнейшем он успешно распространился в подходящих местообитаниях уже без ухода человека. Доводом в пользу заносного характера колпинской популяции служит и то, что вид произрастает на луговых участках, которые полностью являются результатом хозяйственного освоения территории. Впечатляет и тот факт, что долина Колпи, начиная с работы М.П. Шилова [1995], была объектом пристального изучения со стороны владимирских ботаников, выполнявшегося с целью создания заказника «Колпь», но никаких сведений о *R. villosa* в их работах не приводится.

Таким образом, на сегодняшний день мы можем говорить о полной натурализации и продолжающейся экспансии вида в бассейне Колпи. Сейчас вид известен, как минимум в 7 ячейках (2.1%) в двух муниципальных районах Владимирской области. Его дальнейшее расселение в регионе будет ограничено местностями, в которых речными долинами вскрывается осевая складка карбонатов Вала – прежде всего, по Ушне и Таре.

В Москве и Подмосковье вид считается редким заносным растением, и факты его натурализации здесь неизвестны [Майоров и др., 2013]; в Тверской области отмечено активное семенное расселение вида из старых усадебных парков [Нотов, 2009].

#### ***Rumex stenophyllus* Ledeb.**

Изученные образцы: 1) Гусь-Хрустальный р-н, С3, 7 км к В от ст. Торфопроduct, ж. д., 5 VIII 2002, А.С., № 1612 (MW); 2) Киржачский

р-н, 33, ст. Бельково, ж. д., 27 VIII 2006, А.С., № 2828 (MW); 3) Селивановский р-н, Н15, пос. Новлянка, ж. д., 30 VII 2009, А.С., № 4192 (MW); 4) Муромский р-н, О12, 27-й км ж. д. Муром – Ковров, 9 VIII 2009, А.С., № 4289 (MW); 5) Муромский р-н, О13, 19-й км ж. д. Муром – Ковров, 9 VIII 2009, А.С., № 4297 (MW); 6) Селивановский р-н, М17, 46-й км ж. д. Муром – Ковров, 22 VIII 2009, А.С., № 4371 (MW); 7) г. Владимир, И12, 2-й км Тумской ж. д., 30 VII 2011, А.С., № 5007 (MW); 8) Петушинский р-н, Л6, шоссе М-7 у поворота на д. Ючмер, 22 VIII 2011, А.С., № 5090 (MW).

Вид впервые обнаружен во Владимирской области в 2002 г. в двух пунктах на Казанской ж. д. [Серёгин, 2003]. В 2009 г. рос в массе на полотне Ковровско-Муромской ж. д. (особенно много на отрезке от ст. Селиваново до пл. 10 км), при этом растения имели угнетённый вид. Впрочем, это не препятствовало их успешному семенному возобновлению [Серёгин, 2012]. В 2011 г. впервые растение отмечено в стороне от железной дороги – вдоль шоссе М-7.

В Московском регионе вид был впервые обнаружен ещё в 1934 г. и, за редким исключением, держался железных дорог и городских газонов [Майоров и др., 2013]. В Тверской области также считается исключительно «железнодорожным» растением и в местах заноса долго не удерживается [Нотов, 2009].

Широкое использование соли для обработки шоссе зимой привело к тому, что некоторые южные растения в последнее время стали попадаться вдоль основных автомобильных дорог Владимирской области. Так, с засоленными обочинами связаны почти все современные местонахождения *Trifolium campestre* и *Puccinellia distans*. В самые последние годы вдоль обочин дорог южного направления отмечены такие солелюбивые растения как *Bolboschoenus maritimus*, *B. planiculmis*, *Eleocharis uniglumis*, *Pulicaria vulgaris*, *Trifolium fragiferum*, *Lythrum virgatum* и др. К видам сходной экологии следует отнести и *Rumex stenophyllus*.

Всего *R. stenophyllus* известен на конец 2013 г. из 9 ячеек (2.7%) в шести

административных районах. Отмечен на железнодорожных ветках четырёх направлений (Ковровско-Муромская, Казанская, Окружная и Тумская ж. д.) и одном шоссе. Несмотря на активную обработку железных дорог гербицидами, наверняка последуют новые находки вида.

### *Zizania palustris* L.

Изученные образцы: 1) Муромский р-н, Н16, с. Молотицы, 13 VIII 2009, А.С., № 4306 (MW); 2) Гусь-Хрустальный р-н, У5, д. Таланово, 4 IX 2009, А.С., № 4408 (MW); 3) Петушинский р-н, М3, пос. Клязьминский, 25 VIII 2010, А.С., № 4760 (MW); 4) Собинский р-н, М8, пос. Асерхово, 4 VIII 2011, А.С., № 5013 (MW).

Заносный североамериканский вид, разводившийся в охотничьих хозяйствах как кормовое растение водоплавающих птиц. В Подмосковье известен с 1959 г. [Майоров и др., 2013]. Был указан для Владимирской области ещё в «Определителе...» [1986], но безосновательно (то есть, исходя из общих соображений, а вот конкретные указания или сборы отсутствовали). Первые точные сведения от группы исследователей под руководством М.П. Шилова для озёр Исихра и Суехра относятся к 1998 г. [Павловская и др., 1998; Копцева и др., 1998].

И.В. Вахромеев [2001] обнаружил цицанию в двух пунктах Ковровского района, на основании чего так охарактеризовал распространение этого растения во Владимирской области: «Все районы. Усиленно распространяющийся вид. Нередко» [Вахромеев, 2002]. Однако он поспешил объявить цицанию «нередким» растением. Как и два года назад [Серёгин, 2012], мы вынуждены констатировать, что скорость расселения *Z. palustris* невелика, и в большинстве районов области она до сих пор неизвестна. Встречена у нас на мелководьях прудов, водохранилищ, озёр, карьеров бывших торфоразработок. Удивляет, что растение до сих пор не обнаружено ни на одном (!) из обводнённых торфокарьеров НП «Мещёра», несмотря

на наличие подходящих местообитаний. Таким образом, будучи интродуцированным в каком-либо водоёме, вид, по всей видимости, с большим трудом заселяет соседние водные объекты.

Всего вид известен нам из восьми ячеек (2.4%) в пределах пяти муниципальных районов (Ковровский, Петушинский, Собинский, Гусь-Хрустальный, Муромский). В каждом из квадратов вид отмечен только на одном водоёме за исключением ячейки М8 (Собинский район), где к югу от пос. Асерхово растение встречено по берегам сразу нескольких затопленных торфяных полей.

В последнее время почему-то в нашей литературе стали включать *Z. palustris* в состав *Z. aquatica* [Алексеев в Маевском, 2006; Нотов, 2009; Майоров и др., 2013]. Эти два линнеевских вида из Нового Света в североамериканских флорах всегда разделялись, и у меня нет оснований объединять их. *Z. aquatica* s. str. в Нечерноземье отсутствует.

В Московской области близкий вид *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf распространён сейчас гораздо шире, чем *Z. palustris* [Майоров и др., 2013], но во Владимирской области она пока не отмечена. В Тверской области *Z. latifolia* также натурализовалась гораздо успешнее, при этом есть сведения о полном выпадении *Z. palustris* в некоторых местонахождениях, поскольку «в местах прежних посадок вид нередко вытесняли другие водные растения» [Нотов, 2009].

### **Обсуждение динамики видов, рассмотренных в первом сообщении [Серёгин, 2010]**

В первом сообщении о новейших экспансиях [Серёгин, 2010] мы рассмотрели динамику некоторых видов флоры Владимирской области с момента первой находки в регионе: *Epilobium tetragonum* L., *Hypochoeris radicata* L., *Ambrosia trifida* L., *Erigeron ×huelsenii* Vatke (*E. droebachiensis* auct.), *Aronia mitschurinii* A.K. Skvortsov et

Maitul., *Trifolium fragiferum* L., *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabilie, *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort. (*Festuca arundinacea* Schreb.), *Vicia villosa* Roth, *Galega orientalis* Lam.

Для каждого растения мы привели картосхему распространения этих видов по сведениям на конец 2009 г. Во «Флоре» [Серёгин, 2012] картосхемы этих видов были дополнены данными за 2010–2011 гг. На текущий момент мы располагаем также данными за следующий двухлетний период (2012–2013 гг.). Таким образом, для каждого вида мы можем привести серию из трёх картосхем, демонстрирующих расселение этих растений за последние четыре года (рис. 2).

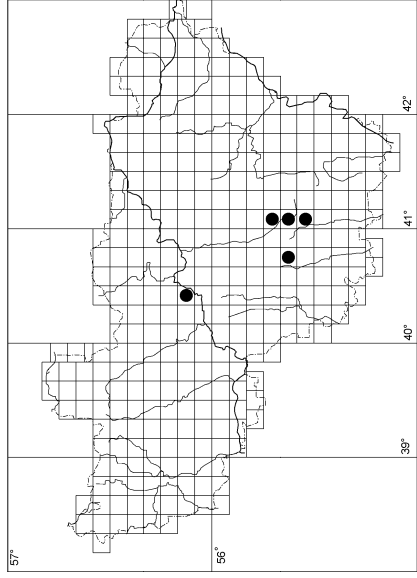
Все флористические описания квадратов 2012–2013 гг. были повторными, в связи с чем можно уверенно говорить о том, что виды, у которых число ячеек на конец 2011 и 2013 гг. почти не отличается, к настоящему моменту закончили «экстенсивный» этап освоения территории области. Такие растения (*Hypochoeris radicata*, *Trifolium fragiferum*, *Vicia villosa*, *Galega orientalis*) за последние два года мы обнаружили лишь в одном-двух новых квадратах. Их популяции во Владимирской области сейчас стабилизировались. Напротив, у *Epilobium tetragonum*, *Aronia mitschurinii*, *Phragmites altissimus*, *Schedonorus arundinaceus* мы наблюдали дальнейшее расселение по территории региона, однако в каждом случае оно имело различную интенсивность.

Так, продолжалась удивительная стремительная инвазия *Epilobium tetragonum* по залежам и нарушенным лугам. Вероятно, мне не удалось «засечь» точное время появления *E. tetragonum* во Владимирской обл., но прогресс в освоении видом новых местонахождений впечатляет. Сейчас это растение, впервые найденное лишь в 2006 г., известно в области уже в 27.7% ячеек! В НП «Мещёра» в 2012 г.

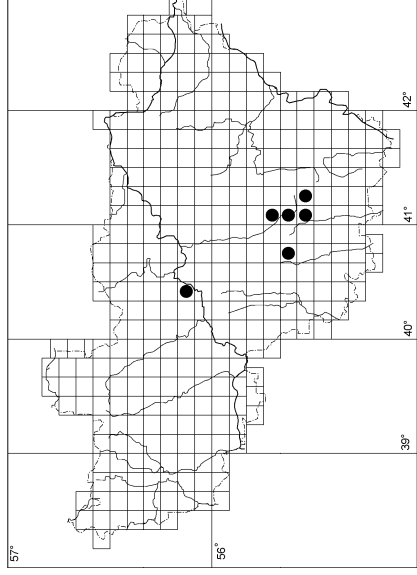
*E. tetragonum* был найден сразу в 36% квадратов. Удивительнее всего то, что в некоторых соседних областях он до сих пор остаётся нераспознанным или «по старинке» считается редчайшим видом ключевых болот.

Другим примером активно расселяющегося вида является *Aronia mitschurinii*. Отмечу, что из-за того, что И.В. Мичурин использовал для создания этой черноплодки американские аронии и обыкновенную рябину [Скворцов, Майтулина, 1982; Скворцов и др., 1983; Leonard, 2011], в современной литературе предложено относить это растение к нотороду ×*Sorbaronia* [Sennikov, Phipps, 2013]. Этот распространяемый птицами вид впервые отмечен в составе спонтанной флоры Владимирской обл. в 2002 г. в одном пункте НП «Мещёра» [Серёгин, 2003, 2004]. В 2012 г. вид был отмечен в Центральной Мещёре уже в 43% ячеек [Серёгин, 2013]. Он произрастает во влажных и заболоченных сосняках, на зарастающих торфяниках и залежах, по берегам водоёмов, хотя пока и держится в непосредственной близости от жилья и дорог. Арония Мичурина прекрасно растёт на кислых субстратах, благодаря чему успешно освоилась в Мещёре.

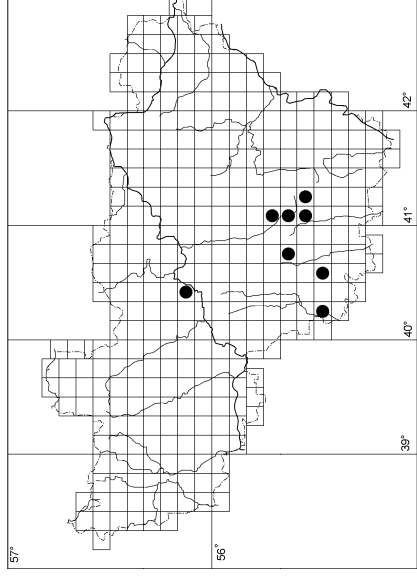
В небольшом числе новых пунктов в области был зафиксирован *Phragmites altissimus*, однако число всё новых находок остаётся стабильным, а расселение диаспор (кусков стеблей или корневищ) объективно не может способствовать стремительному массовому расселению. Размножается у нас только вегетативно, удерживаясь и постепенно разрастаясь в местах заноса. А.Н. Швецов и др. [2007] предположили несколько способов заноса вида в Среднюю Россию из южных районов. Наиболее постоянным источником корневищ, на мой взгляд, являются «маты» из тростника, используемые при перевозке бахчевых с Нижней Волги, но это, безусловно, не единственный путь. В НП «Мещёра» в 2012 г. *P. altissimus* был встречен в четырёх пунктах: два раза вдоль шоссе, один раз близ



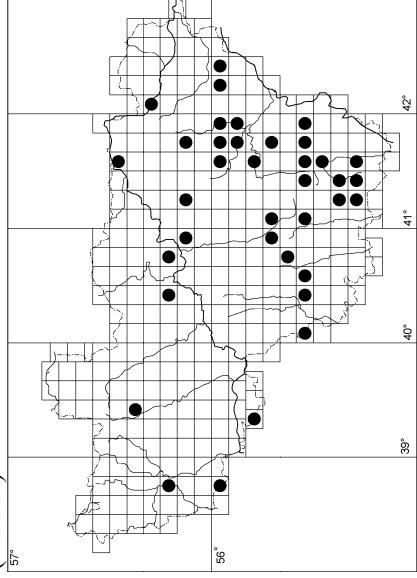
*Ambrosia trifida* 2009 — 5 ячек  
(1.7%)<sup>1</sup>



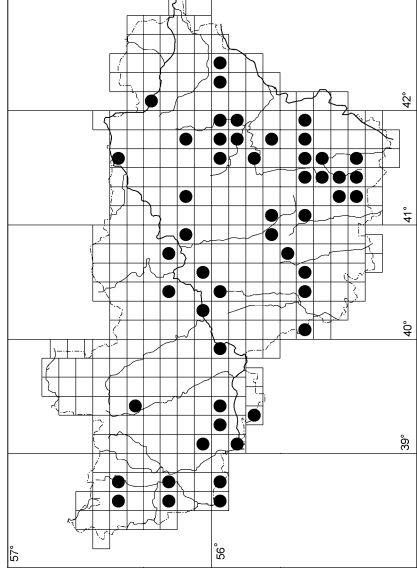
2011 — 6 ячек (1.8%)



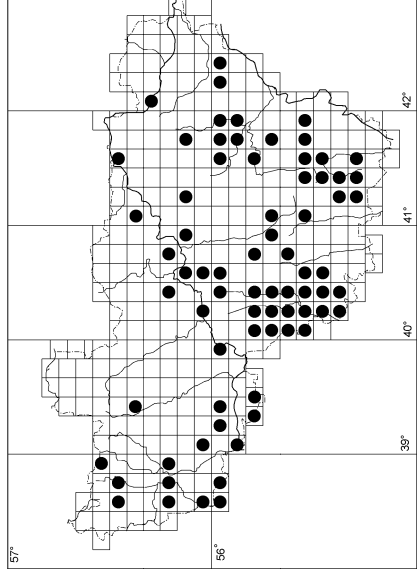
2013 — 8 ячек (2.4%)



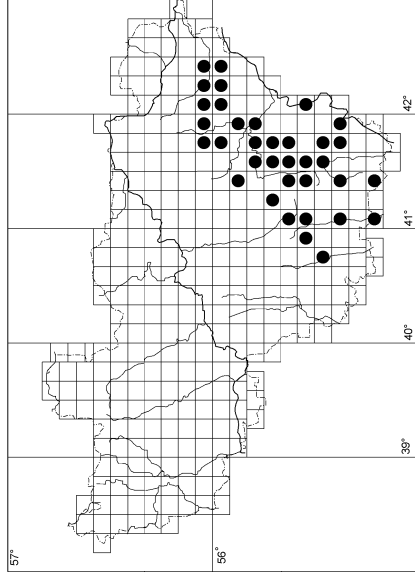
*Aronia mitschurinii* 2009 — 37 ячек  
(12.6%)



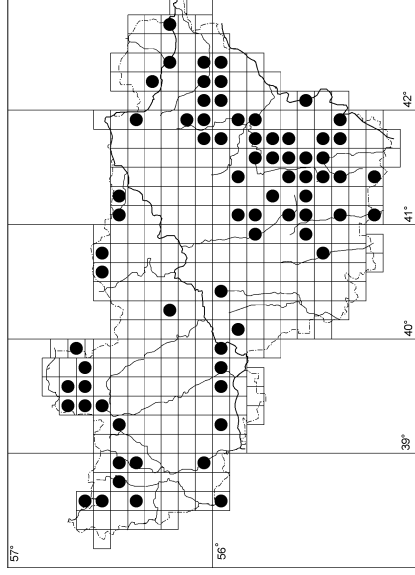
2011 — 50 ячек (14.8%)



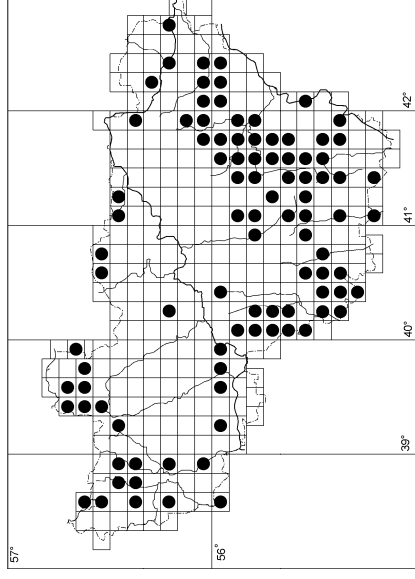
2013 — 73 ячки (21.5%)



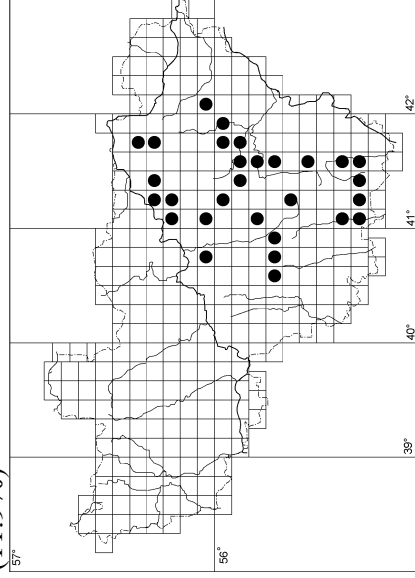
*Erilobium tetragonum* 2009 – 35 ячеек  
(11.9%)



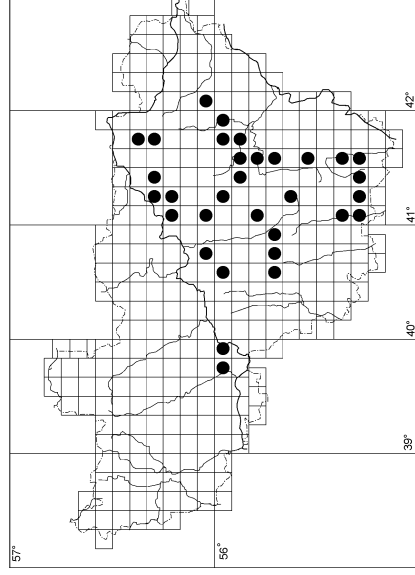
2011 – 72 ячейки (21.4%)



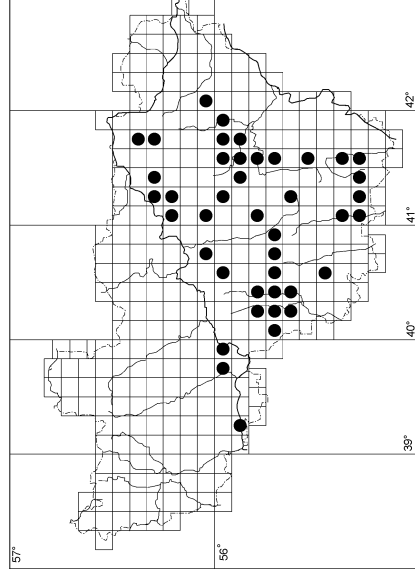
2013 – 94 ячейки (27.7%)



*Erigeron x huelsenii* 2009 – 29 ячеек  
(9.9%)

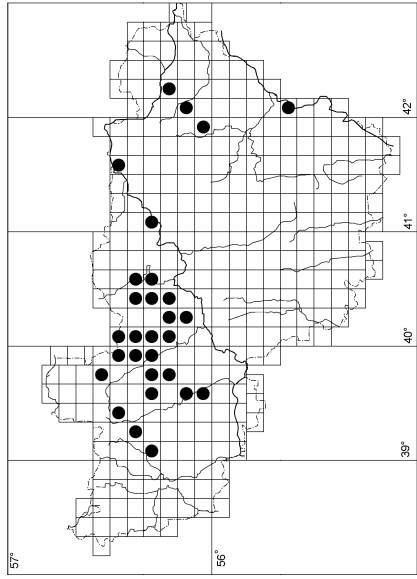


2011 – 32 ячейки (9.5%)

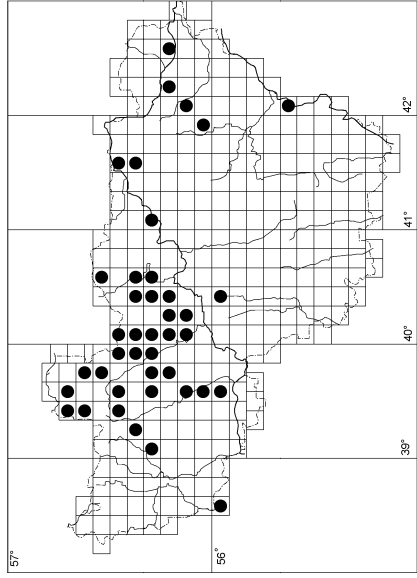


2013 – 42 ячейки (12.4%)

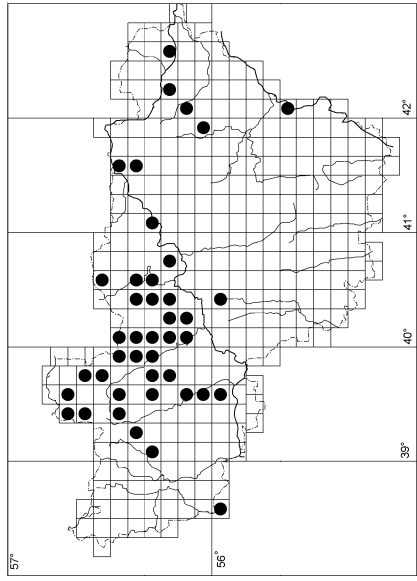




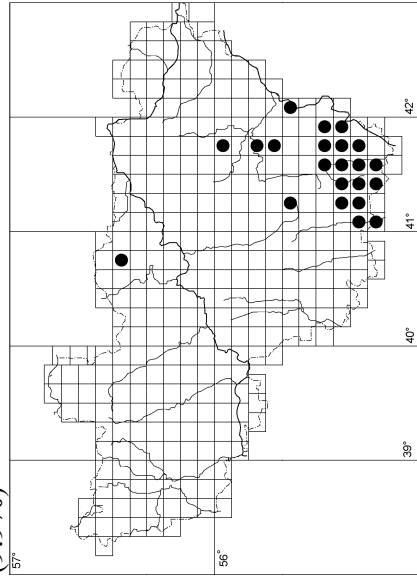
*Galega orientalis* 2009 – 29 ячеек (9.9%)



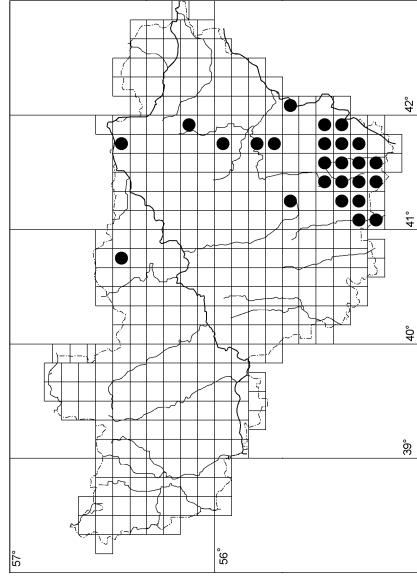
2011 – 41 ячейка (12.2%)



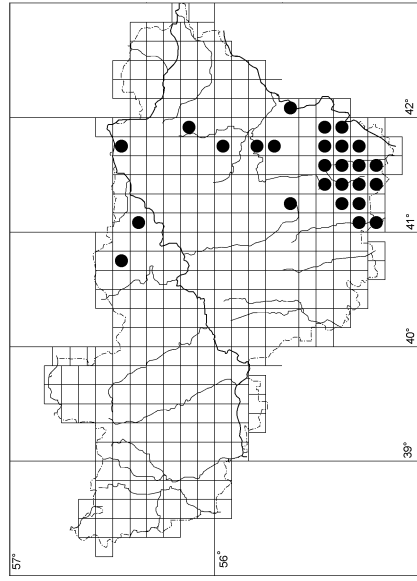
2013 – 42 ячейки (12.4%)



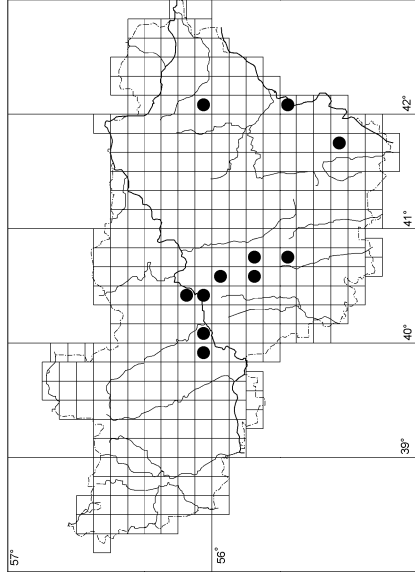
*Hurochaeris radicata* 2009 – 22 ячейки (7.5%)



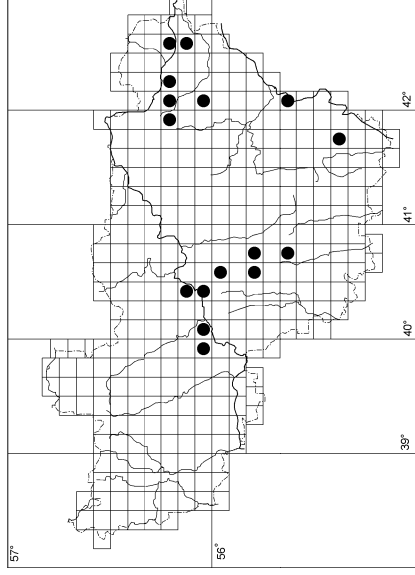
2011 – 25 ячеек (7.4%)



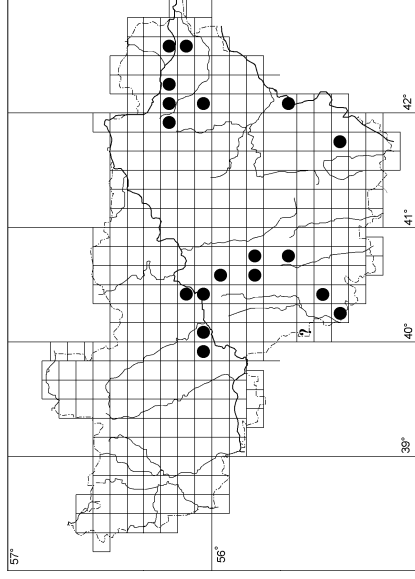
2013 – 26 ячеек (7.7%)



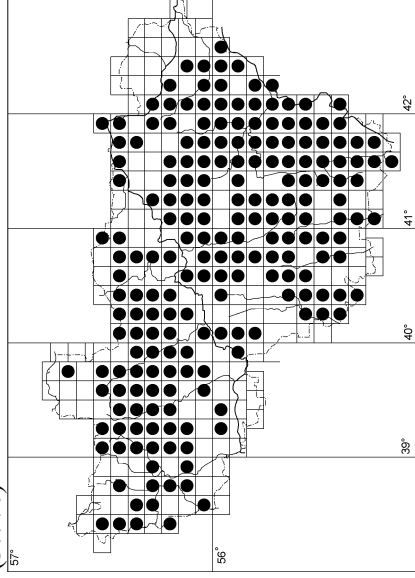
*Phragmites altissimus* 2009 – 11 ячеек  
(3.7%)



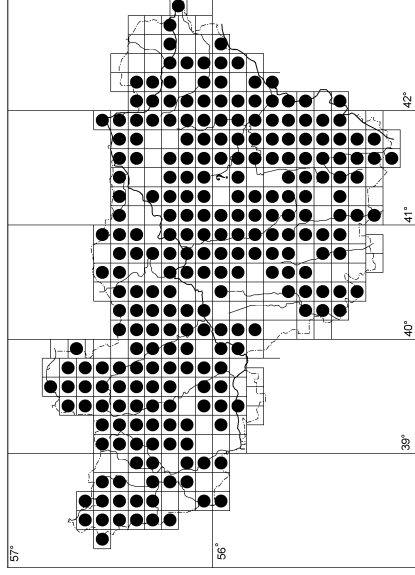
2011 – 16 ячеек (4.7%)



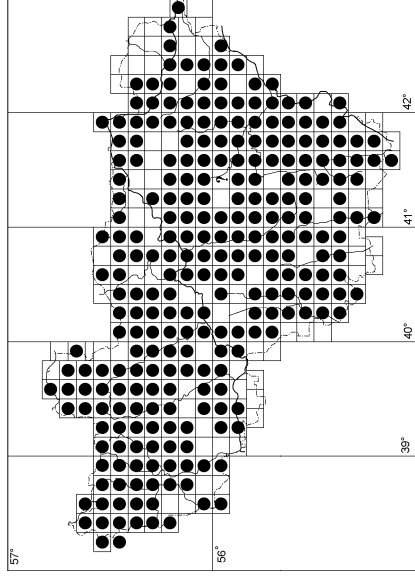
2013 – 19 ячеек (5.6%)



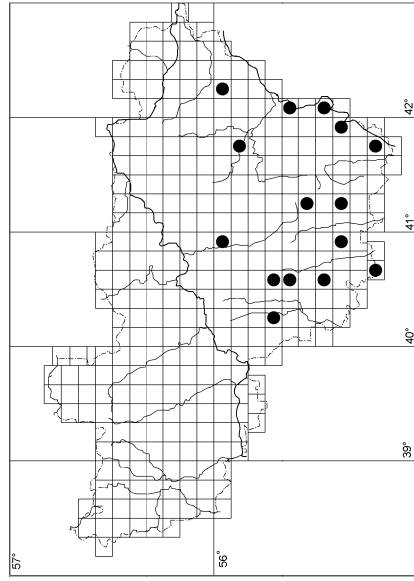
*Schoedonopus arundinaceus* 2009 – 201 ячейка  
(68.4%)



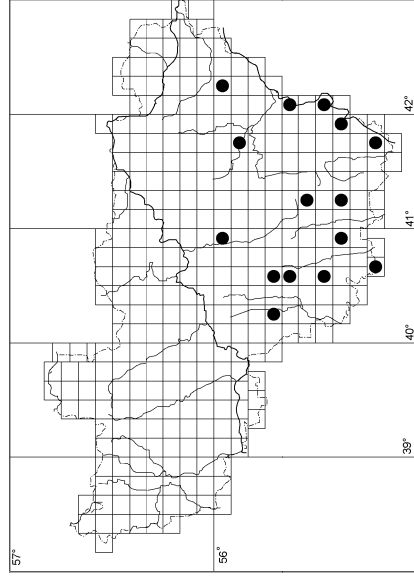
2011 – 247 ячеек<sup>2</sup> (73.3%)



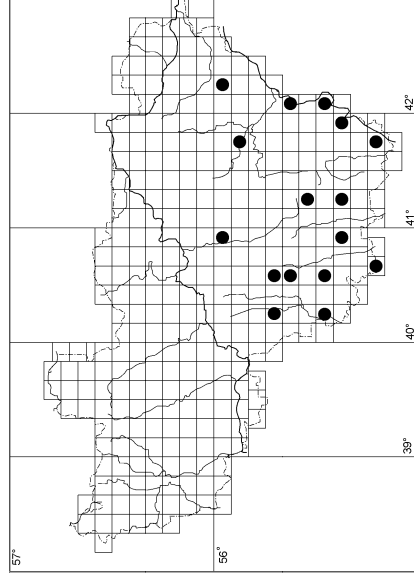
2013 – 262 ячейки (77.3%)



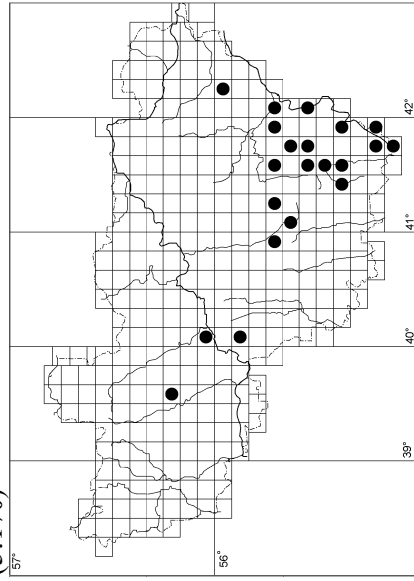
*Trifolium fragiferum* 2009 – 15 ячеек  
(5.1%)



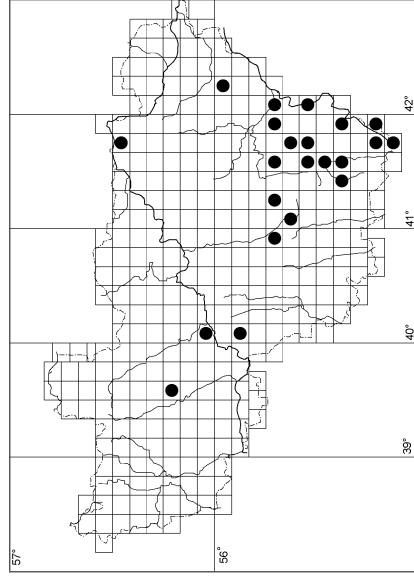
2011 – 15 ячеек (4.5%)



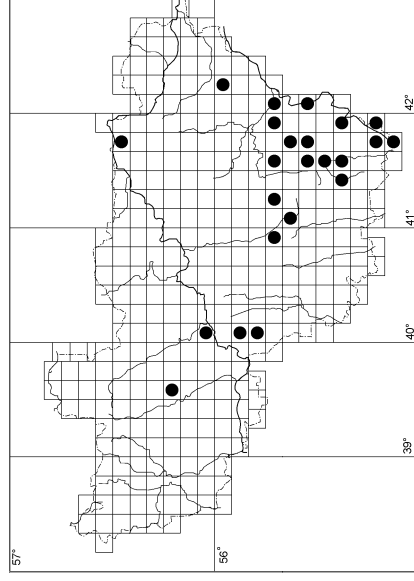
2013 – 16 ячеек (4.7%)



*Vicia villosa* 2009 – 21 ячейка  
(7.1%)



2011 – 22 ячейки (6.5%)



2013 – 23 ячейки (6.8%)

**Рис. 2.** Прогресс в числе известных местонахождений видов, рассмотренных ранее в статье «Новейшие экспансии во флору Владимирской области» [Серегин, 2010]: данные на конец 2009 г. [по Серегину, 2010], на конец 2011 г. [по Серегину, 2012] и на конец 2013 г. (публикуется впервые).

<sup>1</sup> Доля ячеек, где обнаружен вид, от числа обследованных ячеек: 294 ячейки на конец 2009 г., 337 на конец 2011 г., 339 на конец 2013 г.  
<sup>2</sup> Во «Флоре» [Серегин, 2012] по ошибке указано 260 ячеек.

железной дороги и один раз близ скотных дворов у д. Демидово. Инспекторы НП сообщили мне, что тростник вырос здесь на месте бывшей силосной ямы. В 1970–1980-е гг. мящёрское животноводство не было обеспечено надлежащей кормовой базой. В связи с этим, бригады владимирских колхозников отправлялись для выкашивания сенокосных угодий в Волго-Ахтубинской пойме. Эта зелёная масса затем закладывалась на силос. Сейчас демидовская популяция «астраханского» тростника представлена одним обширным клоном площадью около 1500 м<sup>2</sup> [Серёгин, 2013].

Продолжаются новые находки *Schedonorus arundinaceus* – почти все они приурочены к квадратам, описанным первоначально в конце 1990-х – начале 2000-х гг. По скорости расселения и взрывному характеру роста численности местонахождений являлся «самым успешным вселенцем во флоре Владимирской области» [Серёгин, 2010], и сейчас известен в 77.3% ячеек. Интересно, что из адвентивных видов (кенофитов) по числу находок он лидирует среди видов «новой волны», уступая лишь таким «старым» видам флоры области как *Erigeron canadensis* L., *Juncus tenuis* Willd., *Matricaria discoidea* DC., *Epilobium adenocaulon* Hausskn. и *Lupinus polyphyllus* Lindl. [Серёгин, 2014].

*Erigeron* × *huelsenii*, который мы ранее приводили под названием *E. droebachiensis* auct. [Серёгин, 2005, 2010], оказался не эндемиком Фенноскандии, а гибридом местного *E. acris* и заносного *E. canadensis*. Впрочем, несмотря на повсеместное распространение в Европе обоих родительских видов, этот гибридогенный таксон считается редким. Так, он приводился для Великобритании [Stace, 1997], Бельгии [Verloove, 2014], Германии [Prasse et al., 2001], ряда областей России [Серёгин,

2005; и др.]. Таким образом, о «расселении» этого гибрида не может быть речи, поскольку чаще всего он возникает независимо в местах совместного произрастания родителей. Нередко вид представлен лишь единственными экземплярами. Впрочем, у нас это растение даёт некоторое количество фертильных семян и иногда образует большие прогрессирующие популяции. Британские авторы, например, и вовсе считают гибриды местных и заносных видов элементами местной флоры [например, Stace, 2010]. В НП «Мещёра» в 2002 г. известен не был, а в 2012 г. был отмечен сразу в 10 квадратах (13%) [Серёгин, 2013].

Опасный карантинный сорняк *Ambrosia trifida* был обнаружен в 2010–2013 гг. ещё в трёх квадратах и снова в Гусь-Хрустальном районе [Серёгин, 2012, 2013]. Таким образом, мы вынуждены констатировать, что крупная «маточная» популяция вида (вероятно, та, что расположена в г. Гусь-Хрустальный), несмотря на предпринятые мероприятия по её уничтожению [Нагорный, 2010], продолжает существовать и даёт начало новым местонахождениям. Так, в 2012 г. небольшие популяции *A. trifida* были обнаружены в г. Курлово у муниципальных мусорных баков и в д. Мокрое на краю деревенской улицы.

### Заключение

Почти все рассмотренные виды были впервые обнаружены в Москве и Подмосковье, а во Владимирскую область проникли позднее. Безусловно, главная причина этого – в более интенсивной хозяйственной освоенности Московского региона, и лишь отчасти в отсутствии непрерывного ряда флористических наблюдений с территории Владимирской области. В пользу этого свидетельствует то, что рассмотренные выше растения распространились преимущественно в пределах Окско-Клязьминского междуречья –

территории, которая активно изучалась вплоть до середины 1980-х гг. партиями Мещёрской экспедиции МГУ под руководством В.Н. Тихомирова. В «Определителе растений Мещёры» [1986, 1987], изданном по итогам этих исследований, ни один из перечисленных выше видов не был указан с территории Владимирской области. А вот для более освоенной человеком Московской области из восточной её части в этом источнике приводятся *Amelanchier ×spicata*, *Bidens frondosa*, *Cuscuta campestris*, *Galinsoga quadriradiata*, *Nuttallanthus canadensis*, *Poa supina*, *Rumex stenophyllus*, *Zizania palustris*.

Масштабы расселения рассмотренных выше видов по региону также значительно разнятся. Отталкиваясь от современной картины, динамики находок и экологических предпочтений видов, можно попытаться дать осторожный прогноз поведения этих видов на ближайшее будущее.

Яркими примерами ограниченных экспансий является расселение во Владимирской области *Nuttallanthus canadensis* и *Rosa villosa*. Оба вида имеют чёткую экологическую приуроченность – к дистрофным субстратам (торф, голый песок) и к карбонатным почвам соответственно, в связи с чем в Нечерноземье эти виды имеют ограниченное распространение. Впрочем, в местах заносов при наличии подходящих почвенных условий эти виды прекрасно натурализуются. Дальнейшее их расселение будет происходить только в пределах сходных ландшафтов, однако «островной» характер подходящих экотопов объективно не будет этому способствовать. По схожим причинам вряд ли следует ждать широкого распространения *Zizania palustris*.

По обочинам основных шоссе (и отчасти железных) дорог продолжатся находки *Rumex stenophyllus* и *Cuscuta campestris*. Держась населённых пунктов, более «равномерно» по региону, скорее всего,

расселится *Galinsoga quadriradiata*, но её широкому распространению препятствует преобладание в области ландшафтов «мещёрского» типа с бедными песчаными почвами.

Число находок *Amelanchier ×spicata* вряд ли будет заметно расти, поскольку цифры свидетельствуют о стабилизации числа местонахождений ирги. Другой вид, ускользающий из культуры, *Acer tataricum* вдали от мест культуры встречается редко, поэтому его расселение будет, скорее всего, иметь ограниченный характер (невысокая активность вида и в соседнем Московском регионе [см. Майоров и др., 2013]).

Вслед за *Schedonorus arundinaceus* почти повсеместно по территории региона вполне может расселиться *Bidens frondosa*. Во всяком случае, маховик её экспансии продолжает раскручиваться, а *B. tripartita*, имеющая сходные местообитания, входит в число 100 самых распространённых видов области.

Наконец, *Poa supina*, по-видимому, уже широко распространился по лесам запада области, особенно близ дачных посёлков и населённых пунктов. Дальнейшее выявление его местонахождений лишь покажет реальную картину распространения вида. Впрочем, последуют отдельные находки и в других районах области.

### Литература

Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново: Иван. гос. ун-т, 2007. 188 с.

Вахромеев И.В. Дополнения к флоре Мещёры из северо-восточной части Владимирской области // В сб.: Флора Владимирской области / Под ред. И.В. Вахромеева. Владимир: Владимиринформэкоцентр, 2000. С. 19–31.

Вахромеев И.В. Флора северо-востока Владимирской области и её охрана. Ковров: Маштекс, 2001. 151 с.

- Вахромеев И.В. Определитель сосудистых растений Владимирской области. Владимир: Транзит-ИКС, 2002. 312 с.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А., Майоров С.Р. Изменчивость таксонов рода *Bidens* L. и проблема гибридизации // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 2–16.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Глазкова Е.А. *Bidens frondosa* (Asteraceae) – новый адвентивный вид флоры Северо-Запада России и история его расселения в Восточной Европе // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 10. С. 1525–1540.
- Игнатов М.С., Макаров В.В., Бочкин В.Д. О натурализации адвентивных видов в Московской области // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 438–442.
- Казанский Н.А. Список растений окрестностей губ. гор. Владимира и его уезда по наблюдениям с 1869 по 1904 год // Труды Владимирского общества любителей естествознания. 1904. Т. 1. Вып. 3. С. 1–42.
- Казанский Н.А. Первое добавление к списку растений окрестностей губ. гор. Владимира по наблюдениям 1904–1910 гг. // Труды Владимирского общества любителей естествознания. 1912. Т. 3. Вып. 2. С. 52–55.
- Копцева А.Ю., Кужахметова Н.В., Шилов М.П. Озеро Исихра // В сб.: Материалы областной краеведческой конф. (5 июня 1998 г.). Владимир, 1998. С. 137–141.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 600 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 412+120 с.
- Макаров В.В., Игнатов М.С. К адвентивной флоре Москвы // Бюл. Главного Ботанического сада. 1983. Вып. 127. С. 38–42.
- Нагорный В.М. По следам сообщения [к статье А.П. Серёгина «Очаги амброзии трёхраздельной во Владимирской области»] // Защита и карантин растений. 2010. № 12. С. 34.
- Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Изд-во Твер. гос. ун-та, 2009. 471 с.
- Определитель растений Мещёры / Под ред. Тихомирова В.Н. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.
- Павловская И.Г., Кужахметова Н.В., Копцева А.Ю., Шилов М.П. Озеро Суехра // В сб.: Материалы областной краеведческой конф. (5 июня 1998 г.). Владимир, 1998. С. 175–178.
- Папченков В.Г. Дополнения к флоре национального парка «Мещёра» // В сб.: Изучение и охрана флоры Средней России: Материалы VII науч. совещ. по флоре Средней России (Курск, 29–30 янв. 2011 г.) / Под ред. В.С. Новикова и др. М., 2011. С. 112–115.
- Петунников А.Н. Критический обзор московской флоры [Ч. 2]: Gamopetalae // Труды Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Отд. бот. 1900. Т. 30. Вып. 3. С. 21–162.
- Серёгин А.П. Динамика флоры окрестностей Владимира за последние 130 лет // В сб.: Материалы областной краеведческой конф. (5 июня 1998 г.). Владимир, 1998. С. 178–180.
- Серёгин А.П. Некоторые новые и редкие виды флоры Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108, вып. 6. С. 61–63.
- Серёгин А.П. Флора сосудистых растений национального парка «Мещёра» (Владимирская область):

- Аннотированный список и карты распространения видов. М.: НИИ Природа, 2004. 182 с.
- Серёгин А.П. *Erigeron droebachiensis* O. F. Muell. (*Compositae*) – новый вид для флоры Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 2. С. 72–73.
- Серёгин А.П. Некоторые новые и редкие виды флоры Владимирской области. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 3. С. 56–58.
- Серёгин А.П. Некоторые новые и редкие виды флоры Владимирской области. Сообщение 3 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112, вып. 3. С. 62–64.
- Серёгин А.П. Экспансии видов во флору Владимирской области в последнее десятилетие // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 9. С. 1254–1268.
- Серёгин А.П., при участии Боровичева Е.А., Глазуновой К.П., Кокошниковой Ю.С., Сенникова А.Н. Флора Владимирской области: конспект и атлас. Тула: Гриф и К, 2012. 620 с.
- Серёгин А.П. Новая флора национального парка «Мещёра» (Владимирская область): Конспект, атлас, характерные черты, динамика в распространении видов за десять лет (2002–2012). Тула: АСТРА, 2013. 297 с.
- Серёгин А.П. Пространственная структура флоры Владимирской области: Дисс. ... докт. биол. наук / Московский гос. ун-т им. М.В. Ломоносова. М., 2014. 39 с.
- Серёгин А.П. Флора государственного заказника «Колпь» и новые данные по флоре Селивановского района (Владимирская область) // Вестник Тверского гос. ун-та. Серия Биология и экология. Вып. 33 (в печати).
- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 1 // Бюл. Главного Ботанического сада. 1973. Вып. 87. С. 3–11.
- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. Главного Ботанического сада. 1982. Вып. 124. С. 43–48.
- Скворцов А.К., Майтулина Ю.К. Об отличиях культурной черноплодной аронии от её диких родоначальников // Бюл. Главного Ботанического сада. 1982. Вып. 126. С. 35–40.
- Скворцов А.К., Майтулина Ю.К., Горбунов Ю.Н. О месте, времени и возможном механизме возникновения культурной черноплодной аронии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 3. С. 88–96.
- Тихомиров В.Н. Новые находки адвентивных видов в Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 3. С. 65.
- Швецов А.Н., Щербаков А.В., Крылов А.В. *Phragmites altissimus* Mabilie (*Gramineae*) в бассейне Верхней Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112, вып. 3. С. 67–68.
- Шилов М.П. Долина реки Колпи – уникальный флористический уголок Владимирской области // В сб.: Флористические исследования в Центральной России: Материалы науч. конф. «Флора Центральной России», Липецк, 1–3 февр. 1995 г. М., 1995. С. 55–57.
- Leonard P.J. *Aronia mitschurinii*: solving a horticultural enigma: Master's Thesis / University of Connecticut, 2011. 96 p. (Paper 183).
- Prasse R., Ristow M., Klemm G., Machatzi B., Raus T., Scholz H., Stohr G., Sukopp H., Zimmermann F. Liste der wildwachsenden Gefäßpflanzen des Landes Berlin mit Roter Liste. Berlin: Kulturbuch-Verlag, 2001. 85 S.
- Sennikov A.N., Phipps J.B. Atlas Florae Europaeae notes, 19–22. Nomenclatural changes and taxonomic adjustments in some native and introduced species of *Malinae* (Rosaceae) in Europe // Willdenowia. 2013. Vol. 43, N 1. P. 33–44.

Stace C. New Flora of the British Isles: Ed.  
2. Cambridge: Cambridge University  
Press, 1997. 1130 p.

Stace C. New Flora of the British Isles: Ed.  
3. Cambridge: Cambridge University  
Press, 2010. 1232 p.

Verloove F. Manual of the alien plants of  
Belgium (Электронный документ).  
2014 // (<http://alienplantsbelgium.be/>).  
Проверено 13.01.2014.



# EXPANSIONS OF PLANT SPECIES TO THE FLORA OF VLADIMIR OBLAST (RUSSIA) IN THE RECENT DECADE. SECOND REPORT

© 2015 Seregin A.P.

M.V. Lomonosov Moscow State University,  
Moscow 119991, e-mail: [botanik.seregin@gmail.com](mailto:botanik.seregin@gmail.com)

The second report shows naturalization and expansion of ten vascular plant species in Vladimir Oblast (Russia) during the recent decade. All records of *Acer tataricum* L., *Amelanchier* × *spicata* (Lam.) K. Koch, *Bidens frondosa* L., *Cuscuta campestris* Yuncker, *Galinsoga quadriradiata* Ruiz et Pav., *Nuttallanthus canadensis* (L.) D.A. Sutton, *Poa supina* Schrad., *Rosa villosa* L., *Rumex stenophyllus* Ledeb., and *Zizania palustris* L. since the first finding until the end of 2013 have been summarized. Series of grid maps for each species (dated 2007, 2011, and 2013), frequency of occurrences, ecological preferences, earlier reports from neighboring regions, and probable invasion routes are given. The data on further four-year expansion (2010–2013) of ten characterized in the first report species – *Epilobium tetragonum* L., *Hypochoeris radicata* L., *Ambrosia trifida* L., *Erigeron* × *huelsenii* Vatke (*E. droebachiensis* auct.), *Aronia mitschurinii* A.K. Skvortsov et Maitul., *Trifolium fragiferum* L., *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille, *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort., *Vicia villosa* Roth, and *Galega orientalis* Lam.

**Key words:** flora, Vladimir Oblast, alien plant species, naturalization, invasion.