

INSS 1996–1499

2015 №3



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

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

Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN – 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

Главный редактор
академик РАН Дгебуадзе Юрий Юлианович

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

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

Редакционная коллегия

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

Тематика журнала

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

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

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

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

Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.

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

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

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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Бажга С.Н., Гунин П.Д., Данжалова Е.В., Дробышев Ю.И., Казанцева Т.И., Ариунболд Э., Мягмарсурэн Д., Хадбаатар С., Цэрэнханд Г.</i> Инвазийные сукцессии как индикатор опустынивания сухих степей на примере центральной Монголии	2
<i>Куклина А.Г., Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В.</i> К биологии цветения чужеродных видов. 3. <i>Caragana arborescens</i> Lam. и <i>C. laeta</i> Kom.	22
<i>Мустафаев Н.Д., Ибрагимов Ш.Р., Лёвин Б.А.</i> Корейская востробрюшка <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1855) (Cypriniformes, Cyprinidae) – новый вид в фауне Азербайджана	40
<i>Токранов А.М., Орлов А.М.</i> Теплолюбивые и восточнотихоокеанские мигранты в ихтиофауне Тихоокеанских вод северных Курильских островов и Камчатки в XX–XXI веках	50
<i>Тыркин И.А., Шустов Ю.А., Распутина Е.Н., Легун А.Г.</i> Особенности питания молоди атлантического лосося (<i>Salmo salar</i> L.), заражённой инвазионным паразитом <i>Gyrodactylus salaris</i>, в реке Кереть	71
<i>Шакирова Ф.М., Северов Ю.А., Латыпова В.З.</i> Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоёма	77

ИНВАЗИЙНЫЕ СУКЦЕССИИ КАК ИНДИКАТОР ОПУСТЫНИВАНИЯ СУХИХ СТЕПЕЙ НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ МОНГОЛИИ

© 2015 Бажа С.Н.¹, Гунин П.Д.¹, Данжалова Е.В.¹, Дробышев Ю.И.¹,
Казанцева Т.И.², Ариунболд Э.³, Мягмарсүрэн Д.⁴, Хадбаатар С.⁵,
Цэрэнханд Г.³

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, monexp@mail.ru

² Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, bulgancum@gmail.com

³ Институт ботаники Академии наук Монголии, Улан-Батор, Монголия, gtseren@yahoo.com

⁴ Институт геоэкологии Академии наук Монголии, Улан-Батор, Монголия

⁵ Монгольский государственный университет образования, Улан-Батор, Монголия,
hadbaatar@mail.ru

Поступила в редакцию 16.06.2014

За последние десятилетия в результате резкого роста пастбищных нагрузок и длительного засушливого периода произошло упрощение структуры степных сообществ Центральной Монголии за счёт снижения видового разнообразия и обилия коренных доминантов этих степей – дерновинных злаков. В результате исследования было выявлено два типа внедрения инвазийных видов из различных ландшафтов: а) экстра- и интразональных и б) зональных. Первый тип сукцессий характеризуется очаговым распространением *Ephedra sinica* из экосистем низкогорных и мелкосопочных ландшафтов на окружающие их подгорные равнины. Второй тип в сухих степях связан с экспансией дерновинного лука *Allium polyrrhizum* из подзоны пустынных степей. Его распространение носит, в основном, фронтальный характер, и обусловлено ослаблением конкурентоспособности коренных видов злаковых сообществ в связи с их значительной дигрессией. Дополнительным фактором, обеспечивающим условия для внедрения, является эоловое подщелачивание верхних горизонтов зональных каштановых почв. Эколого-биологические особенности этих двух видов позволяют диагностировать вышеуказанные процессы как биологическое опустынивание. Широкий ареал *Ephedra sinica* и *Allium polyrrhizum* говорит о прогрессивной направленности данных типов сукцессий, в результате чего границы ареалов этих пустынно-степных видов достигли в настоящее время южной периферии бассейна Байкала. Описанные в статье процессы приводят к непригодности пастбищ для выпаса скота и ставят под угрозу ведение скотоводства в центральной части Монголии.

Ключевые слова: сукцессия, *Ephedra sinica*, *Allium polyrrhizum*, инвазийный вид, сухие степи, пастбищная дигрессия, опустынивание, Центральная Монголия.

Введение

По определению Е.М. Лавренко [Лавренко и др., 1991], к степям как к типу растительности относятся травяные сообщества северного умеренного пояса с господством дерновинных видов, в подавляющем большинстве крупно- и мелкодерновинных злаков из родов *Stipa*, *Festuca*, *Agropyron*, *Koeleria*,

Cleistogenes, *Helictotrichon*, реже осок (*Carex*) и луков (*Allium*), которые создают основу травостоя и формируют максимум фитомассы. Довольно значительно в степях представлено разнотравье, количество которого в видовом и продукционном отношении уменьшается при движении с севера на юг. Кроме того, различиями в механическом составе почвообра-

зующих пород обусловлены в степях чётко выраженные синузии полукустарничков (*Artemisia*) и кустарников (*Spiraea*, *Caragana* и др.).

Наиболее распространённым подзональным типом степей в Монголии являются сухие дерновиннозлаковые степи на каштановых почвах, образующие широкую полосу на равнинах в центральной и восточной её частях и занимающие почти 35% от всей площади степей, или 15% от площади страны [Ecosystems of Mongolia, 2005]. В составе дерновинных злаков здесь преобладают *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata*, реже *Poa botryoides* и *Stipa grandis* [Сухие степи..., 1984; Лавренко и др., 1991]. Сухие степи характеризуются сравнительно ограниченным участием луков и разнотравья (*Allium anisopodium*, *A. bidentatum*, *A. tenuissimum*, *Potentilla acaulis*, *Sibbaldianthe adpressa*). Эдифика-торную роль в сухих степях довольно часто играют ксерофитные кустарники *Caragana* (*C. microphylla*, *C. stenophylla* и *C. pygmaea*), распространение которых связано с повышенной щебнистостью почвенного субстрата или опесчаненностью поверхностных горизонтов почв [Юнатов, 1950]. Кроме того, сухие степи характеризуются примесью полукустарничков (*Artemisia frigida*, *A. adamsii* и *Kochia prostrata*). Для них также свойственно наличие летне-осенних однолетников – родов *Chenopodium*, *Artemisia*, *Dontostemon*, *Chamaerhodos*, которые сильно разрастаются во влажные годы [Сухие степи..., 1984].

Признаки пастбищной дигрессии в Монголии отмечались ещё в середине прошлого века. В исследованиях, проведённых в 1950–1960-х гг., А.А. Юнатов [1950], Ю.М. Мирошниченко [1964; 2004] и О. Чогний [1988] отмечали полукустарничек *Artemisia frigida*, как вид, усиленно разрастающийся при выпасе и имеющий

большую устойчивость к пастбищному режиму. Кроме того, к положительно реагирующим на выпас видам авторы относят *Leymus chinensis*, *Carex duriuscula*, *Thermopsis lanceolata*, *Artemisia changaica*, *Potentilla acaulis*, *Schizonepeta multifida*. Ц. Даважамц [1954], проводивший исследования степей в Убурхангайском аймаке, также указывал на возрастание участия *Carex duriuscula* и *Artemisia frigida*, а также *Kochia prostrata* и *Allium anisopodium* при усилении выпаса. Исследования, выполненные в 1970-х гг. на стационаре сомона Баян-Унджул, также выявили караганово-злаково-холоднопопынные пастбища как подверженный чрезмерному выпасу вариант в дигрессионном ряду караганово-злаковых пастбищ. Отличительной особенностью дигрессивного варианта разнотравно-злаковых пастбищ является обилие *Carex duriuscula* и *Cleistogenes squarrosa*, что позволило сделать вывод о формировании на участках с режимом неумеренного выпаса змеёвково-осоково-холоднопопынных сообществ [Сухие степи..., 1984].

Усилившаяся за последние 20 лет пастбищная нагрузка, обусловленная переходом Монголии к рыночной экономике и ростом численности скотоводческих хозяйств и поголовья скота в 2–3 раза [Гунин и др., 2009; Ариунболд, 2014], способствует интенсификации процессов дигрессии растительных сообществ и деградации экосистем в целом. Так, исследования, проведённые вдоль Трансмонгольской железной дороги, показали, что среди растительных сообществ степей стали преобладать участки с сильно и очень сильно нарушенным растительным покровом [Микляева и др., 2004; Микляева, Факхире, 2004]. При сравнении участков, находящихся в зоне отчуждения железной дороги более 50 лет, с их ландшафтно-экологическими аналогами в режиме выпаса, была выявлена положительная реакция на выпас у кустарников рода *Caragana*, а также у полукустарничков

рода *Artemisia* (*A. adamsii*, *A. frigida*); среди других видов активную роль в сукцессиях на пастбищах играют корневищные растения *Carex duriuscula*, *Leymus chinensis* и *Potentilla acaulis*.

В последнее десятилетие (2004–2014 гг.), в связи с продолжающимся значительным увеличением антропогенной нагрузки на фоне участвовавших засух, наблюдается трансформация растительного покрова в экосистемах сухих степей. Под трансформацией мы понимаем такое состояние растительного сообщества, при котором участие коренных эдификаторов становится незначительным или происходит их полное выпадение из состава фитоценоза [Бажа и др., 2008; Vazha et al., 2012]. Немаловажным признаком этого процесса в подзоне сухих степей является инвазия в растительные сообщества и расширение обитания таких пустынно-степных видов, как гармала чернушкообразная (*Peganum nigellastrum*), ковыль опьяняющий (*Stipa inebrians*), эфедра китайская (*Ephedra sinica*) и лук многокорневой (*Allium polyrrhizum*) [Gunin et al., 2013]. Согласно классификации инвазийных растений по степени их агрессивности и особенностям распространения, рассматриваемые виды могут быть отнесены к «трансформерам» [Richardson et al., 2000], отличительной особенностью которых служит активное внедрение в естественные и полустепные сообщества, ведущее к изменению облика экосистем и нарушению сложившихся фитоценологических связей. Эти виды начинают играть роль эдификаторов и доминантов, образуют одновидовые заросли и (или) препятствуют возобновлению нативной флоры [Акатов, Акатова, 2010; Нотов и др., 2010]. Исследования, проведенные в сообществах сухих степей Центральной Монголии, показали, что в настоящее время на больших пространствах сформировались сообщества с доминированием *Ephedra sinica* и *Allium*

polyrrhizum, что диктует необходимость более детального рассмотрения эколого-биологических особенностей этих двух видов и выявления причин их распространения.

Материалы и методы

Состояние сухих степей изучалось в южной части Центрального и северной части Среднегобийского аймаков. Рельеф на исследуемых территориях представлен полого-волнистыми и холмисто-увалистыми равнинами и низкогорными массивами. Климат резко континентальный с холодной зимой (средняя температура января $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$), тёплым летом (средняя температура июля $+20\text{ }^{\circ}\text{C}$), небольшим количеством осадков (165–280 мм в год), максимум которых приходится на вторую половину июля – август, и частым повторением засух, наблюдающихся в течение 2–3 лет из 10 [Береснева, 1984]. Согласно ботанико-географическому районированию Е.М. Лавренко [1970], изученные нами степи относятся к Среднехалхаской подпровинции Монгольской провинции степей Евразии. В последнем районировании, предложенном Р.В. Камелиным [2010], исследуемый регион относится к Халхаскому округу Дариганго-Восточно-Монгольской переходной территории.

Полевые исследования проводились в период максимального развития травостоя (середина июля – середина августа) 2008–2013 гг. В сообществах выполняли подробные геоботанические описания на участках площадью 100 м^2 . Фитоценологические показатели (численность, проективное покрытие и надземная фитомасса травянистых растений) определяли на площадках размером 1 м^2 в трёх-пяти повторностях. У инвазийных видов проведено изучение биоморфометрических показателей: высота и диаметр кроны у *Ephedra sinica* и диаметр дерновин, количество вегетативных и генеративных побегов, их высота у *Allium polyrrhizum*

на трансектах 10×1 м. Подземная фитомасса определялась до глубины 1 м у *Ephedra sinica* и до глубины 30 см у *Allium polyrrhizum* на площадках 1 м². Проведена оценка жизненного состояния коренных эдификаторов этих степей – дерновинных злаков *Stipa krylovii*, *S. gobica*, *Cleistogenes squarrosa* и *Allium polyrrhizum*. Кроме того, на основе анатомических исследований был произведён учёт покоящихся дерновин злаков и лука многокорневого и определено соотношение мёртвых и живых корешков по специальной методике [Еникеев и др., 1995; Барыкина и др., 2000]. Всего было исследовано 27 464 анатомических среза из 145 дерновин *Stipa krylovii*, *S. gobica*, *Cleistogenes squarrosa* и *Allium polyrrhizum*, что позволило выявить количество отмерших особей в популяциях исследуемых видов.

Результаты и обсуждение

Эфедрa китайская –
Ephedra sinica Stapf

Вечнозелёный приземистый кустарничек и наиболее широко распространённый вид семейства хвойниковые (*Ephedraceae*), отмеченный в 13 из 16 ботанико-географических районов Монголии [Губанов, 1996]. А.А. Юнатов [1954], характеризуя географическое распространение этого вида, отмечал, что он тяготеет преимущественно к степным и пустынно-степным ландшафтам. По данным В.И. Грубова [1982], вид встречается по скалистым и каменистым склонам гор и сопок, по бортам и щебнистым днищам сайров, на полужакреплённых песках. По данным исследований 1970–1980-х гг., он неоднократно встречался в растительных сообществах горных экосистем Гобийского и Монгольского Алтая, Гобийского Тянь-Шаня, южного макросклона Хангая, в мелкосопочниках пустынно-степной зоны Северной, Алашаньской и Восточной Гоби [Юнатов, 1954; 1974;

Волкова, 1976; Карамышева, Банзрагч, 1976; Банзрагч и др., 1978; Грубов, 1982; Дарийма, Ульзийхутаг, 1984; Степи Восточного Хангая, 1986], реже в сухих степях Средней Халхи. Авторы отмечали, что доленое участие эфедры в сообществах горных экосистем составляет не более 1%, где этот вид очень редко выступает как доминант.

Однако в дальнейшем было обнаружено внедрение и экспансия *Ephedra sinica* из горных экосистем в сухостепные сообщества межгорных долин, в том числе на равнины Центральной Монголии [Гунин и др., 1993; 2012]. Так, значительная экспансия хвойника китайского отмечена в сомонах Гурван-Тэс Южно-Гобийского аймака, Баян-Унджул и Баян-Цаган Центрального аймака и Эрдэнэ-Далай и Гурван-Сайхан Среднегобийского аймака.

Проведённые на территории стационара в сомоне Баян-Унджул в 1970–1980-х гг. исследования не выявили сообществ из *Ephedra sinica*, а отдельные скопления особей этого вида характерны-звались редкой встречаемостью и были характерны только для отдельных местообитаний в песчаных массивах, на каменистых склонах средневысотных гор и петрофитных выбросах поселений грызунов [Дашням, 1974; Сухие степи..., 1984]. В 2007–2008 гг. впервые установлены прогрессирующие сукцессии с эдификаторной ролью *E. sinica* для пастбищных экосистем сомона Баян-Унджул [Казанцева и др., 2008]. Исследования показали, что вид внедряется как в экосистемы низкогорных массивов и каменистых склонов мелкосопочников, так и в экосистемы равнин (табл. 1).

Так, на северо-востоке сомона в средней части пологого склона низкого мелкосопочника обнаружено эфедровое с синузией однолетников сообщество, где проективное покрытие *E. sinica* составило 12% (26 парциальных кустов на 1 м²) (участок 13). Сообщество отличалось низкими показателями

Таблица 1. Фитоценологические показатели эфедровых сообществ в Центральном аймаке (сомон Баян-Унджул) (2008 г.)

Жизненная форма, вид	участок 13		участок 17		участок 20		участок 14		участок 26		участок 27		участок 18		участок 25		участок 11		
	а*	б**	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	
	46°47'03.0"	106°32'45.2"	46°56'53.5"	105°50'23.3"	46°57'59.2"	105°34'37.8"	46°58'49.0"	105°55'48.8"	47°09'10.8"	105°23'56.0"	46°43'00.4"	105°55'02.1"	46°58'58.2"	105°56'09.7"	47°07'59.1"	106°04'29.8"	46°46'58.3"	106°47'06.7"	
	h=1459 м	h=1340 м	h=1328 м	h=1323 м	h=1166 м	h=1356 м	h=1311 м	h=1236 м											
	а*	б**	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	
Кустарники																			
<i>Caragana microphylla</i>							0.1	0.1											
<i>C. pygmaea</i>			3.0	7.5			0.3	0.6	0.5	1.0									
Кустарнички																			
<i>Ephedra sinica</i>	12.0	48.5	4.0	10.3	4.0	10.7	10.0	33.6	25.0	71.7	7.0	27.1	25.0	92.2	25.0	72.4	11.0	21.9	
Подкустарнички																			
<i>Artemisia adamsii</i>	0.3	0.4																	
<i>Artemisia frigida</i>											0.1	1.3							
Травы многолетние																			
злаки																			
<i>Agropyron cristatum</i>			1.0	1.4															
<i>Cleistogenes squarrosa</i>			2.0	3.1	0.5	1.0	3.0	3.5			1.0	5.5							
<i>Leymus chinensis</i>	0.4	0.7					0.5	1.0			0.1	4.7	1.5	4.7			0.5	0.8	
<i>Stipa grandis</i>					5.0	4.9													
<i>S. krylovii</i>			1.0	1.0			5.0	7.4			2.5					0.5	0.3		
луки																			
<i>Allium anisopodium</i>							1.0	0.8											
<i>A. bidentatum</i>			2.0	3.5	2.0	2.9													
<i>A. polyrrhizum</i>											3.0				11.0	23.3			
осоки																			
<i>Carex arguscula</i>	0.3	0.3	5.0	5.3	0.5	0.9					0.1								
разнотравье																			
<i>Convolvulus ammannii</i>																			
<i>Serratula centauroides</i>	0.3	0.3													2.0	16.5			
Травы одно-, двулетние																			
<i>Artemisia scoraria</i>							1.0	0.3											
<i>Bassia dasyphylla</i>	0.3	0.5	6.0	27.1			0.5	1.4					1.5	1.0					
<i>Cheporodium acuminatum</i>							25.0	65.3			15.0	57.3	35.0	138.3	3.0	2.3			
<i>Ch. album</i>									25.0	108.1									
<i>Ch. aristatum</i>	10.0	44.5			25.0	183.9							5.0	8.1	4.0	26.8	20.0	44.5	
<i>Salsola collina</i>	4.5	14.1			2.0	11.5	3.0	12.3					2.5	15.0		2.0	2.0	2.6	
Всего:	28.1	109.4	25.0	59.2	39.0	215.8	49.4	126.3	50.5	180.8	28.8	91.2	70.5	259.3	45.0	139.0	33.7	70.0	

*а – проективное покрытие (%), *б – надземная фитомасса (г/м²).

видовой насыщенности и обилия многолетних трав. С меньшими значениями фитоценологических показателей (4%, 10–11 парциальных кустов на 1 м²) кустарничек отмечен на пологих склонах гор, расположенных в западной части сомона, в луково-осоково-злаково-эфедровом с караганой сообществе (участок 17) и в ложбине стока в злаково-эфедровом с синузией однолетников сообществе (участок 20). Участие многолетних видов в этих ценозах составило 7–12%. В южной части сомона на холмистой, слабо наклонной равнине в злаково-эфедровом с синузией однолетников сообществе (участок 27) изучаемый кустарничек формировал 7% проективного покрытия (15 парциальных кустов на 1 м²). На приподнятой, наклонной, сильно расчленённой равнине в центральной части сомона *E. sinica* отмечена в злаково-эфедровом с караганами и синузией однолетников сообществе (участок 14), где на 1 м² произрастало, в среднем, 13.5 парциального куста с проективным покрытием 5%. Проективное покрытие многолетних видов в этих сообществах составило 5–9.5%. В хорошо разработанных ложбинах стока формируются эфедровые с синузией однолетников сообщества (участок 18), где обилие эфедры возрастает до 25% покрытия (72 парциальных куста на 1 м²). В западной части этой равнины в сильно деградированном эфедровом с караганой (*Caragana pygmaea*) и синузией однолетников сообществе (участок 26) кустарничек формировал также 25% (69 парциальных кустов на 1 м²). С таким же проективным покрытием, но меньшим количеством парциальных кустов на 1 м² (29) эфедра отмечена в луково (*Allium polyrrhizum*)-эфедровом с синузией однолетников сообществе на севере сомона (участок 25). Проективное покрытие луков там составило 11%. Картографирование состояния степных экосистем в сомоне Баян-Унджул показало, что к

настоящему времени эфедра входит в состав сообществ, занимающих уже более 1/3 площади сомона [Гунин и др., 2012]. При этом следует отметить, что ареал *E. sinica* на территории сомона имеет мозаичный характер, а отдельные скопления этого вида, представляющие зачастую монодоминантные сообщества, зарегистрированы на территории других сомонах, расположенных с востока, юга и юго-запада от сомона Баян-Унджул.

С восточной стороны от сомона Баян-Унджул эфедровые сообщества были обнаружены на пологоувалистых равнинах сомона Баян-Цаган Центрального аймака, в которых общая надземная фитомасса благодаря хорошему развитию однолетников в 2008 г. достигала 70 г/м², а доля эфедры в её структуре превышала 30% (участок 11). С южной стороны эфедровые сообщества, приуроченные к делювиальным шлейфам гранитных массивов и полого-увалистым равнинам, также отмечены в ряде сомонах Среднеговийского аймака (Гоби-Угтал, Эрдэнэдалай), где обнаружены местообитания с максимальными значениями проективного покрытия и надземной фитомассы. Так, в сомоне Гоби-Угтал в северной части гранитного массива Их-Газрын-Чулуу на полого-наклонном делювиальном шлейфе с каштановыми намытыми почвами (точка МГ-IV) на участках рефугиумов со сгущениями эфедры проективное покрытие травостоя и надземная фитомасса возрастали в 4 раза и составляли соответственно 20.3% и 134.5 г/м². Более 90% фитомассы принадлежало эфедре. Около 9% общей массы формировали одно-, двулетние виды (*Artemisia pectinata*, *A. scoparia*, *Chenopodium aristatum*, *Dracocephalum foetidum*, *Salsola collina*). Из многолетних видов в сообществе представлены житняк *Agropyron cristatum* и *Eurodium stephanianum*. Однако их участие по фитомассе невелико (менее 1%) (табл. 2).

Таблица 2. Фитоценоотические показатели эфедровых сообществ в Среднегобийском аймаке (2009 г.)

Жизненная форма, вид	МГ-IV Гоби-Угтал N 45°47'05.1" E 107°15'16.1" h=1440 м				ЭД-I-1 Эрдэнэдалай N 46°25'45.7" E 105°18'52.2" h=1521 м			
	фон		сгущение		фон		сгущение	
	а*	б**	а	б	а	б	а	б
Кустарники								
<i>Caragana stenophylla</i>					0.1	+		
Кустарнички								
<i>Ephedra sinica</i>	1.3	7.7	16.7	121.2	3.0	10.9	26.0	131.4
Травы многолетние								
злаки								
<i>Agropyron cristatum</i>			0.1	0.1				
<i>Stipa krylovii</i>					1.8	1.8	1.0	0.8
луки								
<i>Allium anisopodium</i>					+	+		
осоки								
<i>Carex duriuscula</i>					0.1	+		
разнотравье								
<i>Erodium stephanianum</i>			0.8	1.2				
Травы одно-, двулетние								
<i>Artemisia pectinata</i>	1.0	3.3	1.2	2.8				
<i>A. scoparia</i>	2.5	20.4	1.0	8.8				
<i>Chenopodium aristatum</i>			0.4	0.3				
<i>Dracocephalum foetidum</i>			0.1	0.1				
<i>Salsola collina</i>			+	+				
Итого	4.8	31.4	20.3	134.5	7.5	12.7	27.0	132.2

а* – проективное покрытие (%), б** – надземная фитомасса (г/м²)

На фоновом участке растительность представлена эфедровым с синузией однолетников сообществом. Проективное покрытие травостоя составило около 5%, общая надземная фитомасса – 31.4 г/м² (табл. 2). Более 20% фитомассы формировала *Ephedra sinica*.

В северо-восточной части сомона Эрдэнэдалай на полого-волнистом плато в фоновых условиях было исследовано крыловоковыльно-эфедровое сообщество на каштановых маломощных почвах (точка ЭД-I-1), где общее проективное покрытие составило 7.5%, а надземная фитомасса поликарпических видов – 12.7 г/м². Более 85% общей массы принадлежит *Ephedra sinica* (табл. 2). В местах сгущения эфедры её проективное покрытие увеличивается в 8 раз, общая надземная фитомасса – более чем в 12 раз. На таких участках кустарничек формировал почти 100% общей массы

(табл. 2). В рассматриваемом сообществе у эфедры чётко проявлялась приуроченность к кислым породам (граниты); у выходов пород с щелочной реакцией (сланцев) она исчезала. *Stipa krylovii* находилась в угнетённом состоянии с максимальными значениями надземной фитомассы менее 2 г/м². На 100 м² выявлено 295 дерновин ковыля, из которых 35% были отмершими. Здесь часто наблюдаются случаи прорастания эфедры через дерновины ковыля.

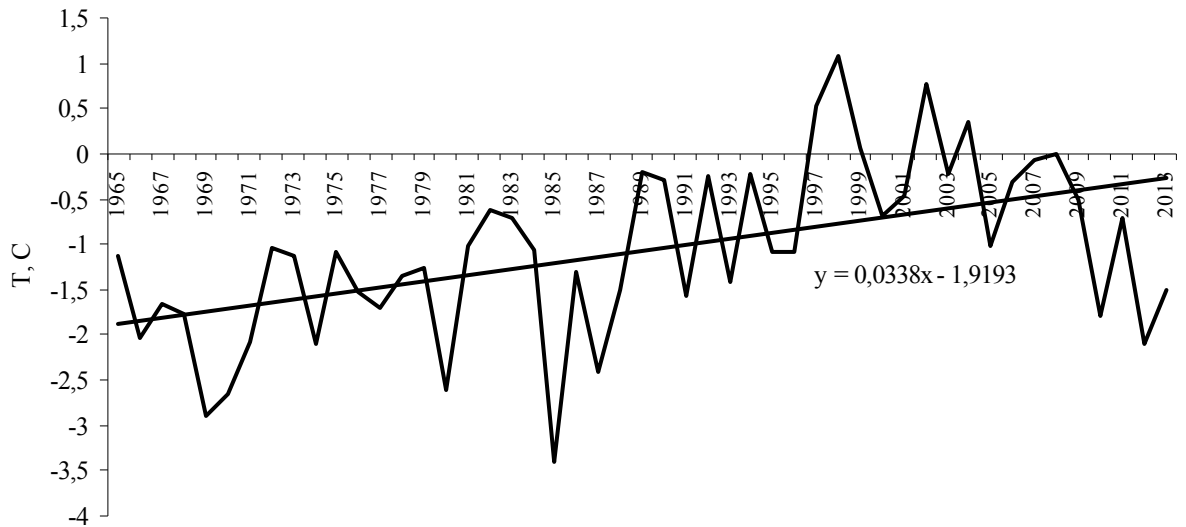
Как ранее отмечалось, распространение хвойника китайского в зональные степные сообщества, как правило, происходит из экосистем мелкосопочников и низкогорных массивов. Так, в сомоне Гурван-Сайхан были исследованы весьма показательные эфедровые сообщества по профилю, включающему горный массив Их-Эрэн-Обо, сайр вдоль склона, шлейф и прилегающую

равнину. На северном склоне каменистого ущелья такие сообщества (точка ГС-VIII-1), в основном, сформированы из материнских особей с хорошо выраженными стволиками диаметром 2 см, размеры которых по высоте достигают 28 см с диаметром кроны более 50 см. По бортам и руслу сайра (точка ГС-VIII-2), выходящего из этого ущелья и пересекающего полого-наклонный склон, отмечены крупные куртины эфедры, состоящие из вегетативной поросли, диаметром 1.4–5.5 м. Внутри таких куртин средние значения высоты и диаметра кроны парциальных кустов составили 13 см и 3.1 см, соответственно. На 1 м² насчитывалось, в среднем, 90 парциальных кустов, которые составили 41% проективного покрытия, а значения надземной фитомассы достигали 294 г/м². В прилегающей долине было исследовано мозаичное эфедровое сообщество на каштановых суглинистых почвах (точка ГС-VII). Соотношение пятен с *Ephedra sinica* к оголётной поверхности составило 50:50. Проективное покрытие равнялось 18.5%, надземная фитомасса – 35.3 г/м². На 1 м² отмечено, в среднем, 42 парциальных куста. Все особи характеризуются незначительными (менее 5 см) размерами. В структуре надземной фитомассы кустарничек формировал более 85%. Коренные эдификаторы сухих степей (*Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*) отмечены с небольшим обилием. Кроме того, в незначительном количестве встречаются полыни – *Artemisia frigida* и *A. pectinata*. Таким образом, различные жизненные формы особей эфедры в различных экотопах позволяют дифференцировать их не только по адаптации к почвенно-экологическим условиям, но и различной функциональной роли в межландшафтном инвазийном процессе: экотопы-рефугиумы, экотопы-транзитеры и экотопы-реципиенты.

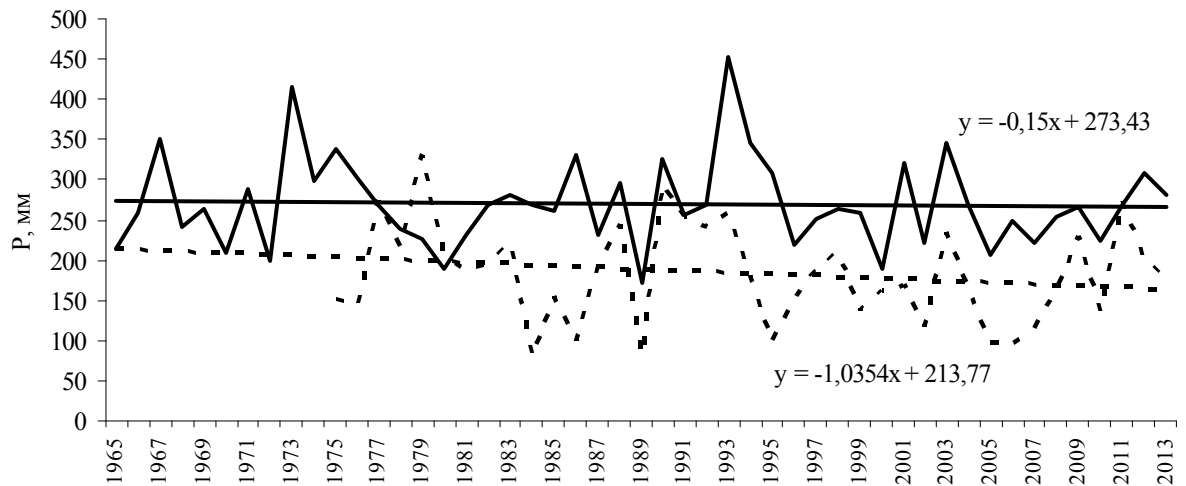
На основании вышеизложенного можно предполагать, что

распространению *Ephedra sinica* благоприятствуют современные экологические условия, складывающиеся в большинстве типов экосистем Центральной Монголии. Динамика метеорологических показателей в административном центре Центрального аймака (метеостанция Дзун-Мод), расположенного в аналогичных ландшафтных условиях, что и сомон Баян-Унджул, и на самой территории исследуемого сомона, характеризуется положительным трендом в отношении динамики среднегодовых температур и отрицательным – в отношении количества осадков, что свидетельствует об аридизации климатических условий сухих степей (рис. 1 а, б).

Сам процесс внедрения в сообщество, как следует из проведённого анализа, стимулируется интенсивным выпасом, приводящим к уменьшению роли конкурентных кормовых видов, и аридизацией климата, снижающей поступление в почву атмосферной влаги. С эколого-биологической и физиологической точки зрения, *Ephedra sinica* является ярко выраженным склероморфным видом с низкой интенсивностью транспирации и экономным расходом влаги. В условиях длительной аридизации климата и водного стресса этот вид способен к выживанию и имеет конкурентное преимущество перед другими видами [Иванов и др., 2004; Иванова и др., 2005; Иванов и др., 2007]. Важнейшей особенностью эфедры, позволяющей выходить на ведущие позиции в пастбищных сукцессиях, является её способность к корне-отпрысковому размножению, что характеризует её как вегетативно-активный вид. На участках с развитым эфедровым сообществом (более 50 парциальных кустов на 1 м²) этот хвойник имеет мощную, хорошо развитую корневую систему (рис. 2). Определение его подземной фитомассы показало, что более 60% фитомассы



a



— Дзун-Мод - - - Баян-Унджул

б

Рис. 1. Многолетняя динамика среднегодовой температуры (а) и количества осадков (б) по данным метеостанций Дзун-Мод и Баян-Унджул (Центральный аймак).

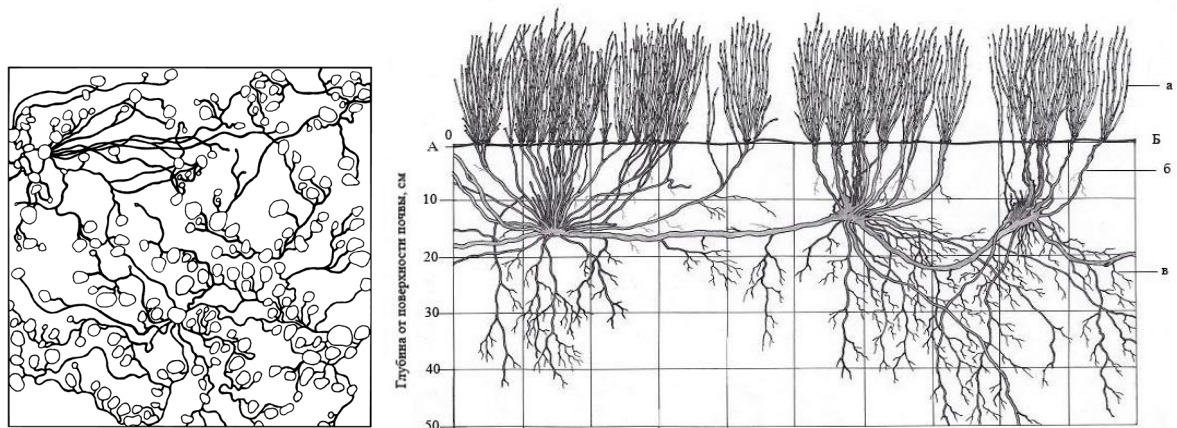


Рис. 2. Горизонтальная (слева) и вертикальная (справа) проекции корневой системы *Ephedra sinica* (полигон ЭД-1). Вертикальная структура парциальных особей *E. sinica*: А, Б – поверхность почвы; а – крона; б – приповерхностно-подземная часть; в – корни.

Таблица 3. Надземная и подземная фитомасса *Ephedra sinica* в сообществе-рефугиуме (сомон Баян-Унджул, 2010 г.)

Части фитомассы		Вес, г/м ²
Надземная		211.44
Подземная		664.22
горизонт, см	фракция, мм	
0–25	>1	421.94
	Всего	421.94
25–50	0.5–1	190.12
	0.25–0.5	0.80
	<0.25	0.53
	Всего	191.45
более 50	0.5–1	49.45
	0.25–0.5	0.96
	<0.25	0.42
	Всего	50.83
Общая фитомасса		875.66

корней сосредоточено в верхних 25 см почвы, около 29% – в горизонте 25–50 см. Масса корней превышает показатели надземных частей более чем в 3 раза (табл. 3). Корни проникают в глубину до 3 м и более, кроме того, разрастаются в горизонтальном направлении в радиусе до 6–9 м, благодаря чему кустарничек может достаточно быстро занимать освобожденные экологические ниши дерновинных злаков, ослабленных в развитии в результате сильного стравливания и повторяющихся засух.

Таким образом, *Ephedra sinica* характеризуется широким экологическим диапазоном, так как встречается во всех основных типах экосистем, относящихся по рельефу к горным, мелкосопочным и равнинным, по характеру почвогрунтов – к щебнистым, глинистым, песчаным, а по водному режиму – к автоморфным и полугидроморфным. По характеру распространения популяция хвойника китайского отличается пятнистой мозаичностью. При этом площадь пятнистых скоплений колеблется от нескольких квадратных метров до десятков и сотен гектаров, что свидетельствует о разновременном внедрении этого вида в растительные сообщества сухих степей.

Лук многокорневой –

Allium polyrrhizum Turcz. ex Regel

По сложившимся в современной геоботанике представлениям, лук многокорневой относится к плотнодерновинным многолетним омброфитам, характеризуется суккулентностью ассимиляционных побегов и причисляется к пустынно-степному эколого-ценотическому типу с джунгарско-монгольским ареалом [Бобровская, Никулина, 2013]. Исследователи флоры и растительности Монголии в 1950–1970-х гг. отмечали, что лук многокорневой играет роль эдификатора или соэдификатора в своеобразных ковыльково-луковых, луково-ковыльковых, баглурово-луково-ковыльковых, ковыльково-луково-баглуровых и других центральноазиатских пустынно-степных сообществах [Калинина, 1954; 1974; Умаров, Якунин, 1974; Юнатов, 1974; Евстифеев, Рачковская, 1977]. А.А. Юнатов [1954] отмечал, что в пустынно-степной зоне этот лук наиболее обычен в Восточной Гоби, Гобийской долине озёр и Гобийском Алтае, на запад проникает в южную часть Котловины Больших озёр. При движении на юг в зоне пустынь занимает местообитания с дополнительным увлажнением за счёт перераспределения атмосферных

Таблица 4. Фитоценологические показатели луковых сообществ в Среднеговийском аймаке Центральной Монголии

Жизненная форма, вид	МГ-X		ЭД-III		ЭД-IV		ЭД-VII		ЭД-VIII		МГ-X-1		МГ-X-2		МГ-X-3		МГ-X-4		ДЦ-3		
	Дэлгэрцогт N 46°08'34.6" E 106°30'48.8" h=1374 м	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
<i>Caragana leucorhloea</i> , <i>C. pygmaea</i>	0.2	0.2	0.5	1.1	0.3	0.6			0.1	0.1					1.0	1.9					
<i>Reaumuria songarica</i> <i>Salsola passerina</i>																				13.2	50.8
<i>Artemisia adamsii</i> <i>A. frigida</i> <i>Ptilotrichum canescens</i>	0.6	0.7	0.2	0.3									0.7	1.7	0.8	1.5					
Полукустарнички																					
Травы многолетние																					
злаки																					
<i>Agropyron cristatum</i> <i>Cleistogenes squarrosa</i> <i>Stipa krylovii</i>			0.3	0.2																	
ЛУКИ																					
<i>Allium mongolicum</i> <i>A. polyrrhizum</i>	0.1	+											0.1	0.1							
осоки																					
<i>Carex diriuscula</i> разнотравье Травы одно-, двулетние: всего:	0.5	0.2	0.3	0.1			0.2	0.3	0.4	0.5	0.4	0.5	0.2	0.3	0.6	1.1	0.5	0.1	0.1	3.2	10.1
	0.9	0.3			1.3	1.5	0.2	+	1.0	1.1	0.9	1.6	0.2	0.2	0.6	1.1	0.5	1.0	0.8	0.8	1.4
	0.3	0.2	0.1	+			0.5	0.4			0.7	0.7	0.8	1.5	1.6	3.0	2.8	3.4	3.5	8.6	
	12.1	9.9	12.3	8.8	16.8	37.6	9.0	9.3	12.0	15.6	8.1	14.4	10.3	19.7	11.5	24.9	10.6	20.4	43.2	43.2	157.4

а* – проективное покрытие (%), б** – надземная фитомасса (г/м²)

осадков, а из автоморфных экосистем начинает постепенно выпадать. К северу от контактной зоны в сухих степях *Allium polyrrhizum* не отмечался в зональных сообществах и лишь проникал в виде небольшой примеси к змеёвково-тырсовым и змеёвковым степям по экстразональным солонцевато-солончаковым понижениям [Карта растительности МНР, 1979; Кормоботаническая карта, 1981; Сухие степи..., 1984].

Исследования, проведённые нами в 2009–2014 гг., показали, что на значительной территории Среднегобийского аймака в подзоне сухих степей сформировались монодоминантные луковые сообщества (точки МГ-Х, ЭД-III, ЭД-IV, ЭД-VII, ЭД-VIII), в структуре которых *Allium polyrrhizum* формирует более 80% общей надземной фитомассы (табл. 4). Этот процесс происходит на фоне угнетения коренных видов этих степей – злаков (ковыля, тонконога, житняка и змеёвки), участие которых в структуре сообщества по фитомассе составляет не более 3–20%.

Более детальные исследования луковых сообществ были проведены на стационаре в сомоне Дэлгэрцогт (табл. 4). Результаты исследования показали, что изученные сообщества (точки МГ-Х-1, МГ-Х-2, МГ-Х-3, МГ-Х-4) характеризуются обеднённым видовым составом: на 100 м² отмечено не более 15 видов. В период максимума вегетации проективное покрытие травостоя в изученных сообществах составляло не более 15%, общие запасы надземной фитомассы – 14–25 г/м². В структуре сообщества преобладал лук многокорневой, который формировал более 70% всей фитомассы. Злаки (*Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*) встречались единично. Незначительно был представлен лук монгольский *Allium mongolicum*. Из других видов отмечены карагана *Caragana leucophloea* и такие представители дигрессивно-активных видов, как осока *Carex duriuscula*,

полукустарничек *Artemisia adamsii*, многолетники *Convolvulus ammanii*, *Potentilla bifurca*, *Sibbaldianthe adpressa*. Одно-, двулетние виды (*Artemisia pectinata*, *Bassia dasyphylla*, *Chenopodium aristatum*, *Dontostemon integrifolius*, *Salsola collina*) формировали до 17% фитомассы.

Рефугиумами, из которых происходит распространение лука многокорневого в зональные сухостепные сообщества, являются солонцевато-солончаковые понижения. Одно из них с луково-реомюриево-воробьиносолянковым с однолетниками сообществом (точка ДЦ-3) было обследовано в 5 км к востоку от стационара (табл. 4). Общее проективное покрытие составило 45%, надземная фитомасса – 157.4 г/м². Доминантами здесь являются пустынные полукустарнички – солянка воробьиная *Salsola passerina* и реомюрия джунгарская *Reaumuria songarica*. Их доля в составе фитомассы составляет, соответственно, 40 и 32%. *Allium polyrrhizum* находился в хорошем состоянии, на 1 м² отмечалось, в среднем, 34 экземпляра. Его проективное покрытие составило около 12%. В структуре надземной фитомассы этот лук формировал более 14%. С небольшим обилием отмечены *Convolvulus ammanii* и однолетники *Artemisia scoparia*, *Chenopodium album*, *Eragrostis minor*. Распространение *Allium polyrrhizum*, в основном, происходит за счёт переноса семян птицами и, возможно, ветрами.

О возрасте сформировавшихся луковых сообществ можно судить по результатам биоморфометрических исследований. Было выявлено, что в популяции *Allium polyrrhizum* доминируют особи с количеством побегов: вегетативных 14–39 и генеративных 2–16, диаметром дерновин 3–9 см, что является показателями максимального развития популяции луков. Согласно закономерностям онтогенеза рассматриваемого вида, подробно

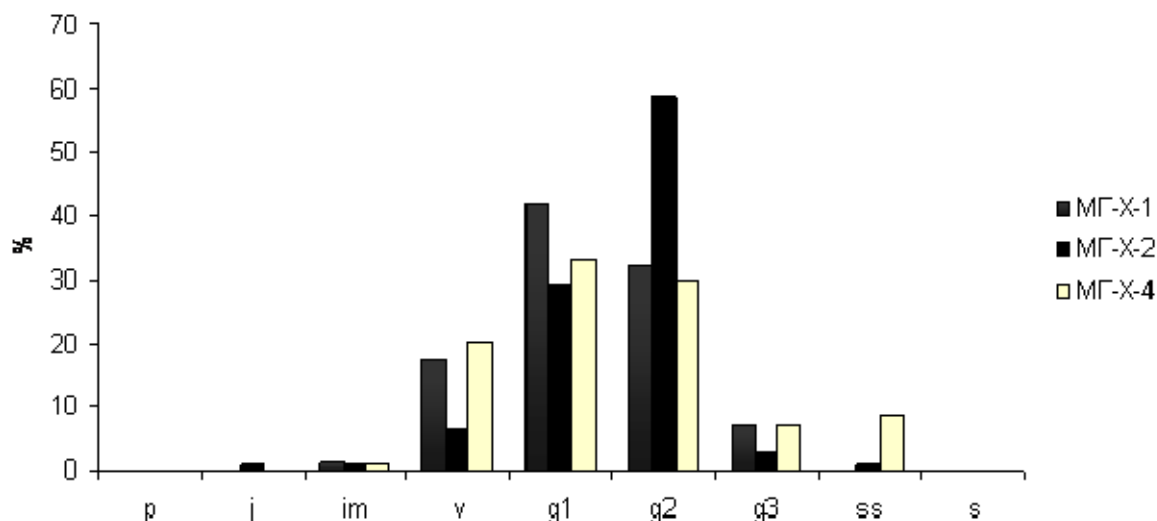


Рис. 3. Онтогенетическая структура популяции *Allium polyrrhizum* в растительных сообществах сухих степей (p – проросток, j – ювенильные особи, im – имматурные, v – виргинильные, g₁ – молодые генеративные, g₂ – средневозрастные генеративные, g₃ – старые генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные).

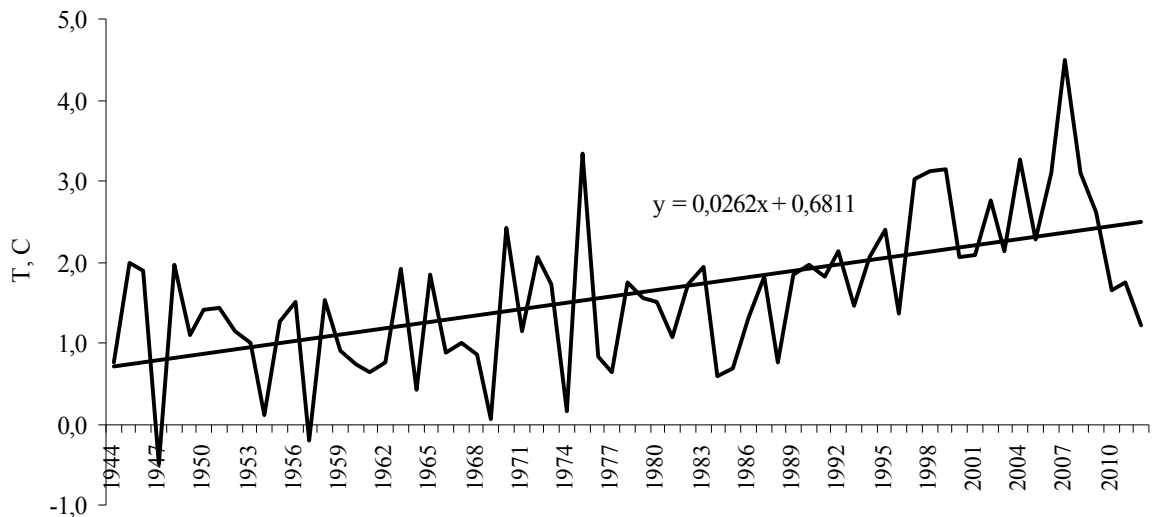
описанным Т.А. Поповой [1977] и В.А. Черёмушкиной [2004], большая часть экземпляров лука находится в молодом и среднем генеративном состоянии (рис. 3). Данный факт позволяет с большим основанием говорить о сравнительной молодости сформированных сообществ (не более 25 лет).

Климатические данные ближайшей к стационару метеостанции Мандал-Гоби также подтверждают процессы аридизации климата (рис. 4). Известно, что особенностью дерновинных злаков и плотнодерновинных луков является способность переносить неблагоприятные условия увлажнения в состоянии покоя [Слемнев и др., 1983]. В связи с этим нами было предпринято изучение состояния покоящихся дерновин злаков (*Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*) и луков (*Allium polyrrhizum*) в луковых сообществах. Анатомическое изучение корней показало, что у *Stipa krylovii* мёртвыми оказались 47.4% исследованных дерновин, *Cleistogenes squarrosa* – 62, *Allium polyrrhizum* – всего 7.6% (табл. 5). Таким образом, можно утверждать, что лук многокорневой обладает более высокой, по сравнению с коренными обитателями сухих степей –

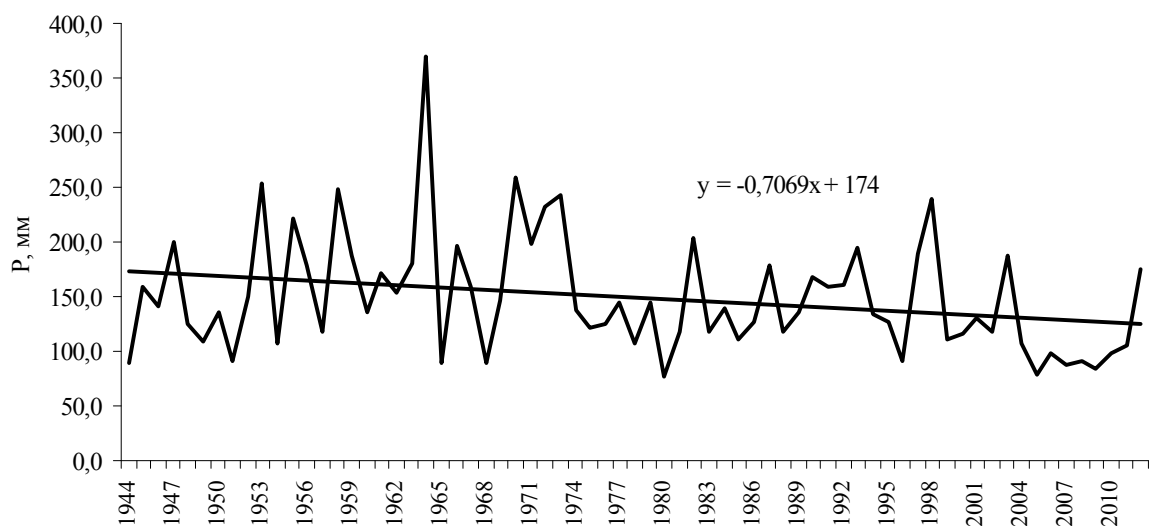
дерновинными злаками, способностью переносить длительное время в состоянии покоя засуху и связанный с ней ограниченный влагозапас.

Способность *Allium polyrrhizum* переносить засушливые периоды обусловлена его биологическими особенностями. Он удерживает и сохраняет атмосферную влагу благодаря мощной и хорошо развитой дерновине, которая по своей массе превышает надземные части растения более чем в 2 раза. Корневая система содержит толстые шнуровидные корни с хорошо развитой водоносной паренхимой, характеризуется поверхностным расположением (на глубине до 30 см), причём большая часть подземных органов сосредоточена в верхних 10 см почвы. Масса корневой системы превышает массу надземной части в 68 раз (табл. 6). Поэтому данный вид обладает быстрой реакцией даже на незначительные осадки, что позволяет ему в периоды малой влагообеспеченности поддерживать свой жизненный потенциал [Попова, 1977; Бобровская, Попова, 1978].

Другой причиной распространения луковых сообществ является отмеченное нами субаэральное



a



б

Рис. 4. Многолетняя динамика среднегодовой температуры (а) и количества осадков (б) по данным метеостанции Мандал-Гоби.

Таблица 5. Жизненное состояние покоящихся особей доминантных видов в луковых сообществах сухих степей

Параметры растений		Обследованные виды растений		
		<i>Stipa krylovii</i> , <i>S. gobica</i>	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	<i>Allium polyrrhizum</i>
Количество обследованных особей		78	21	39
Количество обследованных корешков		12941	2997	15438
Количество мёртвых особей (при 100% корешков мёртвых)		37/7174	13/1959	3/1423
Количество особей (шт.) с живыми корешками (шт.)	от 1 до 5	19/93 корешка	3/18	8/129
	от 5 до 10	10/87 корешка	2/18	15/400
	от 10 до 20	11/156 корешков	2/24	6/336
	от 20 до 30	1/16 корешков	1/16	4/268
	от 30 до 40	0	0	3/160
	от 40 до 50	0	0	0

Таблица 6. Фитомасса *Allium polyrrhizum*
в монодоминантном луковом сообществе (точка МГ-Х-1)

Части фитомассы		Вес, г/м ²
Надземная		44.4
Приповерхностно-подземная		100.0
Подземная		3015.2
горизонт, см	фракция, мм	
2–10	>1.0	2068.0
	0.5–1.0	84.0
	0.25–0.5	128.0
	<0.25	121.6
	Всего	2401.6
10–20	>1.0	349.2
	0.5–1.0	13.6
	0.25–0.5	14.8
	<0.25	16.4
	Всего	394.0
20–30	>1.0	164.0
	0.5–1.0	12.8
	0.25–0.5	24.4
	<0.25	18.4
	Всего	219.6
Общая фитомасса		3159.6

подщелачивание поверхностных горизонтов почвы в степных экосистемах до щелочной и сильнощелочной среды (рН от 8.5 до 9.5) [Гунин и др., 2010]. Этот процесс обусловлен усилением в последние годы ветровой активности и выносом солей на платообразные равнины из упомянутых выше солонцевато-солончаковых депрессий. Сильно щелочная среда неблагоприятна для большинства мезофильных и мезоксерофильных степных и сухостепных злаков. К такой обстановке наиболее приспособлены типично пустынные ксерофиты и галофиты, в том числе и *Allium polyrrhizum*, который можно отнести к типичному гемиксерофиту или мезоксерофиту, адаптированному к обитанию в условиях поверхностного засоления почвогрунтов [Евстифеев, Рачковская, 1977].

Дополнительным фактом, указывающим на современные процессы распространения лука многокорневого в автоморфных экосистемах сухих степей, служит его полное отсутствие в экосистемах

возвышенностей и останцовых гряд. Так, при геоботанических описаниях подобных ландшафтных выделов отмечено отсутствие *Allium polyrrhizum*. В обследованных ковыльно-холоднополюнных сообществах с проективным покрытием 22.5% и надземной фитомассой 118.2 г/м² более 70% фитомассы формирует *Artemisia frigida*, на *Stipa glareosa* приходится 22%.

Заключение

Проведённые работы по исследованию состояния степных экосистем Центральной Монголии показали, что за последние десятилетия в результате резкого роста пастбищных нагрузок и длительного засушливого периода произошло упрощение структуры степных сообществ за счёт снижения видового разнообразия и обилия коренных доминантов этих степей, дерновинных злаков, вплоть до полного их выпадения из состава травостоя. Такие растительные сообщества можно охарактеризовать как ненасыщенные или неполночленные, считающиеся менее

устойчивыми к внедрению чужеродных видов [Работнов, 1983].

В результате исследования было выявлено два типа внедрения инвазивных видов из различных ландшафтов: а) экстра- и интразональных и б) зональных. Так, на обширной территории сомона Баян-Унджул, а также сомонов Баян-Цаган, Гоби-Угтал, Адацаг, Эрдэнэдалай, Гурван-Сайхан Центрального и Среднегобийского аймаков обнаружены растительные сообщества с доминированием или значительным участием кустарничка *Ephedra sinica*. Данный тип сукцессий характеризуется очаговым распространением этого вида из экосистем низкогорных и мелкосопочных ландшафтов на окружающие их подгорные равнины. Другой тип инвазивных сукцессий в сухих степях связан с экспансией дерновинного лука *Allium polyrrhizum* из подзоны пустынных степей. В настоящее время монодоминантные луковые сообщества получили значительное распространение в сомонах Дэлгэрцогт и Эрдэнэдалай Среднегобийского аймака. Распространение лука многокорневого носит, в основном, фронтальный характер и обусловлено ослаблением конкурентоспособности коренных видов злаковых сообществ в связи с их значительной дигрессией. Дополнительным фактором, обеспечивающим условия для внедрения, является эоловое подщелачивание верхних горизонтов зональных каштановых почв.

Эколого-биологические особенности этих двух видов, широко распространённых в пустынно-степных и пустынных ландшафтах и внедряющихся в степные экосистемы, позволяют диагностировать выше названные процессы как биологическое опустынивание. Широкий ареал *Ephedra sinica* и *Allium polyrrhizum* говорит о прогрессивной направленности данных типов сукцессий, в результате чего границы

ареалов этих пустынно-степных видов достигли в настоящее время южной периферии бассейна Байкала.

В результате экспансии рассматриваемых видов в растительные сообщества сухих степей происходит снижение кормовой ценности этих пастбищ. Местные жители неоднократно отмечали отравление скота после поедания эфедры китайской и лука многокорневого. В первом случае это происходит за счёт высокого содержания алкалоидов эфедрина и псевдоэфедрина, во втором – токсических аминокислот S-метилцистезин сульфоксид [Оголевец, 1951; Buyantogtokh et al., 2009]. Возможно, это происходит из-за отсутствия в рационе скота, пасущегося на этих пастбищах, кормовых злаков. Описанные выше процессы приводят к непригодности таких пастбищ для выпаса скота и ставят под угрозу ведение скотоводства в центральной части Монголии.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» в рамках Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ при поддержке гранта РГО-РФФИ (№ 13-05-41266).

Литература

- Акатов В.В., Акатова Т.В. Полночленность и устойчивость к инвазивным видам растительных сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий // Экология. 2010. № 3. С. 191–198.
- Ариунболд Э. Динамика растительных сообществ сухих степей (сомон Баян-Унджул, Монголия): Автореф. дисс. ... к. б. н. СПб., 2014. 21 с.
- Бажа С.Н., Баясгалан Д., Гунин П.Д., Данжалова Е.В., Дробышев Ю.И., Казанцева Т.И., Прищепа А.В., Хадбаатар С. Особенности пастбищной

- дигрессии степных экосистем Центральной Монголии // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 5. С. 657–681.
- Банзрагч Д., Волкова Е.Л., Рачковская Е.И. Растительность среднегорного массива Атас-Богдо-ула в Заалтайской Гоби // В сб.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 30–34.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. М.: Изд-во МГУ, 2000. 127 с.
- Береснева И.А. Климат сухостепного стационара Унжул // В кн.: Сухие степи МНР. Л.: Наука, 1984. С. 52–58.
- Бобровская Н.И., Никулина Р.И. Особенности водного режима доминантов центральноазиатских степных и пустынных сообществ (Монголия) // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 2. С. 219–230.
- Бобровская Н.И., Попова Т.А. Сравнительная экофизиологическая и биолого-морфологическая характеристика *Allium polyrrhizum Turcz.*, *A. mongolicum Regel.* // Проблемы освоения пустынь. 1978. № 1. С. 65–69.
- Волкова Е.А. Влияние петрографического состава пород на растительный покров и индикаторная роль растительных сообществ в мелкосопочниках южной части МНР // В сб.: Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л., 1976. С. 144–157.
- Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с.
- Губанов И.А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М.: Валанг, 1996. 136 с.
- Гунин П.Д., Бажа С.Н., Данжалова Е.В., Дмитриев И.А., Дробышев Ю.И., Казанцева Т.И., Микляева И. М., Огуреева Г.Н., Слемнев Н.Н., Титова С.В., Ариунболд Э., Батцэрэн Ц., Жаргалсайхан Л. Распространение *Ephedra sinica* в экосистемах сухих степей Восточной и Центральной Монголии // Аридные экосистемы. 2012. Т. 18. № 1. С. 18–25.
- Гунин П.Д., Бажа С.Н., Данжалова Е.В., Цэрэнханд Г., Дробышев Ю.И., Ариунболд Э. Современная структура и динамика растительных сообществ на южной границе сухих степей Центральной Монголии // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16. № 2. С. 65–75.
- Гунин П.Д., Слемнев Н.Н., Казанцева Т.И., Радзиминский П.З., Амаржаргал Б. Об экспансии *Ephedra sinica* Stapf. в горных экосистемах Гоби (Монголия) // Раст. ресурсы. 1993. Вып. 3. С. 7–21.
- Гунин П.Д., Энх-Амгалан С., Ганболд Э., Данжалова Е.В., Баясгалан Д., Цэрэнханд Г., Голованов Д.Л., Петухов И.А., Дробышев Ю.И., Концов С.В., Бажа С.Н., Андреев А.В., Хадбаатар С., Ариунболд Э., Пурэвжав Г. Особенности деградации и опустынивания пастбищных экосистем Монголии (на примере Среднегобийского аймака) // Ботаникийн хурээлэнгийн эрдэм шинжилгээний бүтээл. 2009. № 21. С. 104–128.
- Даважамц Ц. Пастбища и сенокосы северной части Убурхангайского аймака Монгольской Народной Республики. Автореф. дисс. ... к. б. н. Л., 1954. 20 с.
- Дарийма Ш., Ульзийхутаг Н. Высшие растения // В кн.: Сухие степи МНР. Л.: Наука, 1984. С. 59–66.
- Дашням Б. Флора и растительность Восточной Монголии. Улан-Батор: Изд-во АН МНР, 1974. 146 с. (на монг. яз.).
- Евстифеев Ю.Г., Рачковская Е.И. О приуроченности *Allium polyrrhizum Turcz.* к почвенно-грунтовым условиям // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 5. С. 684–690.
- Еникеев А.Г., Высоцкая Е.Ф., Леонова Л.А., Гамбург К.З. Об использовании 2,3,5-трифенилтетразолий хлорида для оценки жизнеспособности культур

- растительных клеток // Физиология растений. 1995. Т. 42. № 3. С. 423–426.
- Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Циглер Х., Дайгеле К., Гунин П.Д., Пьянков В.И. Влияние межвидовой конкуренции на функциональные свойства растений в горно-степных сообществах Гоби // Экология. 2007. № 3. С. 172–177.
- Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Чечулин М.Л., Церенханд Г., Гунин П.Д., Пьянков В.И. Структурно-функциональные основы экспансии *Ephedra sinica* в степных экосистемах Монголии // Физиология растений. 2004. Т. 53. № 4. С. 1–8.
- Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Иванов Л.А., Гунин П.Д. Физиологические основы экспансии *Ephedra sinica* Stapf. в горно-степных экосистемах Гоби // В сб.: Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы: Труды Международной конференции. Улан-Батор: Изд-во «Бемби Сан», 2005. С. 102–104.
- Казанцева Т.И., Бажа С.Н., Гунин П.Д., Данжалова Е.В., Оюунцэцэг О., Дробышев Ю.И., Ариунболд Э., Эрдэнэбаатар Д. Аридизация климата и опустынивание пастбищных экосистем в южной части бассейна Селенги // В сб.: Глобальные и региональные особенности трансформации экосистем Байкальского региона. М-лы Рос.-Монг. симпозиума. Улан-Батор: Изд-во «Бемби сан», 2008. С. 68–74.
- Калинина А.В. Стационарные исследования пастбищ МНР // Тр. Монг. комиссии АН СССР. М.; Л., 1954. Вып. 60. 124 с.
- Калинина А.В. Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1974. 184 с.
- Камелин Р.В. Монголия на карте ботанико-географического районирования Палеарктики // Turczaninovia. 2010. 13 (3). С. 5–11.
- Карамышева З.В., Банзрагч Д. О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием // В сб.: Растительный и животный мир Монголии. Л., 1976. С. 7–26.
- Карта растительности МНР. М-б 1:1 500 000 / Ред. Е.М. Лавренко. М.: ГУГК, 1979.
- Кормоботаническая карта МНР. М-б 1:1 000 000. М.: ГУГК, 1981.
- Лавренко Е.М. Провинциальное разделение Центрально-Азиатской подобласти степной области Евразии // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 12. С. 609–625.
- Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л.: Наука, 1991. 144 с.
- Микляева И.М., Гунин П.Д., Слемнев Н.Н., Бажа С.Н., Факхире А. Нарушенность растительных степных экосистем // Аридные экосистемы. 2004. Т. 10. № 24–25. С. 35–46.
- Микляева И.М., Факхире А. Пастбищная дигрессия сухих степей Центральной Монголии // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. геогр. 2004. № 6. С. 38–43.
- Мирошниченко Ю.М. О распространении *Artemisia frigida* Willd. в МНР // Бот. журн. 1964. Т. 50. № 3. С. 420–425.
- Мирошниченко Ю.М. Влияние выпаса и экологических условий на распространение полыней в степях Монголии и России // Аридные экосистемы. Т. 10. № 24–25. 2004. С. 76–83.
- Нотов А.А., Виноградов Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Росс. журн. биол. инвазий. № 4. 2010. С. 54–68.
- Оголевец Г.С. Энциклопедический словарь лекарственных, эфирномасличных и ядовитых растений. М.: Гос. изд-во с/х литературы, 1951. 486 с.

- Попова Т.А. О биологии плотнoderновинных луков (*Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel, *Allium bidentatum* Fish. ex Prokh.) Монголии // В сб.: Проблемы экологии, геоботаники, географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 165–172.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Слемнев Н.Н., Болд Д., Казанцева Т.И., Фёдорова И.Т., Якунин Г.Н. Опыт повышения продуктивности пастбищ остепнённых пустынь в Заалтайской Гоби (МНР) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1533–1538.
- Степи Восточного Хангая / Под ред. Е.М. Лавренко, И.А. Банниковой. М.: Наука, 1986. 182 с.
- Сухие степи Монгольской Народной Республики: природные условия (сомон Унжул) / Под ред. Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1984. 167 с.
- Умаров К.У., Якунин Г.Н. Характеристика бурых пустынно-степных почв Булганского стационара // В сб.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., 1974. С. 11–25.
- Черёмушкина В.А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004. 278 с.
- Чогний О. Закономерности пастбищной дигрессии и постпастбищной демутиации пастбищ // В кн.: Фитоценологические основы улучшения естественных кормовых угодий. М.: Наука. 1988. С. 45–87.
- Юнатов А.А. Основные черты растительного покрова МНР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 224 с.
- Юнатов А.А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 351 с.
- Юнатов А.А. Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. Л., 1974. 132 с.
- Bazha S.N., Gunin P.D., Danzhalova E.V., Drobyshchev Yu.I., Prishcepa A.V. Pastoral degradation of steppe ecosystems in Central Mongolia // Eurasian Steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world. Plant and vegetation 6 / Eds. M.J.A. Werger and M.A. Staalduinen. Springer Science+Business Media B.V., 2012. P. 289-319.
- Buyantogtokh Ch., Oyuntsetseg G. et al. Influence of desertification on new current issues of endemic diseases in Mongolia // Int. Symposium “Mongolian ecosystems and desertification”. Ulaanbaatar, 2009. P. 71.
- Ecosystems of Mongolia. Atlas. М.: Accord, 2005. 48 p.
- Gunin P.D., Bazha S.N., Danzhalova E.V., Drobyshchev Yu.I., Kazantseva T.I., Tserenkhand G., Khadbaatar S. Present invasive successions in dry-steppe communities of Central Mongolia // Plant biodiversity and ecosystem services in Continental Asia: Proceedings of International Conference. Ulaanbaatar, 2013. P. 54–56.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Dane Panetta F., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and distributions. 2000. N 6. P. 93–107.

INVASIVE SUCCESSIONS AS THE INDICATOR OF DESERTIFICATION OF DRY STEPPE BY WAY OF EXAMPLE OF CENTRAL MONGOLIA

© 2015 Bazha S.N.¹, Gunin P.D.¹, Danzhalova E.V.¹, Drobyshev Yu.I.¹,
Kazantseva T.I.², Ariunbold E.³, Myagmarsuren D.⁴, Khadbaatar S.⁵,
Tserenkhand G.³

¹ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow,
monexp@mail.ru

² Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg,
bulgancum@gmail.com

³ Institute of Botany, Academy of Science of Mongolia, Ulaanbaatar, Mongolia,
gtseren@yahoo.com

⁴ Institute of Geocology, Academy of Science of Mongolia, Ulaanbaatar, Mongolia

⁵ Mongolian State University of Education, Ulaanbaatar, Mongolia,
hadbaatar@mail.ru

The studies of the steppe ecosystems in Central Mongolia carried out by us showed that over recent decades a simplification of steppe communities took place. It occurred by reduction of species diversity and abundance of indigenous dominants - tussock grasses, that was a result of sharp rise in pasture loads and a long dry period.

We have identified two types of introduction of invasive species from different landscapes: a) extra- and intrazonal and b) zonal. The first type of succession is characterized by focal distribution of *Ephedra sinica* from ecosystems of low mountains to the surrounding mountain plains. The second type of succession in dry steppes is associated with the expansion of *Allium polyrrhizum*, which distribution has largely frontal character and is caused by the weakening of the competitiveness of indigenous species of grass communities because of their significant digression. A further factor in ensuring the conditions for invasion is the aeolian alkalization of the upper horizons of zonal chestnut soils.

Ecological and biological features of these two species, widespread in the desert-steppe and desert landscapes and penetrating into the steppe ecosystems, allow us to speak about biological desertification. The wide area of *Ephedra sinica* and *Allium polyrrhizum* indicates a progressive character of the studied types of succession, and as a result of which the borders of these areas have reached the southern periphery of the Baikal Lake basin at present.

The processes described in the paper lead to a decrease in fodder value of pastures and jeopardize the maintenance of cattle-breeding in Central Mongolia.

Key words: succession, *Ephedra sinica*, *Allium polyrrhizum*, invasive species, dry steppes, pasture digression, desertification, Central Mongolia.

К БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ. 3. *CARAGANA ARBORESCENS* LAM. И *C. LAETA* KOM.

© 2015 Куклина А.Г.¹, Виноградова Ю.К.¹, Ткачёва Е.В.²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН), 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4, alla_gbsad@mail.ru; gbsad@mail.ru

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Библиотека по естественным наукам Российской академии наук (БЕН РАН), 119991, Москва, ул. Знаменка, 11/11, katyusha_2009@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2013

Представлены результаты изучения биологии цветения чужеродного потенциально инвазионного в Средней России вида – *Caragana arborescens*. Прослежены микроморфологические признаки органов цветка на разных стадиях развития у типичной и двух декоративных форм вида (*C. arborescens* f. *pendula* и *C. arborescens* f. *lorbergii*), а также у среднеазиатской *C. laeta*. Определена фертильность пыльцы. Выявлен ряд признаков, по которым *C. arborescens* имеет конкурентное превосходство над близкородственными таксонами. Приведены аргументы для возможности выделения *C. arborescens* f. *lorbergii* в качестве самостоятельного таксона.

Ключевые слова: *Caragana arborescens*, *Caragana laeta*, строение цветка, фертильность, пыльца.

Введение

Признаки, опираясь на которые можно было бы прогнозировать инвазии, по-видимому, не являются общими для всех таксонов. Даже среди видов, имеющих 1 статус инвазивности, нет ни одного растения, обладающего всеми характеристиками «идеального сорняка» [Виноградова и др., 2010]. Процессу инвазии, несомненно, способствуют раннее прорастание семян, быстрое прохождение фенологических фаз и раннее цветение, высокая биомасса, большая амплитуда изменчивости, адаптация к широкому спектру почвенно-климатических условий, отсутствие в биоценозе аборигенных видов-доминантов.

Несколько лет назад авторы начали цикл работ по изучению биологии цветения чужеродных видов семейства Бобовых, поскольку именно они являются «лидерами» по степени отрицательных последствий инвазии. Это семейство занимает в Европе

четвёртое место по числу чужеродных видов (323), из них 181 вид натурализуется [Lambdon et al., 2008]. В Средней России это семейство по количеству заносных видов (7%) стоит на пятом месте. Агрессивность растений семейства Бобовых объясняется их широким введением в культуру для получения зелёных кормов, но, главным образом, для повышения плодородия почвы. Благие цели вскоре демонстрируют оборотную сторону «улучшения природы». Внедрившись в экосистему, испытывающую дефицит азотистых соединений, виды семейства Бобовых обогащают почву азотом и делают её пригодной для заселения другими чужеродными сорными видами. Поскольку изменения происходят на уровне экосистемы, даже полное удаление инвазионных видов бобовых с завоёванной ими территории не приведёт экосистему в первоначальное «доинвазионное» состояние.

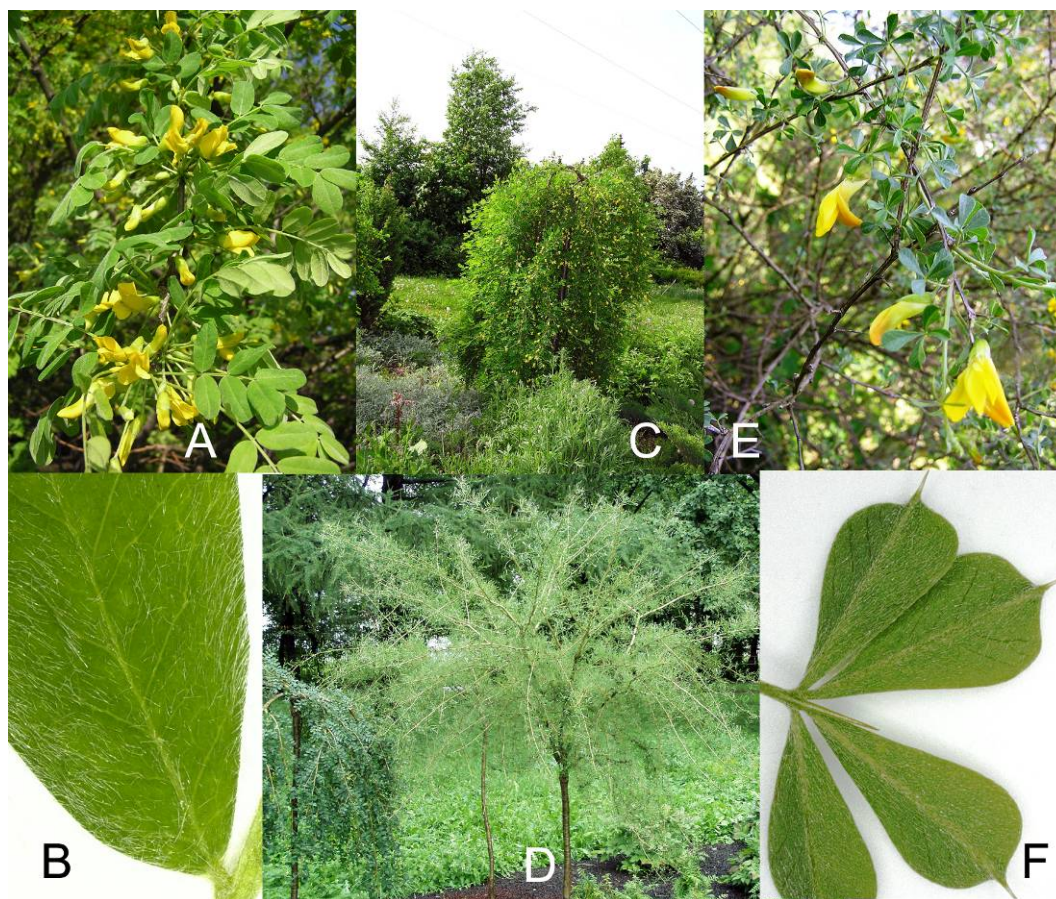


Рис. 1. А – *Caragana arborescens* типичная форма; В – *C. arborescens* опушённая форма, лист; С – *C. arborescens* f. *pendula*; D – *C. arborescens* f. *lorbergii*; E – *C. laeta*, генеративный побег; F – *C. laeta*, лист.

Ранее нами исследованы *Lupinus polyphillus*, *Robinia pseudoacacia*, *Amorpha fruticosa* и *Galega orientalis* [Виноградова и др., 2013; Виноградова, Ткачёва, 2013; Vinogradova et al., 2012, 2013]. Исследования показали, что для чужеродных видов семейства Бобовых наиболее существенными признаками, способствующими процессу инвазии, являются число диаспор, формирующихся у отдельной особи, плотность популяций и общая площадь вторичного ареала вида [Виноградова, Ткачёва, 2011].

В связи с этим представляется актуальным исследование по аналогичной методике особенностей генеративной сферы и способности к семенному возобновлению пятого потенциально инвазионного вида Средней России – *Caragana arborescens* в сравнении с близкородственными пока не натурализующимися видами рода

Карагана. Анализ вегетативного размножения будет проведён нами в последующих публикациях.

Карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam., Fabaceae) – прямостоячий, многоосный кустарник высотой 2–5 м с парноперистосложными листьями, состоящими из 4–7 пар обратнойцевидных листочков с коротким шипиком на верхушке (рис. 1А). Так же, как и для других видов рода *Caragana*, у *C. arborescens* наблюдается дифференциация побегов на удлинённые и укороченные (брахибласты). Удлинённые побеги завершаются верхушечной почкой и сохраняют способность к длительному моноподиальному нарастанию. В пазухах листьев у них формируются хорошо развитые почки, за счёт которых удлинённые побеги регулярно ветвятся. Брахибласты также имеют верхушечную почку и могут моноподиально нарастать в течение

2–5 лет, однако ветвление брахибластов происходит редко [Костина, 2012].

Естественный ареал *C. arborescens* находится в Западной Сибири (южнее 61° с. ш.), на Алтае, в Саянах до Иркутска, в Восточном Казахстане и Монголии, где вид приурочен к каменистым склонам и скалам.

Вторичный ареал *C. arborescens* охватывает всю Россию: от Соловецких островов до самых южных и восточных пределов [Соколов, Шипчинский, 1958]. *C. arborescens* широко используется в культуре благодаря устойчивости к засухе и техногенным условиям, а также высокой зимостойкости. Кустарник может расти даже на песчаных почвах с выраженной засоленностью субстрата [Терехова, 1985]. Высокая жаростойкость позволяет виду существовать в условиях Узбекистана [Мухаметжанов, 1988], а также в полупустынной зоне Армении [Бозоян, 1985]. В середине XX столетия на территории Советского Союза осуществлялись масштабные посадки вида с целью создания защитных лесополос. В массивах, широкополосных посадках и полезащитных полосах кустарники достигают высоты 2.5–3 м, продолжительность их жизни составляет 25 лет и более [Озолин и др., 1974]. Во вторичном ареале нами отмечена форма *C. arborescens* с листьями, опушёнными сверху и снизу серебристыми волосками длиной 428 ± 17 (от 339 до 504) мкм (рис. 1В).

В озеленении ценятся декоративные формы – *C. arborescens* f. *pendula* Dipp. (рис. 1 С), *C. arborescens* f. *lorbergii* Koehne (рис. 1 D), *C. arborescens* f. *albescens* Boiss, *C. arborescens* f. *cucullata* hort., *C. arborescens* f. *nana* Spath.

Ботаники неоднократно отмечали склонность *C. arborescens* к натурализации. Самые ранние находки одичавших растений в России сделаны в Костромской обл., близ с. Иванникова (И.Ф. Мейснер, 1886, MW). Одичавшая *C. arborescens* найдена также в

Белоруссии, в Витебской губернии, в лесу (М. Нейштадт, 1918, MW), в Литве, в Каунасском р-не, пос. Вершуглизис, в сосново-еловом лесу с грабом (В.В. Макаров, 1986, МНА). Самосев *C. arborescens* зафиксирован в естественных ценозах ряда регионов европейской части России: в Волгоградской обл. на хуторе Тормосино, на болоте (А.Е. Маценко, 1940, МНА); в 50 км от г. Камышина, в пойме р. Щербаковки (В.Д. Бочкин, 1981, МНА); на хуторе Забурдяевский, в байрачном лесу (Н.Б. Белянина, 1982, МНА); у пос. Быково, на степном склоне (Н.Б. Белянина, 1984, МНА). Сеянцы натурализовавшихся растений обнаружены в Нижегородской обл., в Керженском заповеднике (Н.М. Решетникова и др., 1998, MW); в Саратовской обл. у пос. Целинный в пойме р. Большой Узень (В.Д. Бочкин, 1993, МНА); в Московской обл.: Солнечногорский р-н (Т. Трофимов, 1948, MW), Коломенский р-н, в посадках сосны (В. Новиков, 1978, MW), Рузский р-н, на берегу оз. Глубокое (Н.М. Решетникова, 1994, МНА), Одинцовский р-н, у пос. Николина Гора (В.Д. Бочкин, 1997, МНА). Одичавшие экземпляры *C. arborescens* собраны в Москве, в заброшенном саду на ул. Малые Лужки (Н. Каден, 1934, MW), в лесу в Останкино (Ф. Леонтьев, 1946, МНА), на юге Москвы в Знаменском (В. Куваев, 1987, MW). Кроме того, сеянцы *C. arborescens* найдены в Москве на железнодорожных насыпях: у платформы Окружная (М.С. Игнатов, 1984, МНА), в Текстильщиках (В.Д. Бочкин, 1987, МНА), у платформы Петровско-Разумовская (В.Д. Бочкин, 1990, МНА).

В 2000-х гг. процесс натурализации *C. arborescens* стал более активным. Одичавшие растения отмечены в ряде областей Средней России: Тульская обл., Щекинский р-н, опушка леса в Тульских Засаках (А. Серёгин и др., 2003, МНА); Калужская обл., национальный парк «Угра», в долине

р. Выссы (Н.М. Решетникова и др., 2003, МНА) и Козельский р-н, дер. Клыково, по глубокому оврагу (Н.М. Решетникова и др., 2008, МНА); Липецкая обл., г. Данков, на правом берегу р. Дон (А.П. Серёгин, 2005, MW), Владимирская обл., Суздальский р-н (А.П. Серёгин, 2006, MW). Отмечено, что *C. arborescens* натурализуется как в нарушенных фитоценозах в Рязанской [Хорун и др., 2012], Липецкой [Ржевуская, 2012], Пензенской, Ульяновской обл., Мордовии [Силаева, Агеева, 2012], так и в естественных растительных сообществах – в Саратовской обл. [Буланый, 2012]. В связи с нарастающим темпом натурализации карагана древовидная вошла в список (black-list) потенциально опасных растений, проявляющих тенденцию к активному расширению вторичного ареала в Средней России [Виноградова и др., 2010].

Цель работы – попытка выявить признаки, способствующие широкому расселению *C. arborescens*. Задача настоящей работы – сравнительный анализ микроморфологии цветка на разных этапах развития у таксонов рода *Caragana*: типичной формы *C. arborescens*, имеющей тенденцию к инвазии в естественные ценозы, а также декоративных форм *C. arborescens* f. *pendula* и *C. arborescens* f. *lorbergii* и среднеазиатского вида *C. laeta*, культивируемых в ряде ботанических садов и не проявляющих способности к натурализации.

Для сравнительной характеристики выбрана карагана красивая (*C. laeta* Kom.), поскольку другие культивируемые в ботанических садах Средней России «виды» (*C. ussuriensis* (Regel) Pojark. *C. manshurica* (Kom.) Kom. – *C. chamlagu* Lam. имеют незначительные морфологические отличия от *C. arborescens*, и в некоторых работах рассматриваются как синонимы этого вида.

Естественный ареал *C. laeta* охватывает Джунгарский Алатау,

Центральный Тянь-Шань и Северо-Западный Китай. Это кустарник высотой до 2 м отличается от *C. arborescens* пальчато-сложными листьями, состоящими из 4 листочков обратноклиновидной формы с шипиком на верхушке, сильноопушённых с обеих сторон (рис. 1 Е, F). Цветки светло-жёлтые, одиночные или парные [Соколов, Шипчинский, 1958]. В широкой культуре вид практически отсутствует и выращивается, в основном, в ботанических садах. В Москве (ГБС РАН) относительно зимостоек, вегетирует с начала мая до конца сентября. Цветение слабое, плоды созревают в конце сентября [Древесные растения..., 2005].

Материал и методика

В мае-июне 2012 г. изучали развитие цветка у 6 образцов *C. arborescens*: образец № 1 – дичающая популяция в окрестностях г. Звенигорода Московской обл.; образец № 2 – дичающая популяция в Салтыковском лесопарке, Балашихинский р-н Московской обл.; образец № 3 – посадки вблизи ст. метро «Коньково» (Москва); образец № 4 – посадки около ст. метро «Владыкино» (Москва); образец № 5 – *C. arborescens* f. *pendula* – в дендрарии ГБС РАН; образец № 6 – *C. arborescens* f. *lorbergii* – в дендрарии ГБС РАН, а также 1 образец *C. laeta*: образец № 7 – в ГБС РАН (отдел флоры, рег. № 12977) привезён в 1960 г. с южного берега оз. Иссык-Куль, Киргизия.

Для измерения генеративных органов цветки отбирали в следующих фазах развития: I фаза – начало бутонизации; II фаза – бутонизация; III фаза – окончание бутонизации; IV фаза – начало цветения; V фаза – полное цветение; VI фаза – отцветание. Выборка цветков для *C. arborescens* на первых двух фазах развития составляла по 10 шт., на последующих – по 30–40 шт., для *C. laeta* (в связи со слабым цветением) – по 5 цветков на каждой фазе развития. Морфометрические признаки определяли с помощью

цифрового микроскопа Keyence VHX-1000 E. Размер свежесобранной пыльцы (выборка 35 пыльцевых зёрен) вычисляли в фазе начала цветения без добавления воды на предметное стекло. Фертильность пыльцы выявляли путём окрашивания пыльцевых зёрен ацетокармином при незначительном нагревании с последующим просмотром предметных стёкол в 5 полях зрения микроскопа.

На модельных побегах (в образцах №№ 1, 2, 5) определяли среднее число цветков в соцветиях и на 10 см побега, учитывали завязываемость плодов (%).

Полученные результаты обработаны статистически с использованием пакета программ Microsoft Excel и Past. Допустимая ошибка измерений не превышает нормы ($P \leq 5\%$).

Результаты

Для видов рода *Caragana* характерны пазушные цветоносы, которые обычно несут один, реже два цветка на хорошо выраженных цветоножках в пазухах маленьких чешуевидных прицветников. Большая часть цветков у *C. arborescens* образуется на брахибластах. Цветоносы в числе 3–7 располагаются в пазухах верхних почечных чешуй и нижних листьев срединной формации. Поскольку на брахибластах все междоузлия укороченные, то создаётся впечатление, что цветки располагаются в «пучках».

Кроме того, цветки могут развиваться и на удлинённых побегах в пазухах верхних почечных чешуй и нижних листьев срединной формации. Однако, поскольку в основании удлинённых побегов листья в розетку не собраны, то и цветоносы «пучков» не образуют [Костина, 2012].

Начало цветения *C. arborescens* в Московском регионе приходится на первую декаду мая, массовое цветение в 2012 г. отмечено 12 мая. Цветение кустов продолжается около 2 недель. У образца № 1 в «пучке» формируется в

среднем по 4.2 цветка (от 1 до 8), на 10 см побега насчитывается ~13.9 цветка; у образца № 2 – в среднем по 2.5 цветка (от 1 до 5), на 10 см побега ~10.2 цветка. Завязываемость плодов составляет 98%.

Массовое цветение *C. arborescens* f. *pendula* происходит в Москве (ГБС РАН) на 3–5 дней позже, чем у типичной формы (в 2012 г. – 15 мая). Цветение кустарника обильное, длится более 2 недель. Соцветия формируются на поникающих побегах: на 10 см – по 13.5 цветка, соцветие состоит из 1–6 цветков (в среднем 4.2). Завязываемость плодов несколько ниже – 54%.

Отмечено последовательное прохождение цветками VI фаз развития, характеристика которых приведена в таблице 1. Пыльники уже в I фазе развития цветка полностью сформированы, и их размер впоследствии не увеличивается. В отличие от ранее изученных инвазионных видов бобовых – *Lupinus polyphyllus* и *Robinia pseudoacacia* – пыльники уже в I фазе развития цветка жёлтого цвета. В отличие от *Lupinus polyphyllus*, тычинки разной длины не отличаются ни по форме пыльников, ни по сроку начала пыления. Дифференциация пестика прослеживается с III фазы развития цветка, но рыльце выражено не так чётко, как у *Lupinus polyphyllus* и *Robinia pseudoacacia*.

A) *C. arborescens* типичная форма, опушённая форма и *C. arborescens* f. *pendula* (образцы 1–5)

I фаза – начало бутонизации. Измерения проведены 11 мая. Бутон полностью закрыт густоопушённой чашечкой, его длина составляет 5–6 мм, диаметр 2.0 мм (рис. 2 А). Густо опушена и цветоножка диаметром 0.5 мм. Венчик прозрачно-зеленоватый. Тычиночная трубка не сформирована, 5 тычинок длинных (2.2–2.8 мм), 5 тычинок коротких (1.5–2.1 мм), пыльники жёлтые (1.0×0.5 мм). Пестик светло-зелёный, слабо дифференцированный, длиной 3–3.5 мм, диаметром 0.5 мм (рис. 2 В).

Таблица 1. Характеристика фаз развития цветка *Caragana arborescens* и *C. laeta*

I фаза – начало бутонизации	II фаза – бутонизация	III фаза – окончание бутонизации	IV фаза – начало цветения	V фаза – полное цветение	VI фаза – отцветание
Чашечка					
полностью закрывает венчик	немного короче венчика	вдвое короче венчика	втрое короче венчика		
Венчик					
прозрачно-зеленоватый	жёлто-зелёный	зеленовато-жёлтый	жёлтый	ярко-жёлтый, парус отодвигается	тускло-жёлтый
Тычиночная трубка					
короче свободной части тычиночных нитей	длиннее свободной части тычиночных нитей				разрывается
Тычинки с пыльниками					
пыльники жёлтые, не пылят			начинают пылить	пылят	тычиночные нити сгибаются и усыхают, пыльники облетают
Пестик					
не дифференцирован	слабо дифференцирован	дифференцирован на завязь и столбик, рыльце выражено не явно	дифференцирован на завязь, столбик и рыльце		

II фаза – бутонизация (14 мая). Длина чашечки 6–7 мм, диаметр 3–3.5 мм. Зубчики чашечки длиной ~0.4–0.5 мм опушены более длинными, чем на самой чашечке, серебристыми волосками. Жёлто-зелёный венчик немного (на 1–1.5 мм) выступает из чашечки (рис. 3 А). Венчик представлен парусом (длиной 7–8 мм, шириной 5–6 мм); 2 вёслами (длина 6.8–7.0 мм, ширина 2.6–2.8 мм, шпорец неявно выражен, длиной 0.8 мм) и сросшейся из 2 лепестков лодочкой (длиной 6.4 мм, шириной 2.3–2.5 мм) (рис. 3 В–D). Тычиночная трубка длиннее свободной части тычиночных нитей, её длина 2.7–3 мм, диаметр 1.1 мм (рис. 3 Е). Длинные тычинки (5 штук) имеют длину

тычиночной нити 3.9–4.2 мм, короткие (4 штуки) так же, как одна свободная, – 2.5–3.3 мм. Размеры пыльников не увеличиваются. Пестик слабо дифференцирован (длиной 4–5 мм, диаметром 0.6 мм) (рис. 3 F).

III фаза – окончание бутонизации (16 мая). Зеленовато-жёлтый венчик (длиной 14–18 мм) почти наполовину выступает из полураскрытой чашечки (длиной 6.3–8 мм, диаметром 3.3–3.4 мм) (рис. 4 А). Парус (длиной 13.6–16.9 мм, шириной 11–11.5 мм), вёсла (длиной 13.6–16.1 мм, шириной 2.9–3.5 мм) и лепестки лодочки (длиной 13–15 мм, шириной 3.2–3.6 мм) становятся крупнее (рис. 4 В, С), шпорцы также удлинняются (2.6–3.6 мм). Значительно



Рис. 2. *C. arborescens* в начале бутонизации: А – бутон; В – тычинки и пестик.



Рис. 3. *C. arborescens*. Фаза бутонизация: А– бутон; В – парус; С – вёсла; D – лодочка; E – тычинки; F – пестик.

удлиняются тычиночная трубка (длина 6.4–11.7 мм, диаметр 1.5 мм) и длина тычиночных нитей: длинных тычинок – 11.3–14.2 мм (включая тычиночную трубку), коротких и свободной тычинки – 10–12 мм (рис. 4 D). Пыльники утолщаются (1.0×0.8 мм). Пестик (длиной 9.8–12.4 мм) дифференцирован на завязь (диаметром 0.8 мм) и столбик, рыльце выражено не явно.

IV фаза – начало цветения (21 мая). Размеры чашечки не изменяются, а венчик становится крупнее и его длина (18–19.5 мм) втрое превышает длину

чашечки (рис. 5 A). Венчик ярко-жёлтый, полураскрыт, парус (длиной 17.3 мм, шириной 12–12.5 мм) разворачивается (рис. 5 B), удлиняются вёсла (длина 15.7–17.6 мм, ширина 2.1–3.8 мм) и лепестки лодочки (длина 16.1–16.8 мм, ширина 3.2–3.8 мм) (рис. 5 C, D). Тычиночная трубка продолжает разрастаться (длина 10.9–12.9 мм, диаметр 1.7–2.1 мм), а тычиночные нити – удлиняться. Длинные тычинки длиной 13.5–16.1 мм, короткие – 12.9–15.1 мм, свободная тычинка – 11.5–14.5 мм. Пыльники, выпуская пыльцу, лопаются, и их размеры сокращаются

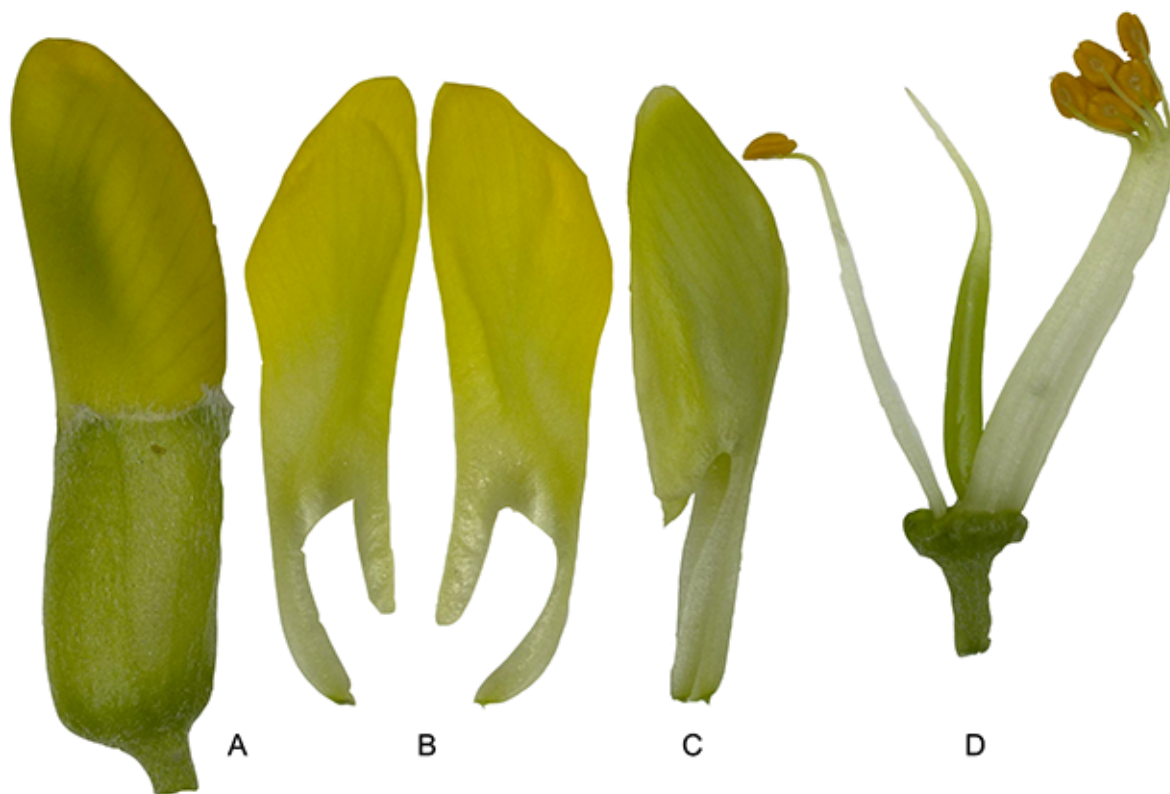


Рис. 4. *C. arborescens*. Фаза окончания бутонизации: А – бутон; В – вёсла; С – лодочка; D – тычинки и пестик.



Рис. 5. *C. arborescens*. Фаза начала цветения: А – венчик и чашечка; В – парус; С – вёсла; D – лодочка; E – тычинки и пестик.

(0.5×0.3 мм). У пестика (длиной 13.5–15 мм) становится различимым прозрачное рыльце (длиной 0.1 мм), на котором видна прилипшая пыльца. Разрастается завязь (длина 9–10 мм, диаметр 0.9 мм) (рис. 5 E).

V фаза – полное цветение (23 мая). Полностью раскрывается ярко-жёлтый венчик (длиной 19–22 мм) и увеличиваются его части: парус длиной 17–19 и шириной 13.5–17 мм, вёсла длиной 17–20 мм, лодочка длиной



Рис. 6. *C. arborescens*. Фаза полного цветения: А – венчик и чашечка, вид сбоку; В – венчик, вид снизу; С – тычинки; D – пыльники.

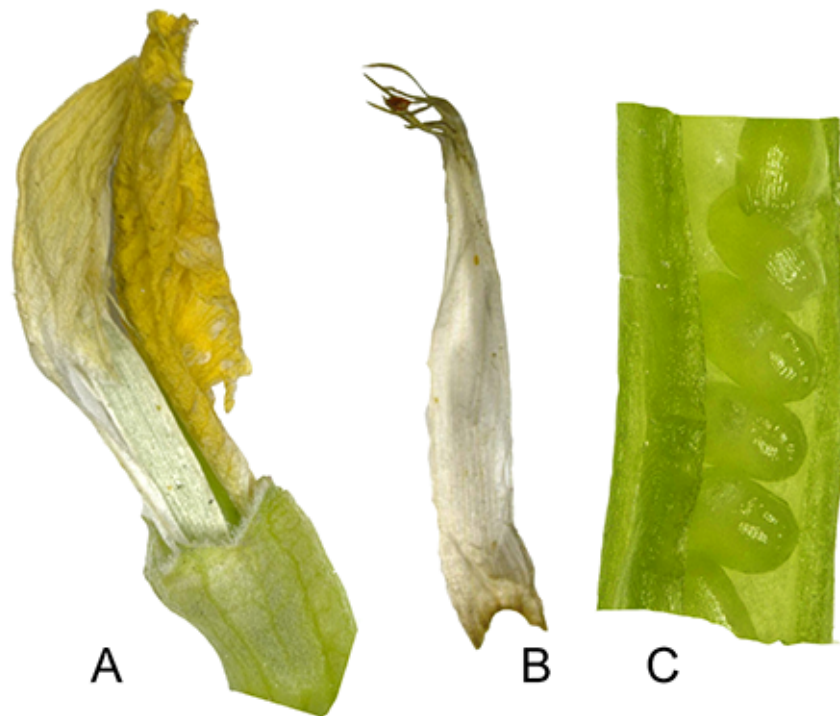


Рис. 7. *C. arborescens*. Фаза отцветания: А – увядающий венчик; В – тычиночная трубка; С – зачатки семян в завязи.

15–17 мм (рис. 6 А, В). Отмечено утолщение тычиночной трубки (длиной 13 мм, диаметром 1.2 мм) и некоторое укорачивание тычиночных нитей: длинных – до 15.1 мм, коротких – до 13.9 мм, свободной – до 12.5 мм (рис. 6 С). Пыльники активно пылят (рис. 6 D). У пестика (длиной 14.4–15.4 мм) разрастается завязь.

VI фаза – отцветание (25 мая). Все части венчика тускло-жёлтые, деформируются и усыхают (рис. 7 А). Тычиночная трубка (её диаметр 0.9 мм) лопаётся, свободная часть тычиночных нитей сгибается, пыльники облетают (рис. 7 В). Пестик удлиняется до 18–19 мм, значительно утолщается завязь, диаметр которой составляет 1.4 мм,



Рис. 8. *C. arborescens* f. *lorbergii*. Фаза окончания бутонизации (А–Е): А – бутон; В – парус, С – вёсла; D – лодочка; Е – тычинки с пестиком. Фаза начала цветения (F– I): F – парус, вид сбоку; G – парус, вид сверху; H – весло; I – лодочка.

заметны светло-зелёные полупрозрачные зачатки семян (рис. 7 С).

Б) *C. arborescens* f. *lorbergii* (образец № 6)

Массовое цветение наступает во второй декаде мая (в 2012 г. – 19 мая), то есть на 7 дней позже, а число цветоносов на брахистах «в пучках» вдвое ниже, чем у типичной формы *C. arborescens*. В 2012 г. плоды у одиночно растущего куста не завязались.

В I и II фазе степень развития цветка и размеры его частей не отличаются от образцов № 1–5. В III фазе отличительные особенности *C. arborescens* f. *lorbergii* становятся заметными. В отличие от предыдущих образцов, парус имеет оттянутую вершину и удлинённую форму (длина

16–16.5 мм, ширина 4 мм), вёсла более узкие (длина 14.9 мм, ширина 2.2 мм), лодочка тоже более узкая (длина 13.9 мм, ширина 2.5 мм), свободная тычинка более короткая (длина 8.9 мм), а пестик более длинный (13.4 мм) (рис. 8 А–Е). У пестика к тому же иное соотношение завязи (4.9 мм) и столбика (8.5 мм) – приблизительно 1:2. Столбик пестика изогнутый, рыльце выражено слабо.

IV фаза – начало цветения (25 мая). У паруса базальная часть ещё более вытягивается (длина 19.6 мм, ширина 4.4 мм), а на вершине формируется заострённый киль длиной до 1 мм (рис. 8 F, G). Вёсла длиной 19.6 мм, шириной 2.9 мм, длина шпорца 2.1 мм (рис. 8 H). У лодочки также вытягивается базальная часть, длина которой



Рис. 9. *C. laeta*. Фаза бутонизации: А – парус; В–С – весла; D – лодочка; E – тычинки; F – столбик пестика.

(10.9 мм) составляет больше половины длины всего лепестка (длиной 18.7 мм, шириной 2.7 мм) (рис. 8 I). По диаметру тычиночной трубки, размерам пыльников и длине длинных и коротких тычинок *C. arborescens* f. *lorbergii* не отличается от образцов №№ 1–5, но свободная тычинка (11.9 мм) заметно короче коротких тычинок. Завязь пестика (6.7 мм) в полтора раза короче, а длина столбика (9.4 мм) в 2.2 раза длиннее, чем у образцов №№ 1–5. Рыльце остаётся невыраженным.

V фаза – полное цветение (27 мая). Чашечка продолжает расти и достигает длины 8.1 мм, но размеры лепестков уже не увеличиваются. Парус разворачивается, и его базальная часть ещё немного удлинится.

VI фаза – отцветание (29 мая). Венчик тусклой жёлтой окраски, усыхает. Тычиночная трубка (длиной 10–11 мм, диаметром 1.3 мм) лопаётся, тычиночные нити обвисают и деформируются, пыльники облетают. Длина пестика 16–17 мм, причём столбик почти в полтора раза длиннее завязи.

В) *Caragana laeta* (образец № 7)

Цветение караганы красивой (*C. laeta*) начинается на 1 неделю позже, чем *C. arborescens* (в 2012 г. – 20 мая), и продолжается 10 дней. На кусте

формируются единичные цветки. Завязываемость плодов в 2012 г. составила не более 10%. Все части цветка значительно крупнее, чем у предыдущих образцов.

II фаза – бутонизация (18 мая). Лепестки венчика – парус (длина 8.1–8.5 мм, ширина 8.8–9 мм), вёсла (длина 6.5 мм, ширина 2.2 мм), лодочка (длина 6.7–7.1 мм, ширина 2.4 мм) имеют жёлто-зелёную окраску (рис. 9 A–D), большая их часть скрыта в чашечке. Тычиночная трубка диаметром 1.2 мм немного длиннее свободных частей тычиночных нитей. Длина тычиночных нитей длинных тычинок составляет 4.9–5.2 мм, коротких – 3.2–4.0 мм, свободной – 3.8–4.0 мм (рис. 9 E). Размер пыльников 1.1×0.7 мм. Пестик (длиной 6.1 мм, диаметром 0.6 мм) дифференцирован слабо, имеет единичные волоски по брюшному шву (рис. 9 F).

III фаза – окончание бутонизации (20 мая). Чашечка (длиной 8.3 мм, диаметром 4.0 мм) редко опушена короткими волосками, зубчики (длиной ~1.4 мм) по краю чашечки имеют реснички. Из чашечки наполовину выступает зеленовато-жёлтый венчик. Длина паруса 19–20 мм, ширина 9.4–9.7 мм (рис. 10 A); длина вёсел 19–19.5 мм, ширина 4.2 мм, шпорец загнутый,

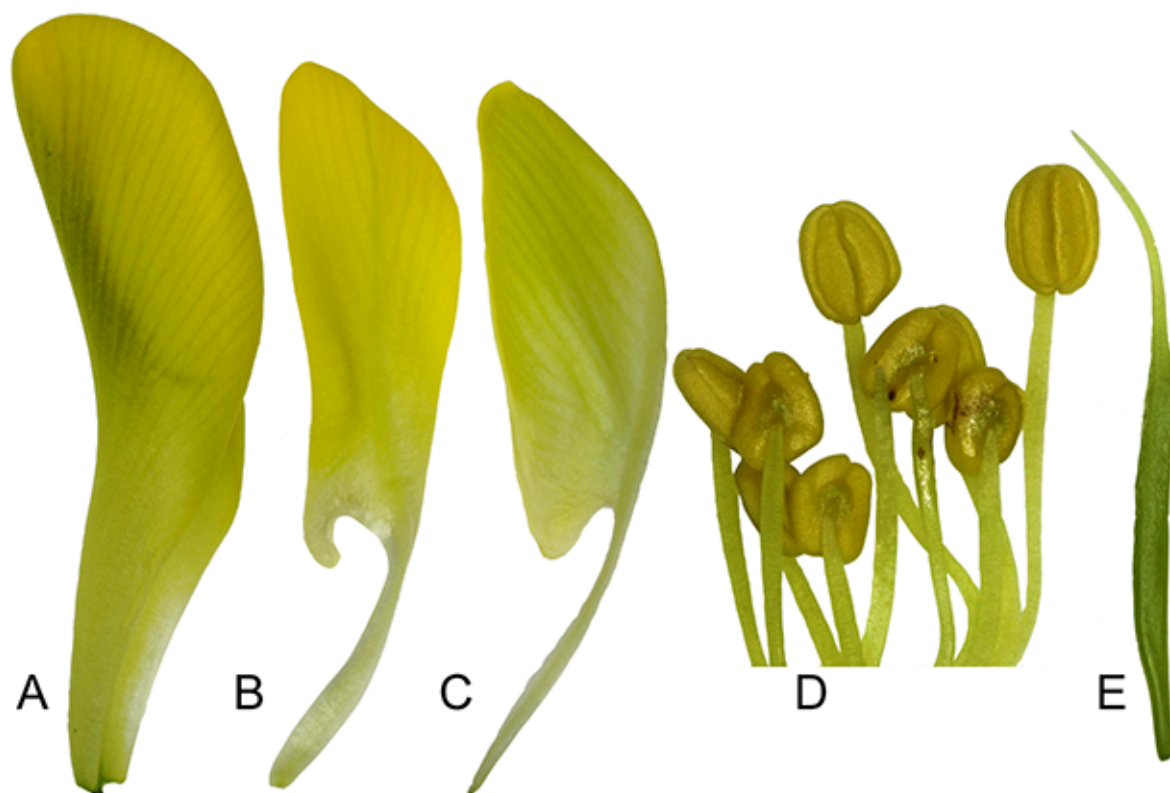


Рис. 10. *C. laeta*. Фаза окончания бутонизации: А – парус, вид сбоку; В – весло; С – лодочка; D – пыльники; E – пестик.

длиной 1.7 мм; лодочка такая же крупная, как и вёсла – длина 19.2 мм, ширина 4.0 мм (рис. 10 В, С). Тычиночная трубка диаметром 1.5 мм. Тычиночные нити: у двух длинных тычинок – 17.3–17.4 мм, у четырёх средних – 14.9–15.9, у двух коротких – 14.1–14.3 мм, свободной – 13.9 мм. Пыльники округлые (длиной 1.2 мм, диаметром 0.9 мм) (рис. 10 D). Длина пестика 15.6–16.1 мм; завязь (длина 9.7 мм, диаметр 0.8 мм) так же, как у *C. arborescens*, в полтора раза длиннее столбика (6.0 мм) (рис. 10 E).

В IV фазе все части цветка укрупняются, пыльники лопаются.

V фаза – полное цветение (22 мая) характеризуется максимальными размерами органов цветка (рис. 11, 12). Чашечка имеет длину 8.8 мм и диаметр 4.8 мм. Парус длиной до 28.0 мм, шириной 10–11.2 мм, вёсла длиной 24.9–25.0 мм, шириной 5.4 мм со шпорцем (1.7 мм). Лодочка длиной 24.8 мм, причём базальная зауженная часть

(длиной 9.9 мм) составляет почти половину длины лодочки. Диаметр тычиночной трубки – 1.7 мм. Тычинки подразделяются на 2 длинные (длина 23.7–24.9 мм), 4 средние (20.2–23.0 мм), 2 короткие (17–18 мм) и 1 свободную (длина 15.8–16 мм). Длина пестика 20.7 мм.

VI фаза – отцветание. Усыхание венчика и тычинок.

Г) Морфометрические признаки и фертильность пыльцы. Пыльцевые зёрна трёхбороздно-поровые, эллипсоидальной формы. По размерам пыльцы образцы №№ 1–6 достоверно не различаются (табл. 2, рис. 13–14), тогда как пыльца *C. laeta* достоверно мельче. Фертильность пыльцы и у *C. arborescens*, и у *C. laeta* высокая ~ 93–96%.

Обсуждение

Таким образом, *C. arborescens* имеет конкурентное преимущество над близкородственными *C. arborescens* f. *lorbergii* и *C. laeta* по более крупным

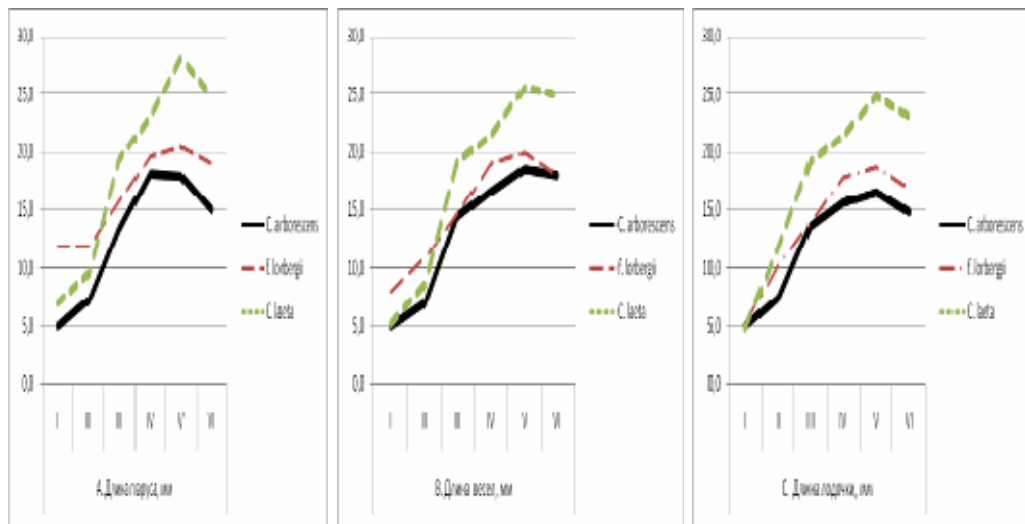


Рис. 11. Динамика увеличения длины паруса (А), вёсел (В) и лодочки (С) у цветков различных таксонов рода *Caragana*.

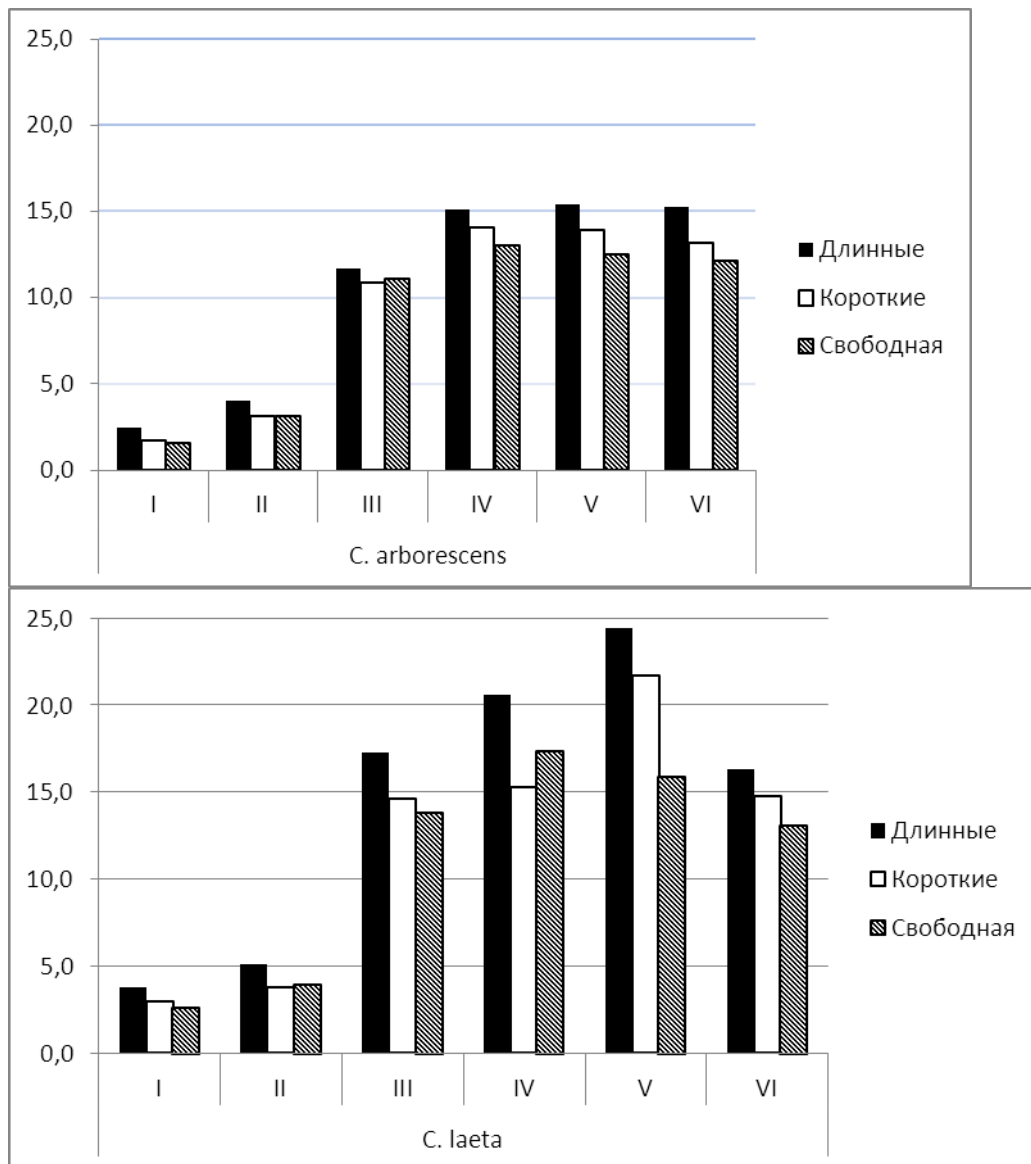
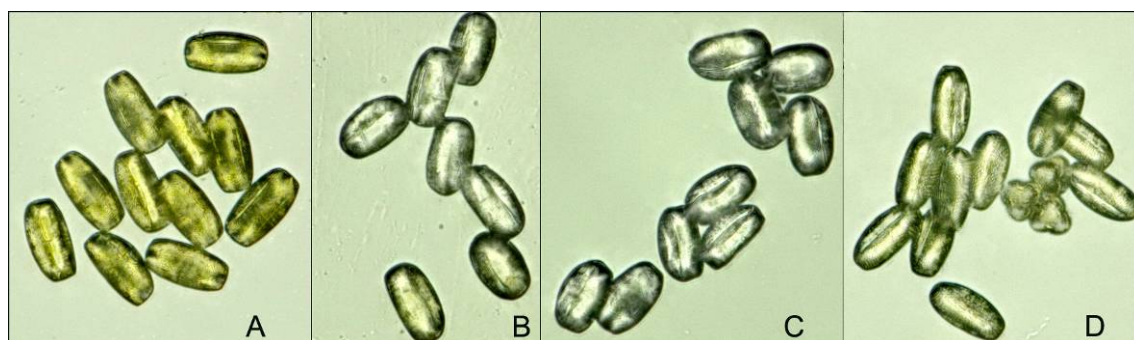
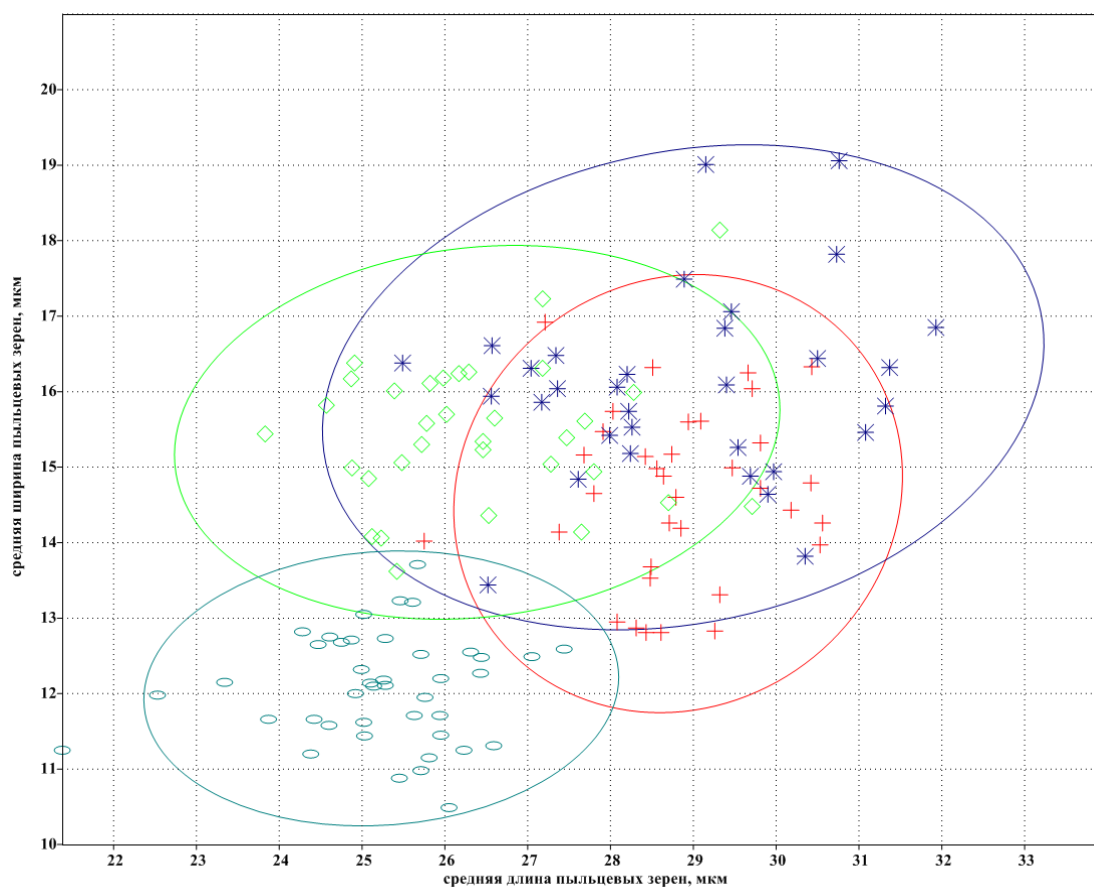


Рис. 12. Динамика роста тычиночных нитей в цветках *C. arborescens* и *C. laeta*.

Таблица 2. Морфометрические признаки пыльцы таксонов рода *Caragana*

Образец	Длина пыльцевого зерна, мкм			Ширина пыльцевого зерна, мкм			l / d
	средняя	Min	max	средняя	min	max	
<i>C. arborescens</i>	28.82±0.18	25.75	30.56	14.65±0.19	12.81	16.92	1.97
<i>C. arborescens</i> <i>f. pendula</i>	28.88±0.29	25.49	31.93	16.06±0.22	13.44	19.06	1.80
<i>C. arborescens</i> <i>f. lorbergii</i>	26.39±0.24	23.83	29.71	15.46±0.16	13.62	18.14	1.71
<i>C. laeta</i>	25.23±0.17	21.38	27.44	12.07±0.11	10.49	13.71	2.09

Рис. 13. Форма пыльцевых зёрен: А – *C. arborescens*, В – *C. arborescens* f. *pendula*, С – *C. arborescens* f. *lorbergii*, D – *C. laeta*.Рис. 14. Морфометрические параметры пыльцы у различных таксонов рода *Caragana*: + *C. arborescens*, * *C. arborescens* f. *pendula*, ◇ *C. arborescens* f. *lorbergii*, ○ *C. laeta*.

пыльцевым зёрнам, большему числу цветков в соцветии и гораздо более высокой степени завязываемости семян.

У всех изученных таксонов фертильность пыльцы высокая, но степень завязываемости семян различна.

C. arborescens обильно плодоносит (завязываемость плодов до 98%). У *C. arborescens* f. *pendula* лишь половина цветков (54%) завязывают плоды. *C. arborescens* f. *lorbergii*, и *C. laeta* плодов почти не завязывают (0–10%).

Цветок среднеазиатской *C. laeta* отличается наиболее крупными размерами всех его органов, а также дифференциацией тычинок по их длине не на три группы (5 длинных, 4 короткие, 1 свободная), а на четыре (2 длинных, 4 средние, 2 короткие, 1 свободная).

C. arborescens f. *lorbergii* хорошо отличается от типичной формы по ряду существенных морфологических признаков – малоцветковому соцветию, более поздним срокам цветения, форме паруса с заострённой вершиной и вытянутой базальной частью, более узкими вёслами и лодочкой, соотношению длины трёх групп тычинок (длинных, коротких и свободной), соотношению длины завязи и столбика пестика. Помимо морфологических признаков, *C. arborescens* f. *lorbergii* почти не завязывает плодов, хотя опылители свободно перелетают на её цветки с растущих поблизости типичных особей *C. arborescens*, так что имеет место репродуктивная изоляция. В связи с этим мы считаем, что есть основания для рассмотрения возможности выделения этой формы в качестве самостоятельного таксона (*C. lorbergii*?) после более глубокого исследования образцов из разных интродукционных учреждений молекулярно-генетическими методами.

Исследования показали, что для *C. arborescens* так же, как и для ранее изученных нами чужеродных видов семейства Бобовые – *Lupinus polyphillus*,

Robinia pseudoacacia, *Amorpha fruticosa* и *Galega orientalis* – инвазионный вид имеет преимущество над близкородственными неинвазионными по большему числу цветков и плодов в кисти (и, соответственно, большему числу диаспор) и более высокой плотности популяций. Инвазионные виды намного превосходят недичающие виды также по площади культигенного ареала. Поэтому мы считаем, что для объяснения успеха внедрения в естественные фитоценозы наиболее агрессивных видов семейства Бобовых более приемлема гипотеза «давления диаспор» (Propagule Pressure Hypothesis) [Williamson, 1996]. Однако в формулировку гипотезы следует ввести дополнения, которые позволят учесть семенную продуктивность отдельной особи, плотность популяции и площадь культигенного ареала. С учётом дополнений гипотеза «давления диаспор» будет выглядеть следующим образом: «Уровень инвазibility естественных сообществ определяется численностью вторгающихся в сообщество чужеродных растений, которая, в свою очередь, зависит не только от количества диаспор, формирующихся у отдельной особи, но и от плотности популяций и общей площади вторичного ареала вида». Эти данные согласуются с результатами работ чешских учёных [Křivánek et al., 2006], которые провели анализ 15 видов голосеменных и 13 видов покрытосеменных древесных растений, выращиваемых в Чехии как лесные культуры. Чем большей была площадь посадок и их число, тем выше был инвазионный статус вида. «Чемпионом» по этому показателю и по отрицательным последствиям внедрения в естественные ценозы оказалась *Robinia pseudoacacia*.

Что касается ещё одного признака, влияющего на инвазионный статус чужеродных видов, – бóльшего временного периода с момента первой интродукции [Pušek, Jarošík, 2005] – *Caragana arborescens*, действительно,

по этому показателю превосходит близкородственные ненатурализирующиеся таксоны, но для остальных изученных нами инвазионных видов семейства Бобовых это закономерность не прослеживается.

Выводы

Потенциально инвазионная *C. arborescens* имеет конкурентное преимущество над близкородственными ненатурализирующимися таксонами по более крупным пыльцевым зёрнам, большему числу цветков в соцветии и гораздо более высокой степени завязываемости семян.

Однако основной причиной внедрения этого вида в естественные фитоценозы Средней России (так же, как и исследованных нами ранее *Lupinus polyphyllus*, *Galega orientalis*, *Robinia pseudoacacia* и *Amorpha fruticosa*) является её широкое использование в культуре, несоблюдение правил агротехники и наличие заброшенных земель. В связи с этим для объяснения успеха инвазионных видов семейства Бобовых более приемлема гипотеза «давления диаспор», с некоторыми дополнениями, которые позволят учесть не только семенную продуктивность отдельной особи, но и плотность популяции, и площадь вторичного ареала.

C. arborescens, наряду с *Lupinus polyphyllus*, *Galega orientalis*, *Robinia pseudoacacia* и *Amorpha fruticosa*, является «беженцем» из культуры и входит в число наиболее агрессивных активно натурализирующихся видов семейства Бобовых. Тем не менее, эти пять видов продолжают широко культивировать, поэтому мы прогнозируем дальнейшее расширение их вторичного ареала и повышение инвазионного статуса.

Благодарности

Авторы благодарны кураторам ГБС РАН – И.В. Павловой и Н.А. Трусову за предоставленную возможность сбора образцов с культивируемых растений, а

также С.Р. Майорову за подготовку фотоиллюстраций.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Литература

Бозоян А.А. Представители дендрофлоры Восточной Азии в зелёном кольце г. Еревана и перспективы дальнейшего их применения // Бюл. Ботан. Сада АН АрмССР. 1985. Т. 26. С. 87–96.

Буланый Ю.И. Адвентивный элемент флоры Саратовской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конф. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 33–36.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В. Сравнительный анализ видов семейства Leguminosae разного инвазионного статуса // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Мат-лы I Международ. науч. конф. Санкт-Петербург: ВИР, 2011. С. 51–64.

Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В. Сравнительный анализ биоморфологических признаков натурализирующейся *Galega orientalis* Lam. и культивируемой *G. officinalis* L. // Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2013. Вып. 32. № 31. С. 61–74.

Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В., Куклина А.Г. Морфобиологические признаки *Amorpha fruticosa* и *A. paniculata* в условиях культуры // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. Кострома:

- ЗАО «Линия График Кострома», 2013. Вып. 2. С. 17–25.
- Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук. М.: Наука, 2005. 586 с.
- Костина М.В. Особенности цветорасположения у некоторых инвазионных древесных видов семейства Fabaceae // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья. Ижевск. 2012. С. 108–111
- Мухаметжанов М.В. Научные и практические основы защитного лесоразведения в Узбекистане // О состоянии и перспективах защитного лесоразведения в Узбекистане: Материалы республиканского научно-производственного совещания. 1988. С. 3–13.
- Озолин Г.П., Каргов В.А., Лысова Н.В., Савельева Л.С. Деревья и кустарники для защитного лесоразведения. М.: Лесная промышленность, 1974. 152 с.
- Ржевуская Н.А. Материалы к «Чёрной книге» флоры Липецкой области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конф. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 172–173.
- Силаева Т.Б., Агеева А.М. Материалы к «Чёрной книге» флоры Республики Мордовия // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конф. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 185–187.
- Соколов С.Я., Шипчинский Н.В. Карагана – *Caragana* Lam. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: АН СССР, 1958. Т. 4. С. 172–197.
- Терехова Э.Б. Особенности формирования культурфитоценозов на кварцево-глауконитовых песках // Растения и промышленная среда. 1985. Т. 11. С. 43–53.
- Хорун Л.В., Казакова М.В., Волоснова Л.Ф. Флористический состав адвентивных видов флоры Рязанской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конф. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 212–215.
- Křivánek M., Pyšek P., Jarošík V. Planting History and Propagule Pressure as Predictors of Invasion by Woody Species in a Temperate Region // Conservation Biology. 2006. Vol. 20, N 5. P. 1487–1498.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Pyšek P., Jarošík V. Residence time determines the distribution of alien plants // Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects / Ed. G. Inderjit. Switzerland: Birkhauser Verlag, 2005. P. 77–96.
- Vinogradova Yu.K., Tkacheva E.V., Mayorov S.R. About Flowering Biology of Alien Species: 1. *Lupinus polyphyllus* Lindl. // Russian Journal of Biological Invasions. 2012. Vol. 3. № 3. С. 163–171.
- Vinogradova Yu.K., Tkacheva E.V., Brindza J., Mayorov S.R., Ostrowsky R. On flowering patterns of alien species: 2. *Robinia pseudoacacia*, *R. × ambigua*, and *R. neomexicana* // Russian Journal of Biological Invasions 2013. Vol. 4. № 2. С. 74–86.
- Williamson M. Biological Invasions. London: Chapman & Hill, 1996. 244 p.

ABOUT FLOWERING BIOLOGY OF ALIEN SPECIES. 3. *CARAGANA ARBORESCENS* LAM. AND *C. LAETA* KOM.

© 2015 Kuklina A.G.¹, Vinogradova Yu.K.¹, Tkacheva E.V.²

¹ Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, 127276, alla_gbsad@mail.ru; gbsad@mail.ru

² Library for Natural Sciences of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119991, katyusha_2009@mail.ru

Some data on flowering biology of potentially aggressive alien species – *Caragana arborescens* are presented. Micromorphological characters of flowers at different stages of development for typical plants and two cultivars (*C. arborescens* f. *pendula* and *C. arborescens* f. *lorbergii*), and also for the Central Asian *C. laeta* are described. The pollen fertility is defined. A number of characters in which *C. arborescens* has a competitive superiority over closely related taxa is revealed. Arguments for *C. arborescens* f. *lorbergii* allocation as a particular taxon are adduced.

Key words: *Caragana arborescens*, *Caragana laeta*, flower, fertility, pollen.

КОРЕЙСКАЯ ВОСТРОБРЮШКА *HEMICULTER LEUCISCULUS* (BASILEWSKY, 1855) (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) – НОВЫЙ ВИД В ФАУНЕ АЗЕРБАЙДЖАНА

© 2015 Мустафаев Н.Д.¹, Ибрагимов Ш.Р.¹, Лёвин Б.А.²

¹ Институт зоологии НАН Азербайджана, Баку, AZ1073, Азербайджан,
mustafayev-namik@rambler.ru

² Институт биологии внутренних вод РАН, Борок Ярославской области, 152742, Россия,
borislyovin@mail.ru

Поступила в редакцию 14.09.2014

В пресных водоёмах Азербайджана найден новый вид рыб – корейская востробрюшка *Hemiculter leucisculus*, чей видовой статус подтверждён анализом последовательностей двух локусов мтДНК (COI и цитохром *b*). Приводятся сведения о распространении, морфометрии и биологии данного вида в Азербайджане. Показано, что востробрюшка широко распространена во внутренних водоёмах Азербайджана. Предполагается, что она могла быть занесена в Азербайджан случайно при интродукции других водных объектов, или проникла сюда из водоёмов соседних стран, куда могла попасть ранее.

Ключевые слова: Cyprinidae, инвазийные виды, расширение ареала, мтДНК, Закавказье, Азербайджан.

Введение

С начала прошлого века в Каспийское море и внутренние водоёмы Азербайджана преднамеренно интродуцировались рыбы. При этом, наряду с промысловыми видами или видами, заселёнными в санитарно-эпидемиологических целях, как, например, гамбузия *Gambusia affinis* (Baird et Girard, 1853), случайно были занесены и другие чужеродные виды, натурализовавшиеся в водах Азербайджана. Согласно последним данным, ихтиофауна Азербайджана вместе с инвазийными видами составляет 111 видов и подвидов [Животный мир Азербайджана, 2004; Мустафаев, Ибрагимов, 2012].

Во время ихтиологических исследований, проведённых в 2012 г., нами обнаружены востробрюшки, рыбы рода *Hemiculter* Bleeker 1860 (рис. 1), ранее не отмечавшиеся во внутренних водоёмах Азербайджана. Рыбы данного

рода из семейства карповых (Cyprinidae) распространены в водоёмах Китая, Гонконга, Северной и Южной Кореи, Японии, Монголии, Тайваня, Вьетнама и Дальнего Востока России [Берг, 1949; Fish Base, 2013].

Цель настоящей статьи – определение вида-вселенца и приведение данных по его распространению, морфологии и биологии в водоёмах Азербайджана.

Материал и методы исследования

В октябре – декабре 2012 г. и феврале – марте 2013 г. во внутренних водоёмах Азербайджана были выловлены и зафиксированы в 10%-м формалине 338 экз. востробрюшки, определенной нами как *Hemiculter leucisculus*, в том числе: в р. Кура – нижнем бьефе Еникендского водохранилища (40°56'15.6" с. ш., 46°24'13.6" в. д.) – 41 экз., р. Аракс (39°45'27.0" с. ш., 48°34'54.6" в. д.)



Рис. 1. Востробрюшка *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky, 1855), $SL = 101$ мм, р. Виляжчай.



Рис. 2. Карта-схема районов сбора материала. Условные обозначения: 1 – р. Виляжчай; 2 – р. Аракс; 3 – Верхний Карабахский канал; 4 – Мингечаурское вдхр.; 5 – р. Кура; 6 – р. Иори; 7 – р. Алазань.

– 16 экз., р. Виляжчай ($39^{\circ}02'12.1''$ с. ш., $48^{\circ}34'54.6''$ в. д.) – 218 экз., р. Иори ($41^{\circ}11'19.4''$ с. ш., $46^{\circ}11'00.9''$ в. д.) – 18 экз., р. Алазань ($41^{\circ}05'00.7''$ с. ш., $46^{\circ}38'46.6''$ в. д.) – 26 экз., Верхнем Карабахском канале ($40^{\circ}36'09.8''$ с. ш., $47^{\circ}09'12.0''$ в. д.) – 19 экз. (рис. 2).

Дополнительно при изучении коллекционного материала лаборатории

ихтиологии Института зоологии НАН Азербайджана обнаружено 26 экз. востробрюшки, выловленных 7 июля 2007 г. в Ханабадском заливе Мингечаурского водохранилища ($40^{\circ}47'03.7''$ с. ш., $47^{\circ}09'53.3''$ в. д.).

Для подтверждения видового определения выполнили анализ нуклеотидных последовательностей

двух локусов мтДНК рыб из р. Виляжчай – фрагмент гена 1-й субъединицы цитохромоксидазы (COI), 684 п.о. (n=5) и полный ген цитохрома *b*, 1140 п.о. (n=1). ДНК выделена стандартным солевым методом [Aljanabi, Martinez, 1997]. Для амплификации фрагмента COI использовали праймеры FF2d 5'-TTCTCCACCAACCACAARGAYATYGG-3' и FR1d 5'-CACCTCAGGGTGTCCGAARAAYCARAA-3' [Ivanova et al., 2007], а для амплификации гена цитохром *b* – праймеры GluDg и H16460 [Perdices, Doadrio, 2001]. Параметры приготовления ПЦР-смеси и условия ПЦР амплификации заимствованы из работы Б.А. Лёвина с соавторами [Levin et al., 2012]. Полученные ПЦР-продукты были визуализированы в 1.5%-м агарозном геле, а затем очищены смесью для пересадки ПЦР-продукта. Последовательности нуклеотидов были секвенированы на автоматическом секвенаторе ABI3700 в соответствии с инструкцией производителя. Гомологичные участки последовательностей были выровнены с использованием пакета программ MEGA5 в соответствии с опубликованными в генбанке [GenBank, 2013] последовательностями COI (HQ536384, HQ536385, HQ536386, HQ536387, HQ536388 и HQ536389) и последовательностями цитохрома *b* (AF051865, AF095608; AY089714; AY089715; AY089716; AY089717; AY089718) [Zardoya, Doadrio, 1999; Cunha et al., 2002]. Полученные нами последовательности фрагмента COI несколько превышают длину имеющихся в генбанке, поэтому для сравнения мы использовали лишь одинаковые участки длиной 660 п.о. Гаплотипы и позиции варибельных участков определены при помощи программы DNA Sequence Polymorphism v. 5.10.01.

Рыб исследовали также общепринятыми ихтиологическими методами [Правдин, 1966]: определяли возраст по чешуе, плодовитость,

диаметр икринок и другие биологические и морфометрические (6 меристических и 24 пластических) признаки. Использованы следующие условные обозначения: *W* – масса тела; *W₁* – масса тела без внутренностей; *F* – упитанность по Фультону, *K* – упитанность по Кларк; *TL* – общая длина, *SL* – стандартная длина; *D*, *A*, *P*, *V* – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *ll* – число чешуй в боковой линии, *nss*, *nsi* – число рядов чешуй над и под боковой линией; *s* – длина головы, *ao* – предглазничное расстояние, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *hc* – наибольшая высота головы, *io* – межглазничное расстояние; *H*, *h* – наибольшая и наименьшая высота тела; *AD*, *aV*, *aA*, *PD*, *P-V*, *V-A* – антедорсальное, антевентральное, антеанальное, постдорсальное, пектовентральное и вентроанальное расстояния; *l_{caud}* – длина хвостового стебля; *hD*, *hK* – высота спинного плавника, то же его колочки; *hA* – высота анального плавника; *ID*, *IA* – длина основания спинного и анального плавников; *IP*, *IV* – длина грудного и брюшного плавника; *hll* – расстояние от линии брюха до самой низкой точки боковой линии, *Hll* – расстояние от линии брюха до наивысшей точки боковой линии у головы; *sp. br.* – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге; *IC₁*, *IC₂* – длина наибольшего луча верхней и нижней лопастей хвостового плавника, соответственно. Морфометрические признаки обработаны статистическими методами [Плохинский, 1978]. Достоверность различий между самцами и самками по морфометрическим признакам тестировали с применением t-критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Согласно полученным последовательностям обоих локусов мтДНК определяемый вид относится

Таблица 1. Гаплотипы последовательности фрагмента COI *Hemiculter leucisculus* из генбанка HQ536384, HQ536385, HQ536386, HQ536387, HQ536388, HQ536389 (гаплотипы Н1 и Н4) и востробрюшки из р. Виляжчай, Азербайджан (гаплотип Н2 = KF492988 и гаплотип Н3 =KF492989)

	Позиции переменных участков фрагмента COI							
	4	2	3	4	4	5	5	
	3	7	3	3	6	0	4	
		1	4	3	6	2	7	
Н1	G	G	A	G	G	A	C	5
Н2	A	T	.	A	.	.	.	3
Н3	A	T	G	A	A	G	T	2
Н4	A	T	G	A	.	G	.	1

к востробрюшке *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky, 1855). Последовательности фрагмента COI пяти особей из р. Виляжчай представляют собой два гаплотипа (зарегистрированы нами в генбанке под номерами KF492988 и KF492989). Один из этих гаплотипов (Н3) близок к опубликованному в генбанке *H. leucisculus* HQ536384 из водоёмов Кореи (гаплотип Н4 в табл. 1, величина дивергенции – 0.30%), а другой (Н2) близок к другим особям из Кореи (номера генбанка HQ536385-89), относящимся к одному гаплотипу (гаплотип Н1 в табл. 1, величина дивергенции – 0.61%). Согласно полной последовательности гена цитохрома *b*, полученной от одной особи из р. Виляжчай (зарегистрирована нами в генбанке под номером KF492990), гаплотип её также близок к опубликованным последовательностям *H. leucisculus* в генбанке (см. табл. 2), хотя и в разной степени сходства (0.26–0.96% замен).

В литературе приводится морфологическое описание востробрюшки *H. leucisculus*, обитающей в р. Амур, а также новообразованных популяций из водоёмов Казахстана, Узбекистана и Ирана [Берг, 1949; Васильева, Козлова,

1988, 1989; Митрофанов и др., 1992; Holčík, Razavi, 1992]. Морфометрические показатели рыб из р. Виляжчай даны в таблице 3. Глоточные зубы (n = 14) расположены в три ряда и имеют формулу 2.4.4-5.4.2. Боковая линия берёт начало от верхней части жаберной крышки, опускается вниз до середины расстояния между грудным и брюшным плавником, далее идёт параллельно нижней части тела, достигнув середины хвостового стебля, загибается вверх до уровня позвончика и далее простирается до конца чешуйного покрова. Значения десяти индексов пластических признаков (*c*, *AD*, *aV*, *aA*, *ID*, *IP*, *P-V*, *V-A*, *IC₂*, *po*) самцов достоверно ($P < 0.01$) больше таковых у самок, в то время как значения трёх других индексов (*PD*, *l_{caud}*, *IA*), наоборот, были достоверно ($P < 0.01$) меньше. Достоверных различий по меристическим признакам между самками и самцами не обнаружено.

Длина головы (*c*) исследованных рыб в 3.68–4.06 раза меньше стандартной длины тела и на 1.21–1.43 раза больше наибольшей высоты тела. Верхняя лопасть хвостового плавника несколько короче нижней. Расстояние от самого нижнего уровня боковой

Таблица 2. Гаплотипы полной последовательности цитохрома *b* *Hemiculter leucisculus* из генбанка AY089717-18, AY089714-16, AF095608 и AF051865 и востробрюшки из р. Виляжчай, Азербайджан (гаплотип H4 = KF492990)

	Позиции переменных участков цитохрома <i>b</i>																								
	2	2	2	3	3	3	3	3	4	4	4	5	5	7	7	7	8	8	8	8	9	9	1	1	
	5	8	9	5	6	8	8	9	1	3	4	3	5	2	4	5	6	6	8	8	1	3	0	0	
	8	8	7	7	9	3	7	9	8	4	7	8	6	6	8	0	1	7	2	3	4	3	3	9	
																						5	5		
H1	G	A	T	A	T	T	C	T	T	T	G	G	C	G	C	G	A	G	A	T	C	A	T	T	2
H2	A	1
H3	A	A	1	
H4	A	.	C	G	C	.	T	A	T	A	.	.	G	.	.	G	C	1	
H5	A	.	C	G	C	A	.	A	.	.	G	.	.	G	C	C	1
H6	A	T	C	G	C	C	.	.	A	A	.	A	G	.	G	.	G	G	C	1	
H7	A	.	C	G	C	C	.	C	C	.	.	A	.	A	T	A	G	A	G	C	.	G	C	1	

линии до уровня верхней линии головы в 2.66–2.91 раза больше наименьшего расстояния от боковой линии до линии брюха.

Морфометрические признаки обнаруженных нами особей востробрюшки укладываются в пределы варьирования, указанные в работах Берга [1949] и Васильевой и Козловой [1988].

Биологические показатели востробрюшек из водоёмов Азербайджана приводятся в таблице 4, из которой видно, что наиболее крупные особи отмечены в Мингечаурском водохранилище, там же зафиксированы рыбы с наибольшей упитанностью. Востробрюшки, собранные в Мингечаурском водохранилище в июле 2007 г., имели возраст 1–5 лет и представлены 12 неполовозрелыми особями, семью самцами и семью самками. В это время происходил нерест: самцы и самки были на VI–II стадии зрелости. Известно, что востробрюшка нерестится порционно [Никольский, 1956]. У исследованных

нами рыб из Мингечаурского водохранилища нерест также был порционным. У самки SL 122 мм первая порция икры была уже выметана, исследованные крупные икринки в ее гонадах имели диаметр в среднем 0.75 мм, а мелкие – 0.50 мм. Кишечник данной особи был полностью забит пищей, состоящей из остатков высших растений. У двух других самок (SL 133 и 132 мм) средний диаметр порции крупных икринок был соответственно 0.75 и 0.78 мм, порции среднеразмерных икринок – 0.48 и 0.52 мм, а порции малоразмерных – 0.23 мм. Плодовитость исследованных особей была 19.5 тыс. и 12 тыс. икринок; доля крупных икринок составила 66.7% и 65.4%, соответственно.

Среди востробрюшек, выловленных в октябре – декабре 2012 г. из р. Виляжчай, было 46 неполовозрелых (0^+ и 1^+ возрастных групп) и 142 взрослых особи (II стадия). Особи 0^+ и 1^+ возрастных групп из всех исследованных водоёмов были неполовозрелыми.

Таблица 3. Морфометрические показатели востробрюшки из р. Виляжчай

Признаки	Самки, n=30	Самцы, n=25
	<u>Lim</u> M±m	<u>Lim</u> M±m
<i>TL</i> , мм	<u>102.0–125.0</u> 114.3±1.20	<u>104.0–131.0</u> 112.0±1.10
<i>SL</i> , мм	<u>84.0–104.0</u> 94.8±1.20	<u>87.0–107.0</u> 94.6±1.10
Меристические признаки		
<i>l.l.</i>	<u>46–54</u> 49.9±0.31	<u>47–54</u> 50.8±0.38
<i>nss</i>	<u>8–9</u> 8.4±0.07	<u>8–9</u> 8.3±0.06
<i>nsi</i>	<u>1–2</u> 1.2±0.05	<u>1–2</u> 1.3±0.06
<i>Sp.br.</i>	<u>16–21</u> 16.8±0.22	<u>16–22</u> 17.3±0.29
<i>D</i>	<u>7</u> 7.0	<u>7</u> 7.0
<i>A</i>	<u>11–13</u> 12.0±0.11	<u>11–13</u> 12.5±0.12
<i>P</i>	<u>12–13</u> 12.6±0.07	<u>12–13</u> 12.5±0.09
<i>V</i>	<u>7–8</u> 7.8±0.09	<u>7–8</u> 7.9±0.12
<i>Vert</i>	<u>38–40</u> 38.5±0.15	<u>38–41</u> 38.9±0.13
Пластические признаки, в процентах от длины тела (<i>SL</i> , %)		
<i>c</i>	<u>22.8–25.6</u> 24.0±0.08	<u>22.3–24.0</u> 23.1±0.09
<i>H</i>	<u>17.1–19.5</u> 18.3±0.11	<u>16.7–19.4</u> 18.1±0.1
<i>h</i>	<u>8.2–9.8</u> 9.1±0.01	<u>8.4–10.2</u> 9.0±0.09
<i>AD</i>	<u>51.8–54.8</u> 53.3±0.13	<u>50.5–54.3</u> 52.2±0.14
<i>aV</i>	<u>45.7–50.1</u> 47.9±0.17	<u>45.8–48.2</u> 46.9±0.11
<i>aA</i>	<u>67.7–72.4</u> 69.2±0.17	<u>66.8–70.0</u> 68.3±0.15
<i>PD</i>	<u>37.2–41.7</u> 38.9±0.14	<u>37.9–42.0</u> 40.0±0.17
<i>l_{caud}</i>	<u>17.40–20.4</u> 19.0±0.14	<u>17.8–20.8</u> 19.7±0.12
<i>lD</i>	<u>8.3–10.7</u> 9.8±0.10	<u>8.7–10.6</u> 9.5±0.10
<i>hD</i>	<u>15.8–20.0</u> 17.9±0.15	<u>15.7–20.5</u> 17.4±0.18
<i>hK</i>	<u>13.5–19.0</u> 16.3±0.21	<u>13.3–18.2</u> 15.9±0.26
<i>lA</i>	<u>10.6–13.6</u> 12.2±0.13	<u>9.9–14.6</u> 12.7±0.18
<i>hA</i>	<u>9.2–12.2</u> 10.6±0.15	<u>9.2–11.7</u> 10.7±0.13
<i>lP</i>	<u>20.9–24.6</u> 22.6±0.15	<u>19.9–22.9</u> 21.7±0.15
<i>lV</i>	<u>14.8–17.6</u> 15.8±0.11	<u>14.0–16.4</u> 15.8±0.08

<i>P-V</i>	<u>22.9–26.8</u> 24.6±0.11	<u>23.2–25.3</u> 24.0±0.11
<i>V-A</i>	<u>20.8–24.0</u> 22.2±0.14	<u>20.6–23.3</u> 21.6±0.09
<i>hll</i>	<u>3.3–6.1</u> 4.6±0.16	<u>3.5–6.2</u> 5.0±0.18
<i>Hll</i>	<u>12.2–15.3</u> 13.5±0.22	<u>11.9–15.3</u> 13.3±0.26
<i>lC₁</i>	<u>19.8–24.6</u> 21.1±0.21	<u>20.0–22.4</u> 21.0±0.12
<i>lC₂</i>	<u>21.3–26.3</u> 23.6±0.19	<u>21.7–25.3</u> 23.0±0.13
Пластические признаки, в процентах от длины головы (с, %)		
<i>ao</i>	<u>25.7–30.5</u> 27.8±0.22	<u>25.9–30.2</u> 27.6±0.20
<i>o</i>	<u>24.0–28.2</u> 26.7±0.19	<u>25.5–28.9</u> 27.1±0.12
<i>po</i>	<u>44.1–49.8</u> 46.4±0.26	<u>44.0–48.1</u> 45.5±0.24
<i>hc</i>	<u>55.2–61.1</u> 58.1±0.18	<u>56.6–59.8</u> 58.5±0.13
<i>io</i>	<u>27.2–31.3</u> 28.8±0.22	<u>27.7–31.4</u> 29.4±0.21

Примечание: М – средняя арифметическая, m – ошибка средней арифметической, Lim – пределы варьирования признаков.

Таблица 4. Биологические показатели востробрюшек из различных водоёмов Азербайджана

Признак Водоём	<i>TL</i> , мм	<i>SL</i> , мм	<i>W</i> , г	<i>W_l</i> , г	<i>F</i>	<i>K</i>	Возраст лет	n
	<u>Lim</u> M±m	<u>Lim</u> M±m	<u>Lim</u> M±m	<u>Lim</u> M±m	<u>Lim</u> M±m	<u>Lim</u> M±m		
Мингечаурское вдхр., 2007	<u>53.0–147.0</u> 80.2±5.33	<u>44.0–122.0</u> 68.9±4.58	<u>1.1–24.6</u> 6.7±1.41	<u>1.0–19.4</u> 5.1±1.06	<u>1.2–1.7</u> 1.3±0.02	<u>1.0–1.3</u> 1.1±0.01	1–5	26
Виляжчай, 2012	<u>33.0–131.0</u> 89.7±1.92	<u>27.0–107.0</u> 69.8±1.63	<u>0.2–12.5</u> 4.7±0.25	<u>0.2–10.3</u> 4.1±0.21	<u>0.7–1.3</u> 1.1±0.01	<u>0.7–1.1</u> 0.9±0.01	0 ⁺ –3 ⁺	188
Виляжчай, 2013	<u>42.0–111.0</u> 56.5±3.52	<u>35.0–92.0</u> 53.4±2.31	<u>0.4–8.9</u> 1.7±0.65	<u>0.4–7.3</u> 1.2±0.35	<u>0.8–1.2</u> 1.1±0.02	<u>0.7–1.0</u> 0.9±0.01	0 ⁺ –2 ⁺	30
Аракс, 2012	<u>48.0–107.0</u> 62.1±4.33	<u>38.0–90.0</u> 58.3±3.62	<u>0.7–6.4</u> 1.7±0.52	<u>0.6–5.8</u> 1.3±0.37	<u>0.9–1.3</u> 1.1±0.01	<u>0.8–1.1</u> 0.9±0.01	0 ⁺ –2 ⁺	16
В. Карабахский канал, 2012	<u>37.0–79.0</u> 43.2±1.14	<u>31.0–66.0</u> 33.9±0.94	<u>0.3–2.3</u> 1.2±0.14	<u>0.3–1.9</u> 1.0±0.10	<u>0.9–1.2</u> 1.0±0.01	<u>0.7–0.9</u> 0.8±0.01	0 ⁺ –1 ⁺	19
Кура, 2012	<u>56.0–107.0</u> 57.2±2.88	<u>46.0–88.0</u> 44.6±2.41	<u>1.0–5.8</u> 1.8±0.44	<u>0.9–4.9</u> 1.5±0.33	<u>0.9–1.1</u> 1.0±0.02	<u>0.7–0.9</u> 0.8±0.01	0 ⁺ –2 ⁺	41
Иори, 2012	<u>62.0–82.0</u> 53.8±1.32	<u>50.0–69.0</u> 42.7±1.82	<u>1.2–3.2</u> 1.6±0.10	<u>1.0–2.6</u> 1.4±0.16	<u>0.9–1.0</u> 1.0±0.02	<u>0.8–0.9</u> 0.8±0.01	0 ⁺ –1 ⁺	18
Алазань, 2012	<u>55.0–87.0</u> 67.7±1.49	<u>45.0–72.0</u> 55.8±1.02	<u>1.0–3.7</u> 1.9±0.15	<u>0.8–3.2</u> 1.6±0.13	<u>0.9–1.1</u> 1.0±0.01	<u>0.7–0.9</u> 0.8±0.01	0 ⁺ –1 ⁺	26

Примечание: М – средняя арифметическая, m – ошибка средней арифметической, Lim – пределы варьирования признаков.

Согласно Г.В. Никольскому [1971], во время интродукции растительных рыб востробрюшка была занесена в водоёмы Средней Азии,

откуда распространилась по водоёмам соседних регионов. Например, в Казахстане она известна с 1960-х гг. [Митрофанов и др., 1992]. В 1981 г. вид

впервые отмечен в водоёмах Афганистана [Coad, 1981], а в 1992 г. – в водоёмах Ирана, относительно недавно найден в южном Ираке [Holčík, Razavi; 1992 Coad, Hussain, 2007]. Судя по работе Зардойя и Доадрио [Zardoya, Doadrio, 1999], корейская востробрюшка в 1990-е гг. встречалась в водоёмах Сев. Кавказа, в частности, в р. Сулак (Дагестан, Россия).

Hemiculter leucisculus широко распространена в Иране [Coad, 2013], отмечена она и у границ с Азербайджаном (бассейн Южного Каспия) [Kamilov, Urchinov, 1995], а также в транзитных реках, бассейн которых находится как в Иране, так и в Азербайджане. Например, востробрюшка отмечена в среднем течении Аракса [Gasmi, Mirzaei, 2004]. Судя по её широкому распространению в водоёмах Азербайджана и высокой численности в новообразованных популяциях, вероятно, данный вид довольно давно проник в Азербайджан. В связи с этим обсуждение путей проникновения этого чужеродного вида в водоёмы Азербайджана проблематично. Нельзя также исключить, что заселение происходило из разных источников.

Заключение

В водоёмах Азербайджана обнаружена корейская востробрюшка – *Hemiculter leucisculus*, которая является новым для местной ихтиофауны видом. Востробрюшка могла быть занесена во внутренние водоёмы Азербайджана при интродукции других водных объектов или проникнуть сюда после натурализации из водоёмов соседних стран.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность директору Института зоологии НАН Азербайджана член-корр. НАНА, проф. И.Х. Алекперову за организацию исследования. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 14-24-00139.

Литература

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 2. 456 с.
- Васильева Е.Д., Козлова М.С. О таксономии востробрюшек рода *Hemiculter* (Cyprinidae) Советского Союза // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 6. С. 883–895.
- Васильева Е.Д., Козлова М.С. К морфологической характеристике обыкновенной востробрюшки *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky) (Pisces, Cyprinidae) // Бюллетень МОИП. 1989. Т. 94, вып. 3. С. 36–46.
- Животный мир Азербайджана: Т. III. Позвоночные. Баку: Элм, 2004. 620 с. (на азерб. яз.).
- Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Сидорова А.Ф. и др. Рыбы Казахстана: Т. 5. Алма-Ата: Гылым, 1992. 464 с.
- Мустафаев Н.Дж., Ибрагимов Ш.Р. Новый вид рыбы в фауне Азербайджана – Амурский чебачок – *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) // Докл. НАН Азербайджана. 2012. № 6. С. 93–98. (на азерб. яз.).
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высшая школа, 1971. 471 с.
- Плохинский Н.А. Математические методы в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 265 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
- Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. Vol. 25. P. 4692–4693.
- Coad B.W. Fishes of Afghanistan, an annotated check-list // Publ. Zool. Nat. Mus. Can. 1981. Vol. 14. 23 p.
- Coad B.W. Freshwater Fishes of Iran 2013 (Электронный документ) // (<http://www.briancoad.com>. Version 2013.5). Проверено 05.09.2013.

- Coad B.W., Hussain N.A. First record of the exotic species *Hemiculter leucisculus* (Actinopterygii: Cyprinidae) in Iraq // *Zoology in the Middle East*. 2007. Vol. 40. P. 107–109.
- Cunha C., Mesquita N., Dowling T.E., Gilles A., Coelho M.M. Phylogenetic relationships of Eurasian and American cyprinids using cytochrome b sequences // *J. Fish Biol.* 2002. Vol. 61. P. 929–944.
- Fish Base. Countries where *Hemiculter leucisculus* is found. Version 2013.4. (Электронный ресурс) // (<http://www.fishbase.org>) Проверено 05.09.2013.
- Gasmi H., Mirzaei M. Sargi Azarbaycan Yerli Balixlari Araz va Gzluzan Zirhovzasinda // *The Joint Agriculture and Natural Resources Symposium*. Tabriz – Ganja, 14–16 May 2004. 2004. P. 3.
- GenBank (Электронный ресурс) // (<http://ncbi.nlm.nih.gov/>). Проверено 12.09.2013.
- Holčík J., Razavi B.A. On some new or little known freshwater fishes from the Iranian coast of the Caspian Sea // *Folia Zoologica*. Prague. 1992. Vol. 41(3). P. 271–280.
- Ivanova N.V., Zemlak T.S., Hanner R.H., Hebert P.D.N. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // *Molecular Ecology Notes*. 2007. Vol. 7. P. 544–548.
- Kamilov G., Urchinov Z.U. Fish and fisheries in Uzbekistan under the impact of irrigated agriculture // *Inland fisheries under the impact of irrigated agriculture: Central Asia*. FAO Fisheries Circular No. 894. 1995. P. 10–41.
- Levin, B.A., Freyhof J., Lajbner Z., Perea S., Abdoli A., Gaffaroğlu M., Özuluğ M., Rubenyan H.R., Salnikov V.B., Doadrio I. Phylogenetic relationships of the algae scraping cyprinid genus *Capoeta* (Teleostei: Cyprinidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2012. Vol. 62. P. 542–549.
- Perdices A., Doadrio I. The molecular systematics and biogeography of the European Cobitids based on mitochondrial DNA sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2001. Vol. 19. P. 468–478.
- Zardoya R., Doadrio I. Molecular evidence on the evolutionary and biogeographical patterns of European cyprinids // *J. Mol. Evol.* 1999. Vol. 49. P. 227–237.

**SHARPBELLY *HEMICULTER LEUCISCULUS*
(BASILEWSKY, 1855) (CYPRINIFORMES,
CYPRINIDAE) IS A SUCCESSFUL INVASIVE
SPECIES IN FRESHWATERS OF AZERBAIJAN**

© 2015 Mustafayev N.J.¹, Ibrahimov Sh.R.¹, Levin B.A.²

¹ Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, AZ1073, Azerbaijan, mustafayev-namik@rambler.ru

² Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia, borislyovin@mail.ru

The invasive species, sharpbelly *Hemiculter leucisculus*, was found in Caspian Sea drainage, Azerbaijan, which species status was confirmed by analysis of two loci of mtDNA, COI and cytochrome *b*. Data on distribution, morphology and biology of sharpbelly in freshwaters of Azerbaijan are given in the paper. Nowadays, sharpbelly *Hemiculter leucisculus* is a common, naturalized species widely distributed throughout Azerbaijan. Occasional introduction during program of introduction of valuable species to Azerbaijan or penetration from waterbodies of adjacent countries, where this species was detected previously as an invasive one, are discussed as probable ways of colonization of Transcaucasian freshwaters.

Key words: Cyprinidae, invasive species, range extension, mtDNA, Transcaucasia, Azerbaijan.

ТЕПЛОЛЮБИВЫЕ И ВОСТОЧНОТИХООКЕАНСКИЕ МИГРАНТЫ В ИХТИОФАУНЕ ТИХООКЕАНСКИХ ВОД СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И КАМЧАТКИ В XX–XXI ВЕКАХ¹

© 2015 Токранов А.М.², Орлов А.М.^{3,4}

² Камчатский филиал ФГБУН Тихоокеанский институт географии ДВО РАН,
Петропавловск-Камчатский, 683000, tok_50@mail.ru

³ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
ул. Верхняя Красносельская 17, 107140 Москва, Россия, orlov@vniro.ru

⁴ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцева РАН,
Ленинский пр. 33, 119071 Москва

Поступила в редакцию 5.09.2013

Приведены сведения о видовом составе и встречаемости теплолюбивых и восточнотихоокеанских представителей ихтиофауны в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Восточной Камчатки в XX–XXI веках. За это время в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана всего зарегистрировано 33 вида теплолюбивых и 12 видов восточнотихоокеанских рыб и рыбообразных из 35 семейств. Проанализирована межгодовая и сезонная динамика появления некоторых из них в рассматриваемом районе в период с 1992 по 2002 г.

Ключевые слова: ихтиофауна, теплолюбивые и восточнотихоокеанские мигранты, тихоокеанские воды, Северные Курилы, Восточная Камчатка.

Введение

Находки теплолюбивых рыб в водах северо-западной части Тихого океана связаны, главным образом, с периодами потеплений и могут служить индикаторами определённых океанологических процессов, которые также обуславливают проникновение к азиатским берегам представителей ихтиофауны из северо-восточной тихоокеанской бореальной области, где расположены их основные ареалы. Хотя начиная с 1920–1930-х гг. у восточного побережья Камчатки и Северных Курильских о-вов, где, согласно последней сводке по рыбам морей России [Парин и др., 2014], наблюдается их наибольшее видовое разнообразие в отечественных морских

акваториях, неоднократно отмечалось появление ряда теплолюбивых и восточнотихоокеанских представителей ихтиофауны, сообщения о таких находках были сравнительно немногочисленны и, как правило, касались отдельных видов [Линдберг, 1935; Панин, 1936, 1943, 1951; Альперович, 1940; Световидов, 1952; Abe, 1952; Полутов, 1954, 1966, 1967; Андрияшев, 1955; Полутов, Тихонов, 1957; Мархинин, Полутов, 1965; Карпенко, 1980; Токранов, 1982, 1998, 2000, 2002, 2007, 2008; Токранов, Дьяков, 1996; Мухаметов, Володин, 1999; Полтев, Мухаметов, 1999, 2000; Orlov, 1999, 2000; Токранов, Винников, 2000; Vinnikov, Terentiev, 2000; Orlov et al., 2001, 2002; Orlov, Ul'chenko, 2002;

¹ Материалы статьи были представлены на IV международном симпозиуме «Чужеродные виды в Голарктике – Борок-4», п. Борок, Ярославская обл., Россия, 22–28 сентября 2013 г.

Орлов, Бирюков, 2003а; Орлов, Токранов, 2003, 2005, 2006а,б; Орлов, Ульченко, 2004; Токранов и др., 2004; Бугаев, 2005, Харин, 2006; Tokranov et al., 2006; Orlov, Tokranov, 2007a,b; Tokranov, Orlov, 2007; Орлов и др., 2008; Orlov, Tokranov, 2009; Orlov et al., 2012, и др.]. Лишь в некоторых публикациях имеется краткий обзор нахождения теплолюбивых и восточнотихоокеанских мигрантов в этих районах в 1990-е гг. [Орлов, 1998а,б, 2000; Орлов и др., 1998; Фёдоров, Парин, 1998; Фёдоров, 2000; Токранов, Орлов, 2010]. Обобщение имеющейся на сегодняшний день информации за почти столетний период наблюдений позволяет получить представление о видовом составе теплолюбивых и восточнотихоокеанских рыб, периодически появляющихся в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки, а также проанализировать межгодовую и сезонную динамику их появления в этом районе в конце XX – начале XXI в.

Материал и методика

Материалом для статьи послужили литературные данные о нахождении или поимке теплолюбивых и восточнотихоокеанских представителей ихтиофауны в течение XX и XXI вв. в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов (участок от пролива Крузенштерна до м. Лопатка) и Восточной Камчатки (участок от м. Лопатка до м. Африка), а также результаты собственных наблюдений авторов, выполненных в этом районе в рейсах на научно-поисковых и промысловых судах в 1976–2002 гг. В качестве дополнительной информации привлечены сообщения других исследователей о поимке теплолюбивых и восточнотихоокеанских рыб, подтверждённые их фотографиями или замороженными и зафиксированными экземплярами, переданными на хранение в коллекционный фонд Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН.

Для анализа межгодовой и сезонной динамики видового состава и частоты встречаемости теплолюбивых и восточнотихоокеанских мигрантов в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки (участок от 47°50' до 52°10' с. ш.) использованы результаты более 50 научно-промысловых рейсов (около 11 тыс. донных тралений на глубинах 76–850 м), выполненных в феврале – декабре 1992–2002 гг. по совместной программе ВНИРО, КамчатНИРО и СахНИРО (в ряде из них авторы принимали непосредственное участие).

Результаты исследований

Согласно имеющимся данным, начиная с 1920-х гг., в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и Восточной Камчатки зарегистрировано 33 вида теплолюбивых и 12 видов восточнотихоокеанских рыб и рыбообразных из 35 семейств (табл. 1). Одни из них (например, короткопёрый мако *Isurus oxyrinchus*, японская гису *Pterothrissus gissu*, опак *Lampris guttatus*, шед *Alosa sapidissima*, морской монах *Erilepis zonifer*, южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus*, длиннопёрый карист *Caristius macropus*, коричневый ицихт *Icichthys lockingtoni*) известны лишь по единичным редким находкам [Световидов, 1952; Андрияшев, 1955; Токранов, Дьяков, 1996; Орлов и др., 1998; Токранов, 1998, 2000; Фёдоров, Парин, 1998; Шейко, Фёдоров, 2000; Бугаев, Науменко, 2012], тогда как другие (тихоокеанская сельдьёвая *Lamna ditropis* и короткопёрая колючая *Squalus suckleyi* акулы, сайра *Cololabis saira*, длиннопёрая лемонема *Laemonema longipes*, угольная рыба *Anoplopoma fimbria*, американский стрелозубый палтус *Atheresthes stomias*) появляются в прикамчатских водах Тихого океана довольно регулярно [Альперович, 1940; Полутов, 1954; Кагановская, 1955; Минева, Пискунов, 1955; Карпенко, 1980; Токранов, 1982, 1997, 2002; Кодолов, Паутов, 1986; Благодеров,

Таблица 1. Видовой состав теплолюбивых и восточнотихоокеанских представителей икhtiофауны, отмеченных в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и Камчатки в XX–XXI вв.

Семейство, вид	По литературным данным	По подтвержденным сообщениям других исследователей	По результатам тралений, выполненных в 1992–2002 гг.
Теплолюбивые			
Сем. Lamnidae <i>Lamna ditropis</i> – тихоокеанская сельдьёвая акула	+	+	+(ЮС)
<i>Isurus oxyrinchus</i> – короткопёрый мако	+	–	–
Сем. Carcharhinidae <i>Prionace glauca</i> – синяя акула	+	–	–
Сем. Squalidae <i>Squalus suckleyi</i> – короткопёрая колючая акула	+	+	+(ЮБ)
Сем. Arhynchobatidae <i>Bathyraja isotrachys</i> – гладкий скат	+	–	+(ЮБ)
Сем. Albulidae <i>Pterothrissus gissu</i> – японская гису (juv)	+	–	–
Сем. Notacanthidae <i>Notacanthus chemnitzii</i> – спиношип Хемница	+	–	+(ЮС)
Сем. Clupeidae <i>Sardinops melanostictus</i> – сардина иваси	+	–	–
Сем. Engraulidae <i>Engraulis japonicus</i> – японский анчоус	+	–	–
Сем. Platytrichtidae <i>Sagamichthys abei</i> – блестящий сагамихт	+	–	+(ЮС)
Сем. Gonostomatidae <i>Sigmops gracilis</i> – плоская гоностома	+	–	+(ЮС)
Сем. Scopelarchidae <i>Benthabella dentata</i> – зубастая жемчужноглазка	+	–	+(ЮБ)
Сем. Notosudidae <i>Scopelosaurus harryi</i> – короткопёрый скопелозавр	+	–	+(ЮС)
Сем. Paralepididae <i>Magnisudis atlantica</i> – атлантическая барракудина	+	–	+(СТ)
Сем. Anotopteridae <i>Anotopterus nikparini</i> – большеголовый кинжалозуб	+	–	+(СТ)

Сем. Alepisauridae <i>Alepisaurus ferox</i> – длиннорылый алеписавр	+	–	+(СТ)
Сем. Muctophidae <i>Diaphus theta</i> – диаф-тета	+	–	+(ЮБ)
<i>Protomuctophum thompsoni</i> – протомиктоф Томпсона	+	–	+(ЮБ)
Сем. Moridae <i>Laemonema longipes</i> – длиннопёрая лемонема	+	+	+(ЮБ)
Сем. Ceratiidae <i>Ceratias holboelli</i> – гренландская церация	+	–	+(СТ)
Сем. Scomberesocidae <i>Cololabis saira</i> – сайра	+	+	+(ЮС)
Сем. Lampridae <i>Lampris guttatus</i> – опак	–	+	–
Сем. Oreosomatidae <i>Allocyttus folletti</i> – лунник	+	–	+(СТ)
Сем. Sebastidae <i>Sebastes iracundus</i> – вспыльчивый морской окунь	+	–	+(ЮБ)
Сем. Anoplopomatidae <i>Erilepis zonifer</i> – морской монах	+	+	+(ЮБ)
Сем. Hexagrammidae <i>Pleurogrammus azonus</i> – южный однопёрый терпуг	+	–	+(ЮБ)
Сем. Liparidae <i>Crystallias matsushimae</i> – усатый липарис	+	–	+(ЮБ)
Сем. Bramidae <i>Brama japonica</i> – японский морской лещ	+	–	–
Сем. Caristiidae <i>Caristius macropus</i> – длиннопёрый карист	+	–	+(СТ)
Сем. Trichiuridae <i>Aphanopus arigato</i> – северотихо- океанская угольная сабля	+	–	+(СТ)
Сем. Scombridae <i>Scomber japonicus</i> – восточная скумбрия	+	+	–
Сем. Centrolophidae <i>Icichthys lockingtoni</i> – коричневый ицихт	+	–	–
Сем. Pleuronectidae <i>Microstomus achne</i> – беззубый малорот	+	–	+(ЮБ)
Восточнотихоокеанские			
Сем. Petromyzontidae <i>Entosphenus tridentatus</i> – трёхзубая минога	+	–	+

Сем. Acipenseridae <i>Acipenser medirostris</i> – тихоокеанский осётр	+	+	–
Сем. Clupeidae <i>Alosa sapidissima</i> – шед	+	–	–
Сем. Sebastidae <i>Sebastes polyspinis</i> – многоиглый морской окунь	+	–	+
<i>Sebastes variabilis</i> – тёмный морской окунь	+	+	+
Сем. Anoplopomatidae <i>Anoplopoma fimbria</i> – угольная рыба	+	+	+
Сем. Hexagrammidae <i>Hexagrammos superciliosus</i> – длиннобровый терпуг	+	+	–
Сем. Cottidae <i>Archaulus biseriatus</i> – двурядный архист	+	–	+
Сем. Hemitripterae <i>Ulca bolini</i> – улька	+	+	+
Сем. Pleuronectidae <i>Atheresthes stomias</i> – американский стрелозубый палтус	+	+	+
<i>Embassichthys bathybius</i> – глубоководная камбала	+	–	+
<i>Glyptocephalus zachirus</i> – длиннопёрый малорот	+	–	+

Примечание. Знак «+» означает, что данный вид отмечен в районе исследований, «–» – не зарегистрирован. ЮБ – южно-бореальные, ЮС – южнобореально-субтропические, СТ – субтропическо-тропические представители ихтиофауны.

1993; Орлов, 1997; Токранов, Орлов, 2006; Орлов и др., 2012], причём иногда в огромном количестве. В целом же, аналогично тому, как это ранее было отмечено для северо-западной части Японского моря [Шмидт, Таранец, 1934; Румянцев, 1947, 1951; Иванков, Самуйлов, 1979; Иванков, 1995; Иванков, Иванкова, 1998; Иванков и др., 2001; Колпаков, Барабанщиков, 2001; Соколовский и др., 2004; Соколовский, Соколовская, 2007], можно выделить два периода, когда число южных мигрантов, зарегистрированных в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и Восточной Камчатки, являлось максимальным: первый в 1920–1930-е, второй – в 1990-е гг. Наиболее массовыми и часто

встречавшимися в XX–XXI вв. в уловах представителями первой группы были сайра и длиннопёрая лемонема, второй – угольная рыба и американский стрелозубый палтус. Подходы сайры к берегам юго-восточной Камчатки бывали порой настолько велики, что в 1958 г. Камчатским совнархозом специально рассматривался вопрос о возможности организации её промысла в этом районе [Хализов, 1958; Полутов и др., 1966].

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют проанализировать межгодовую и сезонную динамику появления теплолюбивых и восточнотихоокеанских мигрантов в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной

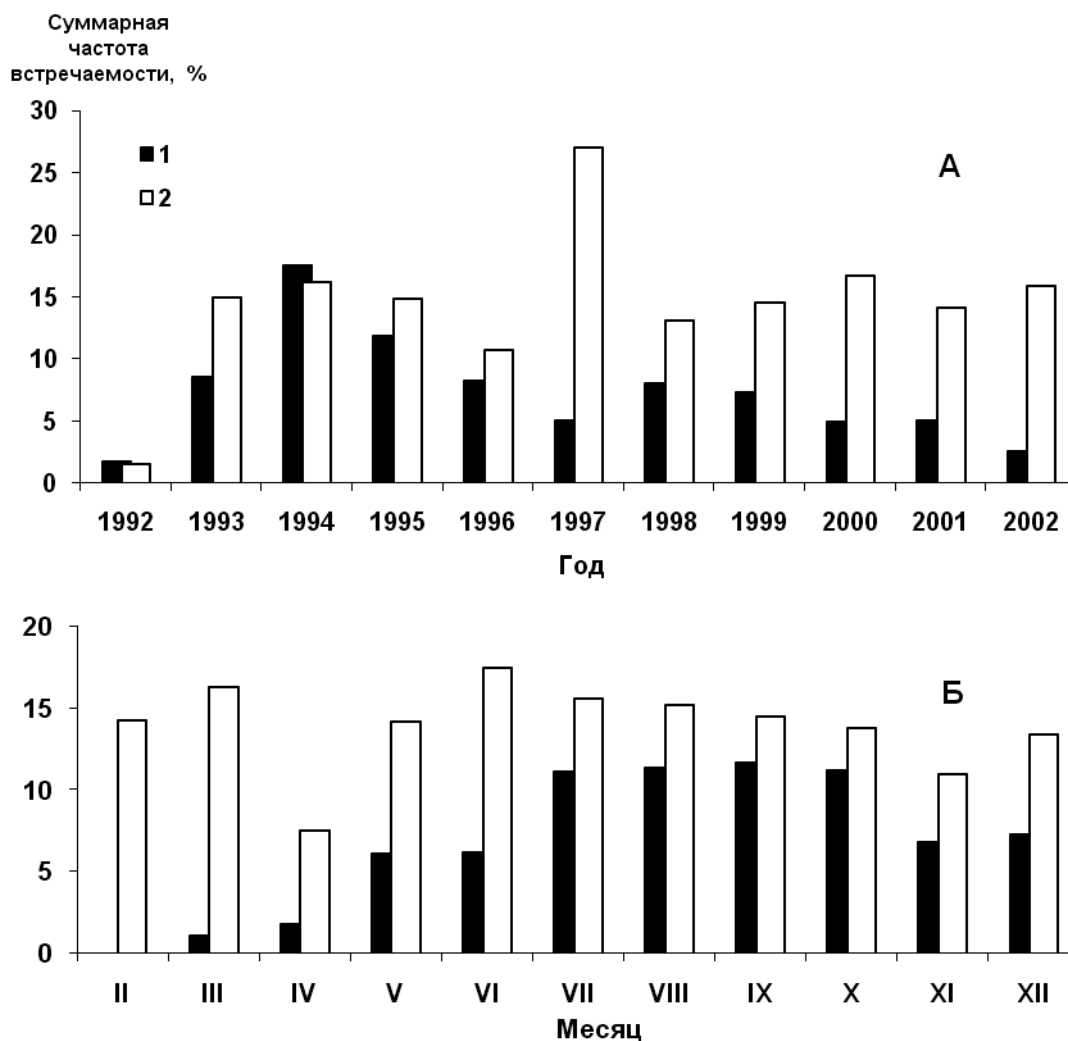


Рис. 1. Межгодовая (А) и сезонная (Б) динамика появления теплолюбивых (1) и восточнотихоокеанских (2) видов рыб в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки в 1992–2002 гг.

Камчатки (участок от $47^{\circ}50'$ до $52^{\circ}10'$ с. ш.) в 1992–2002 гг. За весь период наблюдений в этом районе зарегистрировано 24 представителя первых из них (в том числе, 11 – южнобореальных, 6 – южнобореально-субтропических и 7 – субтропическо-тропических) и 9 видов вторых (табл. 1). Наиболее часто встречающимся в уловах представителем теплолюбивых рыб была длиннопёрая лемонема (от 0.6 до 9.8% в различные годы, в среднем – 4.1%), восточнотихоокеанских – угольная рыба (от 1.5 до 13.3% в различные годы, в среднем – 8.6%) и американский стрелозубый палтус (от 0 до 15.5, в среднем – 2.7%).

С 1992 по 2002 г. суммарная частота встречаемости теплолюбивых рыб в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки существенно варьировала (рис. 1). Первоначально значение этого показателя резко возросло, достигнув максимума (17.5%) в 1994 г. В последующие годы оно постепенно вновь сократилось до 2.6% в 2002 г.

В отличие от суммарной частоты встречаемости, динамика числа зарегистрированных в уловах представителей этой группы в рассматриваемый период имела два максимума – в 1996 г. (14) и в 1998 г. (20 видов) (табл. 2). Несмотря на

Таблица 2. Межгодовая динамика числа видов теплолюбивых и восточнотихоокеанских рыб в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки в 1992–2002 гг.

Год	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
Теплолюбивые виды	1	11	12	11	14	10	20	11	10	9	9
Восточно-тихоокеанские виды	1	4	5	4	5	6	7	6	8	8	7

Таблица 3. Сезонная динамика числа видов теплолюбивых и восточнотихоокеанских рыб в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки в 1992–2002 гг.

Месяц	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Теплолюбивые виды	–	1	2	15	14	13	14	14	14	13	11
Восточнотихоокеанские виды	1	4	4	7	7	7	6	7	7	7	7

колебания, наибольшая суммарная частота встречаемости восточнотихоокеанских мигрантов в период наблюдений зарегистрирована в 1997 г. (27.0%) (рис. 1), тогда как число их видов постепенно возрастало до максимума (8) в 2000–2001 гг. (табл. 2), с незначительным снижением в 2002 г. Периодические подъёмы и спады в числе теплолюбивых и восточнотихоокеанских видов и их встречаемости в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки в период наших наблюдений, скорее всего, обусловлены сокращением величины миграции и элиминацией самих мигрантов, в связи с ухудшением термических условий в прикурильских и прикамчатских водах, а также откочёвкой некоторых из них обратно в районы изначального обитания из-за снижения температуры.

Сезонная динамика числа видов теплолюбивых рыб и их встречаемости в 1992–2002 гг. носила сходный характер и, очевидно, обусловлена изменением термического режима прибрежной акватории рассматриваемого района в течение года. Если в феврале теплолюбивые представители ихтиофауны в уловах здесь полностью отсутствовали, то к маю, по мере прогрева шельфовых вод, их число резко возросло до 15 видов, оставаясь на уровне 14 видов до октября, когда

температура воды вновь стала понижаться (табл. 3). В связи с этим, к декабрю число теплолюбивых мигрантов сократилось до 11 видов. Аналогично изменялась и частота их встречаемости в уловах. От весны к осени величина этого показателя постепенно увеличивалась, достигая максимума (11.4–11.7%) в августе–сентябре, когда, обычно, в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки отмечаются наиболее высокие значения температуры [Леонов, 1960]. С октября, по мере выхолаживания шельфовых вод, частота встречаемости теплолюбивых рыб в уловах стала вновь сокращаться, составляя в ноябре–декабре 6.8–7.3% (рис. 1).

Сезонная динамика появления восточнотихоокеанских представителей ихтиофауны в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки и частоты их встречаемости в уловах в 1992–2002 гг. выглядели несколько иначе. С февраля до мая число видов этих рыб увеличивалось с 1 до 7. Все последующие месяцы с июня по декабрь оно оставалось практически на одном уровне – 7 видов, за исключением августа, когда в уловах отмечено лишь 6 восточнотихоокеанских представителей ихтиофауны (табл. 3). В отличие от числа видов,

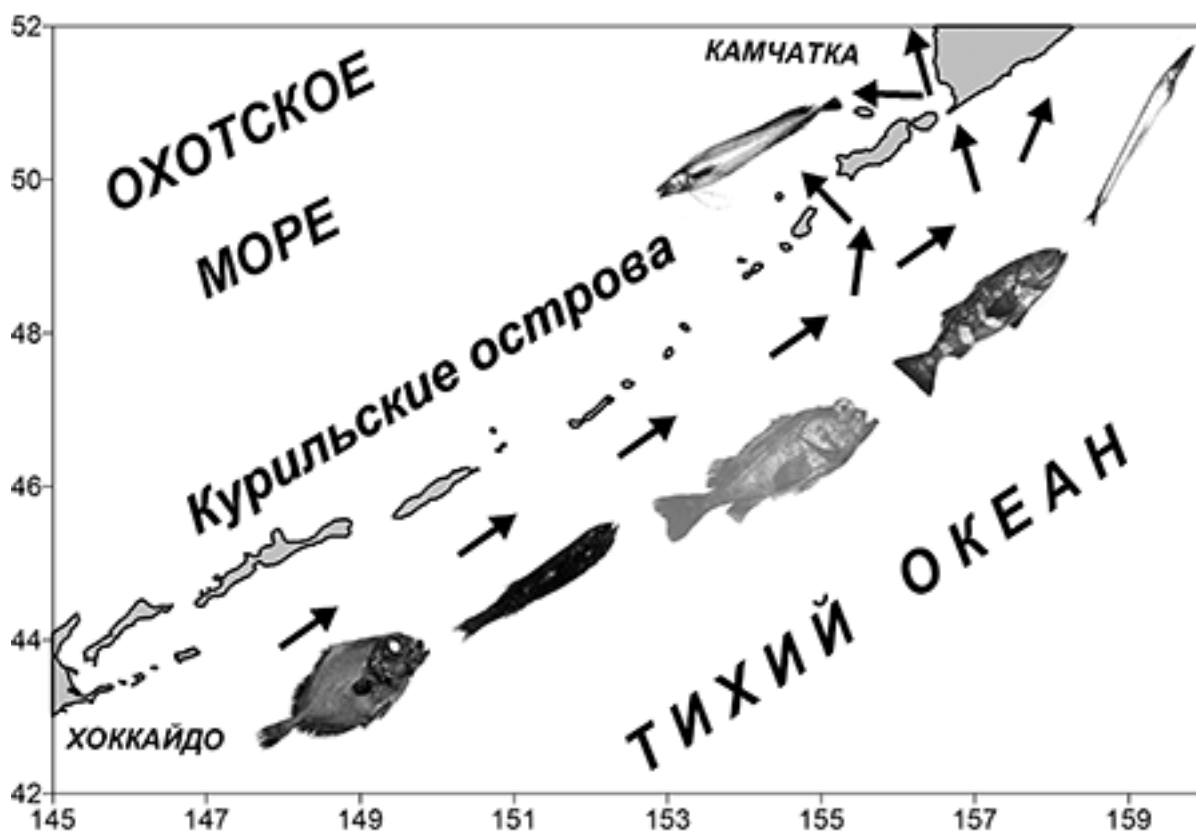


Рис. 2. Направление миграции теплолюбивых представителей ихтиофауны в тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курильских о-вов.

частота встречаемости восточнотихоокеанских мигрантов в уловах в течение всего периода с февраля по декабрь была довольно высокой (в среднем 13.9%), хотя в отдельные месяцы и варьировала от 7.5 до 17.5% (рис. 1).

Обсуждение результатов

Согласно имеющейся на сегодняшний день информации, теплолюбивые рыбы мигрируют в тихоокеанские воды Северных Курильских о-вов и Восточной Камчатки, главным образом, с юга вдоль Курильской гряды (рис. 2). Как было показано нами ранее, одним из наиболее массовых представителей этих мигрантов в течение XX–XXI веков являлась сайра. Известно [Парин, 1960], что её распространение в северной части Тихого океана ограничивается лишь температурными условиями (нагул при 9–17 °С) и наличием пищи. Взрослые особи этого вида зимуют в водах, прилегающих к южной Японии, летом же мигрируют на нагул далеко на

север вдоль тихоокеанского побережья Курильской гряды (рис. 2), достигая в процессе этой миграции средних Курильских о-вов [Парин, 1960], а в отдельные годы – Северных Курильских о-вов [Минева, Пискунов, 1955], юго-восточной Камчатки [Альперович, 1940; Полутов, 1954; Токранов, 1982] и даже юго-западной части Берингова моря [Полутов и др., 1966; Карпенко, 1980]. Как отмечают многие исследователи [Новиков, 1986; и др.], протяжённость нагульных миграций сайры и некоторых других массовых пелагических видов рыб северо-западной части Тихого океана (сардины-ивасы *Sardinops melanostictus*, японского анчоуса *Engraulis japonicus*, восточной скумбрии *Scomber japonicus*) находится в зависимости от океанологических условий и уровня численности этих представителей ихтиофауны. Поэтому появление сайры в больших количествах у берегов Северных Курильских о-вов и Восточной Камчатки свидетельствует о

потеплении в эти годы прибрежных вод и достаточно высоком уровне численности данного представителя ихтиофауны. По всей видимости, периодические случаи поимки у тихоокеанского побережья Камчатки и Курильских о-вов целого ряда других теплолюбивых рыб (японской гису, длиннопёрого кариста, морского монаха, опаха, лунника *Alloctytus folletti*, японского морского леща *Brama japonica*, северотихоокеанской угольной сабли *Aphanopus arigato* и т. д.), репродуктивная часть ареала которых находится значительно южнее, обусловлены перемещением их сюда вместе с мощными мезомасштабными антициклоническими круговоротами, образующимися в результате обособления тёплых языков и меандров Курошио и движущимися в северо-восточном направлении вдоль Курило-Камчатской впадины [Булатов, Лобанов, 1983; Булатов, 1994; Шунтов, 2001].

Другим массовым теплолюбивым представителем ихтиофауны в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и Восточной Камчатки в XX–XXI вв. является длиннопёрая лемонема. В отличие от большинства других мезобентальных рыб северо-западной части Тихого океана, лемонема обладает довольно специфичным и продолжительным миграционным циклом [Савин, 1993, 1998; и др.]. Поскольку места её нереста и нагула разделены географически [Кодолов, Паутов, 1986], молодь этого вида при переходе к активному образу жизни мигрирует от берегов Японии вдоль Курильской гряды на север и через глубоководные южные Курильские проливы проникает в Охотское море, где по мере роста концентрируется в Алайдской ложбине. После завершения нагула молодь лемонемы выходит через пролив Крузенштерна и более южные проливы на океанскую сторону Курильской гряды и возвращается обратно к берегам Хоккайдо и Хонсю. Однако, некоторая

часть рыб, вероятно, остаётся в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов, проникая в дальнейшем вдоль побережья Камчатки в Берингово море [Савин, 1993]. При высокой численности вида определённая доля нагуливающейся молоди лемонемы попадает из Охотского моря через сравнительно мелководный Четвёртый Курильский пролив в тихоокеанские воды Северных Курильских о-вов и Восточной Камчатки. Так, например, в июле 1996 г. с океанской стороны на траверзе этого пролива на участке между островами Парамушир и Онекотан один из уловов лемонемы составил около 14 тыс. особей за часовое траление [Токранов, Орлов, 2006].

Если теплолюбивые рыбы мигрируют в тихоокеанские воды Северных Курильских о-вов и Восточной Камчатки, главным образом, с юга вдоль Курильской гряды, то восточнотихоокеанские представители ихтиофауны могут попадать сюда двумя путями – с севера из Берингова моря (рис. 3), перемещаясь на юг вдоль побережья Камчатки, и с востока вдоль Алеутских о-вов (рис. 4).

Как было показано нами ранее, одним из наиболее характерных и относительно многочисленных восточнотихоокеанских мигрантов в тихоокеанских водах Восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов в рассматриваемый период является угольная рыба. По современным представлениям [Дудник и др., 1998; Орлов, Бирюков, 2003б; Токранов, Орлов, 2007; и др.], у азиатского побережья существует зависимая популяция этого вида, численность которой в значительной степени связана с урожайностью её поколений в северо-восточной части Тихого океана. Участвовавшие случаи поимки в последние годы данного представителя восточнотихоокеанской ихтиофауны как в верхней батии, так и в прибрежных водах Восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов, а также

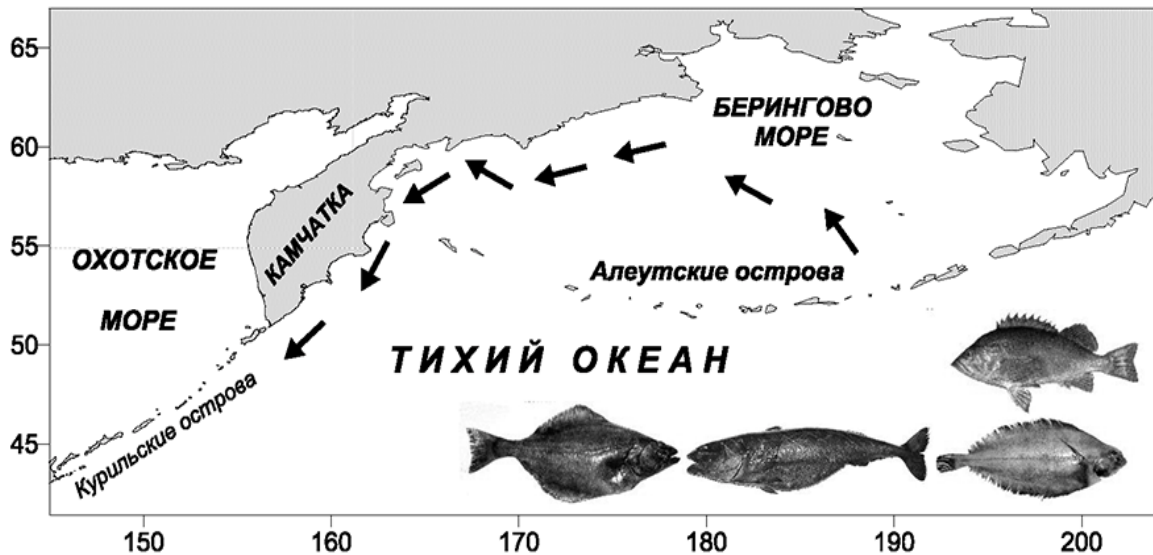


Рис. 3. Северное направление миграции восточнотихоокеанских представителей ихтиофауны в тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курильских о-вов (из восточной части Берингова моря).

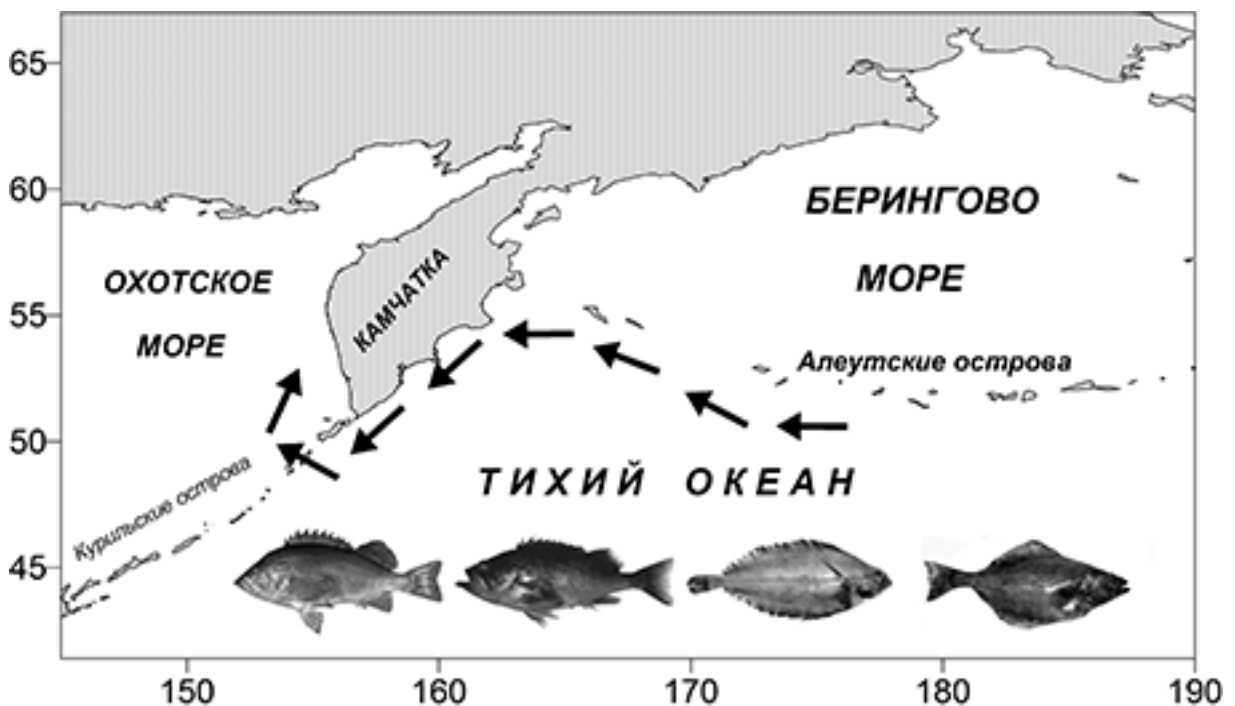


Рис. 4. Южное направление миграции восточнотихоокеанских представителей ихтиофауны в тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курильских о-вов (из района Алеутского архипелага).

в восточной, северной [Новиков, 1994; Токранов, 2002] и юго-западной [Ким Сен Ток, 2000] частях Охотского моря, очевидно, обусловлены ростом его численности у американского побережья и увеличившейся миграцией

оттуда взрослых особей (главным образом, из Берингова моря вдоль побережья Камчатки) и переносом сеголеток Алеутским течением в западную часть Тихого океана от берегов Америки. Однако на основании

поимок зрелых особей угольной рыбы с готовыми к вымету половыми продуктами в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов некоторые исследователи допускают, что нерест угольной рыбы возможен и в этих районах [Новиков, 1994; Орлов, Бирюков, 2003б; Orlov, Biryukov, 2005], но, выживает ли её молодь здесь окончательно не ясно.

Другим довольно часто встречающимся в уловах в тихоокеанских водах Восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов представителем восточнотихоокеанских мигрантов в рассматриваемый период являлся американский стрелозубый палтус. Поскольку в западной части Берингова моря его самцы попадают в таких малых количествах (1–3% от общего числа пойманных рыб), что их явно недостаточно для оплодотворения икры, откладываемой самками, ещё в 1960-е гг. было высказано предположение о размножении этого палтуса здесь при помощи гиногенеза [Новиков, 1962], когда вместо отсутствующих самцов данного вида, выметанную самками икру осеменяют самцы азиатского стрелозубого палтуса *Atheresthes evermanni*, который нерестится примерно в те же сроки и в сходном диапазоне глубин. Однако в 1990-е гг. появилась другое объяснение огромного дефицита самцов [Долганов, 2000]: нерест данного вида происходит нормальным способом у американских берегов, откуда его икра и личинки разносятся течениями на большие расстояния, достигая тихоокеанских вод Камчатки, Северных Курильских о-вов и даже северо-восточной части Охотского моря [Новиков, 1969; Четвергов, 2001]. Созревая на два-три года раньше, самцы американского стрелозубого палтуса начинают первыми мигрировать в сторону нерестилищ, создавая, таким образом, в западной части Берингова моря значительное преобладание самок. Однако поскольку в тихоокеанских

водах Северных Курильских о-вов в уловах отмечается практически равное соотношение полов американского стрелозубого палтуса [Орлов, Мухаметов, 2001], по-видимому, обратной миграции к американским берегам из южных районов азиатской части ареала его самцы всё-таки не совершают, а потому, достигнув половой зрелости, участвуют в нересте, осеменяя выметанную самками икру.

До недавнего времени случаи поимки ещё одного представителя восточнотихоокеанской ихтиофауны в российских водах – длиннобрового терпуга *Hexagrammos superciliosus*, отмечали в основном у Командорских островов [Таранец, 1937; Шейко, Федоров, 2000]. В 2006 и 2010 гг. в Авачинском заливе южнее Петропавловска-Камчатского рыболовами-любителями на удочку были пойманы 2 экз. данного вида [Токранов, 2007]. Поимка здесь его особей (рис. 5) достоверно подтверждает имевшиеся до настоящего времени литературные данные [Рутенберг, 1962; Борец, 2000] о встречаемости длиннобрового терпуга в прибрежных водах юго-восточной Камчатки.

Ранее в литературе имелись лишь сведения о единичных находках этого терпуга в юго-западной части Берингова моря на траверзе устья р. Озёрная, в Кроноцком зал. (Восточная Камчатка), а также требующие проверки указания на его нахождение в водах юго-восточной Камчатки и Курильских о-вов [Рутенберг, 1962; Борец, 2000]. Говоря о длиннобровом терпуге *Hexagrammos superciliosus*, следует отметить, что в отличие от иностранных источников, в которых он традиционно сводился в синонимии с зайцеголовым терпугом *H. lagocephalus*, в отечественных трудах по систематике и фаунистике рыб оба эти вида до недавнего времени встречались параллельно [Рутенберг, 1962; Линдберг, Красюкова, 1987; Шейко, Федоров, 2000; и др.], а видовой статус *H. superciliosus* сомнению не



Рис. 5. Длиннобровый терпуг *Hexagrammos superciliosus*, пойманный на удочку 18.07.2010 г. в Авачинском заливе южнее Петропавловска-Камчатского (фото В.В. Золотухина).

подвергался. И лишь в последней сводке по рыбам морей России [Парин и др., 2014] указывается, что он сведён в синонимию с зайцеголовым терпугом. Между тем, в опубликованном совсем недавно обзоре терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских вод [Золотов, 2012] на основании критического анализа имеющихся литературных данных и таких признаков, как размер надглазничных мочек и окраска половозрелых особей, на наш взгляд, достаточно убедительно продемонстрирована правильность мнения о том, что, хотя *H. lagocephalus* и *H. superciliosus* являются очень близкими таксономическими формами, но, тем не менее, это самостоятельные виды. Граница их ареалов, по мнению О.Г. Золотова [2012], проходит, вероятно, в районе западной части Командорско-Алеутской гряды

(возможно, на восточно-беринговоморском шельфе), а у Командорских о-вов оба вида встречаются симпатрично. Мы также придерживаемся данной точки зрения.

Как известно [Рутенберг, 1962], личинки и молодь длиннобрового терпуга, как и других представителей сем. Hexagrammidae, после выклева в течение первого года жизни обитают в поверхностных слоях океана, нередко удаляясь от берега на значительное расстояние. Поэтому, вполне вероятно, что отдельные экземпляры молоди могут от тихоокеанского побережья Северной Америки водами Алеутского течения заноситься к берегам Камчатки и при наличии подходящих условий обитания по завершению пелагической стадии развития переходить здесь к придонному образу жизни. Именно такой вариант некоторыми

исследователями сегодня рассматривается в качестве основного пути проникновения многих представителей американской ихтиофауны к азиатскому побережью [Орлов, 2004; Orlov, 2004].

Заключение

Обобщение имеющихся литературных данных, результатов собственных наблюдений авторов, выполненных в рейсах на научно-поисковых и промысловых судах в 1976–2002 гг., и подтверждённых сообщений других исследователей свидетельствует, что, начиная с 1920-х гг., в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и Восточной Камчатки зарегистрировано 33 вида теплолюбивых и 12 видов восточнотихоокеанских рыб и рыбообразных из 35 семейств. Одни из них известны лишь по единичным редким находкам, тогда как другие появлялись в прикамчатских водах Тихого океана довольно регулярно, причём иногда в огромном количестве. Наиболее массовыми и часто встречавшимися в XX–XXI вв. теплолюбивыми мигрантами были сайра и длиннопёрая лемонема, восточнотихоокеанскими – угольная рыба и американский стрелозубый палтус.

С 1992 по 2002 г. суммарная частота встречаемости теплолюбивых рыб в уловах в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки варьировала от 2.6% в 2002 г. до 17.5% в 1994 г. В отличие от неё, динамика числа зарегистрированных в уловах представителей этой группы в рассматриваемый период имела два максимума – в 1996 г. (14) и в 1998 г. (20 видов). Несмотря на колебания, наибольшая суммарная частота встречаемости восточнотихоокеанских мигрантов в период наблюдений зарегистрирована в 1997 г. (27.0%), тогда как число их видов постепенно возрастало до максимума (8) в 2000–2001 гг., с незначительным снижением в 2002 г.

Сезонная динамика числа видов теплолюбивых рыб и их встречаемости в 1992–2002 гг. носила сходный характер и, очевидно, была обусловлена изменением термического режима прибрежной акватории рассматриваемого района в течение года. По мере прогрева шельфовых вод, их число резко возрастало, достигая максимума в мае (15 видов) и оставаясь на уровне 14 видов до октября, когда температура воды вновь стала понижаться. Аналогично от весны к осени изменялась и частота их встречаемости в уловах, достигая максимума (11.4–11.7%) в августе–сентябре, когда, обычно, в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки отмечаются наиболее высокие значения температуры. С октября, по мере выхолаживания шельфовых вод, частота встречаемости теплолюбивых рыб в уловах вновь сокращалась.

Сезонная динамика появления восточнотихоокеанских представителей ихтиофауны в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки и частоты их встречаемости в уловах в 1992–2002 гг. выглядели несколько иначе. Число восточнотихоокеанских мигрантов с февраля по май увеличивалось с 1 до 7, оставаясь все последующие месяцы с июня по декабрь практически на одном уровне. Частота встречаемости восточнотихоокеанских мигрантов в уловах в течение всего периода с февраля по декабрь была довольно высокой (в среднем 13.9%), хотя в отдельные месяцы и варьировала от 7.5 до 17.5%.

Если теплолюбивые рыбы мигрируют в тихоокеанские воды Северных Курильских о-вов и Восточной Камчатки с юга, главным образом, вместе с мощными мезомасштабными антициклоническими круговоротами, образующимися в результате обособления тёплых языков и меандров Куроисио и движущимися в северо-восточном направлении вдоль

Курило-Камчатской впадины, то восточнотихоокеанские представители ихтиофауны могут попадать сюда двумя путями – взрослые особи преимущественно с севера из Берингова моря, перемещаясь на юг вдоль побережья Камчатки, а икра и молодь – с востока вдоль Алеутских о-вов под действием Алеутского течения.

Благодарности

Авторы выражают благодарность всем сотрудникам ВНИРО, КамчатНИРО, СахНИРО и некоторых других институтов, принимавшим в 1992–2002 гг. участие в выполнении траловых съёмок и сборе материалов в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки, а также главному научному сотруднику КамчатНИРО, д. б. н. В.Ф. Бугаеву за информацию о случаях поимки тихоокеанского осетра в р. Камчатка, сотруднику Института Космофизических исследований и распространения радиоволн ДВО РАН А.В. Латынникову и камчатскому журналисту В.В. Золотухину (Петропавловск-Камчатский) за сведения о поимке длиннобрового терпуга в Авачинском заливе.

Литература

Альперович М.А. Новая теплолюбивая рыба в камчатских водах // Природа. 1940. № 7. С. 77–78.

Андрияшев А.П. Новая для фауны СССР рыба – эрлепис [*Erilepis zonifer* (Lock.), Pisces, Anoplopomidae] из прикамчатских вод Тихого океана // Вопросы ихтиологии. 1955. Вып. 4. С. 3–9.

Благодеров А.И. Сезонное распределение и некоторые черты биологии сельдевой акулы (*Lamna ditropis*) в северо-западной части Тихого океана // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33. №5. С. 715–719.

Борец Л.А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО-центр, 2000. 192с.

Бугаев В.Ф. О поимке тихоокеанского осетра *Acipenser medirostris* (Ayres, 1954) в р. Камчатке в 1995 г. // В сб.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. VI науч. конф. / Ред. А.М. Токранов. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2005. С. 23–24.

Бугаев В.Ф., Науменко Е.А. КамчатНИРО-80. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2012. 120 с.

Булатов Н.В. Структура и изменчивость зоны взаимодействия Куроисио и Ойясио по результатам анализа спутниковых изображений: Дисс. ... канд. географич. наук (в форме научного доклада). Владивосток: ТИНРО, 1994. 35 с.

Булатов Н.В., Лобанов В.Б. Исследование мезомасштабных вихрей восточнее Курильских островов по данным метеорологических спутников Земли // Исследование Земли из космоса. 1983. № 3. С. 40–47.

Долганов В.Н. О нересте американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* в северо-западной части Берингова моря // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40. № 3. С. 411–412.

Дудник Ю.И., Кодолов Л.С., Полутов В.И. К вопросу о распространении и воспроизводстве угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* у Курильских островов и Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38. № 1. С. 16–21.

Золотов О.Г. Обзор биологии терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских и смежных вод // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2012. Вып. 24. С. 30–67.

Иванков В.Н. Теплолюбивые виды рыб в северо-западной части Японского моря // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 6. С. 825–826.

Иванков В.Н., Иванкова З.Г. Тропические и субтропические виды рыб в северо-западной части Японского моря // Известия ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 291–298.

- Иванков В.Н., Иванкова З.Г., Рутенко О.А. Проникновение теплолюбивых видов рыб в северо-западную часть Японского моря в 90-е годы XX столетия // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 5. С. 710–713.
- Иванков В.Н., Самуйлов А.Е. О новых для вод СССР видах рыб и проникновении представителей теплолюбивой фауны в северо-западную часть Японского моря // Вопросы ихтиологии. 1979. Т. 19. № 3. С. 549–550.
- Кагановская С.М. Колючая акула (*Squalus acanthias* L.) // Труды Института океанологии АН СССР. 1955. Т. 14. С. 12–13.
- Карпенко В.И. О поимке сайры *Cololabis saira* Brevoort (сем. Scomberesocidae) в Беринговом море // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 4. С. 741–742.
- Ким Сен Ток. О нахождении угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* (Anoplomidae) у юго-восточного побережья острова Сахалин // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40. № 5. С. 709–710.
- Кодолов Л.С., Паутов Г.П. Лемонема // В кн.: Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука, 1986. С. 181–186.
- Колпаков Н.В., Барабанщиков Е.И. Теплолюбивые виды рыб в водах северного Приморья // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 3. С. 422–424.
- Леонов А.К. Региональная океанография. Ч. 1. М.: Гидрометиздат, 1960. 765 с.
- Линдберг Г.У. О нахождении иваси и анчоуса на Камчатке // Природа. 1935. № 5. С. 47–48.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Л.: Наука, 1987. Ч. 5. 526 с.
- Мархинин Е.К., Полутов И.А. Алепизавр у берегов Шиадокотана // Вопросы географии Камчатки. 1965. Вып. 3. С. 123–124.
- Минева Т.А., Пискунов И.А. К биологии сайры района северных Курильских островов // Известия ТИНРО. 1955. Т. 43. С. 190–193.
- Мухаметов И.Н., Володин А.В. О поимке двух редких и одного нового для фауны северных Курильских островов видов рыб // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39. № 3. С. 426–427.
- Новиков Н.П. О вероятности гиногенеза у американского стрелозубого палтуса (*Atheresthes stomias* Jord. et Gilb.) в Беринговом море // Доклады АН СССР. 1962. Т. 147. № 1. С. 215–216.
- Новиков Н.П. Угольная рыба [*Anoplopoma fimbria* (Pall.)] и американский стрелозубый палтус [*Atheresthes stomias* (Jord. et Gilb.)] в Охотском море // Зоологический журнал. 1969. Т. 48, вып. 4. С. 610–611.
- Новиков Н.П. Новые поимки угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в Охотском море // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 6. С. 843–845.
- Новиков Ю.В. Некоторые закономерности распределения и миграций массовых пелагических рыб северо-западной части Тихого океана // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 2. С. 196–207.
- Орлов А.М. Качественная характеристика питания угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* и замечания о её встречаемости в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37. № 1. С. 39–46.
- Орлов А.М. Восточнотихоокеанские элементы в ихтиофауне тихоокеанских вод материкового склона северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // В сб.: Современные проблемы систематики рыб: Тез. докл. Всерос. конф., посвящ. 95-летию со дня рожд. чл.-корр. АН СССР, проф. А.Н. Световидова и 90-летию со дня рожд.

- проф. Д.Н. Талиева. СПб.: ЗИН РАН, 1998а. С. 24–25.
- Орлов А.М. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биология моря. 1998б. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А.М. Представители оregonской ихтиофауны у азиатских берегов // В сб.: Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. / Ред. Б.Н. Котенёв М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С.187–214.
- Орлов А.М. Ихтиоцены нижнего шельфа и верхней батииали тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточного побережья Камчатки: Автореф. дисс. ... доктора биологич. наук. М.: ВНИРО, 2004. 49 с.
- Орлов А.М., Бирюков И.А. Обнаружение морского монаха *Erilepis zonifer* (Anoplomatidae) у Курильских островов // Вестник зоологии. 2003а. Т. 37. № 2. С. 92–95.
- Орлов А.М., Бирюков И.А. Новые данные о размножении угольной рыбы *Anoploma fimbria* (Scorpaeniformes, Anoplomatidae) в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2003б. Т. 108, вып. 4. С. 20–25.
- Орлов А.М., Мухаметов И.Н. Стрелозубые палтусы *Atheresthes* spp. (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. Сообщение 2: Размерный состав, биология и вероятные миграции // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2. № 3. С. 448–464.
- Орлов А., Мухаметов И., Володин А. Новые находки теплолюбивых рыб в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // В сб.: Современные проблемы систематики рыб: Тез. докл. Всерос. конф., посвящ. 95-летию со дня рожд. чл.-корр. АН СССР, проф. А.Н. Световидова и 90-летию со дня рожд. проф. Д.Н. Талиева. СПб.: ЗИН РАН, 1998. С. 24–25.
- Орлов А.М., Савиных В.Ф., Пеленёв Д.В. Особенности пространственного распределения и размерного состава трёхзубой миноги *Lampetra tridentata* в Северной Пацифике // Биология моря. 2008. Т. 34. № 5. С. 324–335.
- Орлов А.М., Токранов А.М. Морской монах *Erilepis zonifer* (Anoplomatidae): история изучения и новые данные по распределению и биологии // Известия ТИНРО. 2003. Т. 135. С. 3–29.
- Орлов А.М., Токранов А.М. Новые данные о двух редких для прикамчатских и прикурильских вод видов скатов рода *Bathyraja* // Вопросы ихтиологии. 2005. Т. 45. № 4. С. 482–488.
- Орлов А.М., Токранов А.М. Пространственное распределение и динамика уловов голубого *Sebastes glaucus*, вспыльчивого *S. iracundus* и многоиглого *S. polyspinis* морских окуней в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Вопросы ихтиологии. 2006а. Т. 46. № 5. С. 656–671.
- Орлов А.М., Токранов А.М. Распределение и некоторые черты биологии четырёх редких видов камбал (Pleuronectiformes; Pleuronectidae) в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Известия ТИНРО. 2006б. Т. 145. С. 191–214.
- Орлов А.М., Ульченко В.А. Отчего гибнут «бесчешуйные ящеры»? // Природа. 2004. № 8. С. 47–50.
- Орлов А.М., Шубин А.О., Винников А.В., Мухаметов И.Н., Кулиш Е.Ф. Новые данные о северотихоокеанской колючей акуле *Squalus suckleyi* (Squalidae, Chondrichthyes) из прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // Вопросы рыболовства. 2012. Т. 13. № 1. С. 41–70.

- Панин К.И. О нахождении дальневосточной сардины-иваси (*Sardinops sagax melanosticta* Temm. et Schl.) в водах восточной Камчатки // Доклады АН СССР. 1936. Т. 3. № 1. С. 41–44.
- Панин К.И. Находка глубоководной рыбы-алеписавра у берегов Камчатки // Природа. 1943. № 4. С. 70–72.
- Панин К.И. О находках морского леща – брамы, новой рыбы для фауны восточного побережья Камчатки // Природа. 1951. № 6. С. 52–53.
- Парин Н.В. Ареал сайры (*Cololabis saira* Blew. – Scomberesocidae) и значение океанографических факторов для её распространения // Доклады АН СССР. 1960. Т. 130. № 3. С. 649–652.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 733 с. (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 53).
- Полтев Ю.Н., Мухаметов И.Н. Поимки ульки *Ulca bolini* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39. № 5. С. 708–710.
- Полтев Ю.Н., Мухаметов И.Н. Новые поимки сеголеток угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40. № 2. С. 288.
- Полутов И.А. Теплолюбивые рыбы у берегов Камчатки // Природа. 1954. № 3. С. 99–100.
- Полутов И.А. Фараоновые рыбы северной части Тихого океана (Анатоптерус фарао Цугмайер 1911 г.) // Вопросы географии Камчатки. 1966. Вып. 4. С. 136–139.
- Полутов И.А. Фараон // Природа. 1967. № 1. С. 72.
- Полутов И.А., Лагунов И.И., Никулин П.Г., Верейн В.Д., Дроздов В.Г. Промысловые рыбы Камчатки. Петропавловск-Камчатский: ДВ книжн. изд-во, 1966. 126 с.
- Полутов И.А., Тихонов В.И. Новые данные о распространении стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* в водах Камчатки // Известия ТИНРО. 1957. Т. 45. С. 197–198.
- Румянцев А.И. Об изменениях в составе тепловодной ихтиофауны приморских вод Японского моря // Зоологический журнал. 1947. Т. XXVI, вып. 1. С. 47–52.
- Румянцев А.И. Новые случаи нахождения редких рыб: 1. Южные формы в ихтиофауне зал. Петра Великого // Известия ТИНРО. 1951. Т. 35. С. 185–186.
- Рутенберг Е.П. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Труды Института океанологии АН СССР. 1962. Т. 59. С. 3–100.
- Савин А.Б. Распределение и миграции лемонемы *Laemonema longipes* (Moridae) в северо-западной части Тихого океана // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33. № 2. С. 190–197.
- Савин А.Б. Биология лемонемы (*Laemonema longipes*, Moridae) северо-западной части Тихого океана // Известия ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 108–138.
- Световидов А.Н. Сельдевые (Clupeidae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 331 с.
- Таранец А.Я. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Известия ТИНРО. 1937. Т. 11. С. 1–200.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. Многолетняя динамика ихтиофауны залива Петра Великого как отражение природных и антропогенных воздействий на морскую биоту // Реакция морской биоты на изменения природной среды и климата. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 170–211.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Епур И.В., Азарова И.А. Вековые

- изменения в составе и числе рыб – южных мигрантов в ихтиофауне северо-западной части Японского моря // Известия ТИНРО. 2004. Т. 136. С. 41–57.
- Токранов А.М. О нахождении сайры *Cololabis saira* Brevoort (Scomberesocidae) в Кроноцком заливе (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 3. С. 500–502.
- Токранов А.М. Распределение и размерно-возрастной состав угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов в 1993–1995 гг. // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37. № 4. С. 568–572.
- Токранов А.М. О находке южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* (Hexagrammidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38. № 3. С. 425.
- Токранов А.М. О встречаемости эрилеписа *Erilepis zonifer* (Lock) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // В сб.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. регион. науч. конф. / Ред. Р.С. Моисеев. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печатный двор, 2000. С. 139–141.
- Токранов А.М. О встречаемости молоди угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* (Pallas) (Anoplopomatidae) в прикамчатских водах // Океанология. 2002. Т. 42. № 1. С. 124–126.
- Токранов А.М. О находке длиннобрового терпуга *Hexagrammos superciliosus* (Pallas) (Hexagrammidae) в водах Юго-Восточной Камчатки // В сб.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. VIII межд. науч. конф., посвящённой 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.) / Ред. А.М. Токранов. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2007. С. 103–106.
- Токранов А.М. Осетровая летопись Камчатки // В сб.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. VIII межд. науч. конф., посвящённой 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.) / Ред. А.М. Токранов. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. С. 255–260.
- Токранов А.М., Винников А.В. О находке длиннопёрого малорота *Glyptocephalus zachirus* (Pleuronectidae) в водах юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40. № 3. С. 397–398.
- Токранов А.М., Дьяков Ю.П. О новой находке *Erilepis zonifer* (Anoplopomatidae) в российских водах // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 5. С. 708–709.
- Токранов А.М., Орлов А.М. Распределение и некоторые черты биологии длиннопёрой лемонемы *Laemonema longipes* (Moridae) в период северных миграций // Труды КФ ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печатный двор: Книжн. изд-во, 2006. Вып. VI. С. 121–131.
- Токранов А.М., Орлов А.М. Особенности распределения и биологии угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2007. Вып. 9. С. 191–204.
- Токранов А.М., Орлов А.М. Теплолюбивые и восточнотихоокеанские элементы в ихтиофауне тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки в конце XX – начале XXI века // В сб.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XI межд. науч. конф., посвящённой 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца / Ред. А.М. Токранов. Петропавловск-

- Камчатский: Камчатпресс, 2010. С. 232–235.
- Токранов А.М., Орлов А.М., Бирюков И.А. Распределение и размерно-весовой состав некоторых редких видов рыб в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44. № 2. С. 176–185.
- Фёдоров В.В. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // В сб.: Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. / Ред. Б.Н. Котенёв. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С. 7–41.
- Фёдоров В.В., Парин Н.В. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России (в пределах 200-мильной экономической зоны). М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 154 с.
- Хализов В.В. Тихоокеанская сайра и организация её промысла у берегов Камчатки // Техничко-экономический бюллетень Камчатского совнархоза. 1958. № 6. С. 7–10.
- Харин В.Е. О видовом составе и распространении церациевых удильщиков (Ceratidae) в российских и сопредельных водах // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 3. С. 420–423.
- Четвергов А.В. О встречаемости американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* (Jordan and Gilbert) в восточной части Охотского моря // В сб.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. II науч. конф. / Ред. А.М. Токранов. Петропавловск-Камчатский: Камчат, 2001. С. 106–108.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. Класс Cephalaspidomorpha – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // В кн.:
- Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор, 2000. С. 7–69.
- Шмидт П.Ю., Таранец А.Я. О новых южных элементах в фауне рыб северной части Японского моря // Доклады академии наук СССР. 1934. Т. 11. № 9. С. 591–595.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-центр, 2001, 580 с.
- Abe T. Records of the “Mizu-uo-damashi” (New Japanese Name), *Anotopterus pharao*, and a Record of the “Etchiopia”, *Brama raii*, from Near the Surface of the North-western Pacific // Japanese Journal Ichthyology. 1952. V. 2. № 4/5. P. 230–238.
- Orlov A.M. New northwest Pacific record of the Pacific black scabbardfish *Aphanopus arigato* (Trichiuridae, Perciformes) in the vicinity of southeastern Kamchatka // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 1999. V. XXIX. Fasc. 2. P. 1–11.
- Orlov A.M. The representatives of Oregonian ichthyofauna in the Asian waters // 11th Western Groundfish Conf.: Abstracts. Sitka: Alaska Department of Fish and Game et al., 2000. P. 106.
- Orlov A.M. Migrations of various fish species between Asian and American waters in the North Pacific Ocean // Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology. 2004. V. 8. № 3. P. 109–124.
- Orlov A.M., Biryukov I.A. First report of sablefish in spawning condition off the coast of Kamchatka and the Kuril Islands // ICES Journal of Aquatic Sciences. 2005. V. 62. № 5. P. 1016–1020.
- Orlov A.M., Savinykh V.F., Kulish E.F., Pelenev D.V. New data on the distribution and size composition of the North Pacific spiny dogfish *Squalus suckleyi* (Girard, 1854) // Scientia Marina. 2012. V. 76. № 1. P. 111–122.

- Orlov A.M., Tokranov A.M. Distribution and some biological features of four poorly studied deep benthic flatfishes (Pleuronectiformes: Pleuronectidae) in the Northwestern Pacific ocean // *The Raffles Bulletin of Zoology*. 2007a. Supplement № 14. P. 221–235.
- Orlov A.M., Tokranov A.M. New data on distribution and biology of grey, angry, and northern rockfishes from the Northwestern Pacific // In: *Biology, Assessment and Management of North Pacific Rockfishes* / Eds J.Heifetz, J. DiCosimo, A.J. Gharrett, M.S. Love, V.M. O'Connell, R.D. Stanley. Fairbanks, Alaska: Alaska Sea Grant College Program, 2007b. P. 59–85.
- Orlov A.M., Tokranov A.M. Occurrence of spiny dogfish in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // In: *Biology and management of dogfish sharks* / Eds V.F. Gallucci, G.A. MacFarlane, and G.G. Bargmann. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2009. P. 127–131.
- Orlov A.M., Tokranov A.M., Biryukov I.A. New records of rex sole *Glyptocephalus zachirus* Lockington, 1879 (Teleostei: Pleuronectidae) from the northwestern Pacific // *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*. 2002. V. 5. № 3. P. 89–98.
- Orlov A.M., Tokranov A.M., Vinnikov A.V. Additional records of scaled sculpin *Archaulus biseriatus* Gilbert & Burke, 1912 (Teleostei: Cottidae) from the North Pacific // *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*. 2001. V. 5. № 1. P. 11–18.
- Orlov A.M., Ul'chenko V.A. A hypothesis to explain onshore records of long-nose lancetfish *Alepisaurus ferox* (Alepisauridae, Teleostei) in the North Pacific Ocean // *Marine and Freshwater Research*. 2002. V. 53. № 2. P. 303–306.
- Tokranov A.M., Orlov A.M. Some biological features of rare and poorly-studied sculpins (Cottidae, Hemitriptera, Psychrolutidae) in the Pacific waters off the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka, Russian Federation // *The Raffles Bulletin of Zoology*. 2007. Supplement № 14. P. 187–198.
- Tokranov A.M., Orlov A.M., Biryukov I.A. Distribution and length-weight compositions of some rare deep-sea fishes from Oreosomatidae, Notacanthidae, and Zoarcidae families in the Pacific waters off the northern Kuril islands and southeastern Kamchatka, Russia // In: *Deep Sea 2003: Conference on the Governance and Management of Deep-Sea Fisheries. Part 2: Conference poster papers and workshop papers*. Queenstown, New Zealand, 1–5 December 2003 and Dunedin, New Zealand, 27–29 November 2003 / Ed R. Shotton. FAO Fisheries Proceedings. № 3/2. Rome, FAO, 2006. P. 11–22.
- Vinnikov A.V., Terentiev D.A. Data on drift net catches of blue shark *Prionace glauca* in the Pacific part of the northern Kuril Islands in the August 1998 // In: *Int. Pelagic Shark Workshop: Abstracts*. Pacific Grove, California, 2000. P. 28.

HEAT-LOVING AND EASTERN PACIFIC MIGRANTS IN ICHTHYOFAUNA OF THE PACIFIC WATERS OF THE NORTHERN KURIL ISLANDS AND KAMCHATKA IN XX–XXI CENTURIES

© 2015 Tokranov A.M.¹, Orlov A.M.²

¹ Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute of FEB RAS,
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, tok_50@mail.ru

² Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Moscow, 107140, orlov@vniro.ru

Data on the species composition and occurrence of the heat-loving and Eastern Pacific representatives of ichthyofauna in the Pacific waters of the Northern Kuril Islands and Eastern Kamchatka in XX–XXI centuries are provided. Thirty three species of heat loving and twelve species of Eastern Pacific fish and lampreys from 35 families have been registered during this period in Pacific waters near the Kuril Islands and Kamchatka. Annual and seasonal dynamics of appearance of some fish species in investigated region in 1992–2002 are analyzed.

Key words: ichthyofauna, heat-loving and Eastern Pacific migrants, Pacific waters, the Northern Kuril Islands, Eastern Kamchatka.

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.), ЗАРАЖЁННОЙ ИНВАЗИОННЫМ ПАРАЗИТОМ *GYRODACTYLUS SALARIS*, В РЕКЕ КЕРЕТЬ

© 2015 Тыркин И.А.¹, Шустов Ю.А.², Распутина Е.Н.², Легун А.Г.²

¹ Северный НИИ рыбного хозяйства Петрозаводского государственного университета, Петрозаводск 185031, igor7895@yandex.ru

² Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск 185910, shustov@petsru.ru, belyakovalena@yandex.ru, osdel@rambler.ru

Поступила в редакцию 17.04.2014

У молоди атлантического лосося р. Кереть (бассейн Белого моря), заражённой инвазионной моногенеей – *Gyrodactylus salaris*, в силу заболеваемости отмечена крайне низкая интенсивность питания по причине физической слабости в летний период. У заражённых сеголеток и пестряток лосося в желудках встречаются лишь единичные экземпляры донных беспозвоночных – личинки ручейников, нимфы веснянок и подёнок, моллюски. По сравнению со здоровыми рыбами из беломорских лососёвых рек Поной и Качковка (Кольский п-ов) общий индекс наполнения желудков у молоди лосося р. Кереть снижается в среднем в 5–7 раз. Примерно треть заражённых сеголеток имеют пустые желудки, что практически никогда не наблюдается в питании дикой молоди атлантического лосося в летний нагульный период в реках Карелии и Кольского полуострова.

Ключевые слова: атлантический лосось, инвазия, питание, чужеродные виды.

Введение

Известно, что атлантический лосось (*Salmo salar* L.) Белого моря обладает достаточно большим набором своих, исторически «появившихся» у рыб паразитов, в том числе и патогенных [Митенёв, Карасёв, 1995]. Моногенея *Gyrodactylus salaris* в р. Кереть (басс. Белого моря) была обнаружена в 1992 г. [Иешко, Шульман, 1994]. Проникновение произошло с посадочным материалом, который некоторое время подращивали на Петрозаводском рыбноводном заводе (басс. Онежского озера) [Артамонова и др., 2011; Иешко и др., 2008]. Особенно подвержены заражению сеголетки лосося, что приводит к высокой их смертности в отличие от более старших возрастных групп.

О том, как этот опасный паразит в прошлом веке поставил под угрозу исчезновения популяции атлантичес-

кого лосося из норвежских рек, имеется ряд публикаций [Bakke et al., 2007; и др.]. С.М. Калюжин [2004] в своей монографии «Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации» в разделе, посвящённом болезням и паразитам лосося, приводит следующие литературные сведения норвежских паразитологов [Johnsen, Jensen, 1991]: «Впервые гиродактилюс был отмечен в Норвегии в 1975 г. на атлантическом лососе. К 1990 г. он поразил 32 реки и 35 лососёвых ферм, распространившись от северных до южных районов Норвегии. Заражённая паразитом популяция лососей за 1–5 лет уменьшается в численности почти до нуля. Моногенея *G. salaris* питается слизью и клетками эпидермиса, вследствие чего появляются язвы, наблюдается омертвление тканей жабр, меняется общая картина крови, больная



Рис. Карта-схема расположения исследованных рек бассейна Белого моря.
Примечания: 1 – р. Качковка; 2 – р. Поной; 3 – р. Кереть.

рыба отстаёт в росте, худеет и умирает».

Мониторинг популяции атлантического лосося р. Кереть, осуществляемый научными сотрудниками СевНИИРХ ПетрГУ показал, что с появлением инвазионного паразита её численность резко сократилась [Иешко и др., 2008], а в фено- и генофонде произошли значительные изменения [Артамонова и др., 2011]. Данное сообщение посвящено анализу изменений в питании молоди атлантического лосося в р. Кереть в летний период в ответ на вселение опасного паразита *G. salaris*. В литературе данные о влиянии инвазионного вида *G. salaris* на питание молоди атлантического лосося в естественных условиях отсутствуют.

Материал и методы

Заражённых рыб в р. Кереть (рис.) отлавливали электроловом на нижнем

пороге (расположен в 1 км от устья реки) в августе 2010 г. Рыб сразу фиксировали 96%-м спиртом. Дальнейшую обработку материала проводили в лабораторных условиях. Обработка материала проводилась методом неполного паразитологического вскрытия [Барская и др., 2008]. Плавники и жабры молоди просматривали под биноклем для оценки заражённости *G. salaris*. Изучение питания проводилось согласно общепринятым методикам [Методическое пособие, 1974]. У молоди лосося определяли спектр питания, просчитывали число пищевых объектов и рассчитывали общий индекс наполнения желудков (табл. 2). Последний рассчитывался в проциментах ($^0/_{000}$) как отношение десятикратного веса пищи (мг) к общему весу рыбы (г). Всего проанализировано питание 15 экз.

Таблица 1. Показатели заражённости молоди лосося в р. Кереть паразитом *G. salaris*

Возраст рыб	Исследовано, экз. (n)	Экстенсивность инвазии, %	Индекс обилия, экз./ на рыбу
0+	10	100	18.41
1+	2	100	34.58
2+	3	100	132.36

Таблица 2. Питание заражённой *G. salaris* молоди атлантического лосося в р. Кереть (август 2010 г.).

Состав пищи	Возраст рыб		
	0+	1+	2+
Chironomidae (L.)	$\frac{10.0^*}{+}$	–	–
Ephemeroptera (N.)	$\frac{50.0}{2.1}$	$\frac{50.0}{1}$	$\frac{66.6}{1}$
Plecoptera (N.)	$\frac{60.0}{2.2}$	$\frac{100.0}{3.5}$	$\frac{66.6}{2}$
Trichoptera (L.)	$\frac{70.0}{2.3}$	$\frac{50.0}{1.5}$	$\frac{66.6}{2}$
Mollusca	–	–	$\frac{33.3}{+}$
Общий индекс наполнения, ‰	35.2	33.4	19.6
Общее количество организмов, экз.	6.7	6.0	5.7
Длина рыб (АВ), см	7.2	10.6	16.4
Вес рыб, г	3.6	11.5	41.9
Количество рыб, экз.	10	2	3

*Примечание. В числителе – частота встречаемости, %; в знаменателе – среднее число организмов, экз.; + – меньше одного организма. L. – личинки; P. – куколки; N. – нимфы.

разновозрастной молоди лосося р. Кереть (0+ – 10 экз.; 1+ – 2 экз.; 2+ – 3 экз.). В качестве сравнительного материала мы приводим данные о питании сеголеток и пестряток лосося из двух беломорских рек Кольского полуострова – Качковка и Поной (рис.), отловленных нами в августе 2008 г. Объём материалов из р. Поной (0+ – 25 экз.; 1+ – 29 экз.; 2+ – 8 экз.), из р. Качковка (0+ – 17 экз.; 1+ – 31 экз.; 2+ – 12 экз.).

Полученные результаты

Численность популяции молоди лосося в р. Кереть в 2010 г. была низкая,

авторам удалось отловить всего 15 экз. У всей отловленной молоди был обнаружен *G. salaris* (табл. 1).

Изучение питания заражённой молоди атлантического лосося из р. Кереть показало, что сеголетки (0+) и пестрятки (1+ и старше), заражённые *G. salaris*, питаются очень слабо (табл. 2). У рыб в этот самый активный для питания и нагула месяц (август) в желудках кормовые объекты встречаются единично, в среднем 5–6 экз. Сам набор пищевых организмов представлен практически только тремя группами донных беспозвоночных (нимфы подёнок и веснянок, личинки

Таблица 3. Питание молоди атлантического лосося в беломорских реках Поной и Качковка (август 2008 г.)

Возрастные группы	р. Поной			р. Качковка		
	n	Общее число организмов, экз.	Общий индекс наполнения, ‰	n	Общее число организмов, экз.	Общий индекс наполнения, ‰
0+	25	13	323	17	13	129
1+	29	51	202	31	53	159
2+	8	91	195	12	69	76

ручейников). У пестряток (возрастные группы 1+ и 2+) отсутствуют воздушные и наземные насекомые. Интенсивность питания всех рыб крайне низкая – индексы наполнения в пределах 20–35‰; треть сеголеток вообще имели пустые желудки.

Активность питания не поражённых паразитом рыб из беломорских рек Качковка и Поной (табл. 3) соответствует рациону питания для сеголеток и пестряток атлантического лосося из рек Карелии и Кольского полуострова [Шустов, 1983; Shustov, 1990; Белякова, 2013]. Пищевой спектр представлен характерным для лососёвых рек бассейна Белого моря набором зообентоса (личинки и куколки хирономид и мошек, нимфы подёнок и веснянок, личинки ручейников), а также имаго и субимаго водных, воздушных и наземных насекомых, сносимых на поверхности и в толще воды. Численность кормовых организмов в желудках составляет десятки экземпляров, а общий индекс наполнения – в пределах от одной до трёх сотен процентицелей.

Обсуждение результатов

Наши исследования показали, что, по сравнению со здоровыми рыбами из беломорских лососёвых рек Поной и Качковка (Кольский п-ов), общий индекс наполнения желудков у молоди лосося р. Кереть снижается в среднем в 5–7 раз. Так же происходит уменьшение по числу организмов в пищевых комках у сеголеток, которое снижается в 2 раза,

а у старших возрастных групп – почти в 9 раз. Вне всяких сомнений, такое слабое питание сеголеток и пестряток атлантического лосося в р. Кереть в летний период вызвано заражением рыб инвазионным паразитом *G. salaris*. Рыбы, в силу заболеваемости и низкой физической кондиции, не могут совершать активные броски за пищей в толщу и к поверхности воды в пределах своей индивидуальной территории. В результате в питании рыб встречаются лишь единичные экземпляры крупных донных беспозвоночных, которые рыба находит только около своего постоянного местообитания. Ранее в р. Кереть имаго Diptera у незаражённых пестряток лосося составляли по весу до 99% пищевого комка [Костылев, Криулин, 1972].

Выводы

Таким образом, выполненное исследование свидетельствует о том, что молодь атлантического лосося, заражённая опасным инвазионным паразитом *G. salaris*, в период традиционно активного питания рыб практически перестаёт питаться, что сказывается на темпе линейного и весового роста и, как следствие, на выживаемости в зимний период.

Литература

Артамонова В.С., Махров А.А., Шульман Б.С., Хаймина О.В., Лайус Д.Л., Юрцева А.О., Широков В.А., Щуров И.Л. Реакция популяции Атлантического лосося (*Salmo salar* L.)

- реки Кереть на инвазию паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 1. С. 2–14.
- Барская Ю.Ю., Иешко Е.П., Лебедева Д.И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 168 с.
- Белякова Е.Н. Биологические особенности молоди лососёвых рыб в реках Карелии и Кольского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 21 с.
- Иешко Е.П., Шульман Б.С. Паразитофауна молоди сёмги некоторых рек Карельского побережья Белого моря // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 45–53.
- Иешко Е.П., Шульман Б.С., Щуров И.Л., Барская Ю.Ю. Многолетние изменения эпизоотии молоди лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (бассейн Белого моря), вызванной вселением *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2008. Т. 42. № 6. С. 486–496.
- Калюжин С.М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации // Петрозаводск: ПетроПресс, 2004. 264 с.
- Костылев Ю.В., Криулин Л.П. О сёмге р. Кереть // Матер. науч. конф. биологов Карелии, посвящённой 50-летию образования СССР. Петрозаводск, 1972. С. 266–267.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974. 254 с.
- Митенёв В.К., Карасёв А.Б. Паразиты лососёвых рыб Мурманской области // Мурманск, ПИНРО, 1995. 90 с.
- Шустов Ю.А. Экология молоди атлантического лосося // Карельский филиал АН СССР. Петрозаводск, 1983. 152 с.
- Bakke T.A., Cable J., Harris P.D. The Biology of Gyrodactylid Monogeneans: The «Russian-Doll Killers» // Advances in parasitology. 2007. V. 64. P. 161–376.
- Johnsen B.O., Jensen A.S. The Gyrodactylus story in Norway. Aquaculture. 1991. 98: 289–302
- Shustov Yu.A. A review of studies of habitat conditions and behaviour of young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the rivers of Karelia and the Kola Peninsula // Pol. Arch. Hydrobiol. 1990. V. 37, № 1–2, P. 29–42.

FEEDING PECULIARITIES IN ATLANTIC SALMON FRY (*SALMO SALAR* L.) INFECTED WITH INVASIVE PARASITE *GYRODACTYLUS SALARIS* IN RIVER KERET

© 2015 Tyrkin I.A.¹, Shustov Y.A.², Rasputina E.N.², Legun A.G.²

¹ Northern Fisheries Research Institute, Petrozavodsk State University,
Petrozavodsk 185031, igor7895@yandex.ru

² Petrozavodsk State University, Petrozavodsk 185910,
shustov@petsu.ru, belyakovalena@yandex.ru, osdel@rambler.ru

Young Atlantic salmon inhabiting the Keret River (the White Sea basin) and infected with invasive monogeneans – *Gyrodactylus salaris* – shows very low feeding intensity because of physical weakness in summer. Only a few individuals of benthic invertebrates – caddis fly larvae, nymphs, stoneflies and mayflies, and molluscs are found in the stomachs of infected patients and fingerling salmon. Compared with healthy fish from the White Sea salmon rivers Ponoy and Kachkovka (Kola Peninsula), the overall index of stomach filling in the young salmon of the Keret River is reduced by an average of 5–7 times. Approximately one third of invasive fingerlings have empty stomachs that almost is never observed in the nutrition of wild juvenile Atlantic salmon in the summer feeding period in the rivers of Karelia and Kola Peninsula.

Key words: Atlantic salmon, invasion, feeding, alien species.

СОВРЕМЕННЫЙ СОСТАВ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ВОЗМОЖНОСТИ ПРОНИКНОВЕНИЯ НОВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ В ЭКОСИСТЕМУ ВОДОЁМА

© 2015 Шакирова Ф.М., Северов Ю.А.¹, Латыпова В.З.²

¹ Федеральное Агентство по рыболовству, Татарское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», г. Казань, Россия

² Казанский (Приволжский) федеральный университет, 420008, г. Казань, ул. Кремлёвская, д.18
gosniorh@gmail.com; objekt_sveta@mail.ru

Поступила в редакцию 19.09.2013

Приводятся сведения по составу чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища, годы обнаружения и векторы их вселения в водоём. Анализируются возможности проникновения новых представителей в экосистему водохранилища.

Ключевые слова: Куйбышевское водохранилище, чужеродные виды, векторы вселения, натурализация.

Введение

Проблема чужеродных видов стала актуальной со второй половины двадцатого столетия. Активная хозяйственная деятельность человека, приводящая к деформации природных экосистем, строительство каналов и водохранилищ, искусственная интродукция, садковое выращивание, активизация судоходства, глобальные климатические изменения способствовали в большинстве случаев расширению естественного ареала видов. Известно, что как саморасселение, так и интродукция чужеродного вида в районы, где он прежде не встречался, нередко приводят к перестройкам в экосистеме водоёма. При этом могут наблюдаться выпадение видов из состава фауны, появление новых видов и форм с высокой экологической пластичностью, что ведёт к локальному и региональному изменению их биоразнообразия. Наиболее ярко эти процессы наблюдаются в районах с развитым сельским хозяйством и промышленностью [Решетников и др.,

1982; Решетников, 1994; Дгебуадзе, 2003; Слынько и др., 2010; Решетников, Попова, 2011; Слынько, Кияшко, 2012; Слынько и др., 2013; Слынько, Терещенко, 2014].

Не обошла эта проблема и Куйбышевское водохранилище, являющееся водоёмом многоцелевого назначения. Созданное в 1955–1957 гг. в результате зарегулирования центральной части речного стока Волги в густонаселённом районе Среднего Поволжья, водохранилище испытывает мощное воздействие антропогенного фактора. Поскольку это одно из старейших водохранилищ в волжском каскаде, есть основание полагать, что здесь раньше начали наблюдаться те процессы, которые в дальнейшем могут отмечаться в выше и ниже расположенных водохранилищах.

Куйбышевское водохранилище прошло ряд последовательных этапов формирования искусственно созданных водоёмов. Это коренным образом изменило его гидрологический и термический режим и гидробиологические показатели. В

водохранилище возникли значительно отличающиеся от доводохранилищного периода условия для жизни гидробионтов, что определило их видовой состав, структуру, уровень воспроизводства, численность и распределение по акватории [Поддубный, 1959; 1983; Лукин, 1961; Кузнецов, 1978, 2005; Шакирова, 2007; Шакирова и др., 2011].

На Средней Волге, на участке современного Куйбышевского водохранилища, до зарегулирования стока встречался 51 вид рыб. В первые годы после перекрытия Волги из состава ихтиофауны водохранилища выпали такие проходные виды, как каспийская минога *Caspiomyzon wagneri*, севрюга *Acipenser stellatus*, шип *A. nudiventris*, каспийско-черноморский пузанок *Alosa caspia*, кесслеровская *A. kessleri* и волжская *A. volgensis* сельди, белорыбица *Stenodus leucichthys leucichthys*, каспийская кумжа *Salmo trutta*, шемая *Chalcalburnus chalcoides* и другие рыбы. Постоянными обитателями реки в этот период являлись 36 видов, среди которых наиболее многочисленными были лещ *Abramis brama*, щука *Esox lucius*, синец *A. ballerus*, плотва *Rutilus rutilus*, язь *Leuciscus idus*, окунь *Perca fluviatilis*, уклейка *Alburnus alburnus*. Среди ценных видов встречалась стерлядь *Acipenser ruthenus*, в промысловых количествах отмечался судак *Sander lucioperca*. Малочисленным было промысловое стадо сазана *Cyprinus carpio*. [Поддубный, 1959; 1983; Лукин, 1961; Шаронов, 1971; Цыплаков, 1974; Кузнецов, 1978, 2005].

Однако за более чем 55-летний период существования водохранилища состав его ихтиофауны значительно изменился и пополнился видами, вселёнными путём акклиматизационных и рыбоводных работ, проводимых на водоёме, случайного завоза (попутная акклиматизация), а также за счёт проникновения и расселения чужеродных видов, как с севера, так и с юга, продолжающегося и сегодня

[Лукин, 1961; Шаронов, 1970, 1972; Лукин и др., 1971; Цыплаков, 1974; и др.]. По материалам наших исследований, в Куйбышевском водохранилище в настоящее время встречаются 59 видов рыб, относящихся к 13 отрядам, 19 семействам и 47 родам [Шакирова, Северов, 2014; Шакирова, Таиров, 2014].

Целью данной работы является исследование современного состава чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и анализ возможности проникновения новых представителей ихтиофауны в экосистему водохранилища, проведённый на основании собственных материалов и данных литературных источников.

Материал и методы

Материалом для статьи послужили данные регистрации авторами чужеродных видов в ходе проведения ежегодных (2004–2014 гг.) исследований на Куйбышевском водохранилище в весенне-летний период на контрольно-наблюдательных пунктах (КНП) Татарского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ», расположенных в Ульяновском и Волжско-Камском плёсах, в осенний и зимний периоды 2008–2009 гг. с НИС «Академик Берг», в ноябре – декабре 2008 г. с судна-тральщика в районе с. Куйбышевский Затон – г. Тетюши, а также данные литературных источников [Гавлена, 1970, 1973; Лукин и др., 1971; Цыплаков, 1974; Кузнецов, 1978, 2005; Евланов и др., 1998, 2004; Слынько и др., 2000; Михеев и др., 2004; Шакирова, 2007; Семёнов, 2010, 2012; Шакирова и др., 2011; Шакирова, Северов, 2014; и др.]. Лов осуществляли с помощью ставных сетей ячеей 18–120 мм, мальковой волокуши длиной 6 м, ячеей 5 мм и 18-метровым донным тралом конструкции ГосНИОРХ ячеей 45 мм в крыльях, 40 мм в кутке (вертикальное раскрытие при тралении 4 м, горизонтальное – 10 м). При скорости движения судна 5 км/час и времени траления 1 час, площадь

облова составляет 5 га. Сбор и обработка материала проводились согласно общепринятым методическим руководствам [Правдин, 1966; Пахоруков, 1980; Коблицкая, 1981; и т.д.].

Видовую принадлежность рыб устанавливали по определителям [Берг, 1948, 1949; Коблицкая, 1981], с учётом новых таксономических ревизий и сводок [Аннотированный каталог..., 1998; Атлас..., 2003; Рыбы в заповедниках..., 2010].

Результаты и обсуждение

На Средней Волге, в районе будущего Куйбышевского водохранилища, встречался 51 вид рыб [Берг, 1948, 1949; Кузнецов, 1978]. Гидростроительство на Волге и перекрытие её плотинами Жигулёвской ГЭС изменило условия обитания рыб и сказалось на численности проходных и лимнофильных видов, существенно изменив их состав в водохранилище [Кузнецов, 2005; Шакирова, Северов, 2014; Шакирова, Таиров, 2014; и др.]. Таким образом, сегодня в составе ихтиофауны Куйбышевского водохранилища отмечается 59 видов рыб, в числе которых 18 видов – вселенцы, составляющие 30.5% всей ихтиофауны водохранилища. Видовой состав вселенцев, появившихся здесь в разные годы и различным путём, насчитывает 24 вида, но некоторые из них сегодня уже не встречаются в водоёме (малоротый буффало *Ictiobus bubalus*, большеротый *I. cyprinellus* и чёрный буффало *I. niger*, баунтовский *Coregonus lavaretus baunti* и чудской сиги *C. l. maraenoides*), и информация по ним отсутствует, но мы их упоминаем (табл.) и приводим имеющиеся по ним данные. На наш взгляд, целесообразно также упомянуть виды, которые в последние годы изредка и единично обнаруживаются в Куйбышевском водохранилище, несмотря на то, что в силу своей биологии и экологии они не могут выжить в естественных условиях

водоёма. Это пинагор *Cyclopterus lumpus* Linnaeus, 1758, гуппи *Lebistes reticulate* (Peters, 1859), пиранья *Serrasalmus sp.* [Семёнов, 2011].

В проникновении и распространении чужеродных видов в Волгу, в том числе Куйбышевское водохранилище, исследователями [Евланов и др., 1998; Коренева, 2003, 2005; Богуцкая и др., 2004; Шакирова, Салахутдинов, 2006] выделяются 2 периода. Это 1960-е гг., совпадающие с активным гидростроительством в бассейне реки и сооружением каналов и водохранилищ, завершённых Чебоксарским (1981 г.), и 1980-е гг., связанные с повышением уровня Каспийского моря, которое началось в 1978 г. и продолжалось до 1995 г., увеличив его на 2.4 м после критически низкого уровня, наблюдавшегося в 1975–1977 гг., [Научные основы..., 1998; Косарев, Тужилкин, 2000; Сапожников, 2000 и др.].

Последующий углублённый анализ инвазий чужеродных видов рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспия установил ускорение этого процесса за последние 50 лет, подтверждаемое количеством новых видов и скоростью их натурализации в водоёмах. В свою очередь, ускоренный характер темпов инвазий исследователи объясняют не только масштабным гидростроительством, но и глобальными климатическими изменениями, в частности глобальным потеплением [Слынько и др., 2010; Слынько, Кияшко, 2012].

Таким образом, увеличение состава чужеродных видов, отмечаемое в Куйбышевском водохранилище, происходило как в результате самопроизвольного проникновения вселенцев по искусственно созданному воднотранспортному пути с севера и с юга (рис. 1), так и вследствие акклиматизационных и рыбоводных мероприятий по вселению ценных в промысловом отношении рыб, включающих белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, белого

Таблица. Видовой состав вселенцев Куйбышевского водохранилища

Виды-вселенцы	Год обнаружения	Вектор вселения	Состояние вида
<i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758) – речной угорь	1966	С	редкий
<i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840) – черноморско-каспийская тюлька	1964	С	многочисленный
<i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1846) – пёстрый толстолобик	1971	В	редкий
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844) – белый толстолобик	1958	В	редкий
<i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844) – белый амур	1958	В	редкий
<i>Ictiobus bubalus</i> (Rafinesque, 1818) – малоротый буффало	1971	С	в настоящее время информация отсутствует
<i>I. cyprinellus</i> (Valenciennes, 1844) – большеротый буффало	1971	С	в настоящее время информация отсутствует
<i>I. niger</i> (Rafinesque, 1820) – чёрный буффало	1971	С	в настоящее время информация отсутствует
<i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758) – европейская корюшка	1956–1957	С	редкий
<i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка	1964	С	редкий
<i>Coregonus lavaretus baunti</i> (Muchomedijarov, 1948) – баунтовский сиг	1964	В	в настоящее время информация отсутствует
<i>C. l. maraenoides</i> (Poljakow, 1874) – чудской сиг	1964	В	в настоящее время информация отсутствует
<i>C. peled</i> (Gmelin, 1789) – пелядь	1965	В	редкий
<i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792) – радужная форель, микижа	1976	С	единичен
<i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758) – девятииглая колюшка	2002	С	редкий
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758 – трёхиглая колюшка	2010	С	единичен
<i>Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald 1831 – пухлощёкая игла-рыба	1962	С	средний по численности
<i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – головешка-ротан	1981	С	средний по численности
<i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874) – звёздчатая пуголовка	1970	С	средний по численности
<i>Neogobius gorlap</i> Pjin, 1949 – каспийский бычок-головач	1968	С	малочисленный

<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814) бычок-кругляк, черноротый бычок	1968	С	средний по численности
<i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814) – бычок-песочник	2003	С	малочисленный
<i>Proterorhinus semilunaris</i> (Pallas, 1814) – трубконосый бычок (луноподобный)	2002	С	малочисленный

Примечание: С – аутовселенцы (виды саморасселившиеся); В – виды целенаправленно вселённые.



Рис. 1. Картограмма каскада Волжско-Камских водохранилищ и направления проникновения чужеродных видов рыб в Куйбышевское водохранилище (красными стрелками отмечено проникновение южных вселенцев, зелёными – северных).

амура *Stenopharyngodon idella* (1958 г) и пелядь *Coregonus peled* (1965), проводимых в водоёме в первые годы его существования. Определённую роль в изменении состава рыбного населения водохранилища сыграло садковое выращивание рыб (малоротый буффало *Ictiobus bubalus*, большеротый *I. cyprinellus* и чёрный буффало *I. Niger* (1971), позже выращивание радужной форели *Parasalmo mykiss* (1976). В 1964 г. в водохранилище подращивали баунтовского *Coregonus lavaretus baunti* и чудского *C. l. maraenoides* сигов, а в 1971 г. стали вселять пёстрого

толстолобика *Aristichthys nobilis*. Обогащение водохранилища кормовыми объектами – мизидами (*Paramysis intermedia*, *P. lacustris*, *P. ullskyi*, *P. baeri*, моллюск сердцевидка *Monodacna (Hypanis) colorata*), завезёнными из дельты Дона и Цимлянского водохранилища также, по-видимому, способствовало попутной акклиматизации бычка-кругляка и пухлощёкой иглы-рыбы [Шаронов, 1972; Цыплаков, 1974].

Первым зарегистрированным вселенцем Куйбышевского водохранилища является северный вселенец –

европейская корюшка *Osmerus eperlanus*, обнаруженная в водоёме в 1956–1957 гг. [Поддубный, 1959; и др.]. В водохранилище корюшка проникла из оз. Белое через Рыбинское и Горьковское водохранилища и уже в 1959 г. распространилась по всей правобережной русловой его части. В 1967 г., после строительства Воткинской ГЭС, она прошла на восток и была обнаружена на левобережной пойме Тетюшского плёса у г. Булгары. Несмотря на то, что в водохранилище корюшка нашла хорошие кормовые условия, что способствовало её высокому темпу роста по сравнению с исходной формой [Цыплаков, 1974], а в 1962 г. в водоёме появилась её молодь, и сам вид стал постоянным компонентом ихтиофауны, в настоящее время это редко встречающийся вид, численность которого невелика из-за неблагоприятного температурного и уровня режима, отрицательно сказывающихся на инкубации отложенной икры [Цыплаков, 1974; Кузнецов, 2005]. Следует отметить, что корюшка в Куйбышевском водохранилище никогда не была многочисленной. Если учесть, что весь процесс инвазии подразделяется на ряд последовательных фаз [Карпевич, 1975; Слынько, Кияшко, 2012; и др.], то I фаза (проникновение) была вполне успешной, а остальные – II (размножение), III (освоение и рост численности) и IV (стабилизация в режиме флуктуаций) – не столь благополучны. Поэтому сегодня информацию о поимке корюшки в Куйбышевском водохранилище можно изредка и отрывочно встретить в литературе [Михеев и др., 2004; Кузнецов, 2005; и др.].

Ряпушка *Coregonus albula*, впервые обнаруженная в Куйбышевском водохранилище в августе 1964 г., проникла в водоём тем же путём, что и корюшка. Распространена по всему водоёму, но встречается так же редко и единично, как и корюшка. Обнаружение в водохранилище личинок ряпушки

подтверждает её натурализацию здесь [Щукин, 1972]. Однако, как и корюшка, ряпушка ни в одном водохранилище Волги не смогла образовать большую по численности популяцию [Цыплаков, 1974], хотя по информации некоторых исследователей [Назаренко, 2001], чаще она встречается в Черемшанском заливе.

Черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* впервые обнаружена в Сусканском заливе Куйбышевского водохранилища в 1964 г. Это южный вселенец, нашедший благоприятные условия обитания в данном водоёме и успешно размножающийся в нём. В 1966 г. были обнаружены личинки в Ульяновском плёсе, а в 1967 – в Волжско-Камском. Для тюльки характерны значительные перемещения по водоёму. В отдельные периоды она образует плотные скопления на мелководьях [Цыплаков, 1972, 1974]. Проникновение её в водохранилище и активное освоение его акватории объясняется высокой экологической пластичностью, эффективным воспроизводством (пелагофил), независимым от уровня режима, достаточной кормовой базой (зоопланктон) и слабым прессом хищников. Численность тюльки в водохранилище быстро возросла, и уже в 1970-х гг. она стала многочисленным видом не только в Куйбышевском водохранилище, но и по всей Средней Волге [Яковлев и др., 2001]. Наибольшие скопления рыб наблюдаются в заливах. Наши исследования в Куйбышевском водохранилище в настоящее время выявили преобладание её в составе молоди рыб (рис. 2).

Высокая численность тюльки (17%) в уловах мальковой волокушей и ихтиопланктонной сетью (ИКС-80) в летний период свидетельствует об успешном её нересте сегодня. Этому способствует также и высокая численность её нерестового стада в водохранилище. Согласно расчётным данным, численность сеголеток тюльки

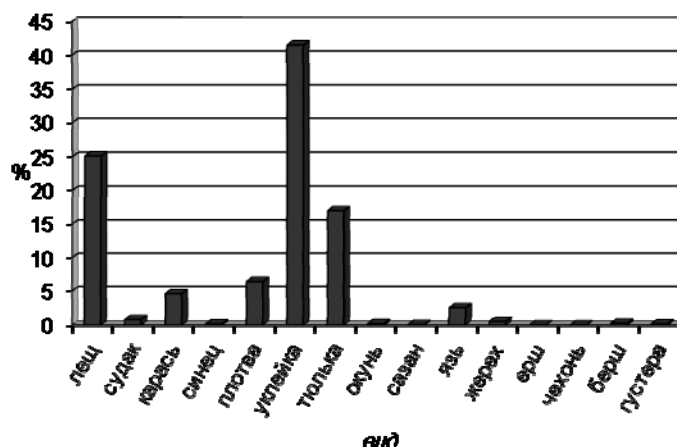


Рис. 2. Видовой состав уловов сеголеток туюльки в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища в летний период 2013 г.

в 2013 г. составила 7.2 млн экз. или 600 экз./га, тогда как в 2012 г. эти показатели были значительно выше и достигали 286.5 млн экз. и 2387 экз./га [Пахоруков, 1980; Методики..., 2011]. Как видно из представленных материалов, у большинства видов рыб с коротким жизненным циклом, в том числе и туюльки, наблюдаются значительные флуктуации численности по годам. В Куйбышевском водохранилище она чаще живёт до двух лет, к трём годам, в основном, погибает. При этом отмечено, что с проникновением вселенца в бассейн Волги не произошло полного вытеснения аборигенов даже частично сходных по экологии (*Pelecus cultratus*, *Abramis ballerus*, *Alburnus alburnus*). Напротив, наблюдается существенное улучшение кормовой базы большинства хищных видов рыб (судак), при повышении их биологических показателей (численность, темп роста, упитанность и др.) [Кияшко, 2004; Шакирова и др., 2011]. Это согласуется с утверждением [Слынько, Кияшко, 2012], что черноморско-каспийская туюлька оказалась эффективным вселенцем бассейна Волги и, успешно пройдя все фазы натурализации, освоила все водохранилища Волго-Камского каскада.

Пухлощёкая игла-рыба *Syngnathus nigrolineatus* в Куйбышевском водохранилище впервые обнаружена в 1962 г. Вначале, по сообщениям

рыбаков о вылове рыбы в 1939–1940 гг. в заливах и старицах в районе речного порта г. Ульяновска, предполагалось, что в водохранилище вселился каспийский подвид из низовьев Волги [Абрамов и др., 2002]. Затем была информация, что она случайно попала в водоем при акклиматизации мизид из Цимлянского водохранилища [Шаронов, 1972; Цыплаков, 1974]. Более поздние углублённые исследования морфологических признаков, проведённых у аборигенных популяций (Чёрное и Каспийское моря, р. Дон и Днепровский лиман) и новообразующихся в водоёмах бассейна Волги (Волгоградское и Куйбышевское водохранилища), не выявили явных отличительных признаков для определения принадлежности иглы-рыбы к одному из подвидов, несмотря на то, что были обнаружены значительные перекрытия значений признаков у рыб из разных выборок [Кирюхина, 2013а]. И лишь по данным, полученным в результате анализа последовательностей фрагмента гена цитохрома b мтДНК, было подтверждено, что популяции иглы-рыбы Каспийского и Чёрного морей представляют генетически обособленные группы, а популяции волжских водохранилищ генетически близки к популяциям бассейна Чёрного моря и происходят от них [Кирюхина, 2013б]. Сегодня это обычный в Куйбышевском водохранилище вид,



Рис. 3. Речной угорь, обнаруженный на берегу Волжского плёса Куйбышевского водохранилища в июне 2014 г. (фото А.М. Горшкова).

продолжающий увеличивать свою численность, как и другие короткоцикловые вселенцы. Держится в зарослях на мелководьях, нередко вылавливается в открытых частях водоёма. Питается мелкими планктонными ракообразными, водорослями и детритом. Характеризуется порционным (до 3 порций) икрометанием. Плодовитость вида в Куйбышевском водохранилище выше, чем в нативных водоёмах, и достигает 108 икринок. Рыбы растут быстро, и к концу лета молодь достигает длины 10 см. Максимальный возраст вылавливаемых рыб – 6 лет.

Речной угорь *Anguilla anguilla* в Куйбышевском водохранилище впервые обнаружен в 1966 г. [Шаронов, 1970]. В бассейн Волги заходит из Балтийского моря по каналам, и движется вниз по реке, вплоть до дельты Волги. Хотя единичные случаи его проникновения в бассейн Каспийского моря отмечали и раньше, до строительства каналов и водохранилищ [Кесслер, 1877]. Сегодня мы можем лишь предполагать, каковы возможные пути преодоления рыбами преград при движении к Каспию. Безводные участки, по-видимому, он переползает по влажной траве

[Сабанеев, 1982]. Более активному прохождению этих рыб в Каспийское море способствовало открытие Волго-Балтийского пути и зарыбление внутренних водоёмов, в том числе Волги и оз. Селигер в 1960–1967 гг. 4.6 млн личинок угря, доставленных из Франции и Англии. В настоящее время угорь вылавливается как в Куйбышевском водохранилище (по 2–3 экз. ежегодно), так и в Каспийском море [Аннотир. каталог..., 1998; Шакирова, Суханова, 1993; Шакирова и др., 2011]. По литературным данным и коллекционным материалам Татарского отделения, размеры особей, вылавливаемых в Куйбышевском водохранилище, варьируют в основном от 35 до 60 см. Однако в июне 2014 г. на берегу Волжского плёса Куйбышевского водохранилища сотрудниками отделения (М.А. Горшков, А.Э. Калайда) зафиксирован погибший угорь длиной 120 см (рис. 3). Различают две формы угрей – остроголовую и широкоголовую. Остроголовая форма питается бентосными организмами, глубоко зарывшимися в грунт, а широкоголовая – хищничает [Zaytsev et al., 2001; Рыбы в заповедниках..., 2010].

Головешка-ротан *Perccottus glenii* впервые обнаружен в Куйбышевском водохранилище в 1981 г. [Шамов, 1983]. Дальневосточный вселенец, проникший во многие водоёмы России и Средней Азии предположительно в результате неосторожных действий аквариумистов [Соколов, Цепкин, 2000; Рыбы в заповедниках..., 2010; и др.]. В настоящее время он интенсивно расселяется по водоёмам Восточной Европы и Сибири [Решетников, 2009]. Проникновение ротана в малые изолированные водоёмы Европейской части приводит к существенному угнетению популяций нативных гидробионтов: некоторых видов макробеспозвоночных, рыб и амфибий [Соколов и др., 2011].

Сегодня ротан – обычный, широко распространённый, с возрастающей численностью вид, предпочитающий неглубокие заливы, способный выжить в экстремальных условиях (пересыхающие летом и промерзающие зимой водоёмы), прожорливый хищник, питающийся любой доступной пищей, в том числе и своей молодью. Раннее созревание (в возрасте 2 лет) и охрана самцом кладки и ранней молоди способствовали быстрому наращиванию численности и широкому освоению ротаном разных водоёмов. В водоёмах Среднего Поволжья это обычный, но нежелательный вид с возрастающей численностью: он не только конкурирует в питании с ценными в хозяйственном отношении видами рыб, но и потребляет их икру и молодь. Размеры рыб, выловленных нами в Старомайском заливе Куйбышевского водохранилища мальковой волокушей, в возрасте 4 лет колебались от 13.5 до 15.6 см, плодовитость – от 2221 до 3342 икринок, тогда как, по литературным данным, в Амуре у идентичных рыб и размеры, и плодовитость были значительно ниже [Никольский, 1956]. Таким образом, в Куйбышевском водохранилище, в водоёме с достаточно высокой кормовой базой для ротана, плодовитость этого вида в 2–3 раза

выше, чем на родине, что подтверждает высокую его пластичность и приспособляемость к новым условиям обитания.

Гидростроительство на Волге и завершение строительства каскада водохранилищ ускорило проникновение в бассейн реки значительного числа южных форм, в частности, бычков. Распространение представителей семейства Gobiidae происходило настолько быстро, что уже в конце 1980-х гг. в бассейне Волги и Дона оно приобрело характер массовой экспансии [Слынько и др., 2010; Галанин, 2012]. По информации исследователей [Джуд, 2003; Биол. инвазии..., 2004; Слынько и др., 2010], идеальным объектом изучения не только региональных, но и межконтинентальных инвазий являются бычки, и в особенности бычок-кругляк и трубконосый бычок, попавшие даже в Великие озёра в 1990-х гг. Кругляк натурализовался и весьма широко расселился, тогда как область распространения цуцика была сравнительно ограничена. До проведения специальных генетических исследований традиционно считалось, что бычки в Северную Америку проникли с балластными водами из Чёрного или Каспийского морей и Гданьского залива Балтийского моря. Лишь генетические исследования подтвердили вселение бычка-кругляка в Великие озёра и Балтийское море из Чёрного, причём интродукция его была многократной. А в североамериканских водоёмах кругляк расселился уже самостоятельно, и успех его инвазии объясняется тем, что он нерестится в течение продолжительного периода, охраняет своё гнездо и агрессивен [Джуд, 2003].

Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* в Куйбышевском водохранилище впервые обнаружен в 1968 г., однако есть сведения о нахождении его в Волге и притоках задолго до создания каскада водохранилищ [Гавлена, 1970; Евланов и др., 1998; Абрамов и др., 2002]. По

мнению одних авторов, предполагается постепенное и последовательное проникновение его в водохранилища Волжско-Камского каскада из водоёмов Понто-Каспия, по мнению других – бычок-кругляк в Куйбышевском водохранилище имеет азово-черноморское происхождение, и попал в водоём в период акклиматизации мизид, завезённых из дельты Дона и Цимлянского водохранилища [Цыплаков, 1974; Шакирова, 2007]. Бычок успешно натурализовался и стал массовым вылавливаемым видом в водохранилище. В летний период 2012–2013 гг. в Ундорском плёсе количество бычков в уловах ставными сетями ячеей 36 мм колебалось от 18.8 до 22.5%, в среднем составляя 20.6%. Размеры рыб колебались от 5.0 до 8.0 см, масса от 2.6 до 12.9 г. Отмечено, что с увеличением массы тела самок в 2.1 раза от 6.110 г до 12.910 г плодовитость их повышается в 2.7 раз. Нерестилища кругляка в водохранилище расположены в заливах с глубинами до 2–3 м, на галечных грунтах.

Сегодня бычка-кругляка можно считать ярким примером успешной инвазии в бассейне Волги. Несмотря на то, что ему понадобилось несколько десятилетий от первого обнаружения в водохранилище до натурализации в верховьях Волжского плёса, где он стал самым массовым вылавливаемым видом, в ряде случаев достигающим до 100% по встречаемости. Широкое его распространение и значительная численность в водохранилище подтверждается и тем фактом, что он стал доминирующим и наиболее часто встречающимся объектом в питании налима. Содержание бычка-кругляка в пище налима составляло 67.7% по встречаемости и 43.8% по численности, а число их в пищевом коме колебалось от 3 до 6 экземпляров, составляя в среднем 5.1 экземпляра.

Неоднородность условий в Куйбышевском водохранилище обуславливает характер расселения бычков, протекающего с юга на север.

Нижние плёсы выступают как стартовый участок, с которого сначала осваиваются центральные и Волжский плёс (трубконосый бычок, кругляк и головач), и лишь впоследствии – Камский (кругляк) [Галанин, 2012].

Звёздчатая пуголовка *Benthophilus stellatus* впервые обнаружена в Куйбышевском водохранилище в 1970 г. Пути проникновения её в водохранилище мало изучены. Возможно, в Волжские водохранилища вселена с кормовыми беспозвоночными, завозимыми на Среднюю Волгу как из низовьев, так и из Дона. Но нельзя исключать и саморасселение рыб из Каспийского моря и проникновение их с балластными водами. Наши исследования в Камском плёсе в весенний период 2013 г. подтвердили успешную натурализацию бычка в водохранилище, где за одно притонение ихтиопланктонной сетью (125×60 см) в течение 7 мин было выловлено 19 экз. разноразмерных рыб. Размеры бычков колебались от 15.5 до 49.0 мм, масса от 26 до 447 мг.

Широкое распространение бычков по каскаду Волжско-Камских водохранилищ подтверждается проникновением их в Нижнекамское водохранилище. В июне 2012 г. в Приплотинном плёсе Нижнекамского водохранилища в районе водозабора «Белоус» нами впервые была обнаружена пуголовка. В уловах она составляла 10.8% от всей численности выловленных рыб. Обнаружение пуголовки в Нижнекамском водохранилище не означает, что она появилась здесь лишь в 2012 г. Из-за своих небольших размеров (у отловленных бычков – от 2.8 до 3.0 см) и незаметной окраски (желтовато-бурая) их трудно было выявить в водоёме. Поэтому вполне вероятно, что бычки значительно раньше проникли в водохранилище с балластными водами или через шлюзовые каналы. Однако анализ последовательности проникновения и расселения бычков, скорость их натурализации

подтверждают то обстоятельство, что гидростроительство и глобальные климатические изменения служат основными регуляторами распространения и динамики численности вселенцев [Слынько, Кияшко, 2012].

Бычок-песочник *Neogobius fluviatilis* впервые обнаружен в Куйбышевском водохранилище в 2003 г. В последние десятилетия отмечается проникновение его из низовий Волги в водохранилища Волжско-Камского каскада, но информация по вселенцу сегодня отрывочна и недостаточна из-за его малочисленности.

Каспийский бычок-головач *Neogobius gorlap* впервые обнаружен в нижних плёсах Куйбышевского водохранилища (Ульяновский плёс) осенью 2003 г., а в верховьях (Волжский плёс) осенью 2007 г. [Алеев, Семёнов, 2003; Галанин, 2012]. Небольшое число особей в уловах и отсутствие молоди в верхних плёсах указывает на то, что процесс натурализации головача на этом участке водохранилища продолжается [Галанин, 2012]. Однако следует отметить, что скорость натурализации головача оказалась существенно выше, чем кругляка и других, успешно встроившихся в экосистему Куйбышевского водохранилища вселенцев. В местах обнаружения бычка численность его в уловах составляет 8%, а размеры вылавливаемых рыб колеблются от 13 до 15 см, масса – от 38 до 41 г [Алеев, Семёнов, 2003].

Трубноносый бычок (луноподобный) *Proterorhinus semilunaris* впервые зарегистрирован в Куйбышевском водохранилище в 2002 г., хотя в Волгоградском был обнаружен в 1981 г., где численность его в последующие годы увеличивалась, и к 2003 г. в контрольных уловах доля его достигла 2% [Шашуловский, Ермолин, 2005]. В Саратовском водохранилище бычок впервые зарегистрирован в 1982 г. [Ермолин, 2005] и лишь через 20 лет был встречен в Куйбышевском водохранилище. По-видимому,

небольшой по размерам и малозаметный вид при малой численности не был обнаружен в водохранилище. Однако в оросительной системе п. Луначарск Куйбышевского водохранилища в 2002–2004 гг. выявлено обитание бычка в массовом количестве. Проникновение бычка в водохранилища Волжско-Камского каскада стало результатом зарегулирования стока и образования единого воднотранспортного пути, что подтверждается поэтапным его обнаружением в водохранилищах каскада [Слынько и др., 2013]. Внешне он хорошо отличается от других видов бычков наличием передних носовых отверстий вытянутых в усикообразные трубочки. Этот признак у сеголеток проявляется достаточно рано. Показательно наличие при основании хвостового плавника треугольного чёрного пятна, окаймлённого двумя белыми пятнами, являющегося определяющим видовым признаком. Характеризуется бычок локальным распределением и является одним из самых короткоцикловых видов семейства бычковых. В Волжско-Свияжской пойме бычок встречен на 40% станций, относительная численность его не превышала 3 экз. на промусилие мальковой (12 м длиной, ячей 5 мм в крыльях) или газовой (3 м, газ № 10) волокуши [Галанин, Шакирова, 2006, Галанин, 2012]. В Ульяновском плёсе в 2005 г. в уловах мальковой волокушей численность бычка не превышала 1 экз. на промусилие мальковой волокуши. Тогда как, по данным некоторых исследователей [Семёнов, 2011], в ряде заливов Куйбышевского водохранилища трубноносый бычок составляет 4.6–9.9% по встречаемости и является доминантным видом среди бычков. В заливах и затонах держится в зарослях макрофитов, в открытой части водохранилища прячется совместно с пухлощёкой рыбой-иглой под затопленными камнями, строительным мусором и в комках старых запутанных

сетей, где становится малодоступным для хищников. Возраст исследованных нами рыб в водохранилище не превышал 1+.

Неоднородность условий Куйбышевского водохранилища обуславливает характер и скорость расселения бычков. По результатам наших исследований, вплоть до середины 2014 г. отсутствие трубконосого бычка в Камском плёсе подтверждает значение не только гидростроительства при расселении понтокаспийских вселенцев, но и температурного фактора [Слынько и др., 2010].

На основании проведённых исследований сегодня выявлено, что трубконосый бычок *P. semilunaris*, населяющий бассейн Каспия и пресноводные водоёмы черноморского бассейна, сформировался в бассейне Каспия и широко распространился в северном и западном направлениях, причём на запад он пошёл значительно раньше. Расселение трубконосого бычка из региона нынешнего бассейна Каспийского моря подтверждается характером филогенетического древа и медианной сети гаплотипов. А расселение бычка по водохранилищам Волги могло уже осуществляться из дельтовых популяций Волги или непосредственно из Каспийского моря [Слынько, Терещенко, 2014].

Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* обнаружена в Куйбышевском водохранилище в августе 2002 г. Редка в водохранилище, но обычна в реках Маза, Тайдаков и других, впадающих в Приплотинный плёс водохранилища [Евланов и др., 1998; Абрамов и др., 2002]. Пути проникновения девятииглой колюшки в бассейн Волги неясны, однако за короткий период она освоила значительную часть его водоёмов, а зарегулирование Волги и создание каскада водохранилищ на всём протяжении способствовали образованию единого воднотранспортного пути, что послужило причиной ареальной экспансии вида [Слынько и др., 2000].

Трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* впервые обнаружена рыбаками промысловиками в Ундорском плёсе Куйбышевского водохранилища в 2010 г. Размеры рыб (самки и самцы) колебались от 40.0 до 49.2 мм, масса от 0.8 до 1.7 г. Трёхиглая колюшка в Куйбышевское водохранилище проникла, по-видимому, из верхневолжских водохранилищ, куда попала из Онежского озера по Волго-Балтийскому водному пути [Семёнов, 2012]. По нашему мнению, колюшка в Куйбышевское водохранилище могла проникнуть значительно раньше, но из-за малочисленности не была обнаружена в водоёме. Хотя уже в 1981 г. в единичных экземплярах она отмечалась в Красноводском заливе Каспийского моря на водозаборном сооружении Красноводской ТЭЦ-2. Найдя в Каспийском море благоприятные условия, колюшка за короткий период (1987 г.) нарастила свою численность, и в отдельные дни в районе водозабора её вылавливали до 500 шт./день. Размеры вылавливаемых рыб колебались от 4.5 до 6.1 см, масса в среднем достигала 2.43 г [Бердыев, 1992; Шакирова, Суханова, 1993].

Одним из представителей целенаправленной акклиматизации в Куйбышевском водохранилище является пелядь, выращивание которой начато Татарским отделением ГосНИОРХ в 1965 г. в отчленённых Карташихинских заливах Волжского плёса, с последующим выпуском её в водохранилище [Щукин, 1972]. С 1969 по 1971 г. в Волжский, Камский плёсы и Черемшанский залив с целью подращивания выпустили около 5 млн сеголеток пеляди. В настоящее время в уловах отмечаются единичные экземпляры рыб. В водохранилище пелядь растёт хорошо, однако численность её можно поддерживать лишь за счёт искусственного выпуска, так как большая зимняя сработка уровня воды в водоёме отрицательно сказывается на естественном

воспроизводстве и инкубации икры [Цыплаков, 1974].

В мае 1964 г. из экспериментальной базы «Ропша» в изолированный мелководный залив Куйбышевского водохранилища для подращивания было посажено 175 тыс. личинок баунтовского сига [Карпевич, Локшина, 1967]. Исследования показали, что к осеннему периоду из них выжило около 80 тыс. сеголеток или 50% посаженных личинок, достигших к началу ноября средней массы 8 г [Лукин и др., 1968]. В этот же период в Куйбышевском водохранилище пытались акклиматизировать и чудского сига, но положительных результатов эти работы не дали [Карпевич, Локшина, 1967]. В настоящее время информация по состоянию этих видов в водоёме отсутствует.

С 1976 по 1979 г. в Куйбышевском водохранилище (Сусканский залив, Утка, Мёшинский и Тетеевские разливы), а с 1979 по 1981 г. в Заинском водохранилище проводились экспериментальные работы по садковому выращиванию радужной форели [Сильченко и др., 1981]. Отмечено, что комбинированный метод выращивания форели – в летний период в Куйбышевском водохранилище, а в зимний – в водоёме-охладителе Заинской ГРЭС – способствовал интенсивному росту рыб и созреванию их на четвёртом году жизни при массе 115–137 г, а отдельных особей 550–570 г. Несмотря на то, что биологические характеристики производителей соответствовали всем рыбоводным нормам, эти работы по ряду причин были свёрнуты [Таиров и др., 1988]. Однако единичные экземпляры радужной форели сегодня вылавливаются в водохранилище. Так в мае 2012 г. в Мёшинском заливе в период проведения научно-исследовательских работ в сеть ячеёй 36 мм попала радужная форель (неполовозрелый самец в возрасте 2 лет) длиной 30 см и массой 145 г. Единичный, но регулярный вылов

форели в Куйбышевском водохранилище объясняется тем, что рыбы попадают в водоём из частных фермерских рыбоводных хозяйств, занимающихся их выращиванием. Хозяйства расположены как в районе Куйбышевского водохранилища (пойменные озёра близ с. Черепашье, используемые для выращивания форели), так и в Кармановском водохранилище (Кармановский рыбхоз), Сарапульском водоканале (Сарапульское хозяйство) и других. Из их садков в результате неосторожных действий рыбы попадают в водохранилище.

В Куйбышевском водохранилище до 1977 г. вылавливались 3 вида буффало: *Ictiobus bubalus* – малоротый, *I. niger* – чёрный и *I. cyprinellus* – большеротый, проникшие в водоём в результате неосторожных действий из прудов рыбхоза «Сускан», где они выращивались в 1971 г. после перевозки из Северной Америки. В последующие годы работы по их садковому выращиванию здесь не проводились и достоверные сведения о вылове рыб в водоёме сегодня отсутствуют.

Вселение в Куйбышевское водохранилище ценных в промысловом отношении растительноядных рыб стали проводить с 1958 г. В том же году в водоём было выпущено 65 тыс. экз. сеголеток белого амура и сеголеток белого толстолобика, завезённых из р. Янцзы КНР, предварительно подращенных в рыбопитомнике «Ушня» [Карпевич, Бокова, 1961]. В 1971 г. в водохранилище из прудов Ульяновского нерестово-выростного хозяйства (НВХ) были выпущены сеголетки пёстрого толстолобика. Выпуск растительноядных рыб в Куйбышевское водохранилище с целью товарного их выращивания продолжается и сегодня, но показатели промыслового возврата – невысоки. Низкий промысловый возврат можно объяснить не только небольшими объёмами вселяемого материала, что не позволяет сформироваться в

водохранилище большим стадам, но ещё и тем, что они в большом количестве вылавливаются рыбаками-любителями и браконьерами, что, естественно, не отражается в статистике. Естественное воспроизводство дальневосточных пелагофильных рыб в водохранилище не происходит в силу их биологии (отсутствуют необходимые для этого факторы внешней среды), тогда как условия для нагула и зимовки рыб здесь вполне благоприятны.

Сегодня исследователи [Биол. инвазии..., 2004; Шашуловский, Ермолин, 2005; Слынько и др., 2010; Шашуловский, Мосияш, 2010; Слынько, Кияшко, 2012; Шакирова, Северов, 2014; и др.] «в расширении ареала» или «расселении» отдельных видов отмечают два мощных антропогенных фактора, заключающихся в крупномасштабном гидростроительстве и зарегулировании стока рек и массовой преднамеренной интродукции новых видов рыб и кормовых беспозвоночных. А эффективность расселения и скорость натурализации популяций объясняется ими глобальными климатическими изменениями, служащими основным регулятором естественного расширения ареала, называемого «пульсация ареала».

Исследование чужеродных видов Куйбышевского водохранилища и периоды их проникновения в водоём указывают, что процесс формирования ихтиофауны водохранилища продолжается. Этот факт подтверждается обнаружением в 2002 г. трубконосого бычка и девятиглай колюшки, в 2003 г. – бычка-песочника, а в 2010 г. – трёхглай колюшки, успешно натурализовавшихся в водохранилище.

В ближайшие годы в водохранилище вероятно обнаружение новых представителей ихтиофауны, обитающих в нижележащих водохранилищах (Саратовское и Волгоградское) и в Понто-Каспийском бассейне.

В первые годы после постройки Куйбышевского водохранилища для транспортировки идущих на нерест проходных рыб (осетровые, сельдевые и др.) из нижнего бьефа в верхний в 1961 г. на плотине Волжской ГЭС был установлен рыбоподъёмник. За период его функционирования (1961–1988 гг.) было пропущено около 13 млн экз. ценных проходных видов рыб (кесслеровская сельдь, русский осётр, севрюга, белорыбица и др.). Наибольшее количество рыб пропускалось в первые годы работы рыбоподъёмника, когда большие скопления этих рыб образовывались под плотиной [Шашуловский, Ермолин, 2005]. После прекращения работы рыбоподъёмника на Волгоградской ГЭС в 1988 г. и на Саратовском гидроузле в 1993 г. проникновение в водохранилище единичных особей осетра, севрюги и белорыбицы ещё продолжалось, но уже через судходный шлюз [Ермолин, 2010; Шашуловский, Мосияш, 2010]. Поэтому, в настоящее время проникновение рыб может происходить как через судходные шлюзы, так и с балластными водами.

Исследователями [Шашуловский, Мосияш, 2010; Ермолин, 2011] выявлено, что через судходные шлюзы ежегодно из Каспийского моря в Волгоградское и Саратовское водохранилища проникают проходные сельди. Наиболее массово отмечалось их проникновение в 1992, 1997, 1999 гг. В 2010 г. наблюдался массовый заход кесслеровской сельди *Alosa kessleri* (Grimm, 1887), что объясняется мощностью нерестового стада рыб, заходящих из Каспия в Волгу. Сегодня численность их в Волгоградском водохранилище определяется как средняя, тогда как в 1976–1985 гг. отмечалась как высокая [Шашуловский, Мосияш, 2010]. Проникновение в большом количестве волго-каспийских проходных сельдей в Волгоградское и Саратовское водохранилища может способствовать их заходу и в

Куйбышевское водохранилище, в котором в первые годы его функционирования они встречались.

Вполне вероятно проникновение в Куйбышевское водохранилище из Каспийского моря и бычков, встречающихся в дельте Волги, её нижних участках и нижележащих водохранилищах.

В настоящее время в Волгоградском водохранилище обнаружен бычок-голец *Neogobius gymnotrachelus* [Болдырев, 2002; Биол. Инвазии..., 2004], который может проникнуть в Куйбышевское водохранилище и успешно здесь натурализоваться. По мнению исследователей, в Волгоградское водохранилище через Волго-Донской судоходный канал проник черноморско-азовский, а не каспийский голец. Поэтому сегодня требуется уточнение вектора проникновения бычка в водохранилище.

Есть вероятность обнаружения в Куйбышевском водохранилище чёрного амура *Mylopharyngodon piceus*, который выпускался в Волгоградское водохранилище с 1968 по 1991 г., а в Саратовское в 1986 и 1991 гг. Общий объём выпуска составил 800 тыс. экз. и 188.5 тыс. экз., соответственно. Если учесть, что в Куйбышевском водохранилище вполне благоприятные условия для обитания нашли другие виды представителей китайского равнинного комплекса (белый амур, белый и пёстрый толстолобики), образ жизни которых весьма сходен с таковым чёрного амура, то вероятность его появления в Куйбышевском не исключается, несмотря на то, что в обоих водохранилищах вид представлен единичными особями [Терешенков, 2000; Шашуловский, Мосияш, 2010]. Несмотря на то, что чёрный амур в силу своей биологии также не может размножаться в водохранилищах, а половое созревание его может происходить, как это отмечается у толстолобиков и амуров, и даже наблюдаются их нерестовые миграции в Куйбышевском и Заинском

водохранилищах (вверх по течению реки поднимаются половозрелые особи), проникновение этих пелагофильных рыб в шлюзовую канал и далее в Куйбышевское водохранилище вполне вероятно.

В Куйбышевское водохранилище из Волгоградского может проникнуть рыбец *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758). Вид широко распространён в Понто-Каспийском бассейне и образует проходные, полупроходные и пресноводные формы. Каспийский рыбец приурочен к южной части моря и может входить в Волгу, но выше чем на 80 км от Астрахани не поднимался [Атлас..., 2003].

Исходным материалом для акклиматизации рыбеца в Волгоградское водохранилище явилась цимлянская популяция. Работы по выпуску его в водохранилище проводились в течение 1988–1990 гг. Всего было выпущено 35 тыс. экз. двухлеток и 200 экз. производителей. В 2003 и 2004 гг. в водохранилище уже вылавливались особи разных возрастов, а 4–5-годовалые самки и 3–4-годовалые самцы были половозрелыми. Это подтверждает успешную натурализацию рыбеца в Волгоградском водохранилище и его естественное воспроизводство. В настоящее время численность рыбеца увеличивается, и он начал осваиваться промыслом [Ермолин, Шашуловский, 2006]. Дальнейшее наращивание его популяции в водоёме [Шашуловский, Мосияш, 2010], широкое распространение и миграции рыбеца в акватории водохранилища могут способствовать проникновению рыб в Куйбышевское водохранилище через шлюзовые каналы.

Заключение

Таким образом, анализ чужеродных видов Куйбышевского водохранилища выявил значительное увеличение видового состава вселенцев, представляющих сегодня 18 видов, или 30.5% от всего числа обитающих в

водохранилище видов, произошедшего в результате антропогенного воздействия и глобальных климатических изменений, ускоривших расселение и натурализацию некоторых из них в новых местах обитания. Из состава ихтиофауны водохранилища выпали проходные виды, но появились виды, ранее не обитавшие здесь – целенаправленно вселённые или саморасселившиеся (аутовселенцы). Некоторые виды (тюлька) успешно натурализовались, достигли достаточной численности и осваиваются промыслом. Другие (черноморско-каспийская игла-рыба, головешка-ротан, бычок-кругляк, звёздчатая пуголовка, бычок-головач, бычок-песочник и трубконосый бычок (луноподобный)) размножаются и стали обычными видами с локальным распределением. Дальневосточные пелагофильные растительоядные виды (белый и пёстрый толстолобики и белый амур) не натурализовались, а их численность контролируется масштабами искусственного воспроизводства. При слабой изученности образа жизни большинства вселенцев и отсутствии сведений о динамике численности их популяций трудно сказать однозначно, каково воздействие многих из них на экосистему водохранилища и как в дальнейшем сложатся взаимоотношения у инвазивных видов с местными. Для этого необходимо продолжить слежение за проникающими, натурализовавшимися и выращиваемыми в водохранилище видами.

Процесс формирования ихтиофауны Куйбышевского водохранилища продолжается. Отмечается проникновение чужеродных видов как с севера (трёхиглая колюшка), так и с юга (трубконосый бычок (2002) и бычок-песочник (2003)). Вполне вероятно обнаружение в водохранилище новых представителей ихтиофауны – обитающего в Саратовском и Волгоградском водохранилищах бычка-гонца, чёрного амура и рыбаца.

Кроме того, следует ожидать дальнейшего изменения видового состава ихтиофауны Куйбышевского водохранилища после завершения в 2015 г. строительства нового грузового порта СММЛЦ (Свияжский мультимодальный логистический центр), расположенного на пересечении международных транспортных коридоров «север-юг» и «запад-восток», который в перспективе станет центром перевозок грузов «река-море» в Поволжье. Новый грузовой порт станет крупным перевалочным пунктом экспортно-импортных грузов не только для регионов Поволжья, но и международным транспортным коридором маршрута Китай – северо-западная Европа.

Литература

- Абрамов К.В., Алеев Ф.Т., Михеев В.А. и др. О рыбах-вселенцах в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск: Корп. технол. продвижения, 2002. Вып. 3. С. 187–191.
- Алеев Ф.Т., Семёнов Д.Ю. Новые данные о нахождении рыб вселенцев (Gobiidae, Pisces) в Ульяновском и Ундоровском плёсах Куйбышевского водохранилища // Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск: Корп. технол. продвижения, 2003. Вып. 4. С. 96–99.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / Под ред. д. б. н. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 1998. 219 с.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 253. 379 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948–1949. Ч. 1–3. 1381 с.
- Бердыев Б.Р. Материалы по ихтиофауне Каспийско-Атревского района // Известия АН ТССР. Сер. биол. наук. 1992. №5. С. 46–565.

- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. акад. РАН А.Ф. Алимова и Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- Богуцкая Н.Г., Кудерский Л.А., Насека А.М., Сподарёва В.В. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 155–171.
- Болдырев В.С. Видовой состав бычков (Gobiidae) в Волгоградском и Цимлянском водохранилищах // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе (к 50-летию Волгоградского отделения ГосНИОРХ). СПб.: ГосНИОРХ, 2002. С. 98–102.
- Гавлена Ф.К. Каспийский бычок-кругляк *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald) – новый элемент ихтиофауны Средней Волги // Биология внутр. вод. 1970. №6. С. 44–45.
- Гавлена Ф.К. Звездчатая пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauvage) в Куйбышевском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 1. С. 174–175.
- Галанин И.Ф. К вопросу о расселении бычков родов *Neogobius* и *Proterorhinus* в прибрежье Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2012. №1. С. 32–37.
- Галанин И.Ф., Шакирова Ф.М. Бычок-цуцик – новый вселенец Куйбышевского водохранилища // Сб. докл. XX Любищевские чтения. Ульяновск, 2006. С. 438–445.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // Мат. докл. Российско-американского симпозиума по инвазийным видам (27–31 августа 2001. Борок. Ярославская область, Россия). Борок, 2003. С. 26–34.
- Джуд Д.Дж. Влияние бычков кругляка (*Neogobius melanostomus*) и цуцика (*Proterorhinus marmoratus*) на аборигенные виды рыб Великих озёр // Мат. докл. Российско-американского симпозиума по инвазийным видам (27–31 августа 2001. Борок. Ярославская область, Россия). Борок, 2003. С. 238–246.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 221 с.
- Евланов И.А., Шемонаев Е.Е., Никуленко Е.В. Современная структура сообщества рыб Средней Волги // Матер. конф. и кругл. столов «Возрождение Волги». Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 95–99.
- Ермолин В.П. Рыбы-вселенцы в ихтиофауне Саратовского водохранилища // Тез. докл. Второго междунар. симпозиума по изучен. инвазийных видов. Борок, 2005. С. 144–145.
- Ермолин В.П. Состав ихтиофауны Саратовского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. №2. С. 280–284.
- Ермолин В.П. Проблемы экологии кесслеровской сельди в условиях водохранилищ Нижней Волги // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов. Матер. докл. 1 Всеросс. конф. с междунар. участием (12–16 сентября 2011 г., Борок, Россия): В 2 т. М.: АКВАРОС, 2011. Т. 1. С. 232–242.
- Ермолин В.П., Шашуловский В.А. Об отдалённых результатах интродукции рыбка *Vimba vimba* (Cypriniformes, Cyprinidae) в Волгоградском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 4. С. 569–571.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая пром-сть, 1975. 432 с.
- Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н. Пересадки рыб и водных беспозвоночных,

- проведённые в СССР в 1957–1959 гг. // *Вопр. ихтиологии*. 1961. Т. 1, вып. 3 (20). С. 552–563.
- Карпевич А.Ф., Локшина И.Е. Пересадки рыб и водных беспозвоночных в 1964 г. // *Вопр. ихтиологии*. 1967. Т. 7, вып. 6 (47). С. 1105–1118.
- Кесслер К.Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийской ихтиологической области // *Тр. Арало-Касп. эксп. СПб.*, 1877. Вып. 4. 351 с.
- Кирюхина Н.А. Морфологическая изменчивость пухлощёкой иглы-рыбы *Syngnathus nigrolineatus* в связи с её инвазией в водоёмы бассейна Волги // *Росс. журн. биол. инвазий*. 2013а. №2. С. 2–10.
- Кирюхина Н.А. Молекулярно-генетическое разнообразие в популяциях иглы-рыбы *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald 1831 и пути расселения в водоёмы бассейна Волги на основании анализа последовательностей митохондриальной ДНК // *Росс. журн. биол. инвазий*. 2013б. №3. С. 60–68.
- Кияшко В.И. Трофозоологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* в водохранилищах Средней и Верхней Волги // *Вопр. ихтиологии*. 2004. Т. 44. № 6. С. 811–820.
- Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Лёгкая и пищевая промышленность, 1981. 208 с.
- Коренева Л.Г. Пространственно-временное распределение диатомовых водорослей, вселяющихся в водоёмы бассейна Волги // *Мат. докл. Российско-американского симпозиума по инвазийным видам (27–31 августа 2001. Борок, Ярославская область, Россия)*. Борок, 2003. С. 76–84.
- Коренева Л.Г. Современные инвазии планктонных водорослей // *Тез. докл. Второго междунар. симпозиума по изучен. инвазийных видов (27 сентября – 1 октября 2005, Борок, Россия)*. Борок; Рыбинск, 2005. С. 47–49.
- Косарев А.Н., Тужилкин В.С. О многолетних изменениях термохалинного режима вод Каспийского моря // *Каспийский плавучий университет. Научн. бюлл.*, 2000. № 1. С. 26–40.
- Кузнецов В.А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока реки. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та. 1978. 160 с.
- Кузнецов В.А. Рыбы Волжско-Камского края. Казань: Kazan-Kazan. 2005. 208 с.
- Лукин А.В. Куйбышевское водохранилище // *Изв. ГосНИОРХ*. 1961. Т. 50. С. 62–76.
- Лукин А.В., Иоффе Ц.И., Егерова И.В. Современное состояние работ по акклиматизации рыб и кормовых животных в Куйбышевском водохранилище // *Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоёмах СССР*. М.: Наука, 1968. С. 143–148.
- Лукин А.В., Смирнов Г.М., Платонова О.П. Рыбы Среднего Поволжья. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та. 1971. 85 с.
- Методики оценки запасов, определения ОДУ и возможного вылова водных биоресурсов Каспийского бассейна с целью управления рыболовством. Астрахань: Изд. КаспНИРХ, 2011. 119 с.
- Михеев В.А., Алеев Ф.Т., Назаренко В.А. Краткий обзор ихтиофауны Ульяновской области // *Природа Симбирского Поволжья*. Ульяновск: Корп. технол. продвижения, 2004. Вып. 5. С. 97–102.
- Назаренко В.А. Черемшанский плёс. Ульяновск: Изд-во УлГПУ, 2001. 63 с.
- Научные основы устойчивого рыболовства и регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря / Под ред. В.Н. Беляевой и др. М.: ВНИРО, 1998. 167 с.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 550 с.

- Пахоруков А.М. Изучение распределения рыб в водохранилищах и озёрах. М.: Наука, 1980. 64 с.
- Поддубный А.Г. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период его существования // Тр. ИБВВ АН СССР. 1959. Вып.1(4). С. 269–297.
- Поддубный А.Г. Ихтиофауна // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Решетников А.Н. Современный ареал рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. 2009. Т. 1. С. 17–27.
- Решетников Ю.С. Биологическое разнообразие и изменение экосистем // Сб. Биоразнообразие: степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 77–85.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. Влияние вида-вселенца на экосистему реки Пасквик // Мат. всерос. конф. с международн. участием, посвящ. 80-летию Тат. Отд. ФГБНУ «ГосНИОРХ». СПб., 2011. С. 294–298.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма / Под ред. д. б. н. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Рыбы в заповедниках России / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. Т. 1. 627 с.
- Сабанеев Л.П. Рыбы России: Жизнь и ловля (уженья) наших пресноводных рыб. М.: Физкультура и спорт, 1982. Т. 1. С. 135–151.
- Сапожников В.В. Современное состояние экосистемы Каспийского моря и сценарий дальнейшего развития событий // Каспийский плавучий университет. Научн. бюлл. 2000. № 1. С. 64–71.
- Семёнов Д.Ю. Динамика видовой разнообразия круглоротых и рыб Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 6. С. 790–795.
- Семёнов Д.Ю. Антропогенная трансформация ихтиофауны Средней Волги в Куйбышевском водохранилище. Ульяновск: Изд-во УлГУ, 2011. 113 с.
- Семёнов Д.Ю. Трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteiformes, Gasterosteidae) – новый вид в ихтиофауне Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 52. № 5. С. 607–609.
- Сильченко Г.Ф., Гончаренко Р.И., Миловидова Г.Ф., Таиров Р.Г., Шукина А.А. Эффективность садкового выращивания лососёвых рыб в условиях Куйбышевского водохранилища // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 166. С. 35–41.
- Слынько Ю.В., Боровикова Е.А., Гуровский А.Н. Филогеография и происхождение пресноводных популяций трубконосых бычков рода *Proterorhinus* (Gobiidae: Pisces) Понто-Каспийского бассейна // Генетика. 2013. Т. 49. № 11. С.1311–1321.
- 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 // Росс. журн. биол. инвазий. 2010. № 4. С.74–89.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Анализ эффективности инвазий пелагических видов рыб в водохранилищах Волги // Росс. журн. биол. инвазий. 2012. № 1. С. 73–87.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И., Яковлев В.Н. Список видов рыбообразных и рыб бассейна р. Волга // Каталог растений и животных водоёмов бассейна Волги. Ярославль. 2000. С. 252–277.

- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна: Разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций. М.: Изд-во Полиграф-Плюс, 2014. 328 с.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Исторический обзор антропогенных изменений ихтиофауны рек Центрального региона России (на примере бассейна Москвы-реки и других рек Подмосковья) // *Вопр. ихтиологии*. 2000. Т. 40. №2. С. 166–175.
- Соколов С.Г., Протасов Е.Н., Решетников А.И. Паразитофауна ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) в некоторых водоёмах европейской части России // *Поволжск. экол. журн.* 2011. №4. С. 507–522.
- Таиров Р.Г., Гончаренко Р.И., Миловидова Г.Ф. Условия выращивания радужной форели и карпа в садках в Куйбышевском и Заинском водохранилищах // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Рыбное хозяйство Среднего Поволжья*. 1988. Вып. 280. С. 68–74.
- Терешенков И.И. Итоги вселения сиговых и карповых видов рыб и перспективы освоения водохранилищ Волги // *Итоги рыбохоз. исслед. на Саратовском и Волгоградском водохранилищах* / Под. ред. к. э. н. Н.И. Захарова. СПб., 2000. С. 176–191.
- Цыплаков Э.П. Тюлька // *Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ. Казань*. 1972. Вып. XII. С. 175–177.
- Цыплаков Э.П. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с гидростроительством на Волге и акклиматизационными работами // *Вопр. ихтиологии*. 1974. Т. 14, вып. 3. С. 396–405.
- Шакирова Ф.М. Современное состояние чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 337 (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского)*. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 157–170.
- Шакирова Ф.М., Салахутдинов А.Н. Пути и этапы проникновения инвазийных видов в Куйбышевское водохранилище // *Тез. докл. IX съезда гидробиологического общества РАН. Тольятти, 18–22 сентября 2006 г. Тольятти, 2006*. С. 230.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А. Видовой состав ихтиофауны Куйбышевского водохранилища // *Вопр. ихтиологии*. 2014. Т. 54. №5. С. 1–13.
- Шакирова Ф.М., Суханова А.И. Ихтиофауна Туркменистана: Состав и распространение // *Изв. АН Туркменистана. Сер. биол. наук*. 1993. №3. С. 35–45.
- Шакирова Ф.М., Таиров Р.Г. Роль Куйбышевского водохранилища, его перспективы и возможности для развития рыбного хозяйства Татарстана // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, посвященный 100-летию ГосНИОРХ «Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России»*. СПб.: Росинформагротех, 2014. С. 88–104.
- Шакирова Ф.М., Таиров Р.Г., Северов Ю.А. Изменение видового состава и структуры рыбного населения водоёмов Среднего Поволжья (на примере Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ) // *Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов. Матер. докл. I Всеросс. конф. с международн. участием (12–16 сентября 2011 г., Борок, Россия): В 2 т. М.: АКВАРОС, 2011. Т. 2. С. 825–831*.
- Шамов А.Г. Головешка-ротан в Куйбышевском водохранилище // *Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов / III Поволжская конференция. Казань*. 1983. С. 147–148.
- Шаронов И.В. Новые элементы в ихтиофауне Куйбышевского водохранилища // *В кн.: Материалы итоговой научной конф. зоологов*

- Волжско-Камского края. Казань, 1970. С. 352–356.
- Шаронов И.В. Расширение ареалов некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги // Матер. I конф. по изучению водоёмов бассейна Волги. Куйбышев, 1971. С. 226–232.
- Шаронов И.В. Проникновение северных и южных форм рыб в Куйбышевское водохранилище // Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ. 1972. Вып. XII. С. 178–179.
- Шашуловский В.А., Ермолин В.П. Состав ихтиофауны Волгоградского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 3. С. 324–330.
- Шашуловский, В.А., Мосияш С.С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 249 с.
- Щукин Г.В. Использование мелководных заливов Куйбышевского водохранилища для однолетнего выращивания рыб // Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ. Казань, 1972. Вып. XII. С. 240–266.
- Яковлев В.Н., Дгебуадзе Ю.Ю., Кияшко В.И., Слынько Ю.В. Морфологические и экологические изменения в популяции каспийской тюльки (*Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840) в ходе экспансии по водохранилищам Верхней Волги // Тез. докл. американо-русского симпозиума по инваз. видам (27–31 августа 2001, Борок, Россия). Ярославль, 2001. С. 256–258.
- Zaytsev Y., Ozturk B., Shakirova F. et al. Exotic species in Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas // Published by Turkish Marine Research Foundation. Istanbul, Turkey. 2001. 276 pp.

MODERN COMPOSITION OF ALIEN FISH SPECIES IN KUYBYSHEV RESERVOIR AND POSSIBLE INTRODUCTION OF NEW REPRESENTATIVES INTO ITS ECOSYSTEM

© 2015 Shakirova F.M., Severov Yu.A.¹, Latypova V.Z.²

¹ State Research Institute of Lake and River Fisheries, Department of Tatar FSBSE "GosNIORKh",
Kazan, Russia

² Kazan (Volga) Federal University, 420008, Kazan city, Kremlin street, 18
gosniiorh@gmail.com; objekt_sveta@mail.ru

The data on alien fish species composition of the Kuybyshev reservoir, the period of their detection, and the vectors of their introduction into the reservoir are provided. The possibilities of penetration of new representatives into the reservoir ecosystem are analyzed.

Key words: Kuybyshev reservoir, alien species, vectors of introduction, naturalization.