

INSS 1996–1499

2016 №3



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова
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., Бобров В.В., д.б.н., Виноградова Ю.К., д.б.н., Давидович Петр,
д.б.н., Дзиаловски Эндрю, д.б.н., Звягинцев А.Ю., д.б.н., Ижевский С.С.,
д.б.н., Ильин И.Н., д.б.н., Крылов А.В., к.б.н., Масляков В.Ю., к.б.н., Морозова О.В.,
академик РАН, Павлов Д.С., д.б.н., Пельгунов А.Н., к.б.н., Слынько Ю.В.,
д.б.н., Телеш И.В., к.б.н., Фенева И.Ю., к.б.н., Хляп Л.А.,
д.б.н., Чжибинь Чжан, д.б.н., Шиганова Т.А., д.б.н., Щербина Г.Х.

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.

E-mail: invasjour@sevin.ru

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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Бабенко В.Г., Меццерский И.Г.</i> О находке летяги (<i>Pteromis volans</i>) дальневосточной филогенетической линии в лесном массиве г. Москвы	3
<i>Жданова С.М., Лазарева В.И., Баянов Н.Г., Лобуничева Е.В., Родионова Н.В., Шурганова Г.В., Кулаков Д.В., Ильин М.Ю.</i> Распространение и пути расселения американской коловратки <i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России	8
<i>Захаров Д.В., Анисимова Н.А., Степаненко А.М.</i> Первая находка морской звезды <i>Porania pulvillus</i> (О.Ф. Müller, 1776) в Российской части Арктики	23
<i>Зуев И.В., Вышегородцев А.А., Чупров С.М., Злотник Д.В.</i> Современный состав и распространение чужеродных видов рыб в водных объектах Красноярского края	28
<i>Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П.</i> Результаты вселения новых видов рыб в Муозеро (южная Карелия)	39
<i>Карпова Е.П.</i> Чужеродные виды рыб в пресноводной ихтиофауне Крыма	47
<i>Нехаев И.О., Палатов Д.М.</i> От моря Чёрного к морю Белому: первая находка инвазийного моллюска <i>Physella acuta</i> на крайнем севере Европы	61
<i>Петросян В.Г., Голубков В.В., Завьялов Н.А., Горяйнова З.И., Дергунова Н.Н., Омельченко А.В., Бессонов С.А., Альбов С.А., Марченко Н.Ф., Хляп Л.А.</i> Закономерности динамики численности речного бобра (<i>Castor fiber</i> L.) после его вселения в особо охраняемые природные территории Европейской части России	66
<i>Серёгин С.А., Попова Е.В.</i> Многолетняя динамика численности копеподы-вселенца, <i>Oithona Davisae</i> , в прибрежных водах Чёрного моря	90
<i>Стукалюк С.В.</i> Изменения в структуре мирмекокомплексов широколиственных лесов с доминированием <i>Impatiens parviflora</i> dc. (Balsaminaceae) в травяном ярусе	101
<i>Сухих Н.М., Кастрик В., Полякова Н.В., Соусси С., Алексеев В.Р.</i> Изолированные популяции <i>Eurytemora americana williams</i> (Crustacea, Copepoda) в наскальных ваннах Белого моря – постледниковые реликты или антропогенные инвазии?	118

УДК 574.91:599.322.2

О НАХОДКЕ ЛЕТЯГИ (*PTEROMYS VOLANS*) ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЛИНИИ В ЛЕСНОМ МАССИВЕ Г. МОСКВЫ

© 2015 Бабенко В.Г.¹, Мещерский И.Г.²

¹ Кафедра зоологии и экологии, Московский педагогический государственный университет,
Москва 129164; alekto@aha.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071; molecoldna@gmail.com

Поступила в редакцию 10.11.2015

На севере и востоке Московской области проходит южная граница естественного ареала летяги (*Pteromys volans*). Однако под Звенигородом (запад области) известно существование популяции, образованной особями, завезёнными, в том числе из дальневосточной части ареала вида, на звенигородскую биостанцию МГУ. Начиная с 2010 г. летяг отмечают под Троицком, к юго-западу от собственно городской территории Москвы. Генетический анализ тканей мёртвой особи, найденной в этом районе, показал высокое сходство нуклеотидной последовательности участка митохондриальной ДНК с вариантами, известными для Дальнего Востока, но не для европейской части ареала вида. Предположительно, потомки непреднамеренно интродуцированных под Звенигородом дальневосточных зверьков активно расселяются по территории Московской области.

Ключевые слова: летяга, *Pteromys volans*, филогеография, Московская область, непреднамеренная интродукция, ген цитохрома б.

Введение

Летяга (*Pteromys volans*) – древесный грызун, включённый в список Красной Книги Московской области со статусом 1-й категории – «вид, находящийся в области под угрозой исчезновения» [Емельянова, 2008]. Согласно имеющимся сведениям о встречах летяги, по территории северных и восточных районов Московской обл. проходит южная граница ареала вида. В XIX – первой половине XX в. летяга встречалась в Дмитровском, Богородском и Ленинском уездах Московской губернии, а также Егорьевском уезде Рязанской губернии в районе Туголесья [Огнёв, 1940], что соответствует современным Дмитровскому, Талдомскому, Сергиево-Посадскому, Орехово-Зуевскому, Егорьевскому и Шатурскому районам Московской обл. В этих же местах, летягу отмечают и сейчас [Зубакин, 1998; Емельянова, 2008].

В настоящее время, однако, имеются и указания на встречи летяг к западу от Москвы (рис. 1).

Зверьков отмечали восточнее и северо-восточнее Голицыно Одинцовского района [Емельянова, 2008]. В зоологическом музее МГУ (ЗМ МГУ) хранятся тушки летяг, собранных 9 октября 2005 г. в Нарофоминском районе, в 1 км к западу от Апрелевки (молодая самка, регистрационный номер S 178938) и 2 мая 2012 г. в Одинцовском районе в окрестностях д. Подлипки (S 190550, взрослая особь, пол не указан). Нами в период с 2010 по 2014 г. летяга неоднократно была отмечена в окрестностях Троицка (с 2012 г. эта территория – административный округ г. Москвы), в районе биостанции «Малинки» (55°27' с. ш., 37°13' в. д.), принадлежащей Институту проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук. Леса вокруг биостанции состоят в основном из 50–130-летних сосняков и ельников, березняков и осинников, вторичных дубняков и липняков. Помимо взрослых особей, в июне 2010 г. в дуплянке здесь было обнаружено три голых слепых детёныша [Бабенко, Силаева, 2014].

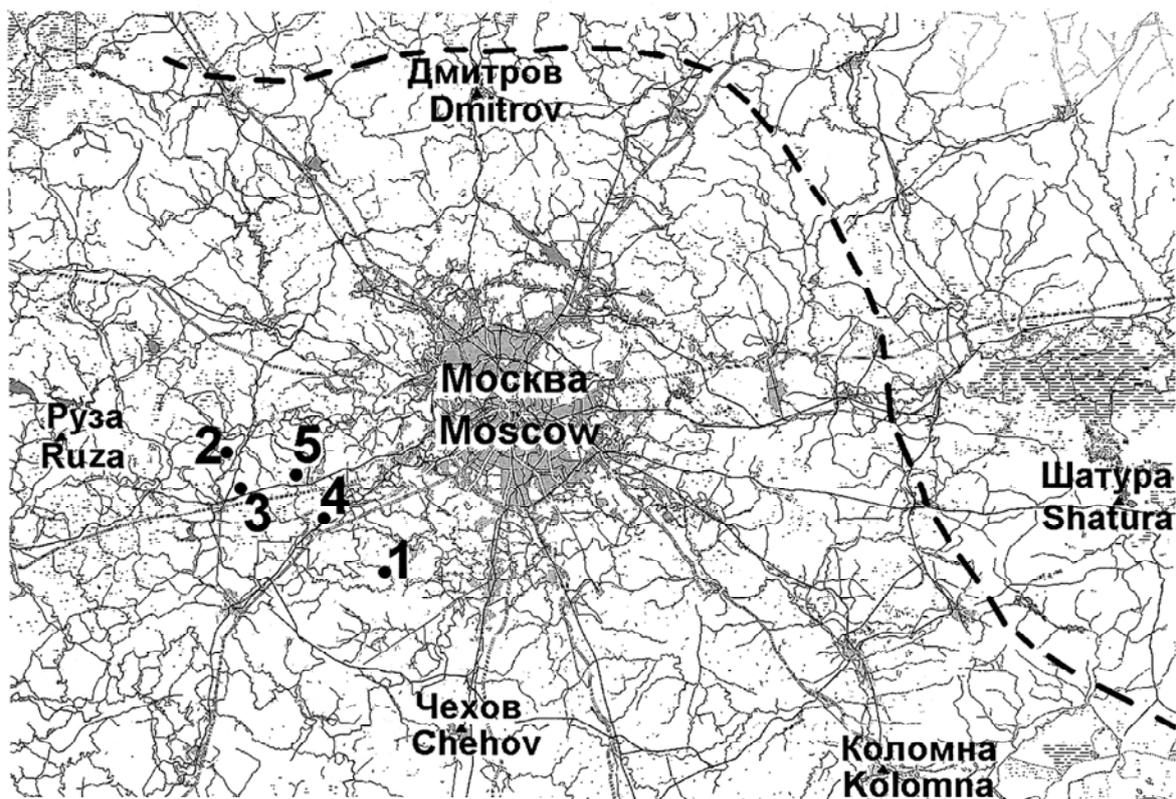


Рис. 1. Места встреч летяги, упоминаемые в данной работе. 1 – биостанция «Малинки», 2 – звенигородская биостанция МГУ; окрестности населённых пунктов: 3 – Подлипки, 4 – Апрелька, 5 – Голицыно. Пунктирная линия – ориентировочная граница естественного распространения летяги в Московской области.

Известно, что под Звенигородом, в районе звенигородской биостанции МГУ (ЗБС), существует интродуцированная популяция летяги. Она основана особями, завезёнными, в том числе с Дальнего Востока России, в 1960-х гг. (возможно и позже) на биостанцию для исследовательских работ и неоднократно убежавшими из вольер [Зубакин, 1998; Емельянова, 2008; Н.А. Формозов и И.Р. Бёме, личные сообщения]. Логично предположить, что особи этой популяции могут расселяться и дальше, в том числе в район Троицка. В 2015 г., 5 июля, нами в районе стационара «Малинки» был обнаружен труп самки летяги, родившейся весной этого года. Это позволило получить образец ткани для проведения генетического анализа с целью определения филогенетических связей обитающих здесь зверьков.

Материалы и методы

Найденный мёртвый зверёк был передан в коллекцию ЗМ МГУ: номер поступления 52/15, регистрационный номер S 195971. Для

молекулярно-генетического анализа использовали образец мышечной ткани, зафиксированной в 96%-м этаноле.

Тотальную ДНК выделяли с использованием набора Thermo Scientific GeneJET Genomic DNA Purification Kit (Thermo Scientific, США) в соответствии с инструкцией производителя.

В качестве маркера для сравнительного филогеографического анализа была использована последовательность гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (*cytb*), применявшаяся в исследованиях филогеографической структуры данного вида ранее [Oshida et al., 2005; Lee et al., 2008]. Последовательность *cytb* была амплифицирована с использованием праймеров L14115 и H15300 [Yasuda et al., 2005] при параметрах цикла ПЦР, рекомендованных в цитируемой работе (температура отжига – 50°). ПЦР проводили на базе набора 5X MasDDTaqMIX-2025 («Диалат Лтд.», Россия). Терминирующие реакции с использованием как прямого, так и обратного праймеров проводили на базе набора BigDye Terminator v3.1

(Applied Biosystems /AB/, США). Нуклеотидные последовательности определяли на автоматическом анализаторе 3500 Genetic Analyzer (AB). Полученные хроматограммы расшифровывали с помощью программного обеспечения Sequencing Analyzer v.5.4. (AB).

Проверку качества расшифровки хроматограмм, совмещение прямой и обратной последовательностей и их выравнивание с последовательностями, взятыми из Генбанка, проводили с использованием программы BioEdit v7.2.5 [Hall, 1999]. Для проведения филогенетического анализа были использованы последовательности *cytb*, представленные в исследованиях по филогеографии *Pteromys volans*: AB164478–AB164479, AB164648–AB164674 [Oshida et al., 2005] и EU919142–EU91916, FJ360736–FJ360740 [Lee et al., 2008]. Для построения медианной сети методом Median Joining была использована программа Network v4.6.1.3 [Bandelt et al., 1999], для оценки генетических дистанций – программа MEGA6 [Tamura et al., 2013].

Результаты и обсуждение

Для исследованного образца была получена последовательность гена *cytb* длиной 1125 п.н., соответствующая 7-й – 1131-й позициям полной последовательности гена, начиная со старта кодона. Последовательность депонирована в базе данных GenBank под номером KT962998.

Проведённый анализ показал высокое сходство полученной последовательности с последовательностями, отмеченными у летяг с территории российского Дальнего Востока (бассейны рек Сунгари, Уссури, Сучан, окрестности оз. Ханка) и прилегающих районов Китая (провинция Heilongjiang). Эти последовательности образуют отдельную кладу [Oshida et al., 2005; наш анализ], куда входит и последовательность анализируемого образца (рис. 2). К этой же группе примыкают и последовательности, известные из Южной Кореи [Lee et al., 2008].

Средняя дистанция между гаплотипами этой группы и последовательностью исследованного образца составила 0.76% (модель р-

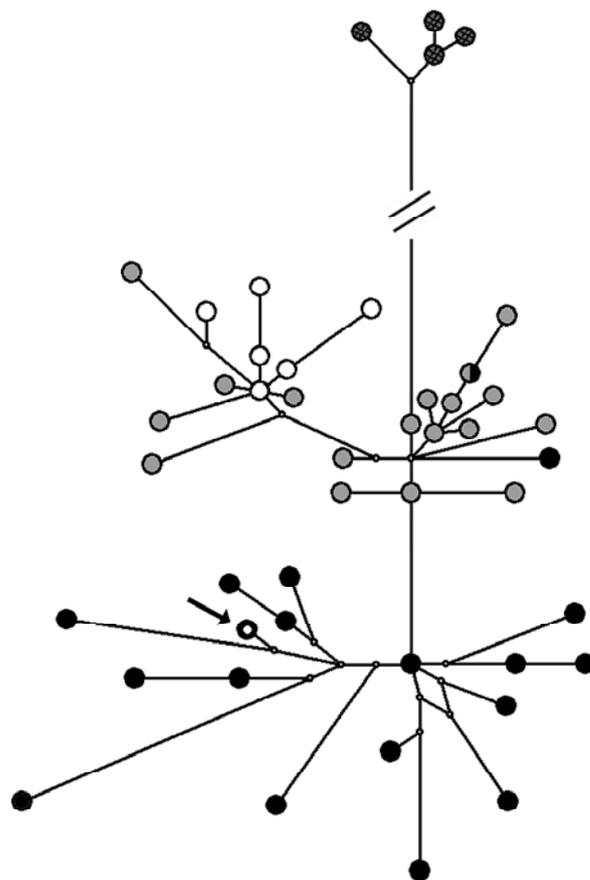


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов гена цитохрома *b* (1125 п.н.), известных для *Pteromys volans* из различных районов юга Дальнего Востока России, Маньчжурии и Южной Кореи (чёрный); Сибири, Чукотки и Северной Монголии (серый); европейской части России (белый цвет). Последовательность анализируемого образца маркирована белой точкой и показана стрелкой. Минимальное расстояние между кружками соответствует одной нуклеотидной замене. Разрыв линии – связь с последовательностями *P. volans*, известными с о. Хоккайдо (показаны штриховкой, минимальная дистанция между ними и гаплотипом из Сибири составляет 23 нуклеотидные замены).

distance), при том, что тот же показатель, рассчитанный для всех гаплотипов данной группы (включая южнокорейские варианты) составляет 0.90%. Средняя дистанция между последовательностью исследованного образца и гаплотипами, известными из европейской части России (Кондопожский р-н Республики Карелия, Выборгский и Бокситогорский р-ны Ленинградской обл., Новгородская, Кировская и Пермская области) почти вдвое больше – 1.36%, что соответствует среднему уровню отличий между группами дальневосточных

и европейских гаплотипов в целом – 1.33%.

Полученный результат позволяет говорить о том, что найденный под Троицком зверёк происходит не из европейской популяции летяги, нативной или интродуцированной, а, по крайней мере, по материнской линии, является потомком особей, завезённых из дальневосточного региона.

На звенигородскую биостанцию МГУ летяг завозили несколько раз, как из европейской, так и из дальневосточной части ареала вида; и как тем, так и другим удавалось убежать из вольер [Н.А. Формозов, личное сообщение]. Расстояние от ЗБС до стационара «Малинки» составляет около 40–45 км по прямой. Немногим большую протяженность, около 50 км, составляют и потенциальные миграционные пути, проходящие через относительно непрерывную череду лесных массивов к югу от ЗБС, западнее Кубинки и южнее Селятино, либо к северо-западу от ЗБС и далее к западу от Голицыно и Апрелевки (на основе спутникового снимка геоинформационной системы Google Earth от октября 2013 г.). При этом сплошные лесные массивы не являются абсолютно необходимым условием для расселения летяги. Так, в Западной Сибири этот зверёк по островным лесам проникает даже в лесостепи [Ефремов, Моравецкий, 2001].

Таким образом, можно с большой долей уверенности предполагать, что популяция летяг, обитающих в районе стационара «Малинки», ведёт своё происхождение от расселяющихся особей интродуцированной звенигородской популяции. Кажется вероятным, что и зверьки, отмеченные в окрестностях Голицыно, Апрелевки и Подлипок, то есть между ЗБС МГУ (на расстоянии 10–25 км от неё) и окрестностями биостанции «Малинки» – потомки непреднамеренно интродуцированных звенигородских летяг.

В то же время в отсутствие молекулярно-генетических данных тот факт, что под Троицком в настоящее время обитают потомки интродуцированных летяг, не представлялся бы очевидным. Летяга распространена практически по всей таёжной зоне Евразии, проникая, особенно в восточной части ареала, и в

более южные лесные районы [Огнёв, 1940; Бобринский и др., 1965]. В России её ареал охватывает большую часть лесной зоны [Там же], однако характер распространения зверька в отдельных районах изучен плохо. На пространстве от Балтики до Тихого океана летяга представлена рядом форм и подвидов, отличающихся в первую очередь оттенками в окраске меха [Огнёв, 1940]. На северо-востоке Московской обл. можно ожидать встретить летяг подвида *P. v. volans* с «чёрно-серым со светлой серой рябью» летним мехом [Бобринский и др., 1965], но западнее распространён подвид *P. v. ognevi* с мехом с «ясно выступающими ржаво-палевыми оттенками» [Там же]. Последнее описание, однако, мало отличается от диагноза *P. v. arsenjevi*, – наиболее вероятного кандидата на соответствие южно-дальневосточной филогенетической группе: «летний мех серо-ржаво-палевый» [Там же].

Окраска меха двух молодых (что подтверждается существенно меньшей длиной тела) зверьков, найденных в настоящее время в западной части Подмосковья, – проанализированного нами экземпляра (ЗМ МГУ S 195971) и особи из окрестностей Апрелевки (S 178938) – характеризуется тёмно-серым фоном с очень слабым рыжеватым оттенком. Однако эта окраска явно отличается от окраски взрослых особей, а тушки других молодых летяг, как из европейской части России, так и с юга Дальнего Востока, с которыми можно было бы сравнить эти экземпляры, в коллекции ЗМ МГУ отсутствуют. Имеющиеся в фондах ЗМ МГУ взрослые экземпляры подвида *P. v. ognevi* (S 38268, S 38269, S 38270, Тверская обл.) характеризуются слабыми ржаво-палевыми оттенками меха на спине и палево-ржавым хвостом. Следует отметить, что аналогичной была окраска взрослой летяги, которую мы наблюдали летом 2015 г. на биостанции «Малинки». Представленная в фондах ЗМ МГУ особь подвида *P. v. arsenjevi*, добытая на юге Дальнего Востока у пос. Терней (S 45978), также характеризуется развитием интенсивных желтовато-коричневых тонов верха тела. Такой же, в целом, окраской, отличаются и три взрослых зверька, полученные непосредственно из зве-

нигородской биостанции (S 155686, S 155687, S 172778), и взрослая летяга из Одинцовского района (S 190550). Таким образом, факт наличия рыжеватых оттенков в окраске меха не позволяет в данном случае говорить о принадлежности особи к какой-либо географической расе.

Хотя, как уже сказано, согласно имеющимся данным, южная граница естественного ареала летяги в Подмосковье проходит по северным и восточным районам области, известен и факт добычи летяги в XIX в. в Сокольниках, то есть на территории современной Москвы [Огнёв, 1940]. Также из проведенного С.И. Огнёвым анализа следует, что как к западу (Смоленская обл.), так и на востоке Московской обл. летяга может быть встречена и значительно южнее Москвы. Например, в Смоленской области – на широте $54^{\circ}15'$ с. ш. Более того, известен экземпляр летяги, добытый в 1856 г. в Карачаевском уезде Орловской губернии. Из анализа точек находок летяги, показанных на карте в более поздней сводке [Бобринский и др., 1965], также следует, что ареал вида к западу и к востоку от Московской обл. спускается заметно южнее, чем в самой области.

Хотя в отношении более южных районов отмечается, что летяга здесь «встречается крайне редко и спорадически» [Огнёв, 1940], заходы зверьков нативных европейских популяций также и в западные и южные районы Московской обл. представляются возможными. В свою очередь, допустимо, что экспансия зверьков интродуцированной звенигородской популяции идёт не только в юго-восточном, но и в других направлениях. Таким образом, существует вероятность контактов потомков интродуцированных особей с нативными и возникновение на территории Московской обл. гибридных популяций.

Благодарности

Работа частично финансировалась грантом программы фундаментальных научных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем».

Литература

- Бабенко В.Г., Силаева О.Л. Новые находки летяги (*Pteromys volans* Linnaeus, 1758) в Московской области // Сборник научных материалов научно-практической конференции «Актуальные вопросы образования и науки». Тамбов, Uncom, 2014. Ч. 3. С. 12–13.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. С. 270–271.
- Емельянова Л.Г. Летяга // Красная книга Московской области. 2-е изд., перераб. и доп. М.: КМК, 2008. С. 28.
- Ефремов А.А., Моравецкий А.Ф. Летяга // Энциклопедия охотника. М.: ООО «Информ-ПС2», 2001. Т. 5. С. 77–80.
- Зубакин В.А. Летяга // Красная книга Московской области. М.: Аргус: Русский университет, 1998. С. 22–23.
- Огнёв С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. IV. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 288–325.
- Bandelt H.-J., Forster P., Rohlf A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. V. 16. P. 37–48.
- Hall T.A. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT Nucl. // Acids Symp. Ser. 1999. V. 41. P. 95–98.
- Lee M.-Y., Park S.-K., Hong Y.-J., Kim Y.-J., Voloshina I., Myslenkov A., Saveljev A.P., Choi T.-Y., Piao R.-Z., An J.-H., Lee M.-H., Lee H., Min M.-S. Mitochondrial genetic diversity and phylogenetic relationships of Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) populations // Animal Cells and Systems. 2008. V. 12 (4). P. 269–277.
- Oshida T., Abramov A., Yanagawa H., Masuda R. Phylogeography of the Russian flying squirrel (*Pteromys volans*): implication of refugia theory in arboreal small mammal of Eurasia // Molecular Ecology. 2005. V. 14. P. 1191–1196.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Sudhir Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Molecular Biology and Evolution. 2013. V. 30. P. 2725–2729.
- Yasuda S.P., Vogel P., Tsuchiya K., Han S.-H., Lin L.-K., Suzuki H. Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid- to late Pleistocene // Can. J. Zool. 2005. V. 83. P. 1411–1420.

INDIVIDUAL OF FLYING SQUIRREL (*PTEROMYS VOLANS*) BELONGING TO THE FAR EASTERN PHILOGENETIC LINEAGE WAS FOUND IN THE SUBURBS OF MOSCOW

© 2015 Babenko V.G.¹, Meschersky I.G.²

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, 119071 Russia, alekto@aha.ru

² Department of Zoology and Ecology, Moscow State Pedagogical University, Moscow, 129164 Russia, molecoldna@gmail.com

Northern and eastern territories of Moscow oblast are known as a southern border of the native modern range of flying squirrel (*Pteromys volans*). However, near Zvenigorod (the western part of Moscow oblast) the population is known which is formed by animals brought to Zvenigorod Biological Station of Moscow State University from other territories including the Far Eastern part of the species range. Since 2010 flying squirrels are registered in Troitsk district, to the west-south of urban territory of the city of Moscow. Genetic analysis of dead animal found there showed the high similarity of mtDNA fragment sequence to variants known for the Russian Far East but not for European part of the species range. It is suggested that descendants of the Far Eastern flying squirrels unintentionally introduced near Zvenigorod expand their range actively throughout the Moscow oblast.

Keywords: flying squirrel, *Pteromys volans*, phylogeography, Moscow oblast, invasive population, cytochrome *b* gene.

УДК 595.18(28:47)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ АМЕРИКАНСКОЙ КОЛОВРАТКИ *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В ВОДОЁМАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2015 Жданова С.М.^{1*}, Лазарева В.И.^{1**}, Баянов Н.Г.^{2***}, Лобуничева Е.В.^{3****},
Родионова Н.В.^{4*****}, Шурганова Г.В.^{6*****}, Кулаков Д.В.^{5*****}, Ильин М.Ю.^{6*****}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии
внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
Борок Ярославская обл. 152742; *zhdanova83@gmail.com, ** laz@ibiw.yaroslavl.ru

² Федеральное государственное бюджетное учреждение Государственный природный биосферный заповедник
«Керженский», Нижний Новгород 603001; *** bayanovng@mail.ru

³ Вологодская лаборатория Федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Государственный научно-исследовательский институт озёрного и речного рыбного хозяйства»,
Вологда 160012; **** lobunicheva_ekat@mail.ru

⁴ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт озёроведения Российской академии
наук, Санкт-Петербург 196105; ***** nleptodora@gmail.com

⁵ Санкт-Петербургское отделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института
геоэкологии им. Е.М. Сергеева Российской академии наук,
Санкт-Петербург 199004; ***** dvkulakov@mail.ru

⁶ Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Нижегородский
государственный университет им. Н.И. Лобачевского», Нижний Новгород 603950; ***** galina.nngu@mail.ru,
***** maxim_ilin@list.ru

Поступила в редакцию 06.10.2015

В первом десятилетии XXI в. в России участились находки вселенца – американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908). К 2015 г. *K. bostoniensis* обнаружена более чем в 40 разнотипных водоёмах и водотоках Европейской части России. Коловратка широко распространена и стала обычным видом в лесных озёрах и реках бассейна Балтийского моря, Волжско-Балтийского водораздела, а в бассейне Волги расселилась на юг до 55° с. ш. (озёра бассейнов рек Ока и Пра) и на восток почти до 45° в. д. (р. Керженец, бассейн Чебоксарского водохранилища). Коловратка обитает в малых (<3 км²) и больших (>200 км²), в мелководных (<1 м) и глубоких (>20 м) водоёмах с диапазоном трофности от олиго- до эвтрофии. В России *K. bostoniensis* встречается в более широком диапазоне цветности воды (30–680 град. Рт-Со шкалы) по сравнению с водоёмами Западной Европы. Она не требовательна к температуре и насыщению воды кислородом. В гипolimнионе стратифицированных озёр *K. bostoniensis* достигает высокой численности (>100 тыс. экз./м³) при очень низкой концентрации растворённого кислорода (<2.5 мг/л, или около 20% насыщения) и температуре воды 5–12 °С. Совместное обитание вселенца и аборигенного вида *K. longispina* выявлено для глубоководных озёр и участков водохранилищ (глубина более 5 м), в мелководных озёрах часто находили только *K. bostoniensis*. Напротив, в крупных водохранилищах Верхней Волги на большинстве участков зарегистрирована исключительно *K. longispina*. Обсуждается возможность и направление переноса коловратки водоплавающими птицами.

Ключевые слова: *Kellicottia bostoniensis*, распространение, пути расселения, водоёмы Европейской России.

Введение

В роде *Kellicottia* Ahlstrom, 1938 (сем. Brachionidae) известны два вида: *K. longispina*

(Kellicott, 1879) и *K. bostoniensis* (Rousselet, 1908) [Кутикова, 1970; Koste, 1978]. *K. longispina* – широко распространённый обитатель

северных широт, пелагический озёрный эвригалинный вид [Кутикова, 1970]. Передний спинной край панциря с шестью непарными неравными шипами. Срединный правый шип наиболее длинный, левый – значительно короче. Боковые шипы довольно длинные. Общая длина тела изменяется от 400 до 1000 мкм [Koste, 1978]. На переднем спинном крае панциря *K. bostoniensis* четыре неравные шипа, самый длинный – 140 мкм, размеры тела – 380 мкм [Koste, 1978]. Фотографии обоих видов приведены в работах [Жданова, Добрынин, 2011; Лазарева, Жданова, 2014; Bayanov, 2014].

K. bostoniensis – североамериканский вид, интенсивно расселяющийся по водоёмам Южной Америки [De Paggi, 2002] и Европы [Segers, 2007]. В США и Канаде коловратка типична для гумидных кислотных водоёмов [Roff, Kwiatkowski, 1977; Blouin et al., 1984; Havens, 1991; Scruton et al., 1991], Великих озёр [Barbiero, Warren, 2011], заливов и устьевых областей рек, а также многих болот [Biédzki, Ellison, 2003]. В некоторых водохранилищах Мексики вид отмечен в качестве доминанта зоопланктона [Nandini et al., 2006; Figueroa-Sanchez et al., 2014]. Сравнительно недавно *K. bostoniensis* зарегистрирована в озёрах и водохранилищах разного трофического уровня в Бразилии [Ferraz et al., 2002; Landa et al., 2002; Bezerra-Neto et al., 2004; Peixoto et al., 2010] и Аргентине [De Paggi, 2002]. С середины прошлого века она обитает в водоёмах западной Европы [Pejler, 1998].

Впервые в Европе *K. bostoniensis* обнаружена в первой половине XX в. в одном из озёр Швеции на участке, загрязнённом сточными водами целлюлозно-бумажного комбината [Carlin, 1943]. К началу XXI в. она стала обычным видом для водоёмов юга Швеции [Arnemo et al., 1968; Brett, 1989; Josefsson, Andersson, 2001]. *K. bostoniensis* характерна также для гумидных, кислотных и слабозагрязнённых водоёмов Нидерландов [Leentvaar, 1961], Финляндии [Eloranta, 1988; Jarvinen et al., 1995; Keskitalo et al., 1998; Lehtovaara et al., 2014] и Франции [Balvay, 1994]. Коловратка найдена в реках Эльба и Эмс (Германия) [Rhythmann, 1962; Schulz, 1964; Streble, Krauter, 2006], а

также в р. Огрже (Ohse) (Чешская республика) [Kosik et al., 2011]. Недавно *K. bostoniensis* обнаружена в Беларуси в старице р. Сож (бассейн р. Днепр) [Vezhnavets, Litvinova, 2015].

В озёрах севера Европейской России (Карельский перешеек) *K. bostoniensis* впервые обнаружена в 2000 г. [Иванова, Телеш, 2004]. Позднее появились сведения о её высокой численности в ряде рек и озёр бассейна Верхней и Средней Волги [Жданова, Добрынин, 2011; Лобуничева и др., 2011; Bayanov, 2014], в Онежском озере и водоёмах его бассейна, в Ладожском озере и его притоках [Лобуничева и др., 2011; Макарецца, Родионова, 2011; Алешина и др., 2014; Фомина, Сярки, 2015]. В Европе большинство местообитаний этого вида приурочено к рекам и озёрам, в 2005–2012 гг. *K. bostoniensis* обнаружена в крупных водохранилищах Верхней Волги [Лазарева, Жданова, 2014].

Цель работы – описание местонахождений и анализ потенциальных путей расселения *K. bostoniensis* в водоёмах Европейской части России.

Материал и методы

В работе использовали материалы гидробиологических исследований трёх крупных водохранилищ на реках Шексне (Шекснинское) и Волге (Угличское и Ивановское), а также небольшого водохранилища на р. Охта (Охтинское), оз. Ладожского, свыше 30 небольших (<3 км²) озёр Валдайской возвышенности (Новгородская обл.), Центрально-Лесного заповедника (Тверская обл.) и Окского заповедника (Рязанская обл.), Нижегородской, Владимирской, Ленинградской и Вологодской областей, реки в Нижегородской области и двух ручьёв Вологодской области (табл. 1). Большинство водоёмов обследовали летом (июнь – август), отдельные – весной (апрель).

Коловраток учитывали в тотальных пробах зоопланктона, фиксированных 4%-м формалином. Пробы собирали в пелагиали и/или прибрежье водоёмов малой и средней сетями Джели (ячей сита 85 и 64 мкм соответственно), а также батометрами различной конструкции объёмом 2–4 л с последующей фильтра-

Таблица 1. Характеристика водоёмов, в которых обнаружена *Kellicottia bostoniensis*

№ п/п	Водоём/ Координаты	Площадь, км ²	Глубина, м	Прозрачность, м	pH	Цветность, град. Pt-Co шкалы	Трофность
Вологодская область							
1	Ручей из оз. Тонкое 61°21' с. ш. 37°25' в. д.	–	1.5	–	7.0	–	–
2	Ручей из оз. Кривое 61°27' с. ш. 37°25' в. д.	–	0.3	–	7.0	–	–
3	Оз. Купецкое 61°20' с. ш. 37°19' в. д.	1.05	5	0.5	7.0	–	Эвтрофное
4	Оз. Экозеро 61°24' с. ш. 37°24' в. д.	0.13	2	0.5	6.7	–	Дистрофное
5	Оз. Тонкое 61°24' с. ш. 37°20' в. д.	0.50	2	0.5	6.8	–	Эвтрофное
6	Оз. Лайнозеро 61°26' с. ш. 37°25' в. д.	1.70	4	1.0	7.1	–	Эвтрофное
7	Шекснинское вдхр. 60°17' с. ш. 37°19' в. д.	1665	2.0	1.8	8.0	63	Мезотрофное
Ленинградская область							
8	Оз. Малое Луговое 60°35' с. ш. 30°09' в. д.	0.02	5	0.12	5.8	440–680	Мезотрофное
9	Оз. Большое Морозовское 60°36' с. ш. 29°52' в. д.	1.10	3.1	0.4–1.0	7.6– 8.4	80–84	Эвтрофное
10	Оз. Симагино 60°16' с. ш. 29°48' в. д.	2.70	19	0.8	7.6	76	Эвтрофное
11	Оз. Чернявское 60°23' с. ш. 29°45' в. д.	0.88	4.5	1.5	7.1	74	Эвтрофное
12	Оз. Охотничье 60°36' с. ш. 29°19' в. д.	0.08	13	1.1–1.3	5.3– 6.8	57–94	Олиго- мезотрофное
13	Охтинское вдхр. 60°53' с. ш. 30°29' в. д.	1.08	3.8	0.7	6.7	210	–
14	Оз. Пионерское* 60°18' с. ш. 29°16' в. д.	0.06	18	–	5.5– 7.3	46–353	Мезотрофное
15	Оз. Придорожное* 60°18' с. ш. 29°18' в. д.	0.04	16	–	5.1– 7.1	2–40	Олиготроф- ное
16	Оз. Ладожское 60°45' с. ш. 31°00' в. д.	18135	46.9	1–3.4	6.8– 9.5	–	Мезотрофное

№ п/п	Водоём/ Координаты	Площадь, км ²	Глу- бина, м	Прозрач- ность, м	pH	Цветность, град. Pt-Co шкалы	Трофность
17	Р. Вуокса 61°02' с. ш. 30°09' в. д.	–	–	–	7.1	74	–
18	Р. Тулокса 61°08' с. ш. 32°36' в. д.	–	–	–	6.4	181	–
Новгородская область							
19	Оз. Малое Яичко 57°37' с. ш. 33°11' в. д.	0.30	4.2	0.75	5.6	170	Эвтрофное
20	Оз. Большое Яичко 57°36' с. ш. 33°10' в. д.	–	1.5	0.5	6.5	370	Эвтрофное
21	Оз. Глухое 57°45' с. ш. 33°09' в. д.	–	3.5	0.7	7.0	220	–
22	Оз. Брагино 57°45' с. ш. 33°11' в. д.	–	1.4	2.40.	6.9	170	–
Тверская обл.							
23	Оз. Видогошь** 56°42' с. ш. 36°22' в. д.	0.17	21.9	0.5–1.1	–	50–55	Эвтрофное
24	Оз. Трестино 57°00' с. ш. 32°31' в. д.	0.65	4	2	4.5	55	Эвтрофное
25	Иваньковское вдхр. 56°38' с. ш. 36°33' в. д.	327	9	0.7–0.9	–	30–55	Эвтрофное
26	Угличское вдхр. 56°47' с. ш. 37°15' в. д.	249	7	0.8	–	30–55	Мезотроф- ное
Владимирская область							
27	Оз. Кшара 56°25' с. ш. 42°17' в. д.	1.14	12	2.4	7.6	35	Мезотроф- ное
Нижегородская область							
28	Оз. Еловое 56°21' с. ш. 42°46' в. д.	0.02	17.3	3.7	5.7	30	Мезотроф- ное
29	Р. Керженец 56°30' с. ш. 44°48' в. д.	–	1.5	0.7	6.8	175	–
30	Оз. Рой 55°43' с. ш. 43°09' в. д.	0.74	20	1.5	6.3– 7.2	–	Эвтрофное
31	Оз. Родионово 55°43 с. ш. 43°09' в. д.	0.11	17	3.5	5.6– 7.0	–	Мезотроф- ное
32	Оз. Свято 55°43' с. ш. 43°09' в. д.	0.22	14.6	1.3	7.0	54	–
33	Оз. Святое Дедовское 55°43' с. ш. 43°09' в. д.	1.36	14	3.0	6.1	–	–

Окончание таблицы 1

№ п/п	Водоём/ Координаты	Площадь, км ²	Глубина, м	Прозрачность, м	pH	Цветность, град. Pt-Co шкалы	Трофность
34	Оз. Комсомольское 55°32' с. ш. 43°09' в. д.	0.06	8	3	5.9– 6.8	–	–
35	Оз. Большое 55°32' с. ш. 43°09' в. д.	0.44	21.6	2.5	5.6	–	Эвтрофное
36	Оз. Чарское 55°31' с. ш. 43°11' в. д.	0.31	16	1.5	6.2	143	–
Рязанская область							
37	Оз. Лопата 54°45' с. ш. 41°00' в. д.	1.20	5	0.4	7.2	440	Эвтрофное
38	Оз. Алексеевское 54°44' с. ш. 41°00' в. д.	0.03	1	0.4	6.7	440	Эвтрофное
39	Оз. Нефёдово 54°44' с. ш. 40°58' в. д.	0.03	1	0.4	6.9	70	Эвтрофное
40	Оз. Белое 54°43' с. ш. 40°42' в. д.	0.01	1	0.3	6.9	380	Эвтрофное
41	Оз. Глушицы 54°44' с. ш. 40°59' в. д.	–	1	0.3	6.6	–	Эвтрофное
42	Оз. Алешина Лука 54°43' с. ш. 40°52' в. д.	–	1.2	0.5	7	540	Эвтрофное
43	Оз. Совхозный водопой 54°43' с. ш. 40°52' в. д.	–	0.7	0.6	7.5	–	Эвтрофное
44	Оз. Шагара 55°14' с. ш. 40°06' в. д.	4.24	0.5	–	6.9	–	–

Примечания: * – по: [Закономерности гидробиологического..., 2004]; ** – в затопленной пойме Волги в пределах Ивановского водохранилища; «–» – данные отсутствуют.

цией воды через сито [Жданова, Добрынин, 2011; Лобуничева и др., 2011; Макарецва, Родионова, 2011; Алешина и др., 2014; Лазарева, Жданова, 2014; Вауанов, 2014].

Результаты исследования

Местонахождения вида. По данным авторов и литературным сведениям, *K. bostoniensis* обитает в 44 водоёмах и водотоках на обширной территории Европейской России от 54 до 61° с. ш. и от 29 до 44° в. д. (рис. 1). Все водоёмы Ленинградской области (табл. 1) при-

надлежат к бассейну Балтики (частные бассейны р. Нева, Ладожского озера и Финского залива Балтийского моря), к нему же относятся озёра Вологодской области Купецкое и Тонкое (частный бассейн р. Андома – восточного притока Онежского озера), а также озёра Новгородской области Большое и Малое Яичко (частный бассейн р. Волхов). Остальные водоёмы относятся к бассейну Каспия (частные бассейны Верхней и Средней Волги). Среди них наиболее северные озёра Лайнозеро и Экозеро (Вологодская обл.) принадлежат к бассейну р.

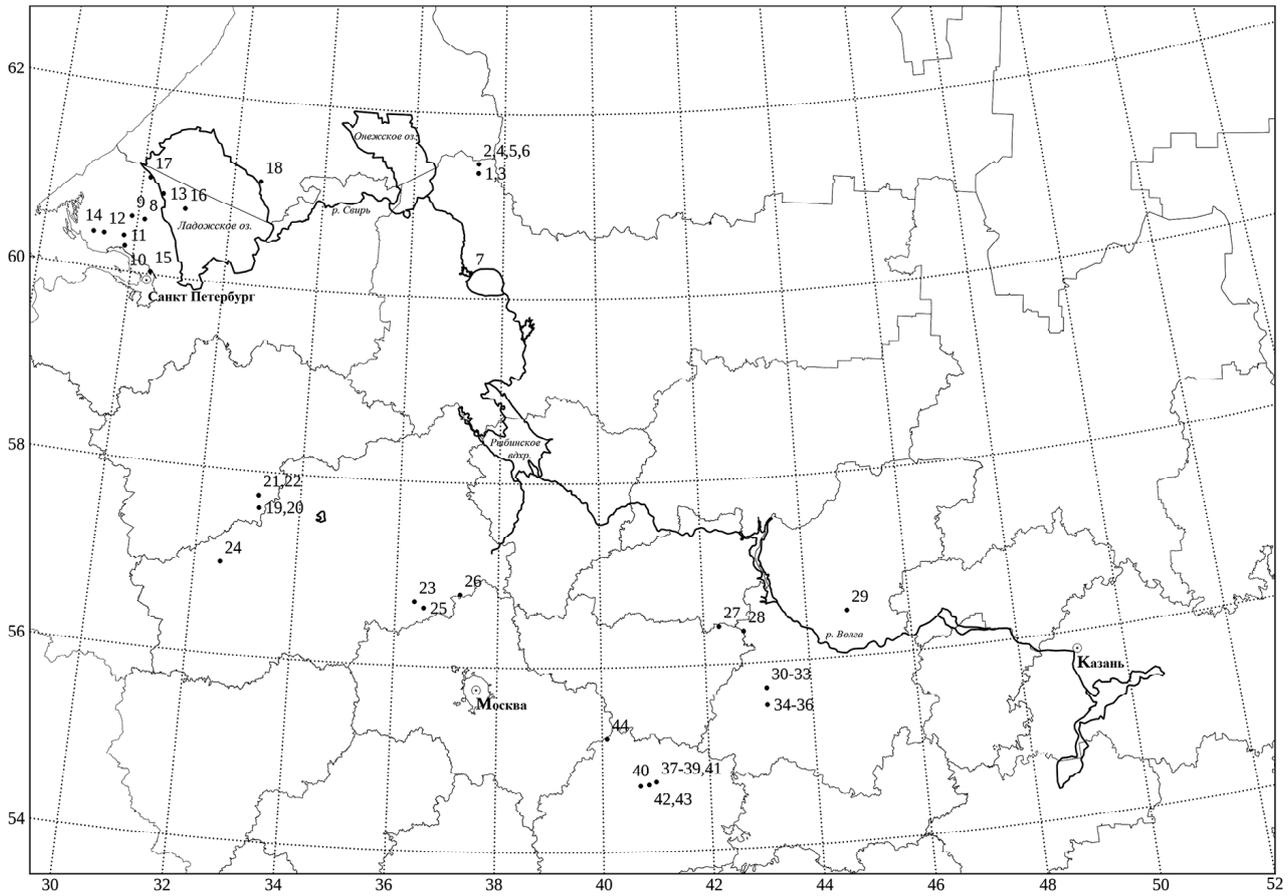


Рис. 1. Карта Европейской России с местами находок *K. bostoniensis*. Цифры на карте соответствуют номерам водоёмов в табл. 1.

Кема (приток р. Шексна, Шекснинское вдхр.), оз. Трестино (Тверская обл.) – к бассейну системы верхневолжских озёр Пено, Волго, Стерж и Вселуг. Водоёмы Рязанской, Владимирской и Нижегородской областей относятся к бассейнам рек Ока и Волга (Чебоксарское вдхр.). Значительная часть обследованных озёр характеризуются замкнутой котловиной (не имеют видимого стока), они расположены вблизи верховьев рек на водоразделах крупных речных бассейнов (Карельский перешеек, южный Валдай и Андомская возвышенность).

Водные объекты, в которых отмечена коловратка, имеют разное происхождение, трофический статус, цветность и уровень pH воды (табл. 1). Преобладают небольшие (<1 км²) и неглубокие (<5 м) озёра ледникового или карстового происхождения, подавляющее большинство из них эвтрофные с гумифицированной водой и pH 5.6–8.4. Только обширное

(>18 тыс. км²) оз. Ладожское ледниково-тектонического происхождения, входит в европейскую систему великих озёр и является замыкающим в системе больших озёр (Онежское, Сайма и Ильмень) с общим водосборным бассейном 258 тыс. км² [Ладожское озеро..., 2002]. Это глубокий мезотрофный водоём с замедленным водообменом (коэффициент водообмена 0.08 год⁻¹), маломинерализованной (63.7 мг/л) олигогумозной водой и уровнем pH от нейтрального до слабощелочного. Коловратка обнаружена в прибрежье озера и его притоках – реках Вуокса и Тулокса [Алешина и др., 2014].

В водохранилищах *K. bostoniensis* зарегистрирована недавно в 2005–2012 гг. [Лазарева, Жданова, 2014]. Крупные водохранилища относятся к бассейну Верхней Волги и характеризуются гумифицированной водой с близкими к нейтральным значениям pH [Минева, 2009; Лазарева и др., 2013]. Верхние в каскаде

Волги Ивановское и Угличское водохранилища долинного типа неглубокие (глубина по руслу реки 5–8 м, средняя – 3.4–5 м), отличаются значительной проточностью (коэффициент водообмена 10.1–10.6 год⁻¹) [Минеева, 2009]. Шекснинское водохранилище в 5–6 раз крупнее, отличается замедленным водообменом (коэффициент водообмена 0.96 год⁻¹) и сложной конфигурацией акватории, где сравнительно большие глубины по руслу (до 17 м) соседствуют с обширными мелководьями (средняя глубина 3.9 м) [Современное состояние..., 2002; Лазарева и др., 2013]. Это водохранилище составляет отдельную северную ветвь волжской системы и входит в структуру Волго-Балтийского водного пути. Водоём включает обширное (1284 км²) оз. Белое и два речных плёса: северный Ковжинский и южный Шекснинский. Шекснинское и Угличское водохранилища относят к мезотрофным, Ивановское – к эвтрофным [Минеева, 2009]. Во всех трёх водохранилищах коловратка обнаружена на глубоководных участках: затопленное русло Волги и Шексны, затопленное пойменное оз. Видогощь.

Небольшое (1.3 км²) Охтинское водохранилище, расположено на р. Охта (правый приток р. Нева) в черте г. Санкт-Петербурга. Это мелководный, полигумозный водоём с нейтральными значениями рН воды, он сильно загрязнён, поскольку используется для водоснабжения промышленных предприятий и в качестве приёмника сточных вод.

Помимо озёр и водохранилищ *K. bostoniensis* отмечена в р. Керженец (левый приток Волги в пределах Чебоксарского вдхр.) с высокой цветностью воды, а также в ручьях, вытекающих из озёр Тонкое и Кривое (бассейн р. Андома).

Численность вида. Обычно коловратку находили в летний период (июнь – август). Так в оз. Шагара зоопланктон собирали ежемесячно с мая по сентябрь, но *K. bostoniensis* регистрировали только в июле и августе (табл. 2). Плотность коловратки в разных водоёмах сильно варьировала (табл. 2). Максимальные значения плотности (>100 тыс. экз./м³) зафиксированы преимущественно в центральной

части мезо- или эвтрофных малых мелководных водораздельных и пойменных озёр, а также в глубоких карстовых водоёмах. В пойменных озёрах Лопата и Нефёдово (пойма рек Ока и Пра) вклад *K. bostoniensis* в общую плотность зоопланктона (Rotifera, Cladocera, Copepoda) составлял до 50%, в численность коловраток – до 74%. В гипolimнионе карстового стратифицированного оз. Еловое почти вся численность (60–80%) коловраток была представлена этим видом. В целом, в состав доминантных видов (>10% общей плотности зоопланктона) *K. bostoniensis* входила в 15 разнотипных водоёмах (табл. 2).

Часто (56% исследованных водных объектов) *K. bostoniensis* встречалась вместе с *K. longispina* (табл. 2). В оз. Еловое плотность *K. bostoniensis* превышала плотность *K. longispina* более чем в 50 раз. Максимальные значения плотности обоих видов были зафиксированы в гипolimнионе озера при температуре воды 5–7 °С [Bayanov, 2014]. В четырёх других озёрах (Комсомольское, Купецкое, Трестино и Видогощь) *K. bostoniensis* также преобладала по обилию над *K. longispina*. Во всех пойменных водоёмах бассейна р. Ока, ряде водораздельных озёр Ленинградской (М. Луговое и Б. Морозовское), Вологодской (Экозеро, Тонкое), Новгородской (М. Яичко) областей и Охтинском водохранилище обнаружена только *K. bostoniensis*. В >40% обследованных водоёмов *K. longispina* превалировала над *K. bostoniensis* или количество обоих видов было близким.

Таким образом, *K. bostoniensis* была многочисленна и преобладала над аборигенной *K. longispina* в небольших, мелководных водоёмах поймы рек и водоразделов речных бассейнов.

Обсуждение результатов

В водоёмах Западной Европы (Франция, Финляндия, Голландия) коловратка чаще всего обитает в гумифицированных (>100 мг Pt/л) или слабозагрязнённых озёрах и реках с широким интервалом (5.2–6.5) значений рН воды [Leentvaar, 1961; Eloranta, 1988; Balvay, 1994; Jarvinen et al., 1995]. В водоёмах Шве-

Таблица 2. Численность (тыс. экз./м³) *Kellicottia bostoniensis* и *K. longispina* в исследованных водоёмах

Водоём	Дата сбора	<i>K. bostoniensis</i>		<i>K. longispina</i>	
		Центр	Прибрежье	Центр	Прибрежье
Ручей из оз. Тонкое	08.2011	1.0 (3)		1 (3)	
Ручей из оз. Кривое	08.2011	12.0 (36)		0.5 (2)	
Оз. Купецкое	08.2010	154.3 (48)	188.2	3.7 (1)	
Оз. Экозеро	08.2011	–	123.4 (43)	0.0	0.0
Оз. Тонкое	08.2012	5.3 (7)	14.6	0.0	0.0
Оз. Лайнозеро	08.2010	1.1 (1)	4.0	0.8 (<1)	
Шекснинское вдхр. против устья р. Кема	08.2005	0.3 (<1)	0	0	1.6–3.4(2–6)
Оз. Малое Луговое*	07.2010	180.0 (43)	–	0.0	–
Оз. Большое Морозовское*	04.2010	30.7 (7)	–	0.0	–
Оз. Симагино*	07.2012	–	–	–	–
Оз. Чернявское*	07.2012	6.5	–	–	–
Оз. Охотничье*	07.2010	11.5 (16)	–	2.3 (3)	–
Охтинское вдхр.	08.2013	59.0 (6)	–	0.0	–
Оз. Ладожское Шучий залив	07.2010	–	0.4 (<1)	–	80.0 (<1)
Волховская губа	07.2011	–	34 (<1)	–	0.0
Бухта Петрокрепость	07.2010	–	0.5 (<1)	–	8 (10)
Переходный район	07.2010	0.1 (<1)	–	1 (1)	–
Оз. Еловое	08.2011	365.3 (83)	–	0.7 (<1)	–
Р. Керженец	07.2013	0.01(<1)		0.0	
Оз. Святое Дедовское	08.2011	0.3 (<1)	–	4.3 (13)	–
Оз. Большое	06.2010	0.2 (<1)	–	11.8 (15)	–
Оз. Комсомольское	06.2010	26.4 (56)	–	0.3 (<1)	–
Оз. Родионово	07.2010	1.7 (3)	–	37.8 (68)	–
Оз. Рой	07.2010	1.8 (1)	–	27.9 (23)	–
Оз. Свято	07.2011	4.3 (5)	–	2.7 (3)	–
	07.2013	42.8 (46)	–	4.4 (5)	–
Оз. Чарское	07.2014	18.0 (19)	–	34.1 (37)	–
Оз. Малое Яичко	07.2007	11.1 (14)	0.1(<1)	0.0	0.0
Оз. Большое Яичко	07.2007	0.5 (<1)	0.4(<1)	16.8 (1)	12.4 (4)
Оз. Глухое	07.2007	0.2 (1)	–	4 (19)	–
Оз. Брагино	07.2007	1.6 (<1)	0.1 (<1)	37.5 (20)	19 (4)
Оз. Лопата	07.2007	1236.8 (68)	5.8 (2)	0.0	0.0
Оз. Алексеевское	07.2007	21.0 (4)	56.4(18)	0.0	0.0
Оз. Глушицы	07.2007	0.1(<1)	–	0.0	0.0
Оз. Нефёдово	07.2007	0.8(<1)	603.0 (16)	0.0	0.0
Оз. Белое	07.2007	5.0 (1)	144.0 (31)	0.0	0.0
Оз. Алешина Лука	07.2007	0.7 (<1)	8.0 (2)	0.0	0.0
Оз. Совхозный водопой	07.2007	0.1 (<1)	0.0	0.0	0.0
Оз. Шагара	07.2010	11.6 (<4)	–	–	–
	08.2010	0.5 (<1)	–	–	–
Угличское вдхр. против устья р. Дубна	08.2012	0.1 (<1)	–	1.3	–
Иваньковское вдхр. против устья р. Шоша	08.2012	0.4 (<1)	–	0.2 (<1)	–
Оз. Видогощь	08.2005	0.5–3.3 (<2)		0.5–21.9 (<1–8)	
	08.2012				
Оз. Трестино	08.2008	14.9 (34)	–	1.1 (3)	–

Примечание. В скобках приведена доля (%) в общей численности зоопланктона, «–» – данные отсутствуют. * ? данные Е.С. Макаревой.

ции, испытывающих влияние сточных вод целлюлозной промышленности, *K. bostoniensis* распространена в сравнительно широком диапазоне условий среды (рН 4.8–8.5, содержание кислорода – 2.4–12.0 мг/л, цветность – 20–150 мг Pt/л) [Arnemo et al., 1968]. На территории Европейской России она также обнаружена в водоёмах, сильно различающихся по морфометрии, абиотическим и биотическим условиям среды (табл. 1). В целом, в Западной Европе *K. bostoniensis* обитает в малых (<3 км²) и больших (>200 км²), в мелководных (<1 м) и глубоких (>20 м) водоёмах с диапазоном трофности от олиго- до эвтрофии [Leentvaar, 1961; Arnemo et al., 1968; Eloranta, 1988; Balvay, 1994; Jarvinen et al., 1995]. Тот же диапазон условий обитания установлен нами для вида в Европейской России. Обитание в разнотипных водоёмах свидетельствует о высокой экологической пластичности вида и возможности его дальнейшего расселения.

В обследованных нами водоёмах коловратка обнаружена во всей толще воды. В глубоких стратифицированных озёрах Кшара [Жданова, Добрынин, 2011], Еловое [Вауанов, 2014], Придорожное [Иванова, Телеш, 2004] она предпочитала мета- и гипolimнион, в котором плотность популяции в 2–100 раз превышала таковую в эпилимнионе. Это указывает на нетребовательность *K. bostoniensis* к содержанию растворённого в воде кислорода. Она может существовать при очень низкой его концентрации. Так, в оз. Кшара количество *K. bostoniensis* в гипolimнионе на глубине 8–12 м составляло 170–750 тыс. экз./м³ при содержании кислорода <2.5 мг/л или около 20% насыщения [Жданова, Добрынин, 2011]. Наибольшую концентрацию коловраток (> 4 млн/м³) регистрировали на глубине 7 м в слое температурного скачка (O₂ ~6 мг/л, >50% насыщения). В октябре 2000 г. численность *K. bostoniensis* в эпилимнионе оз. Придорожное составила 490 тыс. экз./м³, а в гипolimнионе достигала 2 млн экз./м³ [Иванова, Телеш, 2004]. Однако в анаэробном (O₂ <1 мг/л) гипolimнионе оз. Видогощь коловратка отсутствовала, она населяла только эпилимнион (слой 0–4 м) [Лазарева, Жданова, 2014]. Есть данные [Sam-

pbell, 1941], что в стратифицированных водоёмах в начале лета *K. bostoniensis* обитает в гипolimнионе, но к концу лета по мере развития аноксии она поднимается в эпилимнион.

К температуре воды коловратка нетребовательна. В нижних слоях водной толщи исследованных глубоких озёр она достигает высокой численности при температуре 5–12 °С, в мелководных водоёмах – при 15–20 °С. В озёрах Скандинавии высокая численность *K. bostoniensis* наблюдается также в широком диапазоне температуры воды (9–15 °С), она встречается с конца апреля до ноября, максимальная доля яйценосных самок зарегистрирована в августе [Arnemo et al., 1968]. На территории РФ (озёра Шагара и Еловое) наибольшие значения плотности коловраток отмечены в июле. Пиковая численность *K. bostoniensis* в водоёмах России достигает 150–1230 тыс. экз./м³ (табл. 2), что сопоставимо с максимальным обилием, отмеченным в исходных биотопах Северной Америки (1200 тыс. экз./м³) [Roff, Kwiatkowski, 1977; Blouin et al., 1984; Havens, 1991; Scruton et al., 1991; Biédzki, Ellison, 2003; Barbiero, Warren, 2011], а также в Бразилии (190 тыс. экз./м³) [Landa et al., 2002; Bezerra-Neto et al., 2004; Ferraz et al., 2009; Peixoto et al., 2010] и Скандинавии (560–3000 тыс. экз./м³) [Arnemo et al., 1968; Eloranta, 1988].

Коловратка обитает в водоёмах с разной степенью гумификации и образует многочисленные популяции в олигогумозных и полигумозных водоёмах. В России *K. bostoniensis* встречается в более широком диапазоне цветности воды (30–680 град. Pt-Co шкалы), чем это отмечено для других европейских стран (20–180 мг Pt/л) [Arnemo et al., 1968; Eloranta, 1988; Balvay, 1994].

В работах [Arnemo et al., 1968; Balvay, 1994] указано на совместное обитание *K. bostoniensis* и *K. longispina*. В исследованных водоёмах РФ *K. bostoniensis* встречалась как отдельно от аборигенного вида, так и вместе с ним. Совместное распространение двух представителей этого рода характерно для глубоководных озёр и участков водохранилищ (глубина более 5 м), в мелководных озёрах часто находили только *K. bostoniensis*. В водохранилищах бассейна

Верхней Волги встречается исключительно *K. longispina* [Лазарева, Жданова, 2014].

Распространение *K. bostoniensis* – один из примеров биоинвазий в пресных водах, связанных с деятельностью человека [Dumont, 1983; Pejler, 1998]. Появление данного вида в Европе связывают с его переносом балластными водами судов [Arnemo et al., 1968; Gray et al., 2007]. Последующее расселение данного вида, вероятно, происходит по течению рек и/или с миграциями водоплавающих птиц. Многие из исследованных водоёмов не имеют видимого стока и можно предположить, что покоящиеся яйца *K. bostoniensis* в эти биотопы занесены именно птицами. Для аридных регионов обычен воздушный перенос сухих покоящихся яиц гидробионтов, поднятых ветром вместе с пылью с побережья водоёмов [Аладин, Плотников, 2004]. Однако в зоне избыточного увлажнения распространение коловраток с ветром маловероятно, поскольку даже при снижении уровня водоёмов их побережье остаётся влажным, а коловратки и их яйца оказываются захороненными в сыром грунте среди прибрежной растительности. Экспериментальными работами с использованием ловушек на островах Антарктики и в США установлено, что лишь немногие виды коловраток (из Brachionidae только *Keratella cochlearis* Gosse) могут переноситься на дальние расстояния ветром и дождями [Janiec, 1996; Jenkins, Underwood, 1998].

Расселение коловраток с миграциями других животных (зоохория) почти не изучено, но есть много аргументов против возможности переноса жизнеспособных стадий развития коловраток в пищеварительном тракте птиц [Segers, De Smet, 2008]. Тем не менее, птицы, а также амфибии и насекомые могут переносить покоящиеся яйца и живых коловраток на поверхности тела [Maguire 1959, 1963; Schlichting, Milliger, 1969]. Во время весенних и осенних миграций утки и гуси летят со скоростью >80 км/ч и за один перелёт покрывают 500–600 км [Якоби, 1966]. По другим данным, скорость кряквы на пролёте составляет 40–80 км/сут [Миграции птиц..., 1997], шилохвосты – 90–100 км/сут [Птицы Советского Союза..., 1952]. Для мно-

гих видов речных и морских уток очень характерны летние миграции на линьку [Мониторинг и сохранение..., 2010], для молодых крякв обычны также осенние кочёвки в немиграционном направлении на расстояние более 100 км [Миграции птиц..., 1997]. Большинству речных уток свойственны короткие перелёты от водоёма к водоёму на кормёжку [Птицы Советского Союза, 1952]. Таким образом, птицы на поверхности тела могут транспортировать, по крайней мере, покоящиеся яйца коловраток на значительные расстояния во время миграций. Во время кормовых кочёвок от водоёма к водоёму также возможен перенос живых коловраток, этим можно объяснить частые находки *Kellicottia bostoniensis* в группах близко расположенных озёр (озёра Карельского перешейка, Валдая, Андомской возвышенности, поймы рек Пра и Ока).

В центре и на севере Европейской России на гнездовьях обычны кряква (*Anas platyrhynchos* L.), шилохвость – *A. acuta* (L.), чирок-свистун (*A. crecca* L.) и чирок-трескун (*A. querquedula* L.). Область зимовок этих уток охватывает все водные угодья Западной Европы от Центральной Балтики до Атлантики, в Европу на зимовку также летят птицы, обитающие на севере Западной Сибири [Мониторинг и сохранение..., 2010]. Суммарную численность уток, летящих вдоль Беломоро-Балтийского канала, оценивают в несколько миллионов особей [Delany, Scott, 2002]. Кольцеванием удалось установить, что водоплавающие птицы совершают перелёты на очень большие расстояния над сушей, используя при этом крупные озёра и реки в качестве ориентиров генерального направления, а также для остановок на отдых [Штейнбахер, 1956; Мальчевский, Пукинский, 1983]. Птицы с зимовки в Западной Европе летят через Балтику и далее на восток, северо-восток и юго-восток к верховьям рек, текущих в западном направлении. Так, основной миграционный путь пролётных морских видов (например, морянки – *Clangula hyemalis* (L. 1758)) проходит от Финского залива через Карельский перешеек и Неву к оз. Ладожскому и далее на северо-восток на побережье Баренцева моря, многие стаи

отдыхают и кормятся на озёрах Карельского перешейка [Мальчевский, Пукинский, 1983]. Восточнее на этом направлении расположена группа водораздельных озёр Андомской возвышенности (табл. 1), удалённых от Ладожского озера на расстояние <200 км и Онежского – около 50 км, то есть на 1–2 суточных перелёта уток. В юго-восточном направлении на расстоянии 700–1000 км (два больших миграционных броска) пригодные для ориентировки и отдыха птиц большие группы озёр расположены на Валдае (Верхневолжские озёра), в верховьях р. Пра – левого притока Оки (система Клепиковских озёр на севере Мещёры) и Оршинские озера в верховьях р. Созь – левого притока Волги. Из перечисленных четырёх групп озёр нами обследованы три, не обследовали только Оршинские озёра. В водоёмах всех трёх групп и/или в близлежащих малых водоёмах их бассейна нами обнаружена коловратка *Kellicottia bostoniensis*.

Мы полагаем, что из западной Европы в водоёмы восточного побережья Балтийского моря и далее на восток к водоёмам Волго-Балтийского водораздела против течения рек, имеющих сток в этот бассейн, коловратку *K. bostoniensis* периодически заносит птицы во время миграционных перелётов и послегнездовых кочёвок. Восточнее наряду с этим вектором инвазии, существует большая вероятность распространения живых особей *K. bostoniensis* и покоящихся яиц с водой рек бассейна Волги, текущих в южном и восточном направлениях. Тот факт, что данный вид уже зарегистрирован в водоёмах бассейна Средней Волги (водоёмы правобережья до 43°, левобережья почти до 45° в. д., табл. 1), свидетельствует о высокой скорости его расселения на восток. В самой Волге коловратка не обнаружена южнее 56° с. ш. и восточнее 38° в. д. (верхняя часть Угличского вдхр.) [Лазарева, Жданова, 2014]. Её находки в небольших озёрах и реках по обоим берегам Волги значительно дальше на юго-восток явно указывают на участие птиц в расселении этого вида. В настоящее время распространение коловратки в России ограничено лесной зоной. Но в Центральной и Южной Америке она обитает в аридных

и тропических районах [Landa et al., 2002; De Paggi, 2002; Bezerra-Neto et al., 2004; Figueroa-Sanchez et al., 2014]. В бассейне Волги граница лесной зоны, вероятно, также не будет препятствовать дальнейшему расселению коловратки на юг.

В России находки *K. bostoniensis* участились в первом десятилетии XXI в. Большинство водоёмов были обследованы впервые, поэтому неизвестно, как давно коловратка в них обитает. Однако изучение некоторых водоёмов ведётся в течение многих десятилетий (Ладожское озеро, Охтинское, Ивановское, Угличское и Шекснинское водохранилища) [Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002; Лазарева и др., 2013; Ладожское озеро..., 2000], что позволяет отследить время появления вселенца в планктоне. Так, в Ивановском (оз. Видогощь) и Шекснинском водохранилищах коловратка зарегистрирована в пробах зоопланктона с 2005 г., в лежащем ниже по каскаду Волги Угличском водохранилище – с 2012 г. в Ладожском озере – с 2010 г., в Охтинском водохранилище – с 2011 г.

Вселение *K. bostoniensis* в Ладожское озеро могло происходить двумя путями: в Щучий залив и оз. Охотничье по системе р. Вуокса из Финских озёр, а в южную часть Ладоги с балластными водами судов [Макарцева, Родионова, 2011]. В Шекснинское водохранилище коловратка, вероятно, проникла с течением воды из верховьев р. Кема, *K. bostoniensis* многочисленна в водоёмах Андомской возвышенности (озёра Лайнозеро, Экозеро, Купецкое), связанных с р. Кема [Лобуничева и др., 2011]. В Ивановское водохранилище коловратка, по видимому, расселилась с водой Волги или была занесена водоплавающими птицами из системы верхневолжских озёр [Лазарева, Жданова, 2014]. Проникновение *K. bostoniensis* в водоёмы Нижегородской области происходило, вероятно, с запада по течению р. Ока и с птицами из водоёмов Владимирской области [Вауанов, 2014], где вид в настоящее время многочислен и, возможно, появился сравнительно давно [Жданова, Добрынин, 2011]. Заселение коловраткой водоёмов левобережья Средней Волги (р. Керженец) связано, по-ви-

димому, исключительно с переносом птицами. Бассейн этой реки гидрографически не связан с водоёмами, где этот вид обнаружен, и расположен достаточно далеко от них. Река течёт с севера на юг почти по меридиану, ближайшее местообитание *K. bostoniensis* находится в окрестностях г. Нижний Новгород на правом берегу Волги (Чебоксарского вдхр.) в 70 км на северо-запад от устья р. Керженец.

Заключение

В России американская коловратка *K. bostoniensis* впервые обнаружена в озёрах Карельского перешейка в 2000 г. К 2013 г. она зарегистрирована более чем в 40 водных объектах Европейской России. Коловратка широко распространена и стала обычным видом в лесных озёрах и реках бассейна Балтийского моря, Волжско-Балтийского водораздела, а в бассейне Волги расселилась на юг до 55° с. ш. (озёра бассейнов рек Ока и Пра) и на восток почти до 45° в. д. (р. Керженец, бассейн Чебоксарского вдхр.).

Из западной Европы в водоёмы восточного побережья Балтийского моря и далее на восток к водоёмам Волго-Балтийского водораздела против течения рек, имеющих сток в этот бассейн, коловратку *K. bostoniensis*, по-видимому, занесли водоплавающие птицы во время миграционных перелётов и послегнездовых кочёвок. Косвенно участие птиц в расселении вида подтверждается тем, что коловратка чаще всего встречается в малых водоёмах, в том числе расположенных на водоразделах, и не имеющих видимого стока, в несудоходных реках и ручьях. Восточнее наряду с этим вектором инвазии, весьма вероятно распространение живых особей *K. bostoniensis* и покоящихся яиц с водой рек бассейна Волги, текущих в южном и восточном направлениях.

Коловратка обитает в малых (<3 км²) и больших (>200 км²), в мелководных (<1 м) и глубоких (>20 м) водоёмах с диапазоном трофности от олиго- до эвтрофии. В России *K. bostoniensis* встречается в более широком диапазоне цветности воды (30–680 град. Pt-Сo шкалы) по сравнению с водоёмами Западной Европы. Она не требовательна к температуре

и насыщению воды кислородом. В гипolimнионе стратифицированных озёр *K. bostoniensis* достигает высокой численности (>100 тыс. экз./м³) при очень низкой концентрации растворённого кислорода (<2.5 мг/л, или около 20% насыщения) и температуре воды 5–12 °С. Способность жить в разнотипных водоёмах свидетельствует о высокой экологической пластичности вида и возможности его дальнейшего расселения.

В водоёмах Европейской России *K. bostoniensis* обнаружена как отдельно от аборигенного вида *K. longispina*, так и вместе с ним. Совместное обитание двух представителей этого рода характерно для глубоководных озёр и участков водохранилищ (глубина более 5 м), в мелководных озёрах часто находили только *K. bostoniensis*. Напротив, в крупных водохранилищах Верхней Волги на большинстве участков зарегистрирована исключительно *K. longispina*.

Благодарности

Авторы признательны А.И. Копылову, Ю.В. Герасимову и В.Т. Комову за организацию экспедиций, Ю.И. Малиной за помощь в оформлении иллюстраций. Работа выполнена при частичной поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН “Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий”, Вологодского регионального отделения ВОО «Русское географическое общество» в рамках проекта «Тайга без границ».

Литература

- Аладин Н.В., Плотников И.С. Воздействие видов-вселенцев на биоразнообразие Каспийского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 275–296.
- Алешина Д.Г., Курашов Е.А., Родионова Н.В., Гусева М.А., Современное состояние весеннего зоопланктона притоков Ладожского озера // Вода: химия и экология. 2014. № 4. С. 64–71.
- Жданова С.М., Добрынин А.Э. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 45–52.

- Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа / Под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой. М.: Научный мир, 2004. 296 с.
- Иванова М.Б., Телеш И.В. Сезонная и межгодовая динамика планктонных коловраток и ракообразных // В кн.: Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа / Под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой. М.: Научный мир, 2004. С. 71–83.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Ладожское озеро: Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озёрами / Под ред. Н. Филатова. Петрозаводск: Изд. КНЦ РАН, 2000. 508 с.
- Ладожское озеро: Прошлое, настоящее, будущее / Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбкова. СПб.: Наука, 2002. 327 с.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. Американская коловратка American *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2014. № 3. С. 63–68.
- Лазарева В.И., Столбунова В.Н., Минеева Н.М., Жданова С.М. Особенности структуры и пространственного распределения планктона в Шекснинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2013. № 3. С. 46–55.
- Лобуничева Е.В., Ивичева К.Н., Макаренкова Н.Н. Результаты первых гидробиологических исследований водоёмов района Атлеки // Краеведческие (природоведческие) исследования на Европейском Севере: Матер. Вологодской науч.-практической конф. Череповец, 29–30 ноября 2011. Череповец: Череповецкое музейное объединение, 2011. С. 25–31.
- Макарцева Е.С., Родионова Н.В. Первые находки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet 1908) (Rotifera, Brachionidae) в озёрах Ладожском и Охотничьем // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. Минск: Издат. центр Белорусского гос. ун-та, 2011. С. 222.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Из-во Ленинградского ун-та, 1983. 573 с.
- Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии: Пластинчатоклювые. Речные утки. М.: Наука, 1997. 318 с.
- Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
- Мониторинг и сохранение биоразнообразия таёжных экосистем Европейского Севера России / Под ред. П.И. Данилова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 309 с.
- Птицы Советского Союза. Т. 4 / Под ред. Г.П. Демьтёва, Н.А. Гладкова. М.: Советская наука, 1952. 647 с.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та, 2002. 368 с.
- Фомина Ю.Ю., Сярки М.Т. Зоопланктон Онежского озера, биоразнообразие и продуктивность // Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы: III Всероссийская научная Интернет-конференция с международным участием. Казань: ИП Синяев Д.Н., 2015. С. 71–74
- Штейнбахер И. Перелёты птиц. М.: Изд-во иностранной литературы, 1956. 164 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги / Под ред. А.И. Копылова. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Якоби В.Э. Морфо-экологические приспособления к скоростному полёту у птиц // В кн.: Механизмы полёта и ориентации птиц / Под ред. С.Е. Клейнберг. М.: Наука, 1966. С. 64–81.
- Arnemo R., Berzins B., Gronberg B., Mellgren I. The Dispersal in Swedish Waters of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) (Rotatoria) // Oikos. 1968. V. 19. No 2. P. 351–358.
- Balvay G. First Record of the Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in France // J. Plankton Res. 1994. V. 16. No 8. P. 1071–1074.
- Bayanov N.G. Occurrence and abundance level of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in lakes of the Nizhniy Novgorod region // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. V. 5. No 2. P. 111–114.
- Barbiero R.P., Warren G.J. Rotifer communities in the Laurentian Great Lakes, 1983–2006 and factors affecting their composition // Journal of Great Lakes Research. 2011. V. 37. No 3. P. 528–540.
- Bezerra-Neto J.F., Aguila L.R., Landa G.G., Pinto-Coelho R.M. The exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in the zooplankton community in a tropical reservoir // Lundiana. 2004. V. 5. No 2. P. 151–153.
- Biédzki L.A., Ellison A.M. Diversity of Rotifers from Northeastern USA Bogs with New Species Records for North America and New England // Hydrobiologia. 2003. 497. P. 53–62.
- Blouin A.C., Lane P.A., Collins T.M., Kerekes J. Comparison of planktonwater chemistry relationships in three acid stressed lakes // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1984. 69. P. 819–841.
- Brett M.T. The rotifer communities of acid-stressed lakes of Maine // Hydrobiologia. 1989. 186/189. P. 181–189.
- Campbell R.S. Vertical distribution of the planktin Rotifera in Douglas Lake, Michigan, with special reference to depression individuality // Ecol. Monogr. 1941. 11. P. 1–19.
- Carlin B. Die Planktonrotatorien des Motalastrom. Zur Taxonomie und Okologieder Planktonrotatorien // Medd. Lands Univ. Limnol. Inst. 1943. 5. 260 p.
- De Paggi J. New Data on the Distribution of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae): Its Presence in Argentina // Zool. Anzeiger. 2002. 241. P. 363–368.
- Delany S., Scott S. Waterbird Population Estimates. Third Edition. Wetlands International Global Series No 12. Wageningen, The Netherlands. 2002. 105 p.

- Dumont H.J. Biogeography of rotifers // *Hydrobiologia*. 1983. 104. P. 19–30.
- Eloranta P. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), a Plankton Rotifer Species New to Finland // *Ann. Zool. Fennici*. 1988. 25. P. 249–252.
- Ferraz H.D.A., Landa G.G., Paprocki H. Zooplankton of an urban stretch, Itapeperica river, Divinópolis, Minas Gerais, Brazil // *Check List, Campinas*. 2009. V. 5. No 4. P. 890–894.
- Figueroa-Sanchez M.A., Nandini S., Sarma S.S.S. Zooplankton community structure in the presence of low levels of cyanotoxins: a case study in a high altitude tropical reservoir (Valle de bravo, Mexico) // *J. Limnol*. 2014. V. 73. No 1. P. 157–166.
- Gray D.K., Johengen T.H., Reid D.F., MacIsaac H.J. Efficacy of open-ocean ballast water exchange as a means of preventing invertebrate invasions between freshwater ports // *Limnol. Oceanogr*. 2007. V. 52. No 6. P. 2386–2397.
- Havens K.E. Summer zooplankton dynamics in the limnetic and littoral zones of a humic acid lake // *Hydrobiologia*. 1991. 215. P. 21–29.
- Janiec K. Short distance wind transport of microfauna in maritime Antarctic (King George Island, South Shetland Islands) // *Pol. Polar Res*. 1996. V. 17. P. 203–211.
- Jarvinen M., Kuoppamäki K., Rask M. Responses of phyto- and zooplankton to liming in a small acidified humic lake // *Water, Air and Pollution*. 1995. V. 85. P. 943–948.
- Jenkins D.G., Underwood M.O. Zooplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl // *Hydrobiologia*. 1998. V. 387/388. P. 15–21.
- Josefsson M., Andersson B. The Environmental Consequences of Alien Species in the Swedish lakes Mälaren, Hjälmaren, Vänern and Vättern // *Ambio*. 2001. V. 30. No 8. P. 514–521.
- Keskitalo J., Salonen K., Holopainen A.L. Long-term fluctuations in environmental conditions, plankton and macrophytes in a humic lake, Valkea-Kotinen // *Boreal Environ. Res*. 1998. V. 3. No 3. P. 251–262.
- Kosik M., Čadkova Z., Pøikryl I., Sed'a J., Pechar L., Pecharova E. Initial succession of zooplankton and zoobenthos assemblages in newly formed quarry lake Medard (Sokolov, Czech republic) // In 11th International Mine Water Association Congress – Mine Water – Managing the Challenges 05.09.2011, Aachen, Germany / Eds. T.R. Rude, A. Freund, C. Wolkersdorfer. Aachen, Germany: IMWA, 2011. S. 517–522.
- Koste W. Rotatoria. Die Rodertiere Mitteleuropas. Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 1978. 673 s.
- Landa G.G., Rull Del Aguila L.M., Pinto-Coelho R.M. Distribuição espacial e temporal de *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera) em um grande reservatório tropical (reservatório de Furnas), Estado de Minas Gerais, Brasil // *Acta Scientiarum*. 2002. 24. P. 313–319.
- Leentvaar P. Quelques rotateurs rares observés em Hollande // *Hydrobiologia*. 1961. 18. P. 245–251.
- Lehtovaara A., Arvola L., Keskitalo J., Olin M., Rask M., Salonen K., Sarvala J., Tulonen T., Vuorenmaa J. Responses of zooplankton to long-term environmental changes in a small boreal lake // *Boreal Environment Research*. 2014. 19. P. 97–111.
- Maguire B.J. Passive overland transport of small aquatic organisms. *Ecology*. 1959. V. 40. P. 312.
- Maguire B.J. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecol. Monogr*. 1963. V. 33. P. 161–185.
- Nandini S., Merino M., Sarma S.S.S. Seasonal and depth related zooplankton distribution in the reservoir Valle de Bravo (State of Mexico, Mexico) with emphasis on rotifers // *Rotifera. Abstracts XI International Symposium on Rotifers Mexico City, Mexico: National Autonomous Univ. Mexico*, 2006. P. 61.
- Pejler B. History of rotifer research in northern Europe // *Hydrobiologia*. 1998. 387/388. P. 1–8.
- Peixoto R.S., Brandão L.P.M., Valadares C.Fá., Barbosa P.M.M. Occurrence of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) and *Mesocyclops ogunnus* Onabamiro, 1957 in lakes of the Middle River Doce, MG, Brazil // *Acta Limnologica Brasiliensia*. 2010. V. 22 No 3. P. 356–360.
- Roff J.C., Kwiatkowski R.E. Zooplankton and zoobenthos communities of selected Northern Ontario lakes of different acidities // *Can. J. Zool*. 1977. 55. P. 899–911.
- Rühymann D. Die Rädertiere im Plankton des Hamburger Hafens // *Mikrokosmos*. 1962. 51. P. 294–297.
- Scruton D.A., Chengalath R., Carter J.C.H., Taylor W.D. Distribution of planktonic rotifers and crustaceans in one hundred and eight lakes from insular Newfoundland // *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci*. 1991. 1825. 83 p.
- Schlichting H.E., Milliger L.E. The dispersal of microorganisms by a hemipteran, *Lethocerus uhleri* (Montadon) // *Trans. Am. Microsc. Soc*. 1969. V. 88. P. 452–454.
- Schulz H. Biometrische Messungen an *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) // *Mitt. Hamburg. zool. Mus. und Inst*. 1964. 61. P. 117–121.
- Segers H. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. Auckland: Magnolia Press, 2007. 104 p.
- Segers H., De Smet W.H. Diversity and endemism in Rotifera: a review, and *Keratella Bory de St Vincent* // *Biodivers Conserv*. 2008. V. 17. P. 303–316.
- Streble H., Krauter D. Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers. Stuttgart: Kosmos Verlag, 2006. 429 p.
- Vezhnavets V.V., Litvinova A.G. First record of the north American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) from the Sozh River, Belarus // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2015. V. 6. No 2. P. 135–136.

DISTRIBUTION AND WAYS OF DISPERSION OF AMERICAN ROTIFER *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) IN WATERBODIES OF EUROPEAN RUSSIA

© 2015 Zhdanova S.M.^{1*}, Lazareva V.I.^{1**}, Bayanov N.G.^{2***},
Lobunicheva E.V.^{3****}, Rodionova N.V.^{4*****}, Shurganova G.V.^{6*****},
Kulakov D.V.^{5*****}, Il'in M.Yu.^{6*****}

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences,
Borok, Yaroslavl region, 152742 Russia;

² FSBI «State Nature Reserve «Kerzhensky», Nizhnii Novgorod, 603001 Russia;

³ Vologda Laboratory, State Scientific Research Institute of Lake and River Fisheries,
Vologda, 160012 Russia;

⁴ Institute for Lake Research of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 196105 Russia;

⁵ Sergeev Institute of Environmental Geosciences, St. Petersburg Division,
the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199004 Russia;

⁶ Lobachevsky State University, Nizhnii Novgorod, 603950 Russia.

E-mail: * zhdanova83@gmail.com, ** laz@ibiw.yaroslavl.ru, *** bayanovng@mail.ru,
**** lobunicheva_ekata@mail.ru, ***** nleptodora@gmail.com, ***** galina.nngu@mail.ru,
***** dvkulakov@mail.ru, ***** maxim_ilin@list.ru

In the first decade of the 21st century, the findings of a new invader – American rotifer, *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908), has become more frequent in Russia. By 2013 *K. bostoniensis* was detected in more than 40 different waterbodies and watercourses of European part of Russia. American rotifer is widely spread and is a common species in forest lakes and rivers of the Baltic Sea basin, Volga-Baltic watershed; in the Volga River basin it has spread southward to 55° N (lakes of the Oka and Pra rivers) and eastward to 45° E (the Kerzhenets River, Cheboksary Reservoir basin). The rotifers inhabit small (<3 km²) and large (>200 km²), shallow (<1 m) and deep (>20 m) waterbodies with a trophic range from oligo- to eutrophy. In Russia *K. bostoniensis* occurs in a wide range of color of water (30–680 degrees Pt-Co-scale) compared to waterbodies of Western Europe. The rotifer is tolerant to temperature regime and oxygen concentrations in water. In the hypolimnion of stratified lakes, *K. bostoniensis* reaches high abundance (>100 000 ind./m³) at a very low concentration of dissolved oxygen (2.5 mg/L or about 20% of saturation) and water temperature of 5–12 °C. The invader and aboriginal species *K. longispina* coexisted in deep lakes and deep parts of reservoirs (the depth more than 5 m); in shallow lakes only *K. bostoniensis* was found. On the contrary, in most parts of large reservoirs of the Upper Volga *K. longispina* was recorded exclusively. The possibility and the direction of transfer of the rotifer by swimming birds are discussed.

Key words: *Kellicottia bostoniensis*, distribution, ways of dispersion, waterbodies of European Russia.

УДК 593.92 (268.45)

ПЕРВАЯ НАХОДКА МОРСКОЙ ЗВЕЗДЫ *PORANIA PULVILLUS* (O.F. MÜLLER, 1776) В РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ АРКТИКИ

© 2016 Захаров Д.В.^{1*}, Анисимова Н.А.^{1**}, Степаненко А.М.^{2***}

¹Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича, Мурманск 183038;

²Мурманское отделение Союза фотохудожников России, Мурманск, 183038.

E-mail: * zakharden@yandex.ru, ** n_anisim@pinro.ru, *** fotosam@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2016

В сообщении представлена информация о первой находке морской звезды *Porania pulvillus* (семейство Poraniidae) в Баренцевом море. Приведены сведения о месте, глубине, дате поимки, фотография и краткая характеристика пойманного экземпляра. Рассмотрены предполагаемые причины появления данного вида в Баренцевом море.

Ключевые слова: морская звезда, *Porania pulvillus*, Баренцево море, потепление, Арктика, атлантическое течение, п-ов Рыбачий, губа Малая Волоковая.

Введение

Согласно последней наиболее представительной сводке по фауне беспозвоночных Евразийского сектора Арктики [List of species..., 2001], в Баренцевом море обитает два вида морских звёзд семейства Poraniidae: *Poraniomorpha tumida* (Stuxberg, 1878) и *P. hispida* (M. Sars, 1872). В прилежащих водах – преимущественно в северной части континентального склона – зарегистрированы ещё два вида: *Poraniomorpha bidens* Mortensen, 1932 и *Tylaster willei* Danielssen & Koren, 1881 [Анисимова, 2000; Anisimova, Cochrane, 2003].

Материал и методы

5 августа 2015 г. в губе Малая Волоковая Баренцева моря (69°41'N 31°43'E), во время спортивного погружения в легководолазном снаряжении, дайвером была поймана крупная морская звезда. Сразу после поимки она была сфотографирована А.М. Степаненко и в дальнейшем по фотографии и его устному описанию была идентифицирована как ещё один представитель семейства Poraniidae – *Porania pulvillus* (O.F. Müller, 1776) (рис. 1А). Ни в од-

ной из современных фаунистических работ эта морская звезда не упоминается как обитающая в пределах баренцевоморского шельфа.

Результаты и обсуждение

P. pulvillus является атлантическим тепловодным видом, распространённым в водах Норвегии, Франции, Великобритании, восточной Гренландии, Исландии, Ньюфаундленда и в Мексиканском заливе. Этот вид обычен на глубинах от 10 до 300 м, однако в западной Атлантике встречается вплоть до 1000 м. По литературным данным ближайшая к Баренцеву морю точка поимки данного вида находится у берегов Норвегии на широте Лофотенских островов [Brattegard, Holthe, 1997; Arctic megabenthos, 2016; WoRMS Editorial Board, 2016].

Губа Малая Волоковая находится в северо-западной части Кольского полуострова и относится к российской части акватории Варангер-фиорда – одного из крупнейших заливов северной части Скандинавского п-ова (рис. 2). *P. pulvillus* была встречена на глубине 15–20 м.

Согласно морфологическим описаниям [Hayward, Ryland, 1995; Marine Species...,



Рис. 1. Внешний вид морской звезды *Porania pulvillus* (O.F. Müller, 1776), пойманной в губе Малая Волоковая (А), папулы (В), маргинальные пластины (С) (фото А.М. Степаненко).

2016], представители этого вида имеют типичную пятилучевую форму, тело звезды плотное, центральный диск широкий, куполообразный. Спинная сторона затянута сплошным кожным покровом, лишённым известковых образований, и представляется абсолютно гладкой. В отличие от других баренцевоморских представителей семейства *Poraniidae*, спинная сторона которых плотно гранулирована (р. *Poraniomorpha*), либо снабжена мелкими иголочками (р. *Thylaster*). На спинной стороне располагаются многочисленные светлые папулы (жаберные пузырьки), которые хорошо видны у живых экземпляров (рис. 1В). Нижние маргинальные пластины несут от 1 до 5 крепких конических игл, образующих заметный бордюр по периметру диска и лучей (рис. 1С). Цвет варьирует от ярко-красного до желтоватого, иногда присутствуют пятна.

Морфологические особенности пойманного экземпляра хорошо соответствуют приведённому выше диагнозу, как и его ярко-красная окраска со светлыми вкраплениями папул

(рис. 1). По визуальной оценке, размер особи составил порядка 150 мм в диаметре.

Из обитающих в Баренцевом море представителей семейства *Poraniidae* в прибрежных водах Мурмана встречаются только два вида – *Poraniomorpha tumida* и *P. hispida*. Из них наиболее вероятно нахождение на водолазных глубинах бореальной *P. hispida*. Она довольно хорошо отличается от пойманного экземпляра целым рядом признаков: более мелкими размерами (до 80 мм в диаметре по: [Дьяконов, 1950]), наличием на спинной поверхности плотного покрова из мелких гранул, хорошо выраженным по периферии лучей поясом верхних маргинальных пластин, отсутствием крупных конических игл на нижних маргинальных пластинах, окраской, варьирующей в диапазоне от оранжевого до светло-кремового.

Заключение

Данная находка является ещё одной яркой иллюстрацией массового продвижения бореальных видов вдоль основных ветвей Северо-

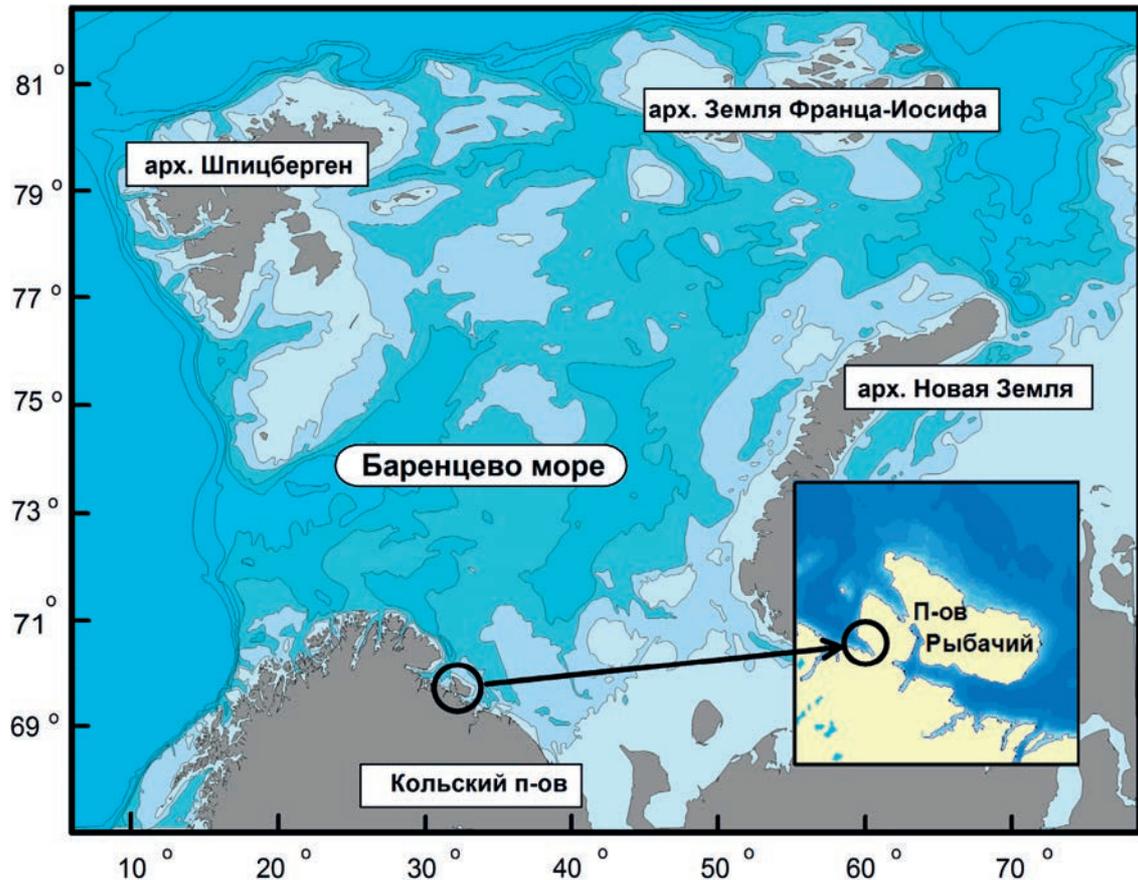


Рис. 2. Место поимки морской звезды *Porania pulvillus* в Баренцевом море.

Атлантического течения в результате длительного периода потепления, которое в Баренцевом море маркируется положительными температурными аномалиями с 1989 г. по настоящее время [Матишов и др., 2010; Voitsov et al., 2012]. В последнее время в Баренцевом море регулярно отмечаются новые для фауны этого района тепловодные виды донных беспозвоночных [Granovitch, Sokolova, 2001; Martynov, 2006; Kantor et al., 2008; Сабиров и др., 2009; Макаревич, Ишкулов, 2010; Матишов и др., 2010; Chaban, Nekhaev, 2010; Rzhavskiy et al., 2011; Деарт и др., 2013]. Так, по данным Т. Браттегарда [Brattegard, 2011], из около 1600 видов донных морских беспозвоночных, северная граница распространения которых в 1997 г. располагалась у берегов Норвегии, 565 видов к 2010 г. сместились в северном направлении в среднем на 750–1000 км. При этом, по данным этого автора, около 300 видов продвинулись вплоть до западных районов Баренцева моря и архипелага Шпицберген.

Интересно отметить, что *Porania pulvillus* не упоминается среди видов, значительно расширивших северную границу своего распространения. Согласно данной сводке, северная граница распространения этого вида как в 1997 г., так и 2010 г. ограничивалась районом Лофотенских островов.

Благодарности

Авторы считают своим долгом выразить благодарность любителям подводного плавания за ценную информацию и активное сотрудничество при написании этого сообщения.

Литература

- Анисимова Н.А. Иглокожие (Echinodermata) Баренцева моря: Видовой состав // Современный бентос Баренцева и Карского морей. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. С. 228–237.
- Деарт Ю.В., Фролов А.А., Манушин И.Е. Двустворчатые моллюски *Abra prismatica* (Montagu, 1808) и *Gari fervensis* (Gmelin, 1791) – новые виды для фауны Российского сектора Баренцева моря // Россий-

- ский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 139–148.
- Дьяконов А.М. Морские звёзды морей СССР // Определители по фауне СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 199 с.
- Макаревич П.Р., Ишкулов Д.Г. Структура и видовое разнообразие пелагических и донных биоценозов Баренцева моря в условиях меняющегося климата // Вестник Мурманского государственного технического университета. Мурманск: Изд-во МГТУ, 2010. Т. 13. № 4/1. С. 633–640.
- Матишов Г.Г., Дженюк С.Л., Моисеев Д.В., Жичкин А.П. Климатические изменения морских экосистем Европейской Арктики // Проблемы Арктики и Антарктики. СПб.: Изд-во ААНИИ, 2010. №3 (86). С. 7–21.
- Сабиров Р.М., Любин П.А., Голиков А.В. Обнаружение коренястого кальмара *Todaropsis eblanae* (Oegopsida, Ommastrephidae) в Баренцевом море // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, вып. 8. С. 1010–1012.
- Anisimova N.A.; Cochrane S.J. An annotated check-list of the echinoderms of the Svalbard and Franz Josef Land archipelagos and adjacent waters // Sarsia. 2003. 88. P. 113–135.
- Arctic megabenthos. 2016 (Электронный документ) // (<http://megabenthos.info>). Проверено 11.01.2016.
- Boitsov V.D., Karsakov A.L., Trofimov A.G. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009 // ICES Journal of Marine Science. 2012. 69(5). P. 833–840.
- Brattegard T. Endringer i norsk marin bunnfauna 1997–2010. Utredning for DN 2011 – 8. Direktoratet for naturforvaltning.
- Brattegard T., Holthe T. Distribution of marine, benthic macroorganisms in Norway. Research Report for DN 1997 – 1. 1997. 409 p.
- Chaban E.M., Nekhaev I.O. *Retusa pellucida* (Brown, 1827) (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea) – a new species for the fauna of Russian Arctic seas // Zootaxonomy Rossica. 2010. 19(2). P. 196–204.
- Granovitch A.I., Sokolova I.M. *Littorina arcana* Hannaford Ellis, 1978 – a new record from the eastern Barents Sea // Sarsia. 2001. V. 86. P. 241–243.
- Hayward P.J., Ryland J.S. Handbook of the marine fauna of north-west Europe London: Oxford University Press, 1995. 799 p.
- Kantor Yu. I., Rუსyaev S.M., Fntokhina T.I. Going eastward – climate changes evident from gastropod distribution in Barents Sea // Ruthenica. 2008. 18(2). P. 51–54.
- List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters // Explorations of the fauna of the seas. 51(59). SPb: Zoological Institute RAS, 2001. 129 p.
- Marine Species Identification Portal. 2016 (Электронный документ) // (<http://species-identification.org>). Проверено 11.01. 2016.
- Martynov A.V. Archaic Tergipedidae of the Arctic and Antarctic: *Murmania antiqua* gen. et sp. nov. from the Barents Sea and a revision of the genus *Guyvalvoria* Vayssiere with the descriptions of two new species // Ruthenica. 2006. 16(1–2). P. 73–88.
- Rzhavsky A.V., Deart Y.V., Britayev T.A. New records of arctic molluscs and polychaetes: range expansion or poorly studied fauna? // Proceedings of the International Scientific Conference “Global climatic processes and their effects on ecosystems of Arctic and Subarctic regions” (Murmansk, 9–11 November 2011). Apatity, 2011. P. 164–166.
- WoRMS Editorial Board. 2016 (Электронный документ) / / World Register of Marine Species // (<http://www.marinespecies.org at VLIZ>). Проверено 11.01.2016.

**FIRST RECORD OF THE SEA STAR
PORANIA PULVILLUS (O.F. MÜLLER, 1776)
IN RUSSIAN PART OF THE ARCTIC**

© 2016 Zakharov D.V.^{1*}, Anisimova N.A.^{1**}, Stepanenko A.M.^{2***}

¹ Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO),
Murmansk, 183038;

² Murmansk Department of the Russian Union of Art Photographers, Murmansk, 183038.
E-mail: * zakharden@yandex.ru, ** n_anisim@pinro.ru, *** fotosam@mail.ru

The paper presents information about the first finding of the sea star, *Porania pulvillus* (Poraniidae family), in the Barents Sea. Information about the place, depth, date of the find, a picture and a brief description of the captured specimen are given. Possible causes of the appearance of this species in the Barents Sea have been analyzed.

Key words: sea star, *Porania pulvillus*, the Barents Sea, warming, Arctic, Atlantic current, Rybachy peninsula, Malaya Volokovaya bay.

УДК: 574.5

СОВРЕМЕННЫЙ СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

© 2014 Зуев И.В.^{1*}, Вышегородцев А.А.¹, Чупров С.М.¹, Злотник Д.В.²¹ Сибирский федеральный университет, Красноярск, 660041;² ФГБУ «Енисейрыбвод», Красноярск, 660093.E-mail: * zuev.sfu@gmail.com

Поступила в редакцию 25.12.2014

Приводятся сведения об истории появления, современном составе и распространении видов рыб, интродуцированных человеком или расселившихся самостоятельно в водные объекты Красноярского края с начала XX в. Показано, что расширение состава ихтиофауны произошло преимущественно в бассейне верхнего и среднего Енисея, а также в бассейне Чулыма – правого притока Оби; ихтиофауна рек Пясины и Хатанги, расположенных за полярным кругом, осталась неизменной. Новыми для региона являются 11 видов и 2 подвида рыб, среди которых лещ и верховка существенно расширили свой ареал в бассейнах Енисея и Чулыма; судак, ротан и уклейка – только в бассейне Чулыма. Распространение прочих видов ограничено районами их искусственного зарыбления. Пелядь, обычная для северных районов края, переселена в Красноярское водохранилище; статус серебряного караса, интродуцированного из р. Амур, и степень его ассимиляции с местными популяциями этого вида неясны.

Ключевые слова: чужеродные виды рыб, Красноярский край, Енисей, Ангара, Чулым, Ужурская группа озёр.

Введение

Территория современного Красноярского края, включающего Эвенкию и Таймыр, обладает крайне разветвлённой гидрографической сетью, но при этом относительно небольшим количеством аборигенных видов рыб и рыбообразных (42 вида). С 1930-х гг. на юге края начались работы по направленному формированию ихтиофауны местных озёр, а во второй половине века гидростроительство существенно изменило режим верхнего и среднего Енисея, а также Ангары. Эти факторы привели к тому, что к началу XXI в. около четверти видового состава ихтиофауны в крае стали составлять рыбы-вселенцы.

Существующие публикации по инвентаризации ихтиофауны региона, как правило, ограничены масштабом одного речного бассейна или его локальным участком [Подлесный, 1958; Головкин, 1971; Куклин, 1999; Вышегородцев, 2000]. Информация о видах-вселенцах

представлена серией кратких статей, обзорные работы по этой тематике отсутствуют.

Целью настоящей работы является составление сводки об истории появления, современном составе и распространении чужеродных видов рыб в водных объектах Красноярского края на основании собственных исследований и ретроспективного анализа научных публикаций.

При описании и подсчёте количества чужеродных и аборигенных видов рыб использованы их валидные видовые названия согласно информационно-поисковой системе ИПЭЭ РАН «Позвоночные животные России» [2014].

Особенности гидрографической сети региона

Водные объекты Красноярского края принадлежат бассейнам четырёх крупных рек: Енисея, Оби, Хатанги и Пясины. Большая часть площади края относится к бассейну

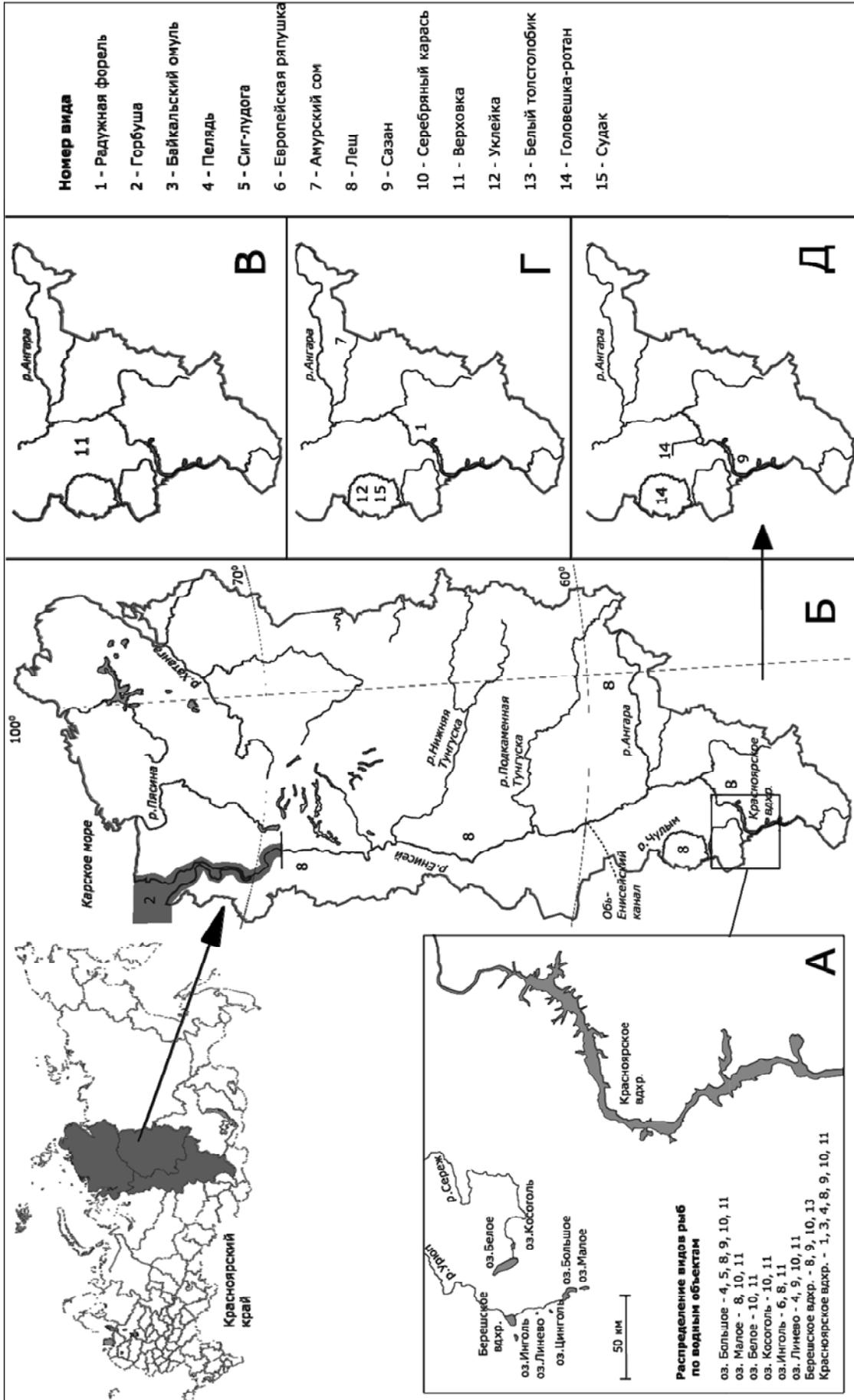


Рис. 1. Распространение видов рыб по территории Красноярского края: А – виды вселенцы в Ужурскую группу озёр, Красноярское и Берешское водохранилища; Б – распространение горбуши (2) и леща (8); В – распространение верховки (11); Г – распространение радужной форели (1), амурского сома (7), уклеи (12) и судака (15); Д – распространение головешки-ротана (14) и сазана (9).

Енисей, который на востоке сообщается с системой Ангары – Байкала – Селенги. По западной границе региона проходит водораздел Енисей с Обским бассейном, причём в районе современного Красноярского вдхр. ширина водораздела, отделяющего его от крупного притока Оби – Чулыма, составляет около 10 км. Контакт между енисейским и обским бассейнами (Обь-Енисейский канал) длительное время существовал в районе посёлка Александровский шлюз (рис. 1Б), в настоящее время он не эксплуатируется. Бассейны Пясины и Хатанги располагаются преимущественно за чертой полярного круга и сообщаются с прочими только через Карское море и море Лаптевых.

С 1960-х гг. на юге края начались масштабные работы по гидростроительству, результатом чего стал каскад ГЭС на Енисее: Саяно-Шушенская, Майнская, Красноярская. Каскад ангарских водохранилищ, расположенных в Иркутской области, дополнен Богучанской ГЭС, заполнение одноимённого водохранилища до нормального подпорного уровня (208 м) было достигнуто в 2015 г. В бассейне р. Чулым организованы Назаровская и Берёзовская ГРЭС, сбрасывающие подогретые воды в Чулым и Берёзовское вдхр., соответственно. Следствием создания высоконапорных ГЭС на Енисее и Ангаре стало изменение не только гидрологического, но и термического режима рек [Космаков и др., 2011]. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в зимнее время не замерзает на протяжении 100–300 км от плотины; влияние ГЭС на ледовый режим реки прослеживается до устья р. Подкаменная Тунгуска [Долгих, Шадрин, 2010].

Наличие в юго-западной части Красноярского края большого количества озёр Ужурской группы, имеющих ограниченный видовой состав рыб и лишённых типичных планктофагов и бентофагов, дало широкие возможности для повышения их рыбопродуктивности за счёт вселения ценных видов рыб, в первую очередь сиговых [Иоганзен и др., 1972]. В 1930-е гг. именно этот район стал ключевым центром аквакультуры в регионе. В целом Ужурская группа озёр насчитывает около 10

водоёмов площадью более 1 км², различающихся по размерам, глубине и степени минерализации. Наиболее крупными из них являются озёра Большое (S=32.3 км²) и Белое (S=52.9 км²) (рис 1А). Все озёра этой группы относятся к бассейну р. Чулым.

Видовые очерки о чужеродных видах рыб

1. Радужная форель – *Parasalmo mykiss irideus* (Gibbons, 1855)

Выращивание различных форм радужной форели началось в рыбоводных хозяйствах Красноярского края и Республики Хакасия с 1980-х гг. В тот период Республика Хакасия обеспечивала около половины производимой в России товарной форели [Ростовцев, 2000]. Форелевые хозяйства садкового типа функционировали на Майнском, Назаровском, Берёзовском водохранилищах, незамерзающем участке нижнего бьефа Красноярской ГЭС. Известны случаи несанкционированного выпуска рыб в замкнутые высокогорные озёра Саянского хребта.

Многолетнее товарное выращивание радужной форели в ряде садковых хозяйств обуславливало постоянный уход её молоди в водохранилища, р. Енисей и её притоки (рис. 1Г). Сбегавшая из садков форель стала наиболее многочисленной в Майнском водохранилище, водоёме с высоким коэффициентом водообмена; отдельные особи встречаются в крупных притоках (например, Абакан, Туба, Амыл и др.). Ниже плотины Красноярской ГЭС форель отмечена в правобережном притоке Енисей – р. Мана, а также единично в Енисее на расстоянии до 200 км ниже по течению от г. Красноярска. Случаи нереста или нахождения молоди форели в естественных биотопах нижнего бьефа Красноярской ГЭС неизвестны. Распространению форели ниже по Енисею может препятствовать наличие постоянного зимнего ледяного покрова, при котором вид не выживает [Михеев, 1982].

2. Горбуша – *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792)

В 1959–1960 гг. в реки Кольского п-ова было выпущено 29.6 млн мальков горбуши, навеской

0.2–0.7 г [Бурмакин, 1963]. В 1963 г. горбуша впервые появилась в дельте Енисея, в дальнейшем вид стал регулярно встречаться в уловах в низовьях Енисея [Куклин, 1999] (рис. 1Б). Есть основание полагать, что горбуша нерестится в притоках нижнего Енисея, Танаме, Яре и Дудинке. Официальные сведения о численности и объёмах вылова данного вида отсутствуют.

3. Байкальский омуль – *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi, 1775)

Посадочным материалом байкальского омуля зарыблялась Ужурская группа Верхне-Чулымских озёр и Красноярское вдхр. (рис. 1А). В 1970 и 1972 гг. личинок байкальского омуля выпустили в оз. Большое в объёме 3300 тыс. экз. и в оз. Цинголь в объёме 100 тыс. экз. с целью получения товарной продукции [Попков, 1979]. Однако, из-за отсутствия условий естественного воспроизводства (отсутствие крупных притоков) интродукция омуля не завершилась натурализацией.

В Красноярское вдхр. в 1968 и 1969 гг. было выпущено 6.75 млн личинок омуля. С 1979 г. водохранилище зарыбляют его сеголетками. За период с 1991 по 2002 г. не ежегодно было выпущено 8.7 млн экз. Последний выпуск молоди проводился в 2004 г. в объёме 2.5 млн экз. [Вышегородцев, Заделёнов, 2013].

В Красноярском вдхр. вид распространён по всей акватории, обитает в пелагиали на глубинах 20–60 м. Отличается хорошим темпом роста, более высоким, чем в материнском водоёме – оз. Байкал. Половой зрелости достигает в 5–6 лет [Вышегородцев и др., 2005]. Основу пищевого рациона (95–98% массы пищевого комка) составляет крупный веслоногий рачок *Heterocope borealis* (Fisher, 1851), который впервые был обнаружен в 1974 г. на приплотинном участке и впоследствии широко распространился по акватории нижнего и среднего участков водохранилища [Скопцов и др., 2003]. Эффективность естественного размножения омуля в водохранилище очень низка, его численность лимитируется в основном объёмами зарыбления. Объём вылова в 2010 г. составил 8 т, в 2011 – 2.5 т [Вышегородцев, Заделёнов, 2013].

4. Пелядь – *Coregonus peled* (Gmelin, 1789)

Естественный ареал пеляди в Красноярском крае располагается в водоёмах и водотоках бассейнов рек Хатанга, Пясины и в Енисее от устья до р. Сым [Подлесный, 1958; Вышегородцев, 2000]. Неоднократно предпринимались попытки расширения области распространения вида за счёт вселения его в водоёмы юга края.

Зарыбление Красноярского вдхр. личинками пеляди начато в 1968 г. [Ольшанская, 1975]. За период с 1968 по 2003 г. в водохранилище было выпущено свыше 45 млн личинок и мальков пеляди [Вышегородцев и др., 2005]. Выпуск молоди пеляди был возобновлён в 2007 г. Объём выпуска за 2007–2009 гг. составил 11.3 млн экз. Численность вида остаётся невысокой и в большей мере определяется величиной объёма выпущенной молоди, чем естественным размножением. До 2003 г. уловы её колебались от 0.1 до 0.8 т. Объём вылова в 2008 г. достиг 18.1 т, в 2009 г. – 13.1 т, в 2015 – 29.1 т [Годовой отчёт..., 2016]. Расчётная биомасса промыслового запаса в 2014 г. составила 680 т [Государственный доклад..., 2015]. В результате ухода из водохранилища пелядь стала также довольно обычна в уловах рыбаков-любителей в нижнем бьефе ГЭС.

В 1970-х гг. икра, личинки и сеголетки пеляди выпускались в озёра, относящиеся к Ужурской группе Верхне-Чулымских озёр. Эффективность внедрения вида на стадии икринки и личинки была незначительной в результате уничтожения их аборигенной ихтиофауной [Гайдин, Бурмакина, 2014]. В настоящее время самовоспроизводящиеся популяции пеляди остались только в озёрах Большом и Линево (рис. 1А).

5. Обыкновенный сиг – *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758)

В Ужурскую группу озёр в разное время были зарыблены две формы обыкновенного сига из Онежского и Чудского озёр: сиг-лудога *Coregonus ludoga* Polyakov, 1874 и чудской сиг *C. lavaretus maraenoides* (Poljakow, 1874). На момент вселения они имели статусы подвидов, что отражено в публикациях того времени [Башмаков, 1953; Колядин, 1985].

Сиг-лудога впервые выпущен в оз. Большое в 1931 г. и впоследствии расселён в другие водоёмы Ужурской группы озёр [Колядин, 1985] (рис. 1А). Повторная интродукция 2.8 млн личинок лудоги проводилась с 1958 по 1974 г. [Колядин, 1985]. Натурализация под-вида произошла только в оз. Большом, хотя численность его остаётся невысокой.

Сиг чудской завезён в оз. Инголь случайно вместе с икрой других сиговых в 1939 г. Специального промысла чудского сига на оз. Инголь не существовало. Он попадался как прилов в неводных уловах ряпушки и рипуса. Сведения о его товарных уловах имеются только за два года: в 1945 г. было добыто 0.09 т (0.6% годового улова) и в 1946 г. – 0.41 т (12.2% годового улова всей рыбы). В настоящее время, со слов рыбаков-любителей, сиг очень редко встречается, хотя за последние 6 лет реально подтверждённых находок нет [Злотник, 2011].

6. Европейская ряпушка – *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758)

В 1939 г. европейская ряпушка была интродуцирована в оз. Инголь в количестве 1 млн икринок, привезённых из Ленинградского рыбозавода (рис. 1А). Икра поступила как рипусовая, но оказалась смешанной рипусово-ряпушко-сиговой [Башмаков, 1953]. В 1950-х гг. численно в этом водоёме преобладала именно европейская ряпушка. В период с 1963 по 1966 г. было посажено 10.5 млн личинок ряпушки из оз. Ильмень, уловы которой в Инголе в 1945–1950 гг. достигали 2.4 т в год.

В настоящее время, благодаря мерам охраны, связанным с присвоением озеру статуса памятника природы, ряпушка стала одним из доминантов по численности, тогда как по данным 2001 г. была самым малочисленным промысловым видом [Злотник, 2013].

7. Амурский сом – *Parasilurus asotus* (Linnaeus, 1758)

Сведений о наличии сома в водных объектах края крайне мало. Впервые для бассейна Енисея вид был отмечен А.А. Куклиным [1999], который указывал на появление амурского сома в Братском вдхр. В дальнейшем

нахождение вида в ангарских водохранилищах (Братское и Усть-Илимское) подтверждено С.Ф. Понкратовым [2013]. Прочие сведения о соме представлены только устными сообщениями о поимках вида в р. Ангара и единично в нижнем течении Енисея (рис. 1Г).

8. Лещ – *Abramis brama* (Linnaeus, 1758)

Интродукция леща в Красноярское вдхр. была проведена ещё в период строительства Красноярской ГЭС. В 1964 и 1966 гг. в р. Енисей (в зоне формирования водохранилища) было выпущено 26.2 тыс. разновозрастных рыб. В последующие несколько лет регулярно проводили его подселение. Общее количество вселённого леща за период с 1964 по 1970 г. составило 37.5 тыс. экз. [Ольшанская и др., 1977]. В Красноярском вдхр. лещ распространён по всей акватории. Обитает в притоках, заливах и в прибрежной зоне собственно водохранилища. Отдельные крупные экземпляры отлавливаются на глубинах до 35 м [Долгих, Скопцов, 2005].

Из Красноярского вдхр. лещ поднялся в верхний Енисей, освоил акваторию будущего Саяно-Шушенского вдхр. и продолжает расселяться вверх по Большому и Малому Енисею. Отдельные особи поднимаются вверх по притокам на сотни километров и даже проникают в глубоководные олиготрофные озёра [Гундризера и др., 1986].

Лещ, скатившийся через плотину Красноярской ГЭС в нижний бьеф, получил широкое распространение в среднем Енисее, вплоть до Подкаменной Тунгуски. Единично встречается до Дудинки (рис. 1Б). Известен в крупных притоках Енисея (Кан, Сым, Ангара). Расселение вида по Ангаре, вероятно, шло как со стороны Енисея, так и со стороны Братского вдхр., куда он выпускался в 1962–1971 гг. [Понкратов, 2013]. Особенно многочислен лещ в р. Енисей на участке от устья Ангары до Вороговского многоостровья включительно, в местах нагула и нереста осетровых, нельмы, омуля, муксуна, многих видов карповых и окуневых рыб.

Появлению леща в бассейне р. Чулым предшествовала его интродукция в Новосибирское

вдхр. и верхнечулымские озёра в 1957–1960 гг. [Интересова, 2016]. В Чулыме вид распространился практически по всей протяжённости реки, встречается в Берешском вдхр., а также в ряде озёр: Большое, Малое, Инголь (рис. 1А).

В 2015 г. совокупный вылов леща в водных объектах Красноярского края составил 152 т, в том числе: в реках – 46 т; озёрах – 0.2 т; водохранилищах – 106 т [Годовой отчёт..., 2016].

9. Сазан – *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758

В 1964–1968 гг. сазан (каarp) был интродуцирован в водоёмы Койбальской оросительной системы (Республика Хакасия) – озёра Сосновое, Подгорное и др. В период наводнения в 1966 г. был разрушен ряд рыбоводных прудов на р. Биджа, где выращивались преимущественно карп и карась серебряный. Вся рыба из прудов скатилась вниз по течению в р. Енисей [Вышегородцев и др., 2005]. Проник вид в Красноярское и Саяно-Шушенское водохранилища.

Процесс натурализации сазана в Красноярском вдхр. проходил довольно медленно и занял продолжительное время. Впервые в промысловых уловах сазан зарегистрирован в 1975 г. – 0.5 т [Вышегородцев и др., 2005]. Вид освоил всю прибрежно-литоральную зону водоёма. Основными районами его промысловых концентраций являются мелководные хорошо прогреваемые участки верхней и средней части водохранилища. Официальный объём вылова вида в 2015 г. составил около 8 т [Годовой отчёт..., 2016].

Ниже плотины Красноярской ГЭС сазан встречается в р. Енисей в черте г. Красноярска. Обитает в устье р. Кан, несколько неполовозрелых особей отловлено в среднем течении р. Кан в районе впадения левобережного притока р. Большая Уря (рис. 1Д). В бассейне р. Чулым сазан встречается в озёрах Большом, Линево и Берешском вдхр. (рис. 1А).

10. Серебряный карась – *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782)

В целом, серебряный карась *C. auratus* (Linnaeus, 1758) не является чужеродным для водных объектов Красноярского края, и в ка-

честве отдельного вида для бассейна Енисея отмечен ещё в сводке А.В. Подлесного [1958], без указания области его распространения. В системе Енисея серебряный карась встречается от верховьев до бассейна р. Хантайки [Вышегородцев, 2000; Фауна позвоночных..., 2004], обитает в пойменных и материковых озёрах нижнего Турухана [Головко, 1971; Головко, Попов, 1973], известен в Хантайском вдхр. [Природа..., 1988].

Вместе с тем, в 1960-х гг. на территории края и в Иркутской обл. были проведены работы по вселению серебряного карася, доставленного из р. Амур. Вселения проводили в Братское вдхр. [Куклин, 1999] и водоёмы Ужурской группы озёр. В период с 1960 по 1962 г. в оз. Белое было выпущено около 7.1 тыс. экз. производителей карася. В 1964–1966 гг. в озеро вселили ещё 4640 экз. разновозрастного и 420 тыс. годовиков серебряного карася из прудов Ужурского рыбопитомника [Завьялова, Колядин, 1977]. Через 10 лет после вселения его годовой вылов составил 259 т [Колядин, 1981]. В дальнейшем рыбы распространились по всей системе р. Чулым и проникли в Красноярское вдхр.

Поскольку работ по морфологической или молекулярно-генетической идентификации нативной и вселённой «форм» серебряного карася не проводилось, на сегодняшний момент невозможно сказать о границах распространения амурской формы и степени её ассимиляции с аборигенными популяциями вида в водных объектах края.

11. Верховка – *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843)

Для Западной Сибири верховка впервые указана в 1973 г. проф. Г.М. Кривощёковым как случайный акклиматизант, завезённый летом 1962 г. в пруды Ояшенского карпового питомника (Новосибирская обл.) из Брянской обл. вместе с карпом [Косолапов, Скалон, 2004]. Также известно, что верховка была случайно завезена (1965–1968 гг.) в Каменский рыбопитомник вместе с рыбопосадочным материалом из прудов Курской обл. Из этих рыбопитомников она распространилась в верховья р. Обь

и на акваторию Новосибирского вдхр. [Бабуева и др., 1982; Колядин, 1985]. В Чулым верховка проникла из Новосибирского вдхр. В настоящее время распространена по всему бассейну Чулыма, особенно в пойменных и проточных водоёмах реки, а также в водоёмах-отстойниках и бывших карьерах угледобычи.

В бассейне верхнего и среднего Енисея, включая Ангару и левобережные притоки, верховка повсеместно встречается в мезо- и эвтрофных водоёмах, а также некоторых реках (рис. 1В). В ряде озёр и прудов вид занимает доминирующие позиции по численности и биомассе. Так в небольшом эвтрофном вдхр. - Бугач, расположенном в черте г. Красноярск, биомасса верховки составила около 30 кг/га [Задорин и др., 2004]. В Красноярском вдхр. впервые была обнаружена в августе 2004 г. в прибрежной зоне зал. Сыда [Вышегородцев и др., 2005].

12. Уклейка – *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758)

В Чулым проникла вследствие саморасселения из Новосибирского вдхр., в которое она попала случайно вместе с рыбопосадочным материалом при проведении рыбоводно-акклиматизационных работ в период с 1957 по 1967 г. [Интересова, 2016]. По нашим данным, естественной границей распространения вида по основной магистрали реки является плотина Назаровской ГРЭС, расположенная в 1350 км от устья (рис. 1Г).

13. Белый толстолобик – *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844)

Партия разновозрастной молоди белого толстолобика вселялась в 2002–2006 гг. в Берёзовское вдхр. [Заделёнов, Щур, 2009], куда сбрасывается подогретая вода «Берёзовской ГРЭС-2» (рис. 1А). Целью вселения было подавление массового цветения цианобактерий на акватории водохранилища. Вид равномерно расселился по всему водохранилищу и характеризовался удовлетворительным темпом роста [Отчёт..., 2005]. В 2006 г. официальный объём вылова составлял 0.13 т [Годовой отчёт..., 2016]. Тем не менее, фактов естественного

нереста, как и присутствия молоди толстолобика, не отмечено. В настоящее время половозрелые особи единично встречаются в уловах рыбаков. За пределы водохранилища, в р. Чулым, толстолобик не выходит.

14. Головешка-ротан – *Perccottus glennii* Dybowski, 1877

Первые появления ротана в водоёмах края, вероятно, связаны с его расселением в бассейне Оби. В Томской обл. вид впервые обнаружен в 1990–1992 гг., после чего исследователи фиксировали массовое заселение им средней части бассейна Оби, в том числе бассейна р. Чулым [Решетников, Петлина, 2007]. В последнее десятилетие происходили неоднократные находки ротана рыбаками на территории Ачинского района в бассейне Чулыма (рис. 1Д).

В бассейне Енисея ротан формально появился ещё в 2000 г., когда был зафиксирован в верхнеангарских водохранилищах, где впоследствии стал массовым видом [Дёмин, Купчинский, 2000; Понкратов, 2013]. Однако на остальных участках р. Ангара и непосредственно в р. Енисей вид не обнаруживался. Предположение об обитании вида в водоёмах бассейна р. Подкаменная Тунгуска не подтвердилось [Решетников, 2008].

В водоёмах среднего течения р. Енисей ротан впервые обнаружен в 2013 г. [Зуев, Яблоков, 2013]. При контрольном облове пруда Бугач, расположенного в черте г. Красноярск, пойманы разновозрастные особи вида, включая сеголеток (рис. 1Д). Повторные исследования в 2013 г. подтвердили его распространение как в пруду Бугач, так и в системе связанных с ним водоёмов. Несмотря на то, что удалённость пруда от русла р. Енисей составляет около 10 км, сведений о нахождении ротана непосредственно в реке нет.

15. Обыкновенный судак – *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758)

В бассейне р. Чулым судак распространился вследствие саморасселения из Новосибирского вдхр., куда его неоднократно интродуцировали с 1959 по 1964 г. [Интересова, 2016]. В нижнем и среднем течении реки встречается

ся до плотины Назаровской ГРЭС, то есть на протяжении около 1350 км от устья (рис. 1Г). Популяция находится в достаточно стабильном состоянии, молодь судака неоднократно отмечалась в желудках щуки.

Вид занесён в категорию ценных видов ихтиофауны, составляющих рыбохозяйственный фонд в пределах Красноярского края [Государственный доклад..., 2015]. С 2008 г. официально выделяются квоты на вылов судака в р. Чулым в размере от 0.2 до 1 т, однако объём официального вылова невелик – менее 0.02 т [Годовой отчёт..., 2016].

Заключение

Приведённые данные показывают, что чужеродными для ихтиофауны Красноярского края могут считаться 11 видов и 2 подвида рыб. Изменение видового состава коснулось, прежде всего, бассейнов Енисея (8 новых таксонов) и Чулыма (9), ихтиофауна рек Пясины и Хатанги, расположенных за полярным кругом, осталась неизменной.

Численность белого толстолобика и радужной форели поддерживается за счёт периодического вселения и ухода рыб из садков, прочие виды образовали самовоспроизводящиеся популяции. Среди натурализовавшихся видов наиболее успешными вселенцами стали лещ и верховка, широко расселившиеся в енисейском и чулымском бассейнах; судак, уклейка и ротан массово представлены только в Чулыме. Распространение прочих видов ограничено районами их искусственного зарыбления. Аборигенные для края пелядь и серебряный карась расширили свою область распространения вследствие переселения из северных районов в южные (для пеляди) и вселения амурской «формы» карася.

История появления чужеродных видов рыб в водных объектах края включает также многочисленные случаи официальных [Гайдин, Бурмакина, 2014] и несанкционированных вселений, не закончившихся натурализацией. Помимо интродукции популярных в аквакультуре видов – форели, пеляди и карпа, известны случаи вселения во внутренние водоёмы чира, молоди горбуши и кеты.

Основным вектором появления чужеродных видов являлась направленная интродукция. В прочих случаях (для ротана, верховки, амурского сома, судака и уклейки), вектором может считаться саморасселение из соседних регионов, куда эти виды были вселены ранее, целенаправленно или случайно. В случае с ротаном, отловленным в прудах пригородной зоны Красноярска, вероятным является его вселение аквариумистами, поскольку в самом Енисее данный вид до сих пор не обнаружен.

Изменение гидрологического режима Енисея и Ангары, вызванное строительством ГЭС, не явилось фактором, определившим появление новых видов, однако ускорило процесс натурализации леща, сазана и пеляди. В р. Чулым, небольшая по высоте плотина Назаровской ГЭС, служит границей распространения по реке судака и уклейки, которые встречаются только в нижнем бьефе.

Для саморасселяющихся видов главными инвазионными коридорами являются реки Ангара с востока и Чулым с запада. Ангара исторически служит донором эндемичной байкальской фауны, проникающей в среднее течение р. Енисей. Так, байкальский вид рогатковых – каменная широколобка (*Paracottus knerii*), массово встречается в Енисее на участке от Красноярска до устья Ангары [Вышегородцев, 2000]. Сюда же проникло несколько байкальских амфипод, преобладающих в составе зообентоса среднего Енисея [Гладышев, Москвичева, 2002; Андрианова, 2013]. Река Чулым обеспечивает проникновение в регион чужеродных видов рыб как из обского бассейна в пределах Томской и Новосибирской областей, так и расселение интродуцентов, вселённых в озёра Ужурской группы. Успешное освоение вселенцами р. Чулым связано с разнотипностью биотопов в её бассейне, поскольку вдоль магистрального водотока располагается большое количество придаточных водоёмов. Несмотря на отсутствие непосредственного контакта между енисейским и чулымским бассейнами, нельзя исключать потенциального перемещения некоторых видов рыбами-любителями в районе Красноярского вдхр.

Специальные программы контроля чужеродных видов рыб в водных объектах Красноярского края в настоящее время отсутствуют. Вместе с тем, для некоторых промысловых видов вселенцев (леща, сазана и судака) производится ежегодная оценка допустимых уловов (ОДУ) ведомственным институтом Росрыболовства – НИИ ЭРВ.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Министерства образования и науки РФ Сибирскому федеральному университету – проект № 6.1089.2014/К.

Литература

- Андрианова А.В. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1 (21). С. 74–88.
- Бабуева Р.В., Изотова Г.П., Кривощёков Г.М. Верховка в бассейне р. Карасук // В кн.: Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озёр. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние, 1982. С. 204–207.
- Башмаков В.Н. Аклиматизация сегов в озёрах Большом и Инголе Красноярского края // В кн.: Развитие рыбной промышленности Западной Сибири и проблемы гидробиологии. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1953. С. 167–181.
- Бурмакин Е.В. Аклиматизация пресноводных рыб в СССР // Известия ВНИОРХ. 1963. Т. 53. 317 с.
- Вышегородцев А.А. Рыбы Енисея: Справочник. Новосибирск: Наука, 2000. 188 с.
- Вышегородцев А.А., Заделёнов В.А. Промысловые рыбы Енисея: Монография. Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2013. 303 с.
- Вышегородцев А.А., Космаков И.В., Ануфриева Т.Н., Кузнецова О.А. Красноярское водохранилище. Новосибирск: Наука, 2005. 212 с.
- Гайдин С.Т., Бурмакина Г.А. История рыбоводства в Приенисейском регионе (1931–1991 гг.) // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2014. № 12. С. 254–262.
- Гладышев М.И., Москвичева А.В. Байкальские вселенцы заняли доминирующее положение в бентофауне верхнего Енисея // Доклады АН. 2002. Т. 383. С. 568–570.
- Годовой отчёт о деятельности федерального государственного бюджетного учреждения Енисейское бассейновое управление по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов за 2015 год. Красноярск, 2016. 114 с.
- Головко В.И. Рыбы реки Турухан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1971. 20 с.
- Головко В.И., Попов П.А. Состояние рыбных запасов озера Маковского и меры их рационального использования // В кн.: Водоёмы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1973. С. 26–27.
- Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2014 году». Красноярск, 2015. 294 с.
- Гундризер А.Н., Попков В.К., Верещинский Е.Г., Гундризер В.А., Коновалова С.С., Попкова Л.А. Биологические основы повышения продуктивности водоёмов Тувинской АССР. Томск: Том. ун-т, 1986. 157 с.
- Дёмин А.И., Купчинский А.Б. Головешка-ротан в Иркутском водохранилище // Тезисы Вестника Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. Иркутск, 2000. Вып. 19. С. 9–10.
- Долгих П.М., Скопцов В.Г. Роль рыб-акклиматизантов в структуре ихтиоценоза Красноярского водохранилища // В сб.: Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго междунар. симп. по изучению инвазийн. видов. Борок, 2005. С. 142–143.
- Долгих П.М., Шадрин Е.Н. Влияние Ангаро-Енисейских ГЭС на водные биоресурсы и среду их обитания // Рыбохозяйственные проблемы строительства и эксплуатации плотин и пути их решения: Материалы заседания темат. сообщества по проблемам больших плотин и науч. консультатив. совета Межведомств. ихтиол. комис. Москва, 25 февр. 2010 г. М.: WWF России, 2010. С. 68–71.
- Завьялова Т.Я., Колядин С.А. Изменение ихтиофауны и рыбопродуктивности озера Белое в связи с акклиматизацией серебряного карася // Продуктивность водоёмов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1977. С. 128–132.
- Заделёнов В.А., Щур Л.А. Влияние рыбы-сестофага белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix*) на состояние фитопланктона в Берешском водохранилище (Красноярский край) // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2009. № 8. С. 89–97.
- Задорин А.А., Зуев И.В., Вышегородцев А.А. Верховка (*Leucaspis delineatus* Heckel) – вид-вселенец в водоёмах Красноярского края // Биология внутренних вод. 2004. № 1. С. 75–79.
- Злотник Д.В. Особенности экологии европейской ряпушки *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758), интродуцированной в оз. Инголь (Красноярский край) // Сборник мат. Восьмого междунардн. научно-производственного совещания (конференция) по биологии сеговых рыб. Тюмень, 2013. С. 98–103.
- Злотник Д.В. Современное состояние сеговых-акклиматизантов в некоторых озёрах Верхне-Чулымской группы (Шарыповский район Красноярский край) // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: Материалы II Международной научной конференции Улан-Уде (Россия). Улан-Уде: Изд-во БНЦ СО РАН, 2011. Т. 2. С. 181–183.

- Зуев И.В., Яблоков Н.О. Первая находка ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) в бассейне среднего Енисея // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2013. Т. 6. № 3. С. 243–245.
- Интересова Е.А. Чужеродные виды в бассейне Оби // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 83–100.
- Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н., Вотинов Н.П., Нестеренко Н.В., Подлесный А.В., Тионов М.Д. Акклиматизация и разведение ценных рыб в естественных водоёмах и водохранилищах Сибири и Урала. Свердловск: Ср.-урал. кн. изд-во, 1972. 288 с.
- Колядин С.А. О рыбохозяйственном использовании Ужурской группы озёр // Охрана и рациональное использование природных ресурсов Сибири и Дальнего Востока: Тезисы докладов Третьей Краевой конференции молодых учёных и специалистов, посвящённой XXVI съезду КПСС (17–19 февраля 1981 г.). Красноярск, 1981. С. 155–157.
- Колядин С.А. Экологические особенности популяций рыб и возможности направленного формирования ихтиофауны озёр юга Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1985. 19 с.
- Космаков, И.В., Петров В.М., Заделёнов В.А. Воздействие изменения ледового режима Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС на ихтиофауну реки // Геориск. 2011. № 1. С. 32–36.
- Косолапов М.Ю., Скалон Н.В. Ихтиофауна Беловского и Ояшинского районов Кемеровской области // В сб.: Тр. Кузб. комплексной экспедиции. Кемерово, 2004. Т. 1. С. 290–297.
- Куклин А.А. Ихтиофауна водоёмов бассейна Енисея: изменения в связи с антропогенным воздействием // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39. № 4. С. 478–485.
- Михеев В.П. Садковое выращивание товарной рыбы. М.: Лёгкая и пищ. пром-сть, 1982. 63 с.
- Ольшанская О.Л. Основные черты формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища в период его наполнения // В кн.: Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1975. С. 147–155.
- Ольшанская О.Л., Вершинин Н.В., Толмачёв В.Н., Михалёва Т.В., Романова И.М., Волкова Н.И., Еремеева Г.Г. Рыбохозяйственное использование Красноярского водохранилища // В сб.: Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири. Л.: ГосНИОРХ, 1977. С. 97–139.
- Отчёт о научно-исследовательской работе «Мониторинг “цветения” воды водохранилища ОАО “Березовская ГРЭС-1”». Х/д № 860 / Рук. С.М. Чупров. Красноярск, 2005. 89 с.
- Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. Т. 44. 1958. С. 97–178.
- Позвоночные животные России: Информационно-поисковая система // (<http://www.sevin.ru/vertebrates>). Проверено 23.12.2014.
- Понкратов С.Ф. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейн Ангарских водохранилищ // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 59–69.
- Попков В.К. Морфо-экологические особенности и промысловое значение сиговых-акклиматизантов в озёрах центральной части Алтайско-Саянского нагорья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1979. 20 с.
- Природа Хантайской гидросистемы / Под ред. Б.Г. Иоганзена, А.М. Малолетко. Томск: Том. гос. ун-т, 1988. 336 с.
- Решетников А.Н. Распространилась ли экспансия рыбы ротана на бассейн Подкаменной Тунгуски? // Труды государственного природного заповедника «Тунгусский». 2008. Вып. 2. С. 131–133.
- Решетников А.Н., Петлина А.П. Распространение ротана (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) в реке Оби // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14. № 4. С. 551–556.
- Ростовцев А.С. Промышленное воспроизводство радужной форели в Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2000. 39 с.
- Скопцов В.Г., Михалёва Т.В., Евграфов А.А. Распространение стихийного акклиматизанта *Heterocope borealis* в Красноярском водохранилище // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Мат. Межд. конф. Борок, 2003. С. 118–119.
- Фауна позвоночных животных плато Путорана / Под общ. ред. А.А. Романова. М., 2004. 475 с.

MODERN COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF ALIEN FISH SPECIES IN THE WATER BODIES OF KRASNOYARSK TERRITORY

© 2014 Zuev I.V.^{1*}, Vyshegorodtsev A.A.¹, Chuprov S.M.¹, Zlotnik D.V.²

¹ Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041;

² Federal State Budgetary Establishment (FSBE) «Yeniseyrybvod».

Email: * zuev.sfu@gmail.com

Information about the story of appearance, modern composition and distribution of fish species introduced by man or settled independently in the water bodies of Krasnoyarsk Territory from the beginning of the XXth century is given. It was shown that the completion of fish fauna composition occurred generally in the upper and middle reaches of the Yenisei River and also in the Chulym River – the right tributary of the Ob' River. The fish fauna of Pyasinna and Khatanga rivers, located beyond the Polar circle, remained unchanged. Eleven species and 2 subspecies of fish are new for the region, among which the common bream and sunbleak expanded their ranges in the basins of the Yenisei and Chulym significantly; perch, Chinese sleeper and bleak - only in the Chulym basin. The distribution of other species is limited by areas of their artificial stocking. Peled, which is common in the northern districts of the region, is resettled into the Krasnoyarsk reservoir; the status of a Prussian carp introduced from the Amur River and the degree of its assimilation with the local populations of this species are not clear.

Key words: alien fish species, Krasnoyarsk Territory, Yenisei River, Angara River, Chulym River, Uzhur group of lakes.

УДК 574.625

РЕЗУЛЬТАТЫ ВСЕЛЕНИЯ НОВЫХ ВИДОВ РЫБ В МУНОЗЕРО (ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ)

© 2015 Ильмаст Н.В.*, Стерлигова О.П.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
185910 Петрозаводск, Пушкинская ул., 11; fax (8142) 769810.
E-mail: * ilmast@karelia.ru

Поступила в редакцию 13.04.2015

Проанализированы рыбоводные работы по вселению ценных видов рыб в Мунозеро (южная Карелия). Показано, что в результате интродукции два вида – лещ и паляя сформировали в водоёме самовоспроизводящиеся популяции. Натурализация сига в озере не произошла, что вероятно, связано с отсутствием мест и условий для воспроизводства, выеданием его хищниками (щука, налим, окунь) и значительным выловом в период нереста. Приведены биологические показатели местных и интродуцированных видов рыб.

Ключевые слова: пресноводные экосистемы, рыбное население, популяция, кормовая база, интродукция.

Введение

Проблема сохранения биологического разнообразия в настоящее время является одной из наиболее значимых, поскольку в результате хозяйственной деятельности происходят резкие изменения природных экосистем. Установлено, что наиболее существенные изменения в рыбном населении пресноводных экосистем вызывают антропогенные факторы: нерациональный промысел, гидростроительство, преднамеренная интродукция новых видов, техногенное загрязнение и др. [Решетников и др., 1982; Dgebuadze, 2001; Дгебуадзе, 2002, 2003, 2014; Стерлигова и др., 2002; Алимов и др., 2004, 2013; Криксунов и др., 2005, 2010; Павлов, Стриганова, 2005; и др.].

В Республике Карелия, на протяжении длительного времени проводились работы по искусственному вселению различных видов рыб. Результатами этих процессов стали существенные преобразования в экосистемах: перестройка структуры сообществ, изменение условий обитания рыб (нагула и воспроизводства), трофических и продукционных характеристик гидробионтов [Ильмаст, 2012]. Следует отметить, что изменения, происходящие

в экосистемах, требуют постоянного контроля и мониторинговых наблюдений за составом и структурой водных сообществ.

Работы по интродукции в водоёмы Карелии новых ценных видов были направлены на повышение промысловой продуктивности озёр. В ряде случаев их результаты привели к изменениям состава ихтиофауны, в других попытки вселения новых видов остались без последствий [Кудерский, 2001; Дгебуадзе, 2003; Стерлигова, Ильмаст, 2009].

Цель проведённого исследования заключалась в оценке современного состояния рыбного населения Мунозера и результатов работ по вселению в него видов рыб.

Материал и методы исследования

Материалом для написания работы послужили результаты ихтиологических исследований в 2005–2011 гг. на оз. Мунозеро (южная Карелия). Водоём относится к бассейну Балтийского моря, расположен в нижней части водосбора р. Шуя – притока Онежского оз. (рис. 1).

Площадь водной поверхности Мунозера составляет 13.2 км², площадь водосбора – 25.6 км².

Таблица 1. Основные лимнологические показатели Мунозера

Показатель	Величина
Географические координаты	62°14' с. ш.; 33°49' в. д.
Высота над уровнем моря, м	74.5
Площадь водосбора, км ²	25.6
Площадь водной поверхности, км ²	13.2
Максимальная глубина, м	50.0
Средняя глубина, м	14.4
Прозрачность, м	5.0
pH	7.0 – 7.9
Перманганатная окисляемость, мгО ₂ /л	3.4 – 4.9
Содержанное О ₂ , % насыщения поверхность / дно	97–105 / 65–53
Биомасса фитопланктона, г/м ³	1.5
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1.0
Биомасса бентоса, г/м ²	5.9
Количество видов рыб	12

Водоём глубоководный, наибольшая глубина – 50 м, средняя – 14.4 м. Высота расположения озера над уровнем моря – 74.5 м. В озеро впадает 7 ручьёв, из него вытекает р. Мунозерка [Озёра Карелии..., 1959, 2013; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1972]. По гидрохи-

мическим показателям воды Мунозера относятся к гидрокарбонатно-кальциевому классу, по гидробиологическим характеристикам озеро принадлежит к олиго-мезотрофному типу [Ильмаст и др., 2008; Озёра Карелии..., 2013]. Основные лимнологические показатели приведены в таблице 1.

Основой работы послужили как собственные сборы авторов в летне-осенний период, так и данные литературы. Опытный лов рыбы проводили стандартным набором жилковых сетей (длина 30 м, высота 1.5–3.0 м, ячей 14–60 мм). Сетные порядки выставлялись в разных участках озера (литораль, пелагиаль) и на различных глубинах. Камеральную обработку ихтиологического материала проводили по общепринятым методикам [Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Решетников, 1980; Дгебуадзе, Чернова, 2009]. Рыб измеряли, взвешивали, устанавливали пол, степень зрелости гонад. Возраст рыб определяли по чешуе, жаберным крышкам и отолитам. Латинские названия рыб приводятся по изданию «Рыбы в заповедниках России» [2010].

Результаты исследований и их обсуждение

Одним из существенных путей повышения рыбопродуктивности водоёмов Карелии и улучшения качественного состава уловов являлось искусственное обогащение ихтиофауны за счёт вселения новых видов рыб. Особенно неблагоприятный для рыбного хозяй-

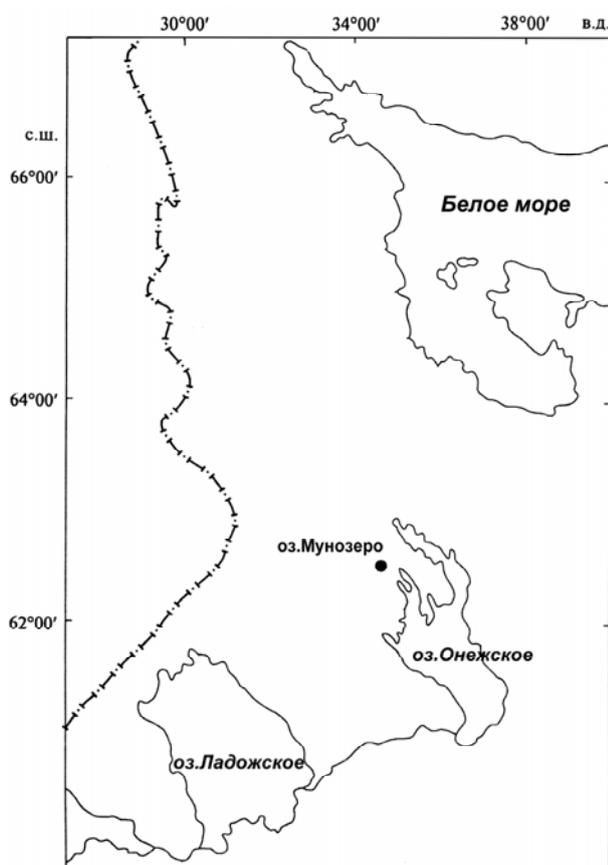
**Рис. 1.** Карта-схема расположения Мунозера.

Таблица 2. Рыбное население озера Мунозеро

Вид	Годы	
	1950-е	2005–2011
Сем. Cyprinidae Fleming, 1822 – Карповые		
<i>Abramis brama</i> (L.) – лещ	–	II
<i>Alburnus alburnus</i> (L.) – уклейка	II	II
<i>Rutilus rutilus</i> (L.) – плотва	III	III
Сем. Esocidae Cuvier, 1816 – Щуковые		
<i>Esox lucius</i> L. – обыкновенная щука	III	III
Сем. Osmeridae Regan, 1913 – Корюшковые		
<i>Osmerus eperlanus</i> (L.) – европейская корюшка	I	I
Сем. Coregonidae Cope, 1872 – Сиговые		
<i>Coregonus albula</i> (L.) – европейская ряпушка	III	III
<i>Coregonus lavaretus</i> (L.) – обыкновенный сиг	I	–
Сем. Salmonidae Cuvier, 1816 – Лососёвые		
<i>Salvelinus lepechini</i> (Gmel.) – паляя	–	I
Сем. Lotidae Bonaparte, 1837 – Налимовые		
<i>Lota lota</i> (L.) – налим	II	II
Сем. Cottidae Bonaparte, 1831 – Рогатковые		
<i>Cottus gobio</i> L. – обыкновенный подкаменщик	I	I
<i>Trigloporus quadricornis</i> (L.) – четырёхрогий бычок, рогатка	–	I
Сем. Percidae Cuvier, 1816 – Окуневые		
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.) – обыкновенный ёрш	III	III
<i>Perca fluviatilis</i> L. – речной окунь	III	III
Всего видов	10	12

Примечание: I – редкие рыбы; II – второстепенные промысловые рыбы; III – основные промысловые рыбы.

ства состав ихтиофауны свойствен многим средним и малым озёрам, в которых лососёвые, сиговые и другие ценные виды рыб обычно отсутствуют [Кудерский, Сонин, 1968]. Именно с этой целью в 1927 г. начались рыбоводно-акклиматизационные работы в Карелии, которые осуществлялись по двум направлениям: расселение местных ценных видов рыб из одних водоёмов в другие, и завоз и вселение новых видов рыб из других регионов страны [Стерлигова, Ильмаст, 2009].

Рыбное население Мунозера в 1950-х гг. было представлено 10 видами (7 семейств): ряпушка (*Coregonus albula*), сиг (*Coregonus lavaretus*), корюшка (*Osmerus eperlanus*), окунь (*Perca fluviatilis*), плотва (*Rutilus rutilus*), уклейка (*Alburnus alburnus*), ёрш (*Gymnocephalus cernuus*), щука (*Esox lucius*), налим (*Lota lota*), бычок-подкаменщик (*Cottus gobio*) [Гордеева-Перцева, 1958]. Результаты ихтиологических съёмов в период исследований показали, что в состав ихтиофауны озера следует включить виды-вселенцы, это лещ (*Abramis brama*) и паляя (*Salvelinus lepechini*). Четырёхрогий бычок

(*Trigloporus quadricornis*), по нашему мнению, всегда обитал в озере, но в связи с малочисленностью не был выявлен. Не обнаружен в озере и вселённый в 1950-х гг. сиг, который до 1970-х гг. отмечался в уловах. Таким образом, в настоящее время ихтиофауна водоёма включает 12 видов рыб (табл. 2).

Все выловленные рыбы принадлежат к 4 фаунистическим комплексам [Никольский, 1980]. Преобладают рыбы арктического пресноводного (корюшка, ряпушка, паляя, налим) и бореального равнинного комплексов (плотва, щука, ёрш, окунь). Затем следуют рыбы понтического пресноводного (лещ, уклейка, четырёхрогий бычок) и малую долю составляют рыбы бореального предгорного комплексов (подкаменщик) (рис. 2). Наиболее многочисленными видами в озере являются ряпушка, окунь, плотва, ёрш, уклейка.

Ряпушка Мунозера относится к крупной форме, обитает главным образом в его северной части. Возрастной состав выловленной ряпушки представлен особями от 1+ до 4+. Размеры ряпушки в опытных уловах ко-

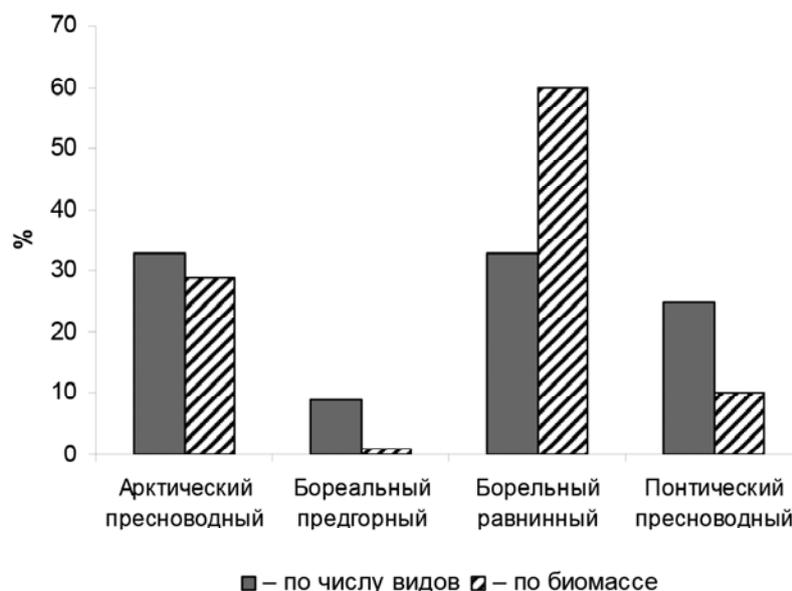


Рис. 2. Соотношение рыб разных фаунистических комплексов в Муозере.

лебались от 15 до 21 см, масса от 27 до 77 г. Половозрелой становится на втором году жизни (1+). Нерестится осенью (ноябрь) на глубинах 15–30 м. Плодовитость в зависимости от массы и возраста варьирует от 3100 до 7300 икринок. В 1970-х гг. крупную ряпушку Муозера использовали для зарыбления (икра, личинки) некоторых озёр Карелии и других водоёмов России.

Окунь встречается по всему озеру. Возрастной состав уловов был представлен особями от 2+ до 8+, длиной от 8 до 22 см, массой от 10 до 170 г. Половой зрелости достигает на четвёртом году жизни. Нерестится весной на мелководных участках.

Плотва распространена повсеместно, в период нагула придерживается прибрежной зоны. В уловах отмечены особи от 3+ до 8+, длиной от 10 до 17 см, массой от 18 до 110 г. По темпу роста не отличается от плотвы из других озёр Карелии.

Ёрш распространён по всему озеру, держится преимущественно в глубоководных участках. Возрастной состав уловов включал особей от 1+ до 4+, длиной от 7 до 13 см, массой от 12 до 40 г. В питании ерша отмечена в большом количестве икра ряпушки, что требует его усиленного отлова в водоёме.

Уклеика встречается повсеместно, в летний период преимущественно в открытых участ-

ках водоёма. Выловленные особи имели возраст от 1+ до 4+, длину от 9 до 13 см, массу от 12 до 18 г. Нерестится в июне, в прибрежных каменистых участках. Половой зрелости достигает на четвёртом году жизни. Значительное место в питании уклеики занимает рачковый планктон.

Налим в озере придерживается глубоководных участков. Максимальный размер выловленного налима составлял 75 см, массой 4 кг, чаще 0.5–1.5 кг. Нерестится в феврале. Весной и осенью совершает кормовые миграции в прибрежную зону, где питается корюшкой и ряпушкой.

Щука встречается, главным образом, в заливах, заросших водной растительностью. Длина щуки в уловах колебалась от 15 до 58 см, масса тела от 45 до 2000 г. Половозрелость наступает на четвёртом году жизни. Нерестится в конце апреля – начале мая. Вылавливают щуку преимущественно весной в период нереста. Основными объектами питания служат плотва, окунь, уклеика.

Редким видом для озера является четырёхрогий бычок, арктический циркумполярный вид, проник в пресные воды и образовал в них реликтовую форму. Это один из немногих представителей ихтиофауны, который сохранился в озёрах со времени их древней связи с морем. В Карелии он обитает в крупных Ла-

Таблица 3. Объёмы выпуска в озеро Мунозеро новых видов рыб

Вид	Годы	Возраст посадочного материала	Количество, тыс. шт.
Лещ	1958, 1968–1971	сеголетки – двухлетки	16.4
Паляя	1974–1985	сеголетки – двухлетки	226.1
Сиг	1953–1955	Икра	6527
		Личинки	1240

дожском и Онежском озёрах, и ещё в шести водоёмах – Сегозеро, Выгозеро, Остер, Верхнее и Среднее Куйто, Маслозеро [Берг, 1949; Озёра Карелии..., 1959, 2013; Дятлов, 2002; и др.]. Предпочитает глубокие и холодноводные озёра, и особенно, если в них присутствуют представители бентосного реликтового комплекса (которыми и питается), такие как *Mysis relicta*, *Monoporeia affinis*, *Pallasiola quadrispinosa*, *Limnocalanus macrurus*, обитающие и в Мунозере [Ильмаст и др., 2008]. В Мунозере он впервые был обнаружен в 2005 г., на глубинах 15–20 м. Вероятно, этот вид попал в Мунозеро по озёрно-речной системе из Онежского озера. Всего выловлено 4 экземпляра в возрасте 1+, длиной (аб) от 10 до 12 см, массой от 12 до 20 г. Изучение особенностей распределения реликтовой рогатки на территории Карелии представляет существенный зоогеографический интерес.

В течение ряда лет на Мунозере проводились рыбоводные работы по вселению ценных видов рыб (лещ, паляя, сиг) [Озёра Карелии..., 1959; Кудерский, Сонин, 1968, Ильмаст и др., 2008].

Исходя из гидрологических, гидрохимических и гидробиологических показателей экосистемы в Мунозеро было выпущено 16.4 тыс. разновозрастных особей леща (сеголетки, двухлетки), 226 тыс. особей палии и 6527 тыс. шт. икринок и 1240 тыс. шт. личинок сига (табл. 3).

Лещ. Водоёмом-донором для работы с лещом было выбрано Сязозеро – крупный рыбопромысловый водоём южной Карелии. Зарыбление Мунозера проводилось в южном плёсе, отвечающем условиям для размножения и обитания леща (хорошо развитая прибрежная высшая водная растительность, более высокая температура воды и богатая кормовая база).

Анализ опытных уловов показал, что в настоящее время в Мунозере лещ встречается по всей акватории. Возрастной состав уловов представлен особями от 2+ до 17+. В нерестовой части популяции доминировали особи 8–12 лет (около 50%). Линейные размеры рыб (ad) колебались от 8 до 42 см, масса тела от 10 до 1450 г. Нерестится лещ в конце мая при температуре воды 12–14 °С, в южной мелководной части озера. Лещ в Мунозере половой зрелости достигает в возрасте 9–10 лет, при длине тела 29–30 см и массе 500–700 г. Сравнительный анализ темпа роста леща из Мунозера и материнского водоёма (табл. 4) выявил сходные показатели [Стерлигова и др., 2002].

Паляя. В водоёмах Карелии паляя ведёт озёрный образ жизни. Предпочитает чистые, глубокие озёра. В крупных озёрах (Онежском, Ладожском и др.) образует ряд экологических форм [Смирнов, 1964; Первозванский, 1987; и др.]. В Мунозеро в 1970–1980 гг. из Кемского рыбоводного завода (маточный водоём – Онежское оз.) было выпущено 226 тыс. разновозрастных особей (сеголетки, годовики, двухлетки) палии. За период исследований в северной части водоёма были выловлены только 7 экземпляров в возрасте 0+ средней длиной (ас) 16 см и массой тела 30 г. Наличие в озере молоди свидетельствует, что в водоёме сформировалась популяция палии и происходит её нерест. Численность данного вида не высока, несмотря на то, что акватория северной части озера, где преимущественно обитает паляя, входит в состав территории заповедника Кивач, где всякий промысел запрещён.

Сиг. В Мунозеро в 1953–1955 гг. было выпущено 6527 тыс. икринок сига лудоги (число жаберных тычинок – 23–33) и 1240 тыс. личинок сунского сига (число жаберных тычинок

Таблица 4. Линейно-весовые показатели леща Мунозера и Сямозера

Возраст, лет	Сямозеро, 1993–1999	Мунозеро, 2007–2011	Сямозеро, 1993–1999	Мунозеро, 2007–2011
	Длина (ad), см		Масса, г	
2+	7.5	8.5	8	10
3+	11.5	10.0	22	30
4+	13.7	14.0	45	75
5+	17.2	16.8	82	130
6+	21.7	22.0	160	210
7+	23.0	25.0	230	300
8+	25.8	27.0	320	450
9+	28.2	29.0	490	530
10+	29.0	31.0	550	680
11+	31.0	32.0	600	700
12+	33.0	33.0	690	750
13+	34.5	34.0	730	780
14+	38.0	37.0	900	850
15+	39.0	38.0	960	910
16+	40.0	–	1000	–
17+	41.0	42.0	1200	1450
n	700	96	700	106

– 27–40) из Онежского оз. [Озёра Карелии..., 1959]. По данным местных жителей, в 1970-х гг. в озере он встречался, однако в наших уловах сиг отсутствовал. Можно предположить, что в озере, при удовлетворительной кормовой базе для сига (биомасса бентоса – 5.9 г/м²), он не нашёл условий для воспроизводства. Нельзя отрицать и выедания его хищниками (щука, налим, окунь). Также вероятно и то, что сиг был выловлен браконьерами в период нереста (не успев отнереститься), что и привело к отрицательному результату его интродукции.

Заключение

Анализ исследований экосистемы Мунозера показал, что по сравнению с ранее полученными данными в состав рыбного населения водоёма следует включить четырёхрогого бычка (рогатку), проникшего в озеро по озёрно-речной системе из Онежского оз., и два новых вида – леща и палию, которые появились в озере в результате рыбоводных работ. Ихтиофауна озера обогатилась двумя ценными видами. В опытных уловах не отмечен сиг, вселённый в 1950-х гг. из Онежского оз., что вероятно связано с отсутствием подходящих условий для его воспроизводства, выеданием

хищными рыбами и значительным выловом в период нереста. В целом, анализ рыбоводных работ в Карелии свидетельствует об эффективности вселения аборигенных видов по сравнению с видами из других регионов [Ильмаст, 2012].

Натурализация новых видов не отразилась на кормовой базе рыб-бентофагов. Анализ бентофауны свидетельствует, что Мунозеро относится к водоёмам с высокой продуктивностью донной фауны, а её средние показатели (биомасса – 5.86 г/м², численность – 4900 экз./м²) указывают на удовлетворительное состояние кормовой базы для рыб-бентофагов [Ильмаст и др., 2008]. Следует отметить, что особую значимость Мунозеру придаёт тот факт, что в нём широко распространены реликтовые виды. В водоёме обитают реликтовые ракообразные (*Monoporeia affinis*, *Pallasiola quadrispinosa*, *Mysis relicta*, *Limnocalanus macrurus*) и реликтовая рыба (*Trigloopsis quadricornis* – четырёхрогий бычок). Изучение особенностей распределения реликтовой рогатки на территории Карелии важно для понимания закономерностей формирования её современной ихтиофауны в послеледниковый период.

Многоплановое освоение природных ресурсов территории водосбора Мунозера сказывается на экосистеме водоёма. Северо-восточная глубоководная часть озера прилегает к территории государственного заповедника «Кивач» и входит в его охранную зону. Влияние коммунально-бытовых вод отмечается, главным образом, в южном плёсе водоёма, куда поступают стоки санаторного комплекса «Марциальные воды». Снижение биогенной нагрузки на водоём данного комплекса в значительной степени улучшит гидрохимический и гидробиологический режимы водоёма. Улучшению состояния рыбного населения способствовали бы и мелиоративные отловы малоценных видов рыб (ёрш, окунь, плотва). Промышленный лов рыбы на озере не ведётся, но широко развито любительское рыболовство.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0005, при поддержке программ Минобрнауки РФ (НШ-1410.2014.4; Соглашение 8101), программы Президиума РАН № 21 «Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (проект №0221-2015-0003).

Литература

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 2013. 343 с.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 1380 с.
- Гордеева-Перцева Л.И. Гидробиологическая характеристика Мунозера // Рыбное хозяйство Карелии / Под ред. П.А. Дрягина, Н.А. Зыцаря, П.И. Новикова, В.В. Покровского, И.Ф. Правдина Петрозаводск: Гос. изд. Карельской АССР, 1958. Вып.7. С. 107–117.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М.: МСОП, ИПЭЭ РАН, 2002. С. 11–14.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 26–34.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с.
- Дятлов М.А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Ильмаст Н.В. Рыбное население пресноводных экосистем Карелии в условиях их хозяйственного освоения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2012. 44 с.
- Ильмаст Н.В., Китаев С.П., Кучко Я.А., Павловский С.А. Гидроэкология разнотипных озёр южной Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 92 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. Обеспеченность ресурсами и её роль в развитии инвазионных процессов // Общая биология. 2010. Т. 71. № 5. С. 436–451.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 54 с.
- Кудерский Л.А. Акклиматизация рыб в водоёмах России: состояние и пути развития // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2. № 1 (5). С. 6–68.
- Кудерский Л.А., Сонин В.П. Обогащение ихтиофауны внутренних водоёмов Карелии // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоёмах СССР. М.: Наука, 1968. С. 123–133.
- Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1980. 182 с.
- Озёра Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство: Справочник. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. 618 с.
- Озёра Карелии: Справочник / Под ред. Н.Н. Филатова, В.И. Кухарева. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // В сб.: Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 4–20.
- Первозванский В.Я. Структура популяции палии Маслозера // В сб.: Вопросы лососёвого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 30–38.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР: В 20 т. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Ч. 3. / Ред. В.Е. Водогрецкий. Л.: Гидрометеиздат, 1972. С. 390–391.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П., и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Рыбы в заповедниках России. Т. 1 / Под ред. Ю.С. Решетникова, М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 627 с.
- Смирнов А.Ф. Морфологическая и биологическая характеристика лудной и ямной палии Ладожского озера // Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 8. Петрозаводск: Карельское книжное издательство, 1964. С. 130–140.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. Виды вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 372–379.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. и др. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование) // Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 119 с.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 162 с.
- Dgebuadze Yu.Yu. The role of land/inland water ecotones in fish ecology on the basis of Russian research – a review // Ecohydrology & Hydrobiology. 2001. No 1. P. 229–237.

RESULTS OF INTRODUCTION OF NEW FISH SPECIES INTO LAKE MUNOZERO (SOUTHERN KARELIA)

© 2015 Ilmast N.V.*, Sterligova O.P.

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences
185910 Petrozavodsk, Pushkinskaya st., 11; fax (8142) 769810.
E-mail: * ilmast@karelia.ru

Fish culture works on introduction of valuable fish species into Munozero Lake (Southern Karelia) are analyzed. It is shown that as a result of introduction, two species, bream and char, formed self-reproducing populations in the lake. Whitefish has not naturalized in the lake because of the lack of places and conditions for reproduction, high predation rate by pike, burbot and perch, and large catches during the spawning season. The biological indices of the aboriginal and introduced species are presented.

Keywords: freshwater ecosystems, fish population, population, food supply, introduction.

УДК: 597.2/.5:591.9(477.75)

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ В ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЕ КРЫМА

© 2015 Карпова Е.П.

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
299011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2.
E-mail: karpova_jev@mail.ru

Поступила в редакцию 23.06.2015

В работе приводится обзор изменений, произошедших во внутренних водоёмах Крыма, и изучается связанный с этим процесс вселения и натурализации чужеродных видов рыб. За последние 70 лет в реках, водохранилищах, каналах и прудах полуострова зарегистрировано около 55 новых видов рыб, которых по встречаемости можно отнести к 4 группам: находки которых единичны; обитавшие в водоёмах несколько десятилетий и исчезнувшие за данный период; наличие и численность которых зависит от рыбохозяйственных мероприятий; создавшие устойчивые самовоспроизводящиеся популяции. В настоящее время не менее 27 видов рыб можно признать натурализовавшимися. Анализируется распределение и количественные характеристики чужеродных видов в реках и водоёмах системы Северо-Крымского канала и их связь с биотопическими и гидрологическими характеристиками мест обитания.

Ключевые слова: рыбы, чужеродные виды, биологические инвазии, Крым, внутренние водоёмы.

Введение

Характерными особенностями естественной гидрологической сети Крыма являются географическая обособленность, практически полная изоляция от континентальных пресноводных бассейнов, слабая развитость (особенно в степной части полуострова) и значительная обеднённость фауны, включающей при этом ряд видов, общих с горной частью Балканского полуострова.

С начала первых исследований, которые были выполнены сразу после присоединения Крыма к Российской империи в конце XVIII в. и вплоть до конца 30-х гг. XX в., такими исследователями, как Габлиц, Паллас, Кесслер, Цееб, Пузанов, Делямуре, во внутренних водоёмах полуострова было описано всего немногим более 15 видов рыб. Основу аборигенной фауны составляли реофильные виды бореально-равнинного, бореально-предгорного и пресноводного понто-каспийского комплексов.

А.М. Никольский [1892] предположил существование «сухопутного моста» между южной оконечностью Крымского полуострова и Бал-

канскими горами до конца ледникового периода. Сходство пресноводных ихтиофаун Крыма и речек, впадающих в Чёрное море в Болгарии, подчёркивал Берг [1949], считая, что «некогда по котловине Чёрного моря протекали реки, через которые происходил обмен фаунами между разными берегами».

Профессор И.И. Пузанов [1949], проанализировав многочисленные данные, говорящие о родстве фауны Крыма с фауной Балкан, Закавказья и Малой Азии, высказывал две гипотезы. По его мнению, фауна Крымских гор или создалась в результате «постепенного заселения пустынного острова, поднятого из глубины моря, но приходившего во временное соединение с прилежащими странами», или же это остаток «некогда более богатой фауны, населявшей ныне распавшийся значительный массив суши, осколком которого является Горный Крым». Бедность фауны пресноводных рыб Пузанов объяснял такими факторами, как мелководность, быстрое течение и эфемерность крымских рек. Также, по его мнению, «...обломок малоазиатской суши, каким по

существо является горный Крым, естественно сохранил и остатки древней фауны. Но в течение веков, благодаря многочисленным колебаниям климата, быть может, в значительной мере благодаря истреблению человеком, остатки эти всё более и более таяли, сохранившись теперь в лице довольно неполного ряда животных южного происхождения». Пузанов выделял три группы аборигенных видов.

1-я группа видов, сохранившихся с конца третичного периода, когда горный Крым находился в составе Понтийской суши (пontiческие реликты). Этим связям соответствует распространение комплекса близкородственных циркумпонтических усачей, ранее объединявшихся в ранге подвидов в один вид *Barbus tauricus* Kessler, 1877 (описан из р. Салгир в Крыму).

2-я группа, состоящая из видов, проникших в Крым в течение четвертичного периода (плейстоценовые иммигранты).

3-я группа, связанная с периодом последнего оледенения (дилювиальные реликты). Так, палеодельты рек северного макросклона сформировались, по-видимому, во время новоэвксинской регрессии, когда произошло осушение акватории Азовского моря, на его месте образовалась озёрно-аллювиальная равнина, пересекавшаяся долинами палеорек Приазовья, впадавшими в палео-Дон. Отсюда возможно большее видовое богатство аборигенной ихтиофауны этой группы крымских водотоков, в том числе наличие таких видов, как солонатоводный бычок песочник *Neogobius fluviatilis* и полупроходной сазан *Cyprinus carpio*. Кесслером [1860] в Крыму также указаны короп карасевидный *Carpio kollarii*, который, согласно Бергу [1949], является гибридом между *Cyprinus carpio* и *Carassius carassius*, и серебряный карась *Carassius gibelio*. По наблюдениям автора, рыбы разводились в прудах, куда завезены из Херсонской области, при этом он подчёркивал, что, по данным Палласа, в Крыму карася не было. К этой же группе культивируемых человеком рыб можно отнести цветовую aberrацию язя *Leuciscus idus* – орфу, первое упоминание о которой в Крыму имеется у Габлица [1785].

Позднее наличие орфы в прудах в районе Симферополя было подтверждено Делямуре [1964]. В дальнейшем караси и карп были широко расселены в прудах, расположенных в бассейнах основных рек Крыма, и именно это можно считать началом целенаправленной интродукции хозяйственно ценных видов рыб в водоёмы Крымского полуострова.

В связи с острой необходимостью покрытия дефицита водоснабжения населённых пунктов и развития орошаемого земледелия и садоводства за период с 1925 по 1941 г. был построен и введён в эксплуатацию целый ряд русловых водохранилищ. Среди них были такие крупные, как Аянское (р. Аян, приток р. Салгир), Альминское (р. Альма), Бахчисарайское (р. Кача) и Тайганское (р. Биюк-Карасу), а также 84 пруда со значительно меньшими объёмами аккумулируемой в них воды. С 1945 г. работы по развитию водоснабжения были продолжены, особенно активно в 1950–1960-е гг., когда был выдвинут лозунг о превращении Крыма в область сплошных садов, виноградников и парков [Олиферов, Тимченко, 2005]. В эти же годы активным зарыблением созданных водохранилищ занялись Днепропетровский институт гидробиологии и кафедра гидробиологии Днепропетровского государственного университета совместно с кафедрой зоологии Крымского педагогического института и обществом охотников и рыболовов [Карпова, Болтачев, 2012].

Однако собственных водных ресурсов на полуострове не хватало, поэтому для водоснабжения степной части Крыма было принято строительство Северо-Крымского канала (СКК) и подача на полуостров днепровских вод с водозабором из Каховского водохранилища. В целом система СКК состояла из магистрального канала длиной 402.6 км с расходом воды из Каховского водохранилища 294 м³/с, 10 761.1 км межхозяйственных и внутрихозяйственных каналов, 857 прудов, 2925 буровых скважин, 14 401 км коллекторно-дренажной сети [Устойчивый Крым, 2003]. Восемь крупных наливных водохранилищ заполнялись водами СКК, из них 7 расположены на Керченском полуострове и вблизи него, одно – в западной части Крыма (Межгорное вдхр.).

Два водохранилища, расположенные на реках восточной части северного макросклона Крымских гор, впадающих в Сиваш, имели смешанное наполнение, в них поступали не только воды рек (реки Чорох-Су в Старокрымское вдхр. и Мокрый Индол – в Львовское), но и воды СКК, подача которых зависела от водности года. Сообщение с СКК имели также водотоки равнинного Крыма, впадающие в Восточный Сиваш (реки Салгир, Победная, Стальная и др.) и Каркинитский залив (реки Чатырлык, Воронцовка, Самарчик). Русла их в нижней части были спрямлены и преобразованы в сбросные коллекторы системы СКК. Таким образом, днепровская фауна начала распространяться не только во вновь построенной искусственной системе, но и некоторых естественных водоёмах полуострова. Однако, несмотря на продолжающиеся процессы активной интродукции и самопроизвольного проникновения через разветвлённую систему СКК новых для Крыма видов, на протяжении почти 50 лет комплексные ихтиофаунистические исследования на внутренних водоёмах не проводились. Лишь в 2003 г. выходит обобщающая сводка А.И. Мирошниченко [2003], в которой в составе ихтиофауны Крыма им указывалось 55 таксонов (47 видов), для 37 уточнялось распределение в водоёмах различного типа и был сделан вывод об исчезновении из ихтиофауны Крыма 3 чужеродных видов лососёвых рыб, вселявшихся ранее в водохранилища, но не создавших там самовоспроизводящихся популяций.

В начале 2000-х гг. было отмечено появление и распространение в ряде внутренних водоёмов Крыма ещё 12 видов рыб [Болтачев и др., 2003; 2006; Болтачев, Мовчан, 2005; Костюшин и др., 2005; Culling et al., 2006; Freyhof, Naseka, 2007; Sorokin et al., 2011; Слынько и др., 2013]. Несмотря на коренные изменения в составе ихтиофауны внутренних водоёмов Крыма, её изучение носило фрагментарный характер. Начиная с 2007 г. нами осуществляются мониторинговые ихтиологические исследования в естественных и искусственных водоёмах полуострова, в которых особое внимание уделяется чужеродным видам. Целью на-

стоящей работы является обобщение оригинальных и литературных данных о современном видовом разнообразии чужеродных для ихтиофауны крымских водоёмов видов рыб, особенностях распространения и влияния на популяции нативных рыб.

Материал и методы

Сбор ихтиологического материала в основных реках Крыма (реки юго-западного Крыма Чёрная, Бельбек, Кача, Альма; реки северо-восточного Крыма – Салгир с притоками Биюк-Карасу, Зуя, Бурульча и Бештерек, реки Кучук-Карасу и Мокрый Индол) осуществлялся в ходе ежегодных экспедиций, проводившихся в летний период начиная с 2007 г. по настоящее время (рис. 1).

Лов рыбы осуществляли методом гона при помощи сака, имеющего входное отверстие полукруглой формы размером 1.6г0.8 м, площадью 1 м², оснащённого хамсеросом с размером ячеи 6.5 мм. Русло реки перегораживалось сакон, в который загонялась рыба с участка протяжённостью около 25 м, что повторялось 3–5 раз. Кроме того, лов проводился при помощи жаберных сетей с ячейей 10–30 мм, ручных сачков, вентерей и удебных снастей. Для сравнения количественных характеристик уловов использовались результаты обловов сакон и жаберными сетями, данные всех прочих орудий лова использовались для установления видового разнообразия ихтиофауны.

Результаты

За весь период ихтиологических исследований в естественных и искусственных водоёмах Крыма было отмечено 70 видов рыб [Карпова, Болтачев, 2012] из которых 55 видов из 17 семейств, являются чужеродными для ихтиофауны полуострова в целом, либо основной части его естественной гидрографической сети (табл. 1).

В последние 10 лет из этого списка регулярно отмечался 31 вид, 27 из которых образовали в водоёмах самовоспроизводящиеся популяции, а 4 разводились искусственно и регулярно интродуцировались в водоёмы. Ещё 10 видов были представлены крайне редкими нерегулярными либо единичными находками в водоёмах, вхо-

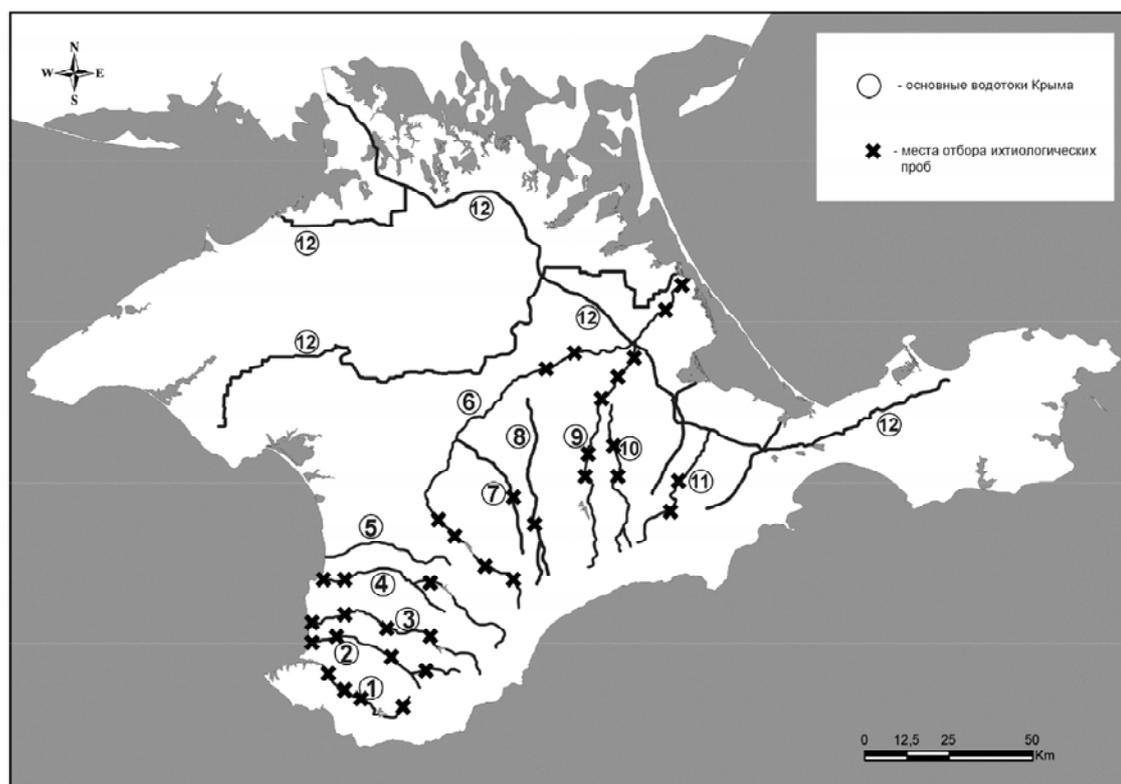


Рис. 1. Карта-схема основных водотоков Крыма с указанием станций отбора икhtiологических проб в реках полуострова.

Обозначения: 1 – р. Чёрная; 2 – р. Бельбек; 3 – р. Кача; 4 – р. Альма; 5 – р. Западный Булганак; 6 – р. Салгир; 7 – р. Бештерек; 8 – р. Бурульча; 9 – р. Биюк-Карасу; 10 – р. Кучук-Карасу; 11 – р. Мокрый Индол; 12 – Северо-Крымский канал.

Таблица 1. Чужеродные для внутренних водоёмов Крыма виды рыб

п/п	Вид	Год регистрации	Лит. источник	Вектор	Статус
Acipenseridae					
1	Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	2010	11	Ar	IV
Polyodontidae					
2	Веслонос <i>Polyodon spathula</i> (Walbaum, 1792)	2005	11	Ar	IV
Clupeidae					
3	Тюлька черноморско-каспийская <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)	2003–2004	6	Sp	I
Cyprinidae					
4	Горчак обыкновенный <i>Rhodeus amarus</i> (Bloch, 1782)	2003	5	Sp	I
5	Карась обыкновенный <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	1938	2	Ir	IV
6	Серебряный карась <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1783)	?	1	Ir	I
7	Карп <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	?	1	Ir	I
8	Белый амур <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	1965	4	Ar	II
9	Линь <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	1950-е	3	Ia	III
10	Белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	1965	4	Ar	II

Таблица 1. Продолжение

п/п	Вид	Год регистра- ции	Лит. источник	Вектор	Статус
11	Пёстрый толстолобик <i>Hypophthalmichthys nobilis</i> (Richardson, 1845)	2003–2004	6	Ar	II
12	Амурский чебачок <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck & Schlegel, 1846)	2004	8	Sp	I
13	Синец <i>Abramis ballerus</i> (Linnaeus, 1758)	1957	3	Ir	IV
14	Густера <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	1960	5	Ir	IV
15	Лещ <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	1955	3	Ir	I
16	Белоглазка <i>Abramis sapa</i> (Pallas, 1811)	2003	5	Sp	III
17	Уклейка <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	2003	5	Sp	I
18	Верховка <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	2003	5	Sp	I
19	Язь <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	?	3	Ia	IV
20	Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758)	1957	3	Ir	IV
21	Плотва <i>Rutilus rutilus</i> Linnaeus, 1758	1955	3	Ir	I
22	Краснопёрка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	2003	5	Sp	I
23	Рыбец <i>Vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758)	1962	3	Ir	IV
Catostomidae					
24	Большеротый буффало <i>Ictiobus cyprinellus</i> (Valenciennes, 1844)	2003	5	Ar	IV
Cobitidae					
25	Обыкновенная щиповка <i>Cobitis taenia</i> Linnaeus, 1758	2006	10	Sp	I
Ictaluridae					
26	Сомик канальный <i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	2006	11	Sp	IV
Siluridae					
27	Обыкновенный сом <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	2003	5	Sp	III
Salmonidae					
28	Ряпушка европейская <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758)	1955	3	Ir	IV
29	Сиг обыкновенный <i>Coregonus lavaretus</i> (Linnaeus, 1758)	1955	3	Ir	IV
30	Песядь <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1788)	2003	5	Ar	IV
31	Микижа, радужная форель <i>Parasalmo (=Oncorhynchus) mykiss</i> (Walbaum, 1792)	1959	3	Ar	II
32	Севанская форель <i>Salmo ischchan</i> Kessler, 1877	1960	3	Ir	IV
Esocidae					
33	Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	1955	3	Ir	I
Atherinidae					
34	Атерина черноморская <i>Atherina pontica</i> Eichwald, 1831	2009	11	Sp	I
Poeciliidae					
35	Хольбрукская гамбузия хольбрукская <i>Gambusia holbrooki</i> (Girard, 1859)	1930-e	3	Ir	I
Gasterosteidae					
36	Малая южная колюшка <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859)	2008	11	Sp	I
37	Трёхиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> (Linnaeus, 1758)	2003–2004	6	Sp	I

Таблица 1. Окончание

п/п	Вид	Год регистра- ции	Лит. источник	Вектор	Статус
Syngnathidae					
38	Черноморская игла-рыба <i>Syngnathus abaster</i> Risso, 1826	2009	11	Sp	I
Centrarchidae					
39	Солнечный окунь <i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	2003	7	Sp	I
Percidae					
40	Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	1955	3	Ir	I
41	Перкарина черноморская <i>Percarina demidoffii</i> Nordmann, 1840	2010	11	Sp	III
42	Ёрш Балона <i>Gymnocephalus baloni</i> Holčík & Hensel, 1974	2010	11	Sp	III
43	Ёрш обыкновенный <i>G. cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	2003	5	Sp	I
44	Судак <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	1955	3	Ir	I
Gobiidae					
45	Пуголовка звездчатая <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874)	2011	11	Sp	III
46	Пуголовочка Браунера <i>Benthophiloides brauneri</i> Beling et Pjlin, 1927	2006	11	Sp	III
47	Бычок мартовик <i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814)	2003–2004	6	Sp	I
48	Бычок рыжик <i>Neogobius euryccephalus</i> (Kessler, 1874)	2003–2004	6	Sp	III
49	Бычок гонец <i>Neogobius gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857)	2003–2004	6	Sp	I
50	Бычок песочник <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	2003	5	Sp	I
51	Бычок головач <i>Neogobius kessleri</i> (Günther, 1891)	2007	11	Sp	I
52	Бычок кругляк <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	2003	5	Sp	I
53	Бычок ширман <i>Neogobius syrman</i> (Nordmann, 1840)	2003–2004	6	Sp	III
54	Трубноносый бычок <i>Proterorhinus semilunaris</i> (Heckel, 1837)	2002	9	Sp	I
55	Книповичия длиннохвостая <i>Knipowitschia longecaudata</i> (Kessler, 1877)	2003	5	Sp	III

Литературные источники: 1 – [Кесслер, 1860]; 2 – [Десямуре, 1941]; 3 – [Десямуре, 1964]; 4 – [Десямуре, 1966]; 5 – [Мирошниченко, 2003]; 6 – [Костюшин и др., 2005]; 7 – [Болтачев, Данилюк, Пахоруков, 2003]; 8 – [Болтачев, Мовчан, 2005]; 9 – [Freyhof, Naseka, 2007]; 10 – [Culling et al., 2006]; 11 – наши данные; Ar – искусственное воспроизводство с содержанием в контролируемых условиях аквакультуры или выпуском в водоёмы; Ir – интродукция преднамеренная; Ia – интродукция случайная; Sp – саморасселение; I – вид образовал самовоспроизводящиеся популяции; II – существование вида поддерживается путём искусственного воспроизведения и регулярной интродукции; III – известен по современным единичным или крайне немногочисленным находкам, существование популяций не подтверждено; IV – в настоящее время отсутствует.

дящих в систему СКК, в связи с чем нельзя быть уверенными в их натурализации на полуострове. Наконец, 14 видов вовсе не отмечались в Крыму на протяжении нескольких десятков лет.

В результате наших исследований список видов рыб был дополнен несколькими видами, три из которых – стерлядь *Acipenser ruthenus*, веслонос *Polyodon spathula* и ка-

нальный сомик *Ictalurus punctatus*, являлись объектами аквакультуры, основным местом их локализации были рыбоводные пруды в районе Красноперекопска на севере Крыма. Бычок головач *N. kessleri* первоначально был отмечен в устьевой части р. Альма [Болтачев и др., 2009]. В дальнейшем он встречен во многих водоёмах системы СКК, а помимо него, еще 7 новых видов: атерина черноморская *Atherina pontica*, черноморская игла-рыба *Syngnathus abaster*, малая южная колюшка *Pungitius platygaster*, перкарина черноморская *Percarina demidoffii*, ёрш Балона *Gymnocephalus baloni*, пуголовки звездчатая *Benthophilus stellatus* и Браунера *Benthophiloides brauneri*.

Обсуждение

Можно отметить несколько основных способов распространения чужеродных видов в новые для них водоёмы Крымского полуострова, причём для целого ряда из них вероятно существовало несколько параллельных векторов.

Преднамеренная интродукция в естественные и искусственные водоёмы. Таким способом попали в водоёмы Крыма 26 видов рыб. Семнадцать из них активно использовались при зарыблении прудов и водохранилищ. Преобладали из них представители семейства карповых рыб. Четыре вида – караси обыкновенный и серебряный, язь (цветовая морфа – орфа) и карп, очевидно, были первыми объектами искусственного расселения, источником которого по свидетельству К.Ф. Кесслера [1860] могли быть водоёмы Днепровского бассейна, расположенные в Херсонской области.

Не исключено, что в недавнем геологическом прошлом полупроходные виды рыб, включая шемаю и дикую форму карпа – сазана, могли мигрировать из Азовского моря, в непосредственно впадавшие в него реки – Салгир и Биюк-Карасу, и формировать в них небольшие жилые популяции, на наличие которых при первой ревизии флоры и фауны Крыма, указывал Габлиц [1785]. С образованием песчаной пересыпи Арабатская стрелка, повлёкшей формирование гиперсолёного залива Восточный Сиваш, миграции полупроходных рыб между мо-

рем и крымскими реками стали невозможными, и уже в начале XX в. сазан в вышеупомянутых реках не встречался [Цееб, 1929].

Тринадцать видов использовались для зарыбления водохранилищ и прудов начиная с середины XX в. Два из них – речной окунь и щука, были вселены несанкционированно, ответственность за это возлагают на рыбаководов-любителей. От одного из этих видов, обыкновенной щуки, пытались избавиться, полностью спустив Альминское водохранилище, в которое она первоначально попала [Делямуре, 1966], однако это не помешало ей распространиться в конечном итоге в большинстве водоёмов полуострова. Из этой группы в настоящее время отмечается 8 видов.

Ещё 9 видов разводились на полуострове в условиях рыбоводных хозяйств, и самовоспроизводящихся популяций они не имели. Три из них (белый амур, толстолобик белый и пёстрый) постоянно использовались для зарыбления водохранилищ и прудов. Выпуск в водоёмы радужной форели и пеляди осуществлялся эпизодически. В качестве эксперимента кратковременно проводили разведение и содержание таких видов, как стерлядь, веслонос, большеротый буффало и каналный сомик. В настоящее время во внутренних водоёмах Крыма из этой группы присутствуют всего 4 вида – белый амур и 2 вида толстолобиков в рыбоводных хозяйствах и в большинстве водохранилищ, а также радужная форель, которая содержится в прудах на территории Крымского природного заповедника, но эпизодически проникает в р. Альма при аварийных сбросах в неё воды из рыбоводных прудов.

Случайная интродукция. Этот вид интродукции в крымских водоёмах никогда специально не изучался. На один из первых случаев указывает в своей брошюре Делямуре [1964], отмечая занос в некоторые водоёмы Крыма линия вместе с посадочным материалом плотвы (тарани) и леща. Однако, судя по тому, что в каждой из рек присутствует до десятка и более мелких сорных чужеродных видов, процесс этот идёт давно, что связано с недостаточным контролем за качеством рыбопосадоч-

ного материала. Так, в реках юго-западного Крыма, никогда не имевших контакта с системой СКК, образовали самовоспроизводящиеся популяции амурский чебачок, горчак, плотва, бычки песочник и трубконосый, солнечный окунь, речной окунь. В расположенных в их руслах водохранилищах и прудах массово обитают укляя, краснопёрка, верховка. Локально в реках также отмечены обыкновенная щиповка, ёрш обыкновенный, бычки головач и голец, обыкновенный сом. Обследование прудов рыбопитомника в Красноперекоской области, служившего одним из основных поставщиков рыбопосадочного материала для водоёмов полуострова, подтвердило предположения о заносе чужеродных видов в процессе зарыбления – все эти мелкие сорные рыбы присутствовали там в массовых количествах.

Саморасселение. Целый ряд рыб проник в водоёмы полуострова через систему СКК. Следует отметить, что морские и солоноватоводные рыбы из этой группы в основном известны из морской фауны полуострова и регулярно встречаются в морской прибрежной зоне и даже некоторых устьевых районах. Так, бычок кругляк, черноморская игла-рыба и атерина черноморская являются обычными видами в эстуарии р. Чёрная, наряду со многими другими представителями морской фауны. Но в данном

случае мы относим эту группу видов к чужеродным, так как распространение их произошло не в ходе постепенного естественного расширения ареала, а в результате человеческой деятельности, а именно через систему СКК с последующей натурализацией в ряде водоёмов этой системы. Пресноводные виды, относящиеся преимущественно к понто-каспийскому пресноводному, бореально-равнинному и верхнетретично-равнинному фаунистическим комплексам, ранее в крымских реках отсутствовали, нет также данных об их наличии в неогеновой ихтиофауне полуострова.

Около 40 видов было зарегистрировано в разветвлённой сети ирригационных каналов различных уровней, а также рисовых чеках, наливных водохранилищах и прудах, заполнявшихся днепровскими водами. Десять из них известны по единичным или редким нерегулярным находкам, в связи с чем нельзя сделать вывод об их полной натурализации в водоёмах полуострова, хотя это и не исключено, в первую очередь, для таких мелких и сложно учитываемых видов, как длиннохвостая книповичия, пугловки звездчатая и Браунера. Для остальных 30 видов известны независимые популяции, представленные разновозрастными особями, в том числе половозрелыми на стадии нереста.

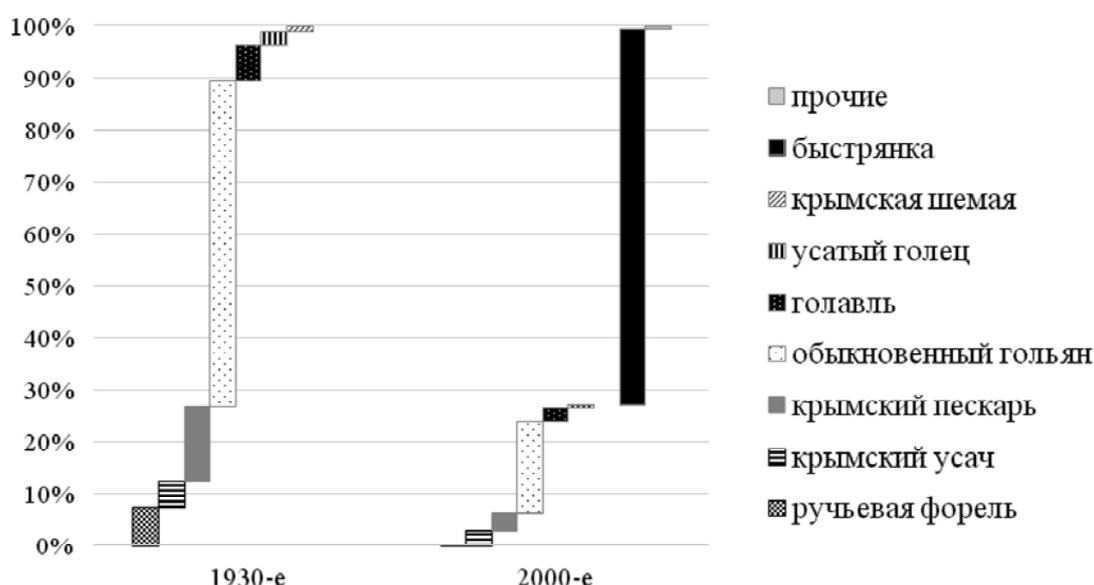


Рис. 2. Относительная численность в уловах сака различных видов рыб в верхнем течении реки Салгир [Цееб, 1929; наши данные].

Кроме того, отмечено расширение ареалов некоторых аборигенных для Крыма рыб. Одним из первых таких случаев было появление в р. Салгир быстрянки, отсутствие которой в реках северо-восточного макросклона подчёркивалось более ранними исследователями [Цееб, 1929]. Пойманные экземпляры первоначально были отнесены к подвиду быстрянка русская [Мирошниченко, 2003], однако проведённые нами морфологические исследования подтвердили идентичность особей из этой популяции быстрянкам из других рек Крыма. Однако, такое незначительное с географической точки зрения изменение ареала быстрянки южной повлекло за собой кардинальные изменения в количественных соотношениях сообщества рыб верхнего течения Салгира, и довольно быстро этот вид стал доминирующим по численности и биомассе, при значительном снижении обилия обитавших там ранее рыб (рис. 2).

Шемая крымская *Alburnus mentoides*, обитавшая ранее только в реках Чёрная, Салгир, Бююк-Карасу и, по некоторым данным [Берг, 1949], Альма, зарегистрирована в настоящее время в среднем течении р. Бельбек, однако численность её там невелика. Недостаточно изученной остаётся ситуация с крымскими пескарями, чьи ареалы также претерпели существенные изменения. В реках Чёрная и Бельбек они не регистрировались ни одним из

исследователей до середины XX в. включительно. Однако, в настоящее время указанные водоёмы не только заселены этими рыбами достаточно массово, но из р. Чёрной описан новый для науки вид пескарь Делямуре (крымский короткоусый) *Gobio delyamurei* = *Gobio tauricus* [Васильева и др., 2005; Freyhof, Naseka, 2005]. Пескари из близкорасположенной р. Бельбек объединены в один вид пескарь крымский *Gobio krymensis* с представителями из всех прочих рек Крыма. Таксономический статус пескарей из крымских популяций требует более детального изучения.

Бычок песочник локально обитал ранее в нижнем и среднем течении р. Бююк-Карасу. Широкое распространение этого вида в реках полуострова произошло, по всей видимости, не из этого локалитета, а с днепровскими водами через систему СКК. То же можно сказать и о колюшках трёхиглой и малой южной. Оба этих вида регистрировались в некоторых ручьях северного Крыма, первая из них также в устьях некоторых рек [Кесслер, 1860], однако сейчас они распространились в наливных водохранилищах и каналах системы СКК, а малая южная колюшка найдена также в среднем течении р. Чёрной, куда она, вероятнее всего, попала из Чернореченского водохранилища, активно зарыблявшегося днепровскими видами.

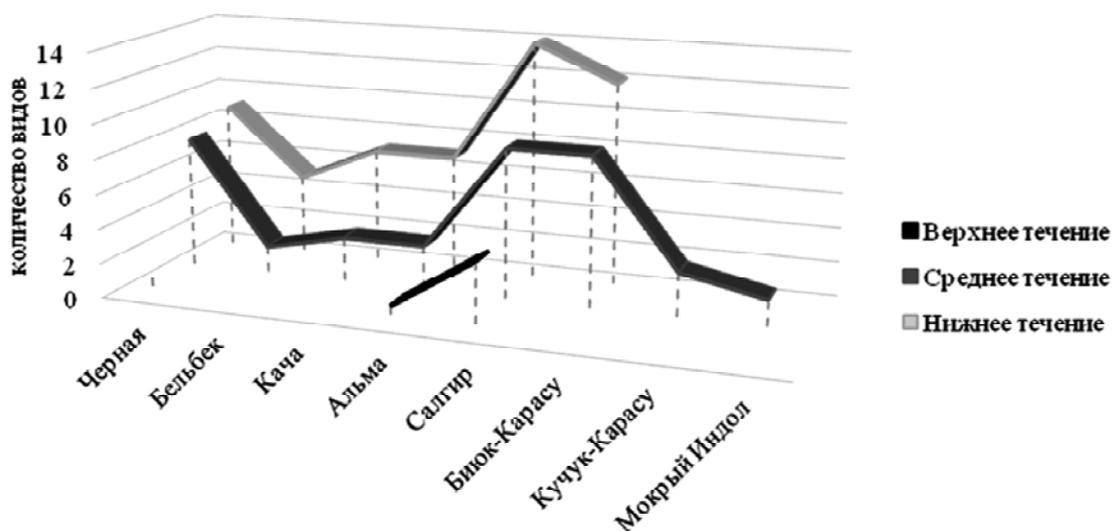


Рис. 3. Показатели видового богатства чужеродных рыб на различных участках рек Крыма.

Таблица 2. Распределение чужеродных видов рыб на различных участках течения основных рек Крыма

Река	Верхнее течение	Среднее течение	Нижнее течение	Водохранилища и пруды
Чёрная	Плотва	Горчак, амурский чебачок, плотва, серебряный карась, ёрш обыкновенный, речной окунь, малая южная колюшка, обыкновенный сом	Амурский чебачок, плотва, серебряный карась, уклея, карп, обыкновенный сом, гамбузия, окунь солнечный, книповичия длиннохвостая	Амурский чебачок, плотва, карп, серебряный карась, уклея, пёстрый толстолобик, гамбузия, окунь солнечный, речной окунь, обыкновенная щука
Бельбек	Нет данных	Серебряный карась, обыкновенная щука	Серебряный карась, амурский чебачок, гамбузия, обыкновенная щука, бычок песочник	Плотва, карп, серебряный карась, речной окунь, обыкновенная щука
Кача	Нет данных	Амурский чебачок, речной окунь, бычок трубконосый	Амурский чебачок, карп, серебряный карась, окунь солнечный, окунь речной, бычки песочник, трубконосый	Лещ, карп, серебряный карась, уклея, плотва, краснопёрка, обыкновенная щука, солнечный окунь, речной окунь, бычки песочник, трубконосый
Альма	Радужная форель	Амурский чебачок, обыкновенная щиповка, бычки гонец, трубконосый	Горчак, амурский чебачок, плотва, речной окунь, бычки песочник, головач, трубконосый	Нет данных
Салгир	Лещ, речной окунь, бычок кругляк, бычок трубконосый	Горчак, амурский чебачок, плотва, уклея, серебряный карась, бычки кругляк, головач, трубконосый, книповичия длиннохвостая	Горчак, амурский чебачок, плотва, уклея, серебряный карась, карп, краснопёрка, бычки кругляк, головач, гонец, солнечный окунь, речной окунь, обыкновенная щука, черноморская игла-рыба	Лещ, карп, серебряный карась, плотва, речной окунь, обыкновенная щука, бычки кругляк, трубконосый
Биюк-Карасу	Нет данных	Горчак, амурский чебачок, плотва, уклея, серебряный карась, бычок головач, солнечный окунь, речной окунь, обыкновенная щука	Горчак, амурский чебачок, плотва, уклея, серебряный карась, краснопёрка, лещ, бычки головач, гонец, солнечный окунь, речной окунь, обыкновенная щука	Лещ, обыкновенная щука, речной окунь, судак, плотва, карп, серебряный карась
Кучук-Карасу	Нет данных	Горчак, серебряный карась, речной окунь	Нет данных	Нет данных
Мокрый Индол	Нет данных	Горчак, речной окунь	Нет данных	Нет данных

В каждой из основных рек Крыма регистрируется от 2–3 до 10–12 и более чужеродных видов (табл. 2, рис. 3). Минимально их количество в верхнем течении рек, тогда как в среднем и особенно нижнем течении видовое раз-

нообразии вселенцев зачастую значительно превышает таковое аборигенных видов.

В основном это связано с биотопическими характеристиками рек, значительно меняющимися в сторону лентического типа по мере уда-

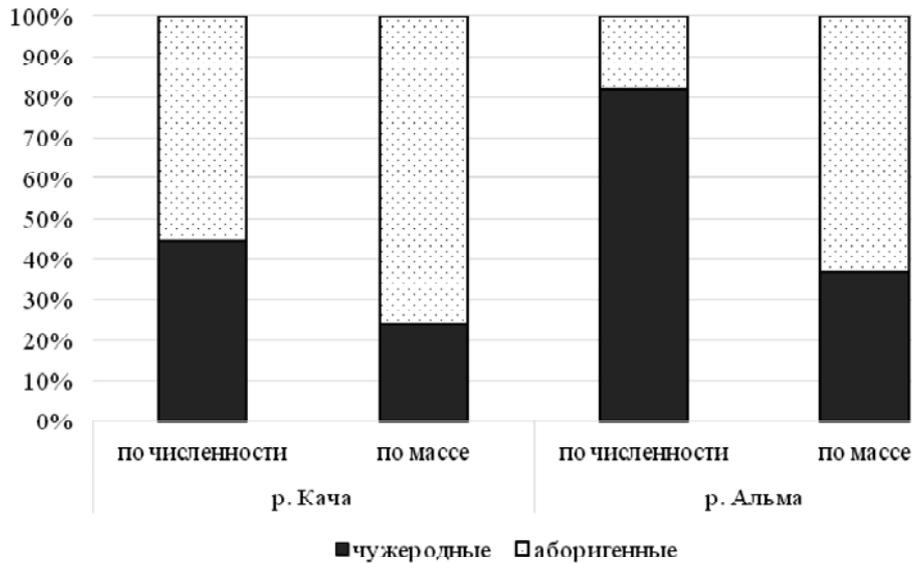


Рис. 4. Средние относительные показатели численности и биомассы чужеродных и аборигенных рыб в нижнем течении рек Альма и Кача в период 2007–2009 гг.

ления от истоков, где они носят типично лотический горный характер. Соответственно, чужеродные, в основном днепровские виды, являющиеся преимущественно лимнофильными, находят подходящие для себя условия на участках с медленным течением, более тёплой водой и обилием водной растительности. Высоки здесь не только показатели видового разнообразия вселенцев, но и их численность и биомасса, как можно видеть на примере таких рек, как Альма или Кача (рис. 4).

Наиболее обычными и массовыми среди вселенцев в реках являются горчак, амурский чебачок, серебряный карась, речной окунь и бычок песочник, а в расположенных на них прудах и водохранилищах также плотва, укляя, краснопёрка, карп, солнечный окунь. При сравнении основных крымских рек по видовому разнообразию чужеродных видов, минимальным их количеством обладают малые реки северо-восточного макросклона (Кучук-Карасу, Мокрый Индол), очевидно, ввиду своей крайней маловодности, а также самая полноводная река Крыма с наибольшим среднегодовым расходом воды Бельбек, течение которой на всём протяжении имеет предгорный характер [Шутов, 1979; Олиферов, Тимченко, 2005], что, как указывалось выше, мало благоприятно для чужеродных видов. Кроме того, в среднем течении Бельбека не имеется русловых водохрани-

лищ, являющихся обычно рассадником мелких сорных видов, в отличие от водохранилищ, расположенных в горах, в верхнем течении рек. Река Салгир, насчитывающая наибольшее количество вселенцев, по сути входит в систему СКК, и нижнее течение её было преобразовано в сбросной коллектор, по которому днепровские воды поступали в Восточный Сиваш.

Ихтиофауна водоёмов СКК представляет собой дериват днепровской фауны, из 40 зарегистрированных там видов в каждом из водоёмов этой системы присутствует обычно от 10–12 до 25 и более. Характерной чертой сообществ рыб являются значительные межгодовые колебания видового состава и относительной численности разных видов, что видно на примере обловов, проводимых одновременно в различных водоёмах, либо в одном водоёме в разные годы (рис. 5).

Эти резкие отличия свидетельствуют о нестабильности таких систем и их постоянной зависимости от внешних факторов. Наиболее значимыми из них являлись поступление молоди рыб из Каховского водохранилища после ежегодного пуска воды в весенний период и вылов рыбы в каналах и водохранилищах, преимущественно неконтролируемый браконьерский. После полного прекращения подачи днепровской воды, начиная с 2014 г., нами наблюдалось значительное обеднение ихтио-

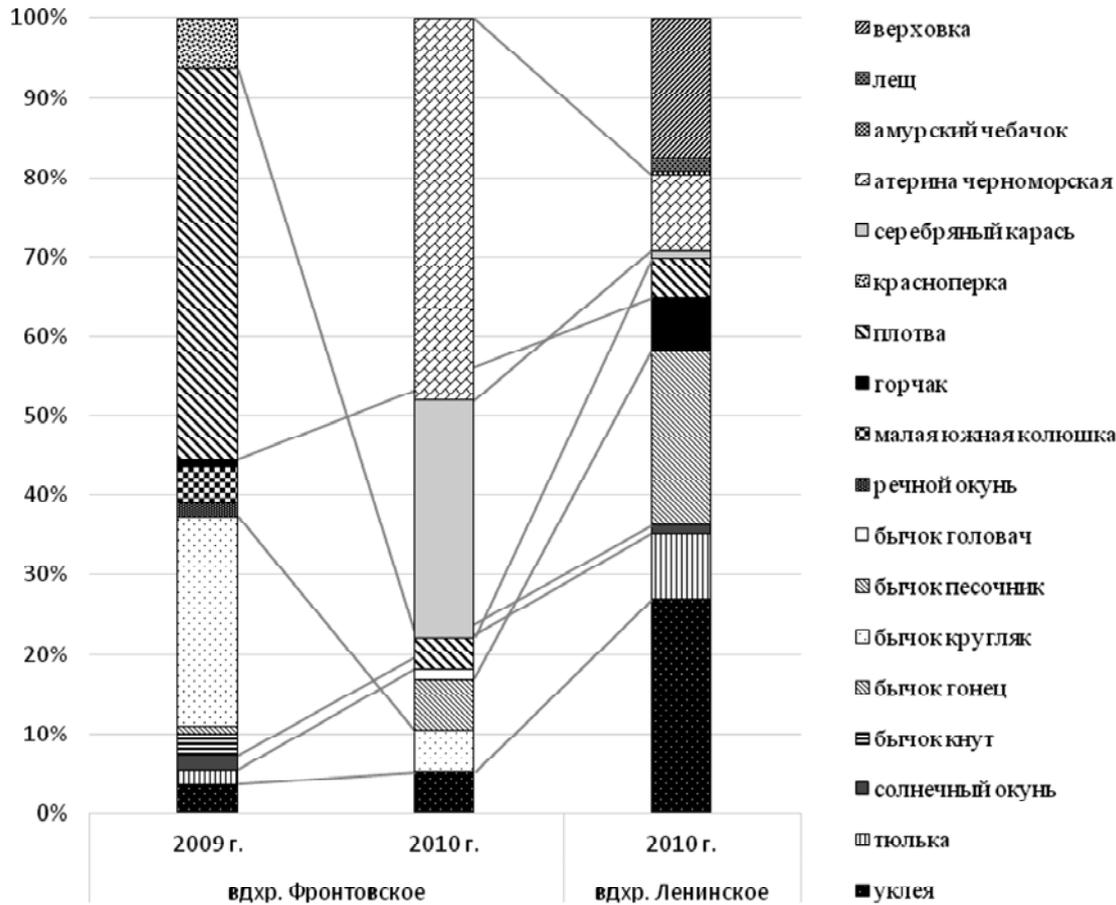


Рис. 5. Относительная численность различных видов рыб в уловах в одном и том же водохранилище в мае 2009 и 2010 гг., и в разных водохранилищах в мае 2010 г.

фауны магистральных каналов, частичное заполнение которых теперь производилось путём переброски воды из р. Бююк-Карасу. Присутствовали в них преимущественно серебряный карась, горчак, амурский чебачок и бычки песочник, кругляк и головач.

Влияние вселенцев на нативные ихтиоцены рек оценить сложно. Обилие представителей этой группы наблюдается в основном на участках, неблагоприятных для аборигенной ихтиофауны, конкуренция не является жёсткой в связи со значительными различиями в спектрах питания, нерестовых субстратах и т. п. Наиболее значимыми факторами влияния можно считать хищничество, уничтожение икры, личинок и мальков, а также взрослых особей рыб, связанное в основном с такими видами, как солнечный окунь и обыкновенный окунь. В тех случаях, когда один из этих видов достигал высокой

численности на каком-либо участке реки, наблюдалась значительная деградация нативных ихтиоценов. Так, в одном из притоков р. Чёрной – Сухой речке солнечный окунь является сейчас почти единственным обитателем, хотя ещё в начале 2000-х гг. там были многочисленны быстрянка южная, пескарь и усач крымский. В среднем течении Чёрной с появлением там речного окуня также заметно снизилась численность быстрянки, пескаря и усача. В стоячих же водоёмах – водохранилищах и прудах чужеродные виды рыб практически полностью вытеснили аборигенную ихтиофауну.

Заключение

Видовой состав рыб пресных водоёмов Крыма кардинально изменился за последние примерно 70 лет, увеличившись за этот период более чем вдвое. К настоящему времени на по-

луострове сформировалось две резко различающиеся по своим абиотическим и биотическим характеристикам системы, мало связанные между собой. Одна из них – система СКК, состоящая из каналов различных уровней, прудов и наливных водохранилищ, населённая днепровской фауной. Другая – реки Крыма, в которых обитает аборигенная фауна, однако, пополнившаяся значительным количеством чужеродных видов. Распространение и увеличение численности чужеродных видов рыб в реках Крыма тесно связаны с ухудшением их гидрологических характеристик: гидростроительством, зарегулированием и интенсивным водозабором. В связи с усложнением ситуации с водообеспечением в следующие годы можно ожидать колебаний численности целого ряда мелких эврибионтных видов.

Литература

- Берг Д.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 925 с.
- Болтачев А.Р., Данилюк О.Н., Пахоруков Н.В. О вселении солнечной рыбы *Lepomis macrochirus* (Perciformes, Centrarchidae) во внутренние водоёмы Крыма // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43. № 6. С. 853–856.
- Болтачев А.Р., Данилюк О.Н., Пахоруков Н.П., Бондарев В.А. Распространение и некоторые особенности морфологии и биологии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоёмах Крыма // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 1. С. 62–67.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Данилюк О.Н. Бычок головац *Neogobius kessleri* (Perciformes, Gobiidae) – новый вид для ихтиофауны Крыма // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8. № 4. С. 84.
- Болтачев А.Р., Мовчан Ю.В. О распространении чебачка амурского, *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae, Cypriniformes), в водоёмах Крыма // Вестник зоологии. 2005. Т. 39. № 2. С. 88.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Болтачев А.Р. Таксономические отношения пескарей (Gobio, Gobioninae, Cyprinidae) Крымского полуострова // Вопросы ихтиологии. 2005. Т. 45. № 6. С. 768–781.
- Габлиц К.И. Физическое описание Таврической области, по её местоположению, и по всем трём царствам природы. СПб.: Тип. И. Вейтбрехта, 1785. 199 с.
- Делямуре С.Л. К изучению ихтиофауны ручьёв Южного берега Крыма // Тр. Крым. мед. ин-та. 1941. Т. 7. С. 301–304.
- Делямуре С.Л. Рыбы пресных водоёмов. Симферополь: Крым, 1964. 72 с.
- Делямуре С.Л. Рыбы пресных водоёмов. Симферополь: Крым, 1966. 66 с.
- Карпова Е.П., Болтачев А.Р. Рыбы внутренних водоёмов Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ, 2012. 200 с.
- Кесслер К.Ф. Путешествие с зоологической целью к северному берегу Чёрного моря и в Крым в 1858 году. Киев: Унив. тип, 1860. 248 с.
- Костюшин В.А., Багрикова Н.А., Костин С.Ю., Демченко В.А. и др. Ирригационное земледелие и проблемы сохранения биологического разнообразия Джанкойского района Автономной Республики Крым. Киев: Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, 2005. 116 с.
- Мирошниченко А.И. Рыбы внутренних водоёмов Крыма // В кн.: Устойчивый Крым. Водные ресурсы / Под ред. В.С. Тарасенко. Симферополь: Таврида, 2003. С. 142–145.
- Никольский А.М. Позвоночные животные Крыма. Прилож. к 68 т. Зап. Имп. Акад. Наук, 1892.
- Олиферов А.Н., Тимченко З.В. Реки и озёра Крыма. Симферополь: Доля, 2005. 216 с.
- Пузанов И.И. Своеобразие фауны Крыма и её происхождение // Учён. зап. Горьковск. ун-та, 1949. Вып. 14. С. 5–32.
- 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.
- Устойчивый Крым. Водные ресурсы / Под ред. В.С. Тарасенко. Симферополь: Таврида, 2003. 413 с.
- Цееб Я.Я. Предварительные итоги изучения ихтиофауны Крымских речек // Тр. Крым. НИИ, 1929. Т. 2, вып. 2. С. 112–123.
- Шутов Ю.И. Воды Крыма: Научно-популярный очерк. Симферополь: Таврия, 1979. 96 с.
- Culling M.A., Janko K., Boroc A., Vasil'ev V.P., Cote I.M., Hewitt G.M. European colonization of the spined loach *Cobitis taenia* from Ponto-Caspian refugia based on mitochondrial DNA variation // Molecular Ecology. 2006. 15. P. 173–190.
- Freyhof J., Naseka A.M. *Gobio delyamurei*, a new gudgeon from Crimea, Ukraine (Teleostei: Cyprinidae) // Ichthyol. Explor. Freshwat. 2005. 16(4). P. 331–338.
- Freyhof J., Naseka A.M. *Proterorhinus tataricus*, a new tubenose goby from Crimea, Ukraine (Teleostei: Gobiidae) // Ichthyol. Explor. Freshwaters. 2007. 18. № 4. P. 325–334.
- Sorokin P.A., Medvedev D.A., Vasil'ev V.P. et al. Further studies of mitochondrial genome variability in Ponto-Caspian *Proterorhinus* species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications // Acta Ichthyol. et Piscat. 2011. V. 41 (2). P. 95–104.

ALIEN SPECIES OF FISH IN FRESHWATER ICHTHYOFAUNA OF THE CRIMEA

© 2015 Karpova E.P.

A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the Russian Academy of Sciences,
299011, Sevastopol, Nakhimov ave., 2.

E-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Overview of changes that occurred in the inland waters of the Crimea is shown and associated with this process introduction and naturalization of alien fish species is studied. About 55 new fish species were registered in the latest 70 years in rivers, reservoirs, canals and ponds of the peninsula. They can be attributed to four groups according to their abundance: 1) their findings are single; 2) lived in the waters during several decades and disappeared over a given period; 3) their presence and number depends on aquaculture activities; 4) created sustainable self-reproducing populations. Currently, at least 27 species of fish can be considered as naturalized. The distribution and quantitative characteristics of alien species in the rivers and reservoirs of the North Crimean channel and their relationship with biotopical and hydrological characteristics of the habitats are analyzed.

Key words: fish, alien species, biological invasions, the Crimea, inland waters.

УДК: 594.381

ОТ МОРЯ ЧЁРНОГО К МОРЮ БЕЛОМУ: ПЕРВАЯ НАХОДКА ИНВАЗИЙНОГО МОЛЛЮСКА *PHYSSELLA ACUTA* НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ ЕВРОПЫ

© 2015 Нехаев И.О.^{1*}, Палатов Д.М.^{2**}¹ Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН,
Мурманск 183010.² Московский государственный университет, Москва 119992.
E-mail: * inekhaev@gmail.com; ** triops@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.11.2015

Пресноводный моллюск *Physella (Costatella) acuta* (Draparnaud, 1805) в Восточной Европе ранее был известен с территории от Черноморского побережья до южной части бассейна Балтийского моря. В 2015 г. популяция этого вида была обнаружена в озере Имандра (Кольский полуостров, 67°28'N, 32°26'E) в водосбросном канале Кольской АЭС, испытывающем сильное тепловое воздействие. Находка *Physella acuta* в бассейне Белого моря является самой северной находкой этого вида в Евразии, и первым обнаружением тепловодного вида брюхоногих моллюсков во внутренних водах Феноскандии.

Ключевые слова: Скандинавия, Кольский полуостров, Имандра, *Physella acuta*, Gastropoda.

Введение

Пресноводный моллюск *Physella (Costatella) acuta* (Draparnaud, 1805) рассматривается большинством исследователей как вид североамериканского происхождения, распространившийся практически всемирно, будучи популярным объектом содержания в любительских аквариумах [Сон, 2007]. Первоначально известное распространение моллюсков в Восточной Европе ограничивалось лишь бассейном Чёрного моря, однако впоследствии отдельные популяции были найдены и в других регионах: в бассейнах рек Волги (в том числе в окрестностях Москвы), Дона, Немана и распреснённых лиманах Балтийского моря [Жадин, 1952; Кудрявцев, Пирогов, 1975; Сон, 2007; Semenchenko et al., 2008; Filippenko, 2011; Соколова, Карпенко, 2015]. Северной границей известного распространения *Physella acuta* до настоящего момента считалась южная часть бассейна Балтийского моря. В ходе специальных малакологических исследований на севере Скандинавии, в Карелии и на Кольском полуострове вид до

сих пор обнаружен не был [Соколова, 1965; Aho et al., 1981; Rkland, 1990].

Проведённые в 2015 г. сборы позволили выявить популяцию *Physella acuta* в озере Имандра (Кольский полуостров), относящемся к водосборному бассейну Белого моря, что делает известный ареал *Physella acuta* одним из самых протяжённых в широтном направлении среди европейских пресноводных видов-вселенцев. Целью настоящей работы является описание указанной находки.

Материалы и методы

Материал был собран 3 августа 2015 г. в канале-охладителе Кольской АЭС, впадающем в губу Молочная озера Имандра (67°27'43.3"N, 32°26'23.8"E) (рис. 1), ближайший крупный населённый пункт – город Полярные Зори. Регион располагается в зоне северной тайги. Вследствие значительного теплового загрязнения летняя температура воды в канале колеблется в пределах 10–15 °С зимой и 22–27 °С летом [Крючков и др., 1985], в

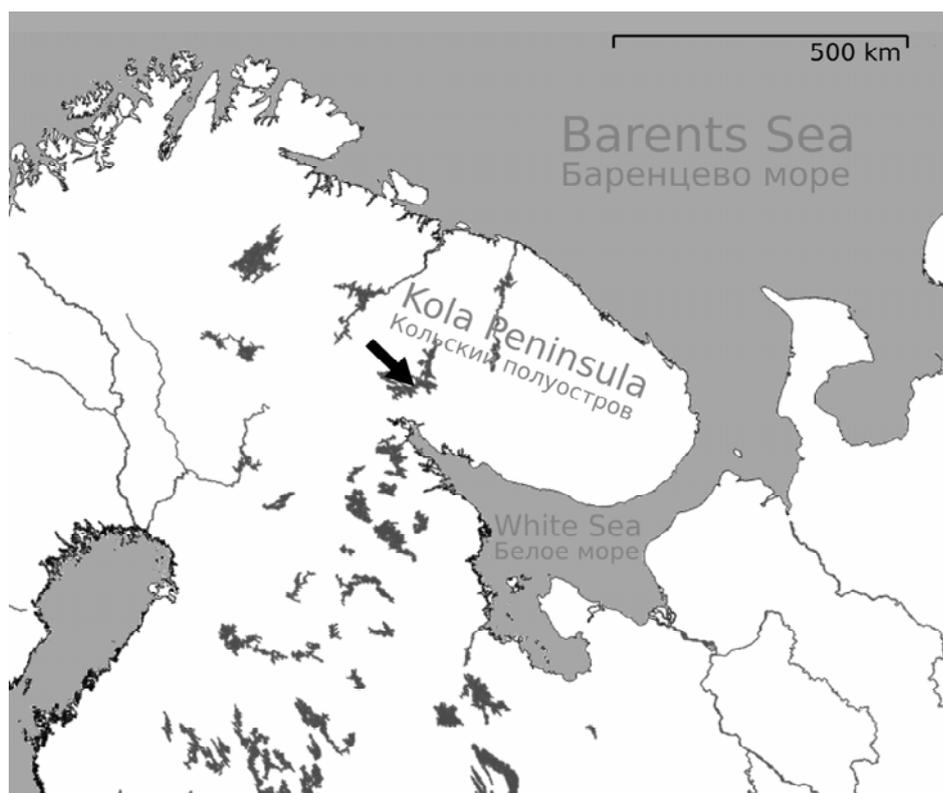


Рис. 1. Место находки *Physella acuta* на Кольском полуострове (помечено стрелкой)

момент сбора температура составляла 22 °С. Субстрат в месте обитания *Physella acuta* был представлен камнями и выходами скальных пород, покрытых мхом, локальное течение составляло 0.1–0.3 м/с, на стрежне – до 1 м/с. Моллюски были собраны непосредственно с затопленного мха у берега. Двадцать экземпляров *Physella acuta* были зафиксированы в 90%-м этаноле и в дальнейшем были изучены при помощи стереомикроскопа Carton SPZT50 с камерой DCM-510. Один из собранных экземпляров был проанатомирован. Часть материала (7 экземпляров) передана для хранения в коллекционный фонд Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), остальной материал хранится в личных коллекциях авторов.

В ряде случаев *Physella acuta* s.l. рассматривается как группа видов, в состав которой на территории Европы входит также и *Physella integra* (Haldeman, 1841) [Старобогатов и др., 2004]. Данное деление не поддерживается большинством исследователей и не подтверждается экспериментами по скрещиванию [Dillon et al., 2002]. Поэтому в настоящей работе *Physella acuta* принят в широком понимании.

Результаты и обсуждение

Обнаруженные моллюски полностью соответствовали описаниям и характеристикам раковины и копулятивного аппарата *Physella acuta*, указанным в литературе [Жадин, 1952; Paraense, Pointier, 2003; Сон, 2007], а также опубликованному изображению типового экземпляра [Ng et al., 2015] (рис. 2). Были собраны как взрослые, так и ювенильные особи, высота раковины наибольшего из обнаруженных моллюсков составила 11.6 мм при 4.5–4.7 оборота.

Совместно с *Physella acuta*, визуально наиболее массового вида в прибрежных зарослях мха и макрофитов, были обнаружены широко распространённые в Фенноскандии прудовики *Lymnaea balthica* (Linnaeus, 1758), а также несколько видов амфибиотических насекомых: северо-палеарктические гребляки *Sigara fallenoidea* (Hungerford, 1926) и ручейники *Limnephilus centralis* Curtis, 1834, а также транспалеарктические плавунцы *Hydroporus palustris* (Linnaeus, 1761). На твёрдых субстратах были обнаружены хирономиды *Cricotopus* sp. и губки *Ephydatia muelleri* (Lieberkuhn,

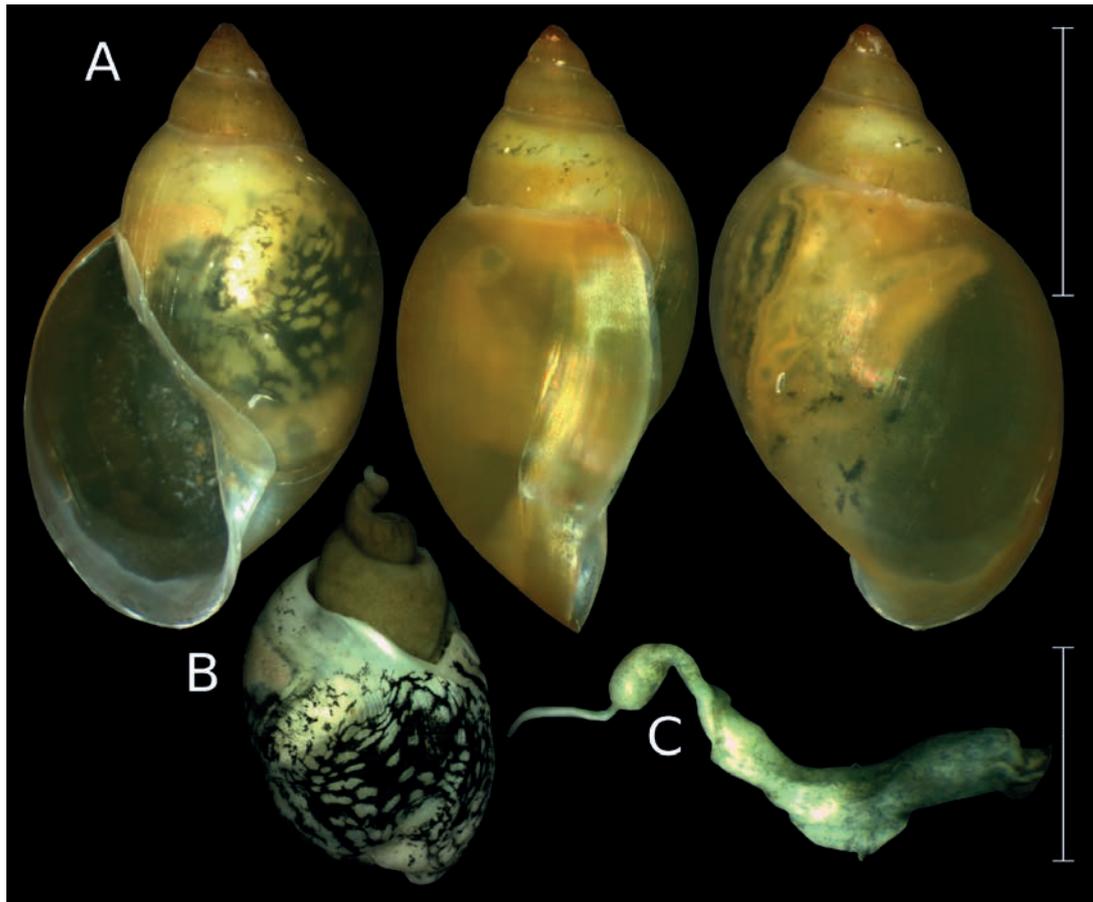


Рис. 2. Раковина (А), тело (В) и копулятивный аппарат (С) *Physella acuta* с Кольского полуострова. Масштабный отрезок для А, В равен 5 мм, для С – 2 мм.

1855). Сообщества макробентоса, ассоциированные с донными биотопами канала, включали в свой состав холодноводные виды.

Семейство Physidae Fitzinger, 1813 выделяется среди европейских пресноводных брюхоногих моллюсков левозакрученной раковиной. Единственными физидами, доходящими в своём известном распространении до Кольского полуострова, были представители рода *Aplexa* Fleming, 1818 [Винарский и др., 2013]. Эти моллюски отличаются от *Physella acuta* значительно более стройной раковиной, поэтому вероятность неверной идентификации этого вида ранее сравнительно невелика. Гидробиологические исследования в подогреваемых водах водосбросного канала Кольской АЭС и губе Молочная озера Имандра проводятся регулярно, но до сих пор тепловодных видов здесь отмечено не было [Валькова, Кашулин, 2013; Крючков и др., 1985]. Таким образом, можно предполагать сравнительно

недавнюю инвазию *Physella acuta* в озеро Имандра.

Не исключено, однако, что обсуждаемые моллюски не были обнаружены ранее ввиду направленности предшествующих исследований преимущественно на изучение донных сообществ в целом, а не на выявление точного видового состава. В частности, использование небольших учётных площадок или недостаточно плотной сетки станций могло послужить причинами неполноты выявления малакофауны.

Physella acuta ранее уже был известен из водоёмов-охладителей умеренной зоны, где исключено существование вида в нативных местообитаниях в силу низких естественных температур [Шарапова, 2008; Semenchenko et al., 2008; Хохуткин, Винарский, 2013]. Однако, находка этого вида на Кольском полуострове является самой северной из известных в Евразии и позволяет предполагать возможность обитания *Physella acuta* и в других заполярных водо-

ёмах со сходным термическим режимом. Ввиду термофильности, проникновение этого вида в естественные водоёмы северных районов представляется маловероятным.

Physella acuta является единственным известным видом пресноводных брюхоногих моллюсков, широко распространённым в субтропиках и отмеченным на севере Фенноскандии, малакофауна которой крайне обеднена по сравнению с центрально-европейской и представлена сравнительно небольшим числом широко распространённых в северной Палеарктике видов, таких как *Radix balthica* (Linnaeus, 1758), *Myxas glutinosa* (O.F. Müller, 1774), *Gyraulus borealis* (Lovén in Westerlund, 1875), *Bathyomphalus contortus* (Linnaeus, 1758) и некоторые другие [Соколова, 1965; Aho et al., 1981; Økland, 1990; Нехаев, 2006].

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 14-04-01236).

Литература

- Валькова С.А., Кашулин Н.А. Особенности структуры и функционирования бентосных сообществ в условиях теплового загрязнения // Труды Кольского научного центра РАН. 2013. № 3. С. 97–105.
- Винарский М.В., Нехаев И.О., Палатов Д.М. Находка моллюсков рода *Aplexa* (Gastropoda: Pulmonata: Physidae) в водоёмах крайнего севера Западной Сибири // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2013. Вып. 17. С. 142–150.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Наука, 1952. 376 с.
- Крючков В.В., Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Экология водоёмов-охладителей в условиях Заполярья. Апатиты: изд-во КНЦ РАН, 1985. 131 с.
- Кудрявцев В.И., Пирогов В.В. *Physa acuta* (Gastropoda) в дельте Волги // Зоологический журнал. 1975. Т. 54. № 9. С. 1396–1397.
- Нехаев И.О. Особенности распределения пресноводных моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata), обитающих в прибрежной части водоёмов северо-запада Кольского полуострова // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2006. Том 9. № 5. С. 793–796.
- Соколова А.С., Карпенко Р.В. Видовой состав и особенности распределения пресноводных моллюсков в разнотипных водных объектах Волгоградской области // Биология внутренних вод. 2015. № 2. С. 80–84.
- Соколова В.А. Гастроподы озёр Карелии // В кн.: Фауна озёр Карелии: Беспозвоночные. М.; Л.: Наука, 1965. С. 85–95.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // В кн.: Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины. СПб.: Наука, 2004. С. 255–492.
- Хохуткин И.М., Винарский М.В. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейства Acroloxidae, Physidae, Planorbidae (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeiformis). Екатеринбург: Грошицкий, 2013. 184 с.
- Шарапова Т.А. Особенности распространения и экологии моллюсков-вселенцев в водоёме-охладителе Тюменской ТЭЦ-1 в Западной Сибири // Вестник Зоологии. 2008. Т. 42. № 2. С. 185–187.
- Aho J., Ranta E., Vuorinen J. Species composition of freshwater snail communities in lakes of southern and western Finland // Annales Zoologici Fennici. 1981. V. 18. P. 233–241.
- Dillon R.T., Wethington A.R., Rhett M., Smith T. Populations of the European freshwater pulmonate snail *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* and *Physa integra* // Invertebrate Biology. 2002. V. 121. No 3. P. 226–234.
- Filippenko D. Fauna of gastropod molluscs in the Curonian Lagoon littoral biotopes (Baltic Sea, Kaliningrad region, Russia) // Malacologica Bohemoslovaca. 2011. V. 10. P. 79–83.
- Ng T.H., Tan S.K., Yeo C.J. Clarifying the identity of the long-established, globally-invasive *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae) in Singapore // BioInvasions Records. 2015. V. 4. P. 189–194.
- Økland J. Lakes and Snails. Environment and Gastropoda in 1500 Norwegian lakes, ponds and rivers. Oegstgeest: Dr. W. Backhuys Publ, 1990. 516 p.
- Paraense W.L., Pointier J.-P. *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae): a study of topotypic Specimens // Memórias do Instituto Oswaldo Cruz. 2003. V. 98. P. 513–517.
- Semenchenko V., Laenko T., Razlutskiy V. A new record of the North American gastropod *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) from the Neman River Basin, Belarus // Aquatic Invasions. 2008. V. 3. P. 359–360.

FROM THE BLACK SEA TO THE WHITE SEA: THE FIRST RECORD OF THE INVASIVE MOLLUSC *PHYSELLA ACUTA* IN THE EXTREME NORTH OF EUROPE

© 2015 Nekhaev I.O.^{1*}, Palatov D.M.^{2**}

¹Murmansk Marine Biological Institute of the RAS,
Murmansk 183010

²M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119992.
E-mail: * inekhaev@gmail.com, ** triops@yandex.ru

Freshwater mollusk *Physella (Costatella) acuta* (Draparnaud, 1805) was previously known in Eastern Europe from the coast of the Black Sea to the southern part of the Baltic Sea basin. In 2015 population of *Physella acuta* was discovered in Imandra Lake (Kola Peninsula, 67°28'N, 32°26'E) in the spillway channel of the Kola Nuclear Power Station, which underwent a strong thermal influence. The finding of *Physella acuta* in the White Sea basin is the northernmost record of the species in Eurasia and the first finding of warm-water snail in the inland waters of Fennoscandia.

Key words: Scandinavia, Kola Peninsula, Imandra, *Physella acuta*, Gastropoda.

УДК 569.322.3:591.5

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЕЧНОГО БОБРА (*CASTOR FIBER L.*) ПОСЛЕ ЕГО ВСЕЛЕНИЯ В ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2016 Петросян В.Г.^{1*}, Голубков В.В.², Завьялов Н.А.^{3**}, Горяйнова З.И.¹,
Дергунова Н.Н.¹, Омельченко А.В.¹, Бессонов С.А.¹, Альбов С.А.⁴,
Марченко Н.Ф.⁵, Хляп Л.А.^{1***}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33;

² Федеральный исследовательский центр «Информатика и управление» РАН,
119333, г. Москва, ул. Вавилова, д. 44;

³ Государственный природный заповедник «Рдейский»,
175271, Новгородская обл., г. Холм, Челпанова, 27;

⁴ Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник,
Московская обл., Серпуховский р-н, пос. Данки;

⁵ Хопёрский государственный природный заповедник,
397418, Воронежская обл., Новохопёрский р-н, пос. Варварино.

E-mail: *petrosyan@sevin.ru, **zavyalov_n@mail.ru, ***LArodent@inbox.ru

Поступила в редакцию 12.05.2016

Представлены результаты анализа динамики численности бобров после их вселения в *Лапландский, Дарвинский, Приокско-Террасный, Центрально-Лесной, Окский и Хопёрский* заповедники, расположенные в Европейской России на севере, юге и в центре ареала бобра. Проведён анализ эффективности применения дискретной по времени модели, учитывающей обратную связь животных с кормовыми ресурсами для количественного описания динамики численности в оптимальных, субоптимальных и пессимальных местообитаниях. Показано, что паттерны динамики численности бобров могут быть описаны с помощью моделей 4 типов: эруптивный (*Лапландский* заповедник); одноступенчатый с квазипериодическим колебанием (*Приокско-Террасный* заповедник), многоступенчатый с квазипериодическими колебаниями (*Дарвинский, Центрально-Лесной и Хопёрский* заповедники) и логистическим трендом изменения численности с периодическими колебаниями вокруг него (*Окский* заповедник). Обсуждаются биотические и абиотические факторы, определяющие эти типы динамики численности животных.

Ключевые слова: реинтродукция, саморасселение, речной бобр, средообразующая деятельность, динамика численности, математическая модель, прогноз.

Введение

К началу XX в. речной бобр (*Castor fiber L.*) на большей части Евразии практически исчез. Восстановление речного бобра на территории Советского Союза в основном было связано с широкомасштабными работами 1950–1970-х гг. по его преднамеренной интродукции в исторический ареал (реинтродукции) в различные регионы [Жарков, Соколов, 1967; Жарков, 1969; Дежкин и др., 1986]. По существующим оцен-

кам, интенсивность воспроизводства популяций бобра в восстановленном ареале составляла от 4.5% среднегодового прироста в северо-таёжных районах до 32% в смешанных лесах на западе европейской части России [Лавров, 1975, 1981]. Л.М. Баскин с соавторами [Baskin et al., 2011] показал, что динамика восстановления бобров менялась с географической широтой местности. К 1972–2003 гг. в южных регионах (48–55.5° с. ш.) бобровые популяции

достигли плотности 0–1.4 особи/10 км², в средних широтах (56–59.5° с. ш.) – 0.1–3.3, а в северных (60–63.5° с. ш.) – 0.04–1.1. При этом, если в 1972 г. не было статистически значимых различий в плотности населения бобров регионов разных широт, то уже в 1991 и 2003 гг. достоверно различались плотности населения северных и средних широт, северных и южных, но не было достоверных различий показателей плотности населения бобров в средних и южных широтах. В настоящее время численность речного бобра стабильно увеличивается за счёт саморасселения бобров в незанятые ими водотоки и повышения плотности ранее сформировавшихся популяций [Гревцев, 2011]. В 2011 г. в России насчитывалось 600–650 тыс. бобров [Борисов, 2011].

Изучение бобра шло вслед за его восстановлением, однако экологические последствия и закономерности роста численности бобровых популяций всё ещё остаются мало изученными. Некоторые успехи были достигнуты при анализе состояния бобрового населения на территории заповедников, поскольку в этом случае были известны места выпуска, количество, пол и возраст выпущенных животных; организованы охрана и учёт, проводился мониторинг состояния окружающей среды.

В последние годы растёт понимание важности разного рода естественных нарушений для динамики лесных экосистем и сохранения биоразнообразия [Смирнова, 2004; Бобровский, 2010]. К числу источников таких нарушений относится речной бобр – ключевой вид (вид-эдификатор, экосистемный инженер), преобразующий водные и околоводные экосистемы, пронизывающие лесные ландшафты [Завьялов и др., 2005; Завьялов, 2015]. При этом роль бобров в структуре и динамике лесных экосистем всё ещё изучена недостаточно. Особенно это важно для стран Западной Европы и России, где, благодаря действовавшим программам по реинтродукции и последовавшему саморасселению, речной бобр восстанавливает свои прежние позиции в водных и околоводных экосистемах [Гревцев, 2011; Halley et al., 2012; и др.].

Эффективным методом описания, анализа и прогноза основных тенденций динамики численности бобра в различных экологических условиях является создание специальных математических моделей. Однако, модели, которые традиционно используются в экологии, не всегда подходят для изучения бобровых популяций, так как они учитывают трофическое взаимодействие и конкуренцию видов, но не учитывают влияния вида на среду обитания и обратного воздействия изменённой среды на вид. Например, в классической модели «хищник – жертва» Лотка – Вольтерра, или её модификации (модель Розенцвейга – Макаурта) для жертвы, хищника и суперхищника (хищника второго порядка) в основном учитываются трофические связи и конкуренция видов [Deng, 2001]. В работах [Cuddington, Hastings, 2007; Петросян и др., 2012а; Речной бобр как ключевой... 2012] показано, что использование этих моделей, а также модифицированных дискретных моделей Мальтуса, Бивертон-Холта, Рикера и моделей на основе аппарата временных рядов не корректно для моделирования динамики популяций ключевых видов, активно изменяющих среду обитания. Такие виды могут иметь более высокие темпы роста численности в субоптимальных и пессимальных местообитаниях, чем виды, которые активно среду не изменяют.

За исключением вербальных описаний существуют несколько общих моделей, предназначенных для прогноза воздействия ключевых видов на околоводные экосистемы. Например, Герни и Лоутон [Gurney, Lawton, 1996] разработали модель для ситуации, когда роль ключевого вида сводится к изменению местообитания и его переходу из одного состояния в 2–3 других. В работе Каддингтона и Хастингса [Cuddington, Hastings, 2004] было показано, что неравновесная динамика ключевых видов отличается от динамики неключевых видов, что создаёт трудности для прогноза их динамики численности и распространения. Райт с соавторами [Wright et al., 2004] использовали модель с учётом следующих предположений: в момент времени t E единиц особей могут использовать суммарное количество место-

обитаний $T=N+V+D$, слагающееся из местообитаний, пригодных для использования (активных) – N , восстанавливающихся – V и временно непригодных для бобров (деградированных) – D местообитаний. Используемая система дифференциальных уравнений отражает изменение значений N , V и D во времени с учётом следующих параметров интенсивности изменений местообитаний: g – скорости освоения новых местообитаний, p – скорости перехода из состояния V в N ; d и s – скорости деградации и восстановления местообитаний, соответственно. Представленные в этих работах модели предназначены для построения долгосрочных прогнозов, однако использование непрерывной шкалы времени создаёт определённые трудности при интерпретации полученных результатов. Для устранения этих недостатков нами была разработана дискрет-

ная модель, использованная для обработки данных динамики численности бобров Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника [Петросян и др., 2012б].

Цель данной работы – на основе имеющихся многолетних данных установить закономерности динамики численности бобров в разных экологических условиях. В задачи исследований входили: количественная характеристика динамики развития бобровых популяций от вселения до наших дней на примере конкретных особо охраняемых природных территорий (заповедников); выявление основных общих тенденций и различий динамики численности бобров в заповедниках, расположенных в разных природных зонах России и прогнозирование состояния популяций этого ключевого вида.

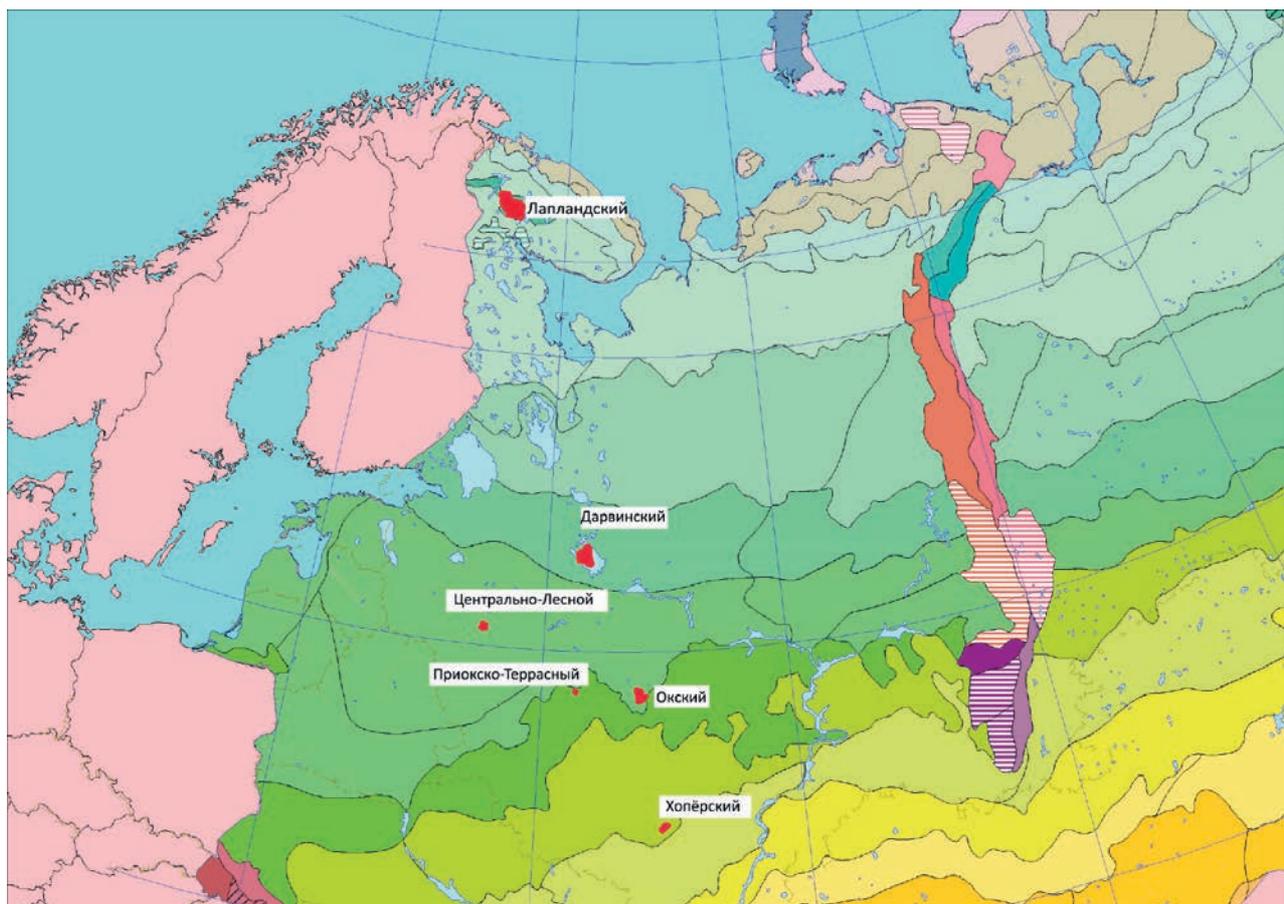


Рис. 1. Расположение изученных заповедников: Лапландский заповедник – гипоарктический (таёжный) тип горной поясности, Дарвинский заповедник – подзона южной тайги, Центрально-Лесной заповедник – подзона подтайги, Приокско-Террасный заповедник – на стыке подзон подтайги и широколиственных лесов; Окский заповедник – подзона подтайги, Хопёрский заповедник – подзона лесостепи. Названия и границы единиц растительного покрова даны по [Огуреева и др., 1999].

Материалы и методы

Мы анализировали данные по многолетней динамике численности бобров на территории 6 заповедников, расположенных в европейской части России от Заполярья до лесостепного Прихопёрья: Лапландскому, Дарвинскому, Центрально-Лесному, Приокско-Тerrasному, Окскому и Хопёрскому (рис. 1). Данные по динамике численности бобров за исключением наблюдений в Хопёрском заповеднике были ранее опубликованы (см. ниже).

Лапландский заповедник (ЛЗ) расположен в горных районах Кольского полуострова северней Полярного круга ($67^{\circ}39'$ с. ш., $32^{\circ}38'$ в. д.). Площадь заповедника 276 435 га. Он приурочен к гипоарктическому (таёжному) типу горной поясности (рис. 1). Большая часть территории (55%) покрыта северотаёжными лесами, образованными сосной (*Pinus sibirica* Du Tour; *Pinus friesiana* Wichura), елью (*Picea obovata* Ledeb.; *Picea fennica* (Regel) Kom.) и берёзой (*Betula callosa* Lindq.; *Betula kusmischeffii* (Regel) Sukaczew; *Betula pendula* Roth). В состав лесных фитоценозов также входят рябина (*Sorbus gorodkovii* Pojark), серая ольха (*Alnus incana* (L.) Moench), козья и двуцветная ивы (*Salix caprea* L.; *Salix phylicifolia* L.), небольшими группами встречается осина (*Populus tremula* L.). Гидрологическая сеть заповедника характеризуется озёрно-речными системами и несколькими реками от истока до устья [Заповедники..., 1998].

Реинтродукция речного бобра в заповеднике началась в 1934 г. Анализ динамики численности бобра на территории заповедника проводится с использованием данных мониторинга с 1934 по 1985 г. [Речной бобр..., 2012]. Некоторые результаты первичного анализа с помощью классических моделей были представлены ранее [Речной бобр..., 2012; Горайнова и др., 2011].

Дарвинский заповедник (ДЗ) расположен в южнотаёжных лесах Молого-Шекснинской низины ($58^{\circ}28' - 58^{\circ}50'$ с. ш., $37^{\circ}29' - 38^{\circ}10'$ в. д.) (рис. 1). Юго-восточный край низины до отметки 102 м над уровнем моря затоплен Рыбинским водохранилищем. Площадь заповедника 112 673 га. Более 27% территории суши запо-

ведника приходится на открытые болота. Леса в заповеднике приурочены к берегам рек. Преобладают сосновые (*Pinus sylvestris* L.) леса (73.5%). На долю берёзовых (*Betula pendula* Roth) лесов приходится 19.6%, ельников (*Picea abies* (L.) Karst.) – 5.2%, осинников (*Populus tremula* L.) – 1.3%, черноольшаников (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) – 0.4%. Леса на избыточно увлажнённых почвах составляют около 70% покрытой лесом площади заповедника. На территории заповедника первые погрызы рассеяющихся бобров были отмечены в августе 1976 г. [Завьялов и др., 2005].

Анализ динамики численности бобра на территории заповедника проводится с использованием данных мониторинга с 1980 по 2001 г. [Завьялов и др., 2005].

Центрально-Лесной заповедник (ЦЛЗ) расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности в пределах главного Каспийско-Балтийского водораздела Русской равнины ($56^{\circ}26' - 56^{\circ}39'$ с. ш., $32^{\circ}39' - 33^{\circ}01'$ в. д.) – подтаёжная подзона тайги (рис. 1). Площадь заповедника 24 415 га. Территория представляет собой типичные моренные ландшафты Верхневолжского региона. В структуре растительного покрова преобладают коренные леса: еловые (46%), сосновые (9%) и черноольховые (1%). Олиготрофные и осоковые мезотрофные болота занимают 4% площади заповедника. Производные леса из берёзы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), осины и ольхи серой образовались в результате ветровалов, распада перестойных древостоев, и отчасти рубок в период ликвидации заповедника в 1951–1961 г. Они занимают около 40% территории заповедника [Структура и продуктивность..., 1973]. На один квадратный километр площади заповедника приходится около 0.75 км лесных речек и ручьёв. Их большая часть входит в бассейн р. Тюдумы.

В 1936–1937 гг. на территории заповедника были выпущены 4 пары бобров из Воронежского заповедника [Korablev et al., 2011; Кораблёв и др., 2012]. Размещение поселений и численность бобров за 1936–2001 гг. приведены по материалам Летописи Природы Центрально-Лесного заповедника. Архивные данные из

Летописи природы за 1936–2001 гг. были предварительно обработаны и представлены для анализа Бобровым В.В. Данные за 2001–2010 гг. взяты из работы [Korablev et al., 2011].

Приокско-Террасный заповедник (ПТЗ) расположен на левом берегу Оки в Московской области (54°51′ – 54°55′ с. ш., 37°34′ – 37°41′ в. д.) и находится на стыке подтаёжной зоны тайги и подзоны широколиственных лесов. Площадь заповедника – 4945 га, из которой 93% занято лесами, преимущественно средневозрастными. Преобладают сосняки (*Pinus sylvestris* L.) (40%) и березняки (*Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh.) (35%). Из других лесобразующих пород заметную роль играют осина, ель, дуб (*Quercus robur* L), липа (*Tilia cordata* Mill) и чёрная ольха. Луга составляют 1.5% территории. До организации заповедника его территория подвергалась интенсивному антропогенному воздействию, что вместе с биотопической неоднородностью территории определяет высокую мозаичность современного растительного покрова заповедника [Атлас..., 2005]. Гидрологическая сеть на территории заповедника представлена речками, озёрами и болотами. Главные водотоки пересекают заповедник с севера на юг. Это – две лесные речки с системой логов и лощин с ручьями. Одна из них – Пониловка длиной около 6 км, другая – Таденка имеет протяжённость 8.7 км, из которых 6.5 км она протекает по заповеднику. В бассейне р. Таденки сейчас обитает 60–85% поголовья бобров заповедника [Речной бобр..., 2012].

В 1948 г. после почти 400-летнего отсутствия [Смирнова и др., 2000] в её среднем течении выпущены 2 пары бобров из Воронежского заповедника. Анализ динамики численности бобра здесь проведён по данным мониторинга с 1948 по 2010 г. Подробное описание методики сбора учётных данных и частичный анализ материалов представлены в ряде публикаций [Завьялов и др., 2010; Петросян и др., 2012б; Речной бобр..., 2012].

Окский заповедник (ОЗ) расположен в центральной части европейской территории России в юго-восточной части Мещёрской низменности (54°40′ – 55°0′ с. ш. и 40°35′ – 41°0′ в. д.).

Площадь его 55 744 га. Кроме типично зандровых ландшафтов Мещёрской низменности в территорию заповедника входит долинный комплекс р. Оки. Ока – основа гидросети заповедника. Другие важные компоненты – р. Пра, впадающая в Оку, многочисленные пойменные старицы и внепойменные озёра. Заповедник лежит на юге полосы подтаёжных лесов, но растительность выпадает из зонального ряда. Леса, в основном, сосновые, в заболоченных низинах заменяются черноольшаниками и березняками, а вдоль рек – дубравами [Панкова, 2012а, 2012б]. Старичные водоёмы поймы Оки богаты водной растительностью, по берегам – обширные заросли ивняков [Заповедники..., 1998].

В 1937–1940 гг. в 3 пойменные озера выпущено 23 бобра из Воронежского заповедника [Кудряшов, 1975]. Для анализа мы использовали данные мониторинга численности бобров с 1949 по 2010 г. Результаты первичного анализа с помощью классических моделей были опубликованы ранее [Горяйнова и др., 2011; Речной бобр..., 2012].

Хопёрский заповедник (ХЗ) расположен в лесостепном Прихопёрье, приуроченном к юго-восточной части Окско-Донской низменности (50°42′ с. ш., 42°00′ в. д.). Площадь заповедника 16.2 тыс. га. Он вытянут вдоль р. Хопёр в его среднем течении. Территория заповедника включает низкую (1–3 м над уровнем реки) и высокую (5.5 м) поймы и надпойменную террасу, усложнённые эоловыми процессами, а также возвышенную часть с превышением над уровнем Хопра 70–80 м. Развиты овражно-балочная сеть [Дубравы Хопёрского заповедника..., 1976 а, б]. Преобладающая ширина поймы составляет 2–4 км. В пойме р. Хопёр насчитывается около 400 разных по площади водоёмов, самые крупные из них площадью 14–45 га. Леса занимают 85.7% площади заповедника, преобладают пойменные дубравы – 48.2%, черноольховые леса – 15.8%. На возвышенную часть приходится 15.2% лесопокрытой площади.

В 1937–1939 гг. 22 бобра из Воронежского заповедника были завезены в Хопёрский заповедник [Дьяков, 1975]. Для анализа исполь-

зованы учётные данные 1957–2012 гг., полученные по программе Летописи природы.

Методика определения численности бобров. Для учёта бобров в разных заповедниках применяли три метода: эколого-статистический [Дьяков, 1975], статистический и методике Л.С. Лаврова [1952]. В основе этих методов лежит определение числа жилых поселений в конце учётного года. Численность бобров получали умножением количества жилых поселений на среднее число бобров в поселении. В эколого-статистическом и методе Лаврова жилые поселения относили к одной из 3–4 групп, различающихся по количеству бобров в поселении. Принадлежность бобрового поселения к данной группе определяли или глазомерно по специально разработанной шкале (метод Лаврова), или же путём подсчёта общего количества сгрызенных бобрами стволов деревьев и кустарников и определения суммы «условных кормовых единиц», что в свою очередь было показателем размера поселения [Дьяков, 1975]. Помимо осенних учётов, в Хопёрском и Окском заповедниках результаты учётов корректировали по данным неоднократных отловов бобров [Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975]. В Окском и Дарвинском заповедниках количество жилых поселений уточнялось специальными весенними учётами и визуальными наблюдениями [Кудряшов, 1975; Завьялов и др., 2005].

Моделирование динамики численности. Оригинальная параметрическая и дискретная (конечно-разностная) по времени математическая модель динамики численности бобров в зависимости от времени и доступности кормовых ресурсов впервые была представлена в работе [Петросян и др., 2012б]. Потенциальные возможности этой модели были продемонстрированы на примере Приокско-Террасного заповедника. Приведём основные положения этой модели.

1. На изучаемом интервале времени $[0, T]$ общий ресурс $R(t)$ со временем t не изменяется, то есть $R(t) = R = const$.

2. Общий ресурс, как и в работах [Wright et al., 2004; Петросян и др., 2012б] складывается из трёх компонентов

$$R = R^{(a)}(t) + R^{(p)}(t) + R^{(d)}(t)$$

где $R^{(a)}(t)$, $R^{(p)}(t)$ и $R^{(d)}(t)$ соответственно активный, потенциальный и деградированный кормовые ресурсы. Активный ресурс – это ресурс, доступный для потребления бобрами. Потенциальный ресурс – это ресурс, который восстанавливается из деградированного состояния и переходит в активный. Деградированным ресурсом становится истреблённый активный ресурс, затем он переходит в потенциальный.

3. Рекуррентные выражения для определения численности бобров $P(t_k)$ и значения активных $R^{(a)}(t_k)$, потенциальных $R^{(p)}(t_k)$ и деградированных ресурсов $R^{(d)}(t_k)$ в момент времени t_k описаны ранее [Петросян и др., 2012б].

Для определения параметров дискретной модели, стационарных значений динамики численности P_c и ресурсов $R_c^{(a)}$, $R_c^{(p)}$ и $R_c^{(d)}$, а также для анализа устойчивости стационарных решений были использованы методы, представленные в работе [Петросян и др., 2012б]. Коэффициент роста численности в работе определяется как отношение последующей численности к предыдущей (P_{t+1}/P_t) , то есть на фазе роста численности его значение превышает 1. Он оценён как по фактическим данным учёта бобров, так и на основе модели.

Результаты

Оценка параметров и адекватности моделей на основе данных динамики численности. Оценка параметров и адекватности моделей, описывающих динамику численности бобров и состояние кормовых ресурсов, была произведена с помощью специальной программы [Петросян и др., 2012б]. В работе адекватность модели оценивалась на основе коэффициента детерминации R^2 [Афифи, Эйзен, 1982], значения которого лежат в пределах от 0 до 1. Этот коэффициент указывает, какая доля изменчивости численности бобра и ресурсов объясняется (описывается) с помощью системы уравнений (1) (см. Петросян и др., 2012б). Вычисленные значения этого коэффициента по дискретной модели для изученных заповедников варьируют в диапазоне 0.62 до 0.99 (табл. 1).

Таблица 1. Численность бобров P_c , доля активных R_a^c , потенциальных R_p^c и деградированных R_d^c ресурсов в стационарном состоянии системы для изученных заповедников с указанием коэффициента детерминации R^2

Заповедник	P_c	R_a^c	R_p^c	R_d^c	R^2
ЛЗ	25.6	0.14	0.83	0.03	0.97
ДЗ	713.5	0.007	0.45	0.543	0.99
ЦЛЗ	316.7	0.001	0.367	0.632	0.62
ПТЗ	42.28	0.012	0.598	0.39	0.86
ОЗ	474.43	0.4208	0.2791	0.2991	0.73
ХЗ	780.8	0.022	0.429	0.549	0.84

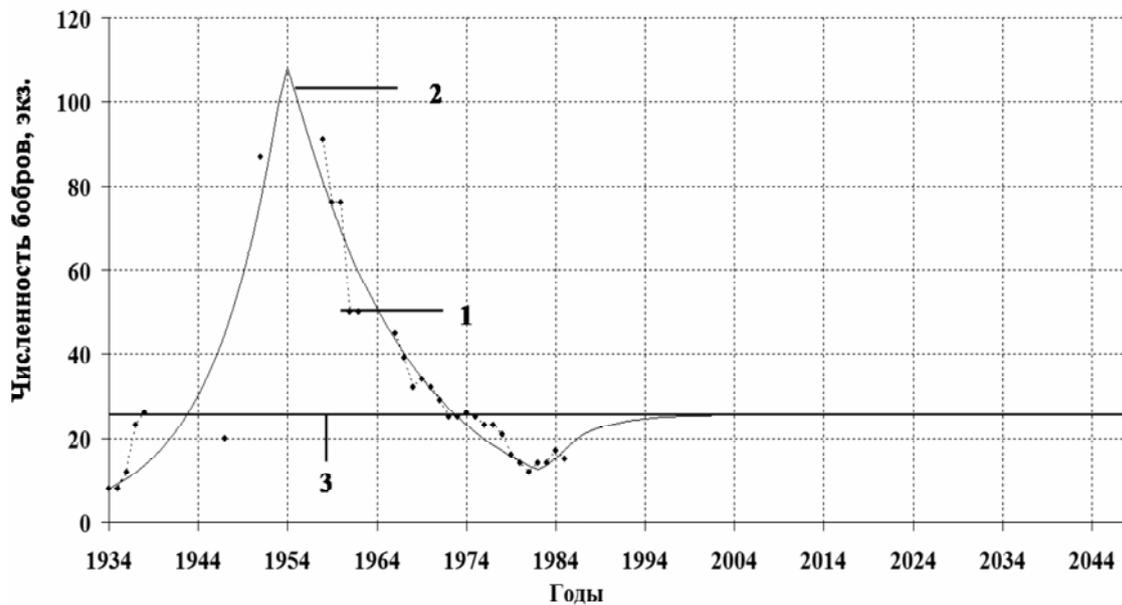


Рис. 2а. Динамика численности бобров Лапландского заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

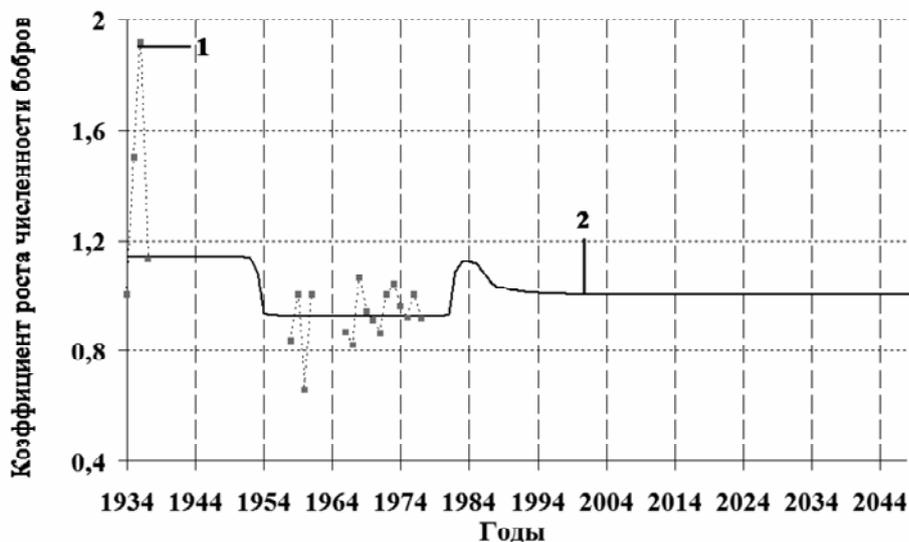


Рис. 2б. Динамика коэффициента роста численности бобров (P_{t+1}/P_t) Лапландского заповедника (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка)

Полученные значения коэффициента детерминации позволяют сделать вывод, что предложенные модели достаточно адекватно описывают динамику численности бобров, особенно, если учесть относительно большие разбросы фактических данных и отсутствие сведений о численности бобров в некоторые годы. Динамика численности наилучшим образом описывается для Дарвинского заповедника

($R^2=0.99$), наихудшим – для Центрально-Лесного ($R^2=0.62$) (см. табл. 1).

Динамика численности бобров на основе наблюдений и моделирования. Количественная оценка динамики численности бобров и коэффициента её роста во времени для *Ланландского заповедника* представлены на рисунках 2а и 2б. Динамику численности условно можно охарактеризовать тремя разными

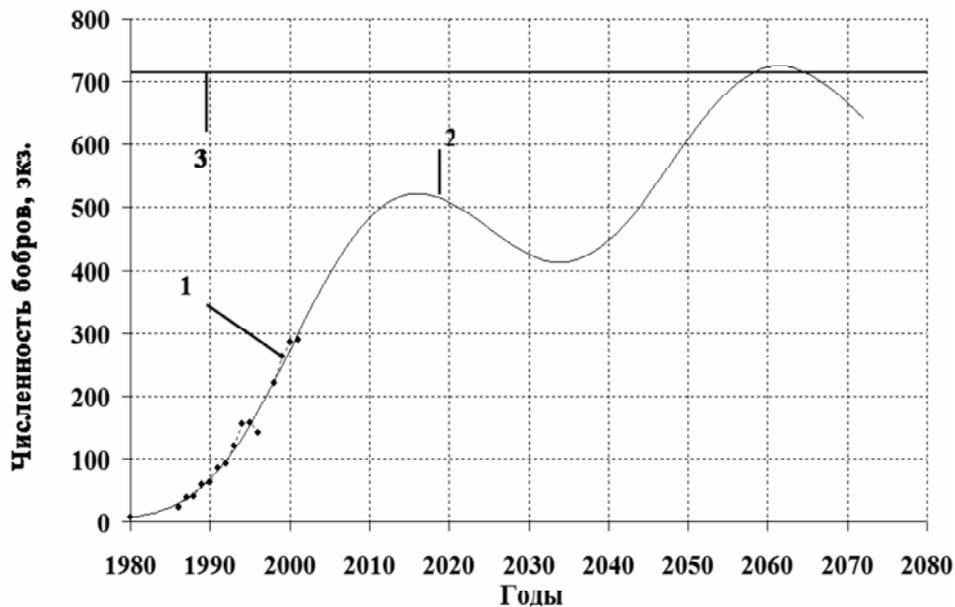


Рис. 3а. Динамика численности бобров Дарвинского заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

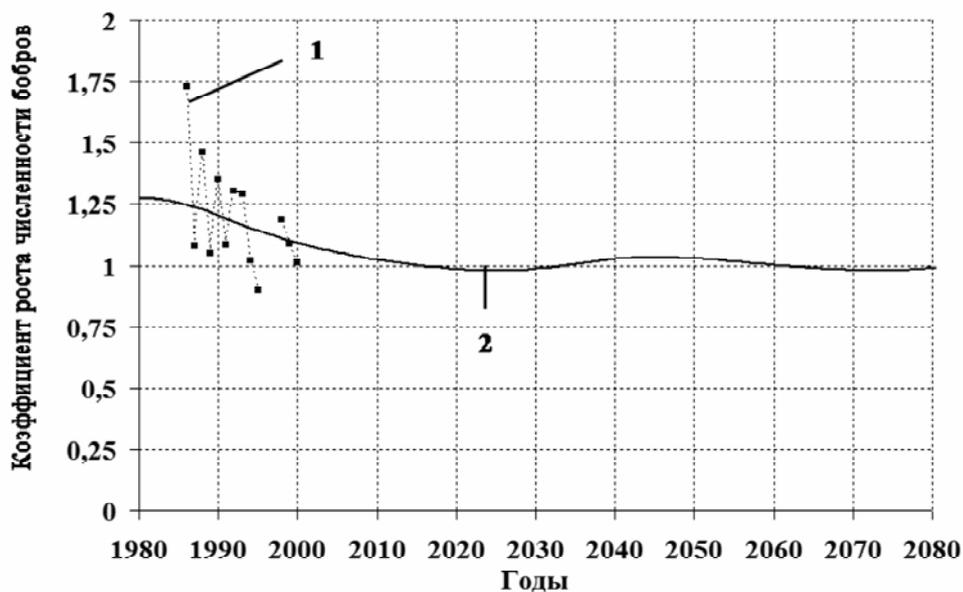


Рис. 3б. Динамика коэффициента роста численности бобров Дарвинского заповедника (1 – коэффициент роста определён на основе данных мониторинга; 2 – его модельная оценка).

временными интервалами. В течение первого: с 1934 до 1954 г. длительностью 20 лет наблюдался монотонный рост до 108 особей. Во второй интервал длительностью 28 лет происходило уменьшение численности до 12. Третий интервал – стабилизация численности при стационарном значении около 26 особей. Коэффициент роста численности для первого интервала в среднем равен 1.14, для второго – 0.95, а для третьего он стремится к стационарному значению 1 (после достижения показателя 1.14 в 1982 г.). Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов в стационарном состоянии составляют 14; 83 и 3% (табл. 1). Доля ресурса, находящегося в стадии восстановления (83%), намного превышает таковую в других изученных заповедниках (табл. 1). В сочетании с относительно высокой долей кормов, которые активно используются животными (14%) это позволяет сделать вывод, что низкая численность бобров в основном связана здесь с медленным восстановлением кормов.

Данные динамики численности бобров *Дарвинского заповедника* показывают, что от момента вселения (в конце 1970-х гг.) и до 1987 г. происходил медленный рост численности, сменившийся быстрым ростом в период с 1988 по 2015 г. Модельные оценки показывают, что

дальнейшие изменения численности будут характеризоваться длительной флуктуацией на высоком уровне численности. При этом период квазипериодического колебания составит 47 лет (см. рис. 3а). График динамики коэффициента роста численности показывает, что его значения, достигнув 1.75, начали резко снижаться. По модельной оценке, после 2020 г. ожидаются слабые колебания этого коэффициента относительно 1 (см. рис. 3б). Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов в стационарном состоянии составляют 0.7; 45 и 54.3%, соответственно (табл. 1). Динамика численности бобрового населения *Приокско-Тerrasного заповедника* характеризуется стремлением к стационарному состоянию при наличии квазипериодической составляющей с периодами от 14 до 26 лет (см. рис. 4а). Модельные оценки динамики показали, что квазипериодическая составляющая имеет пилообразную форму, причём в каждом периоде первые 6 лет численность бобров возрастает от минимального до максимального значения, а в остальные годы (8–20 лет) уменьшается от максимального до минимального значения (рис. 4а).

На рисунке 4б представлен график изменения коэффициента роста численности бобров. Начиная с 1968 г., динамика коэффициента

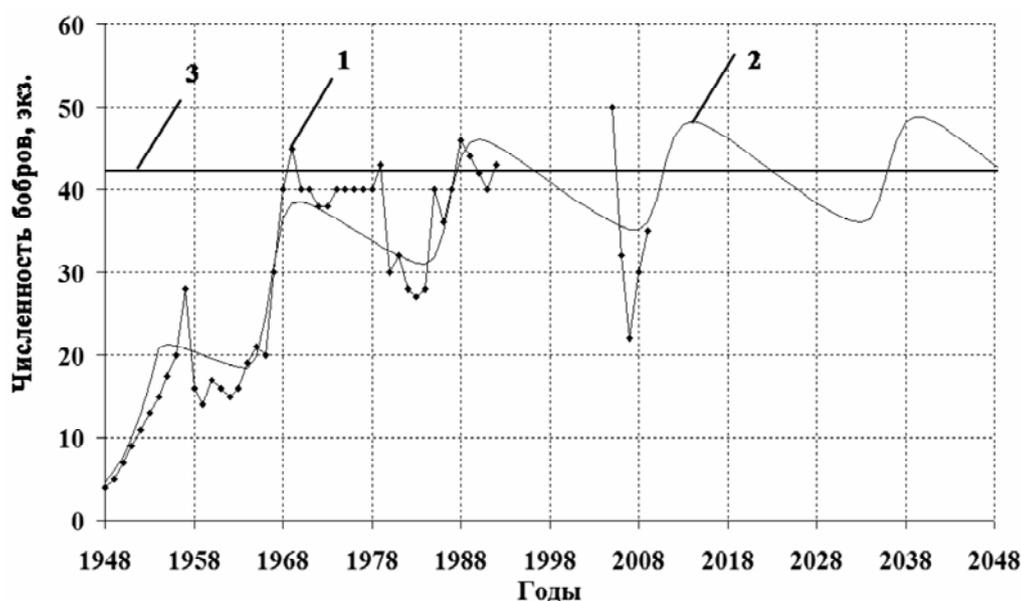


Рис. 4а. Динамика численности бобров Приокско-Тerrasного заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность) [по Петросян и др., 2012б].

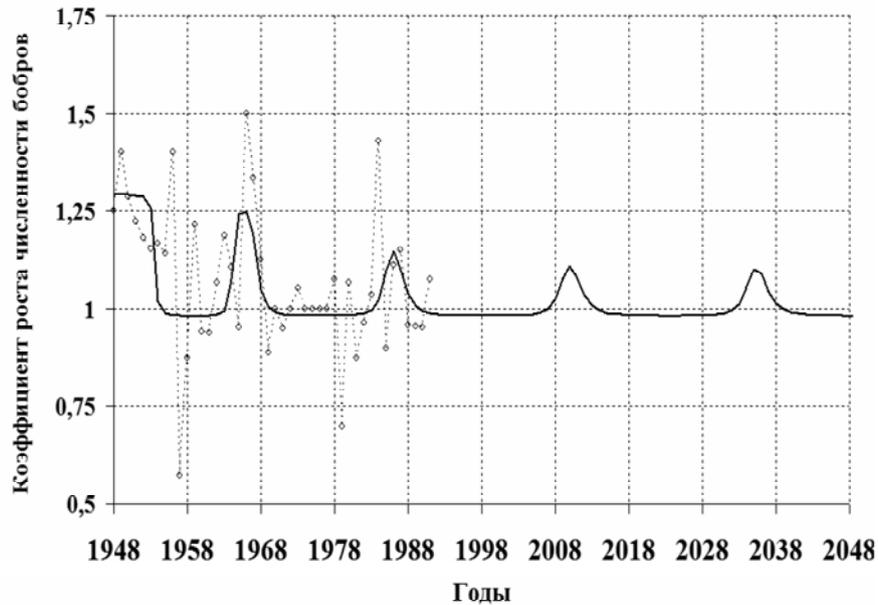


Рис. 46. Динамика коэффициента роста (P_{t+1}/P_t) численности бобров Приокско-Террасного заповедника (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка).

представляет собой квазипериодическую функцию. При этом средняя длительность периода составляет 26 лет. Этот коэффициент имеет максимальное значение ~ 1.1 , минимальное ~ 0.98 . Длительность фаз со значениями большими или равными 1 составляет около 6 лет, а со значениями меньше 1 – 20 лет. Это означа-

ет, что рост численности бобров происходит в 3.3 раза быстрее, чем сокращение. Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов составляли 1.2; 59.8 и 39% (табл. 1).

Фактические данные и модельные оценки динамики численности бобров *Центрально-Лесного* заповедника представлены на рис. 5а

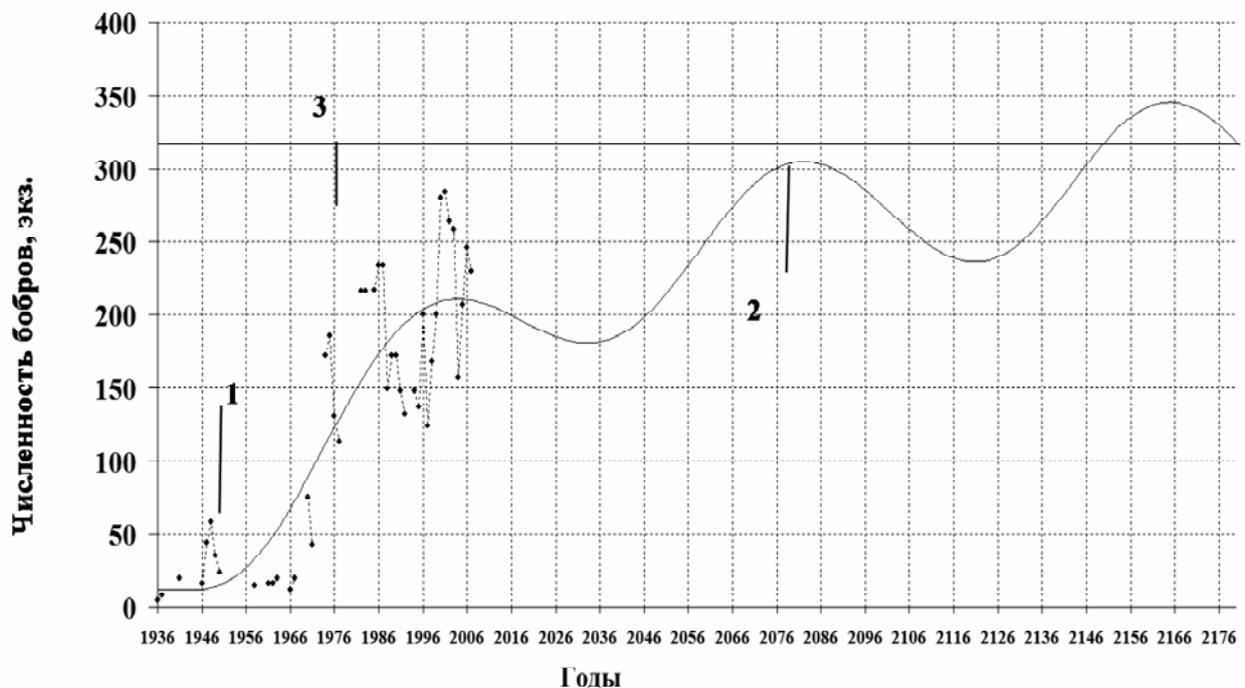


Рис. 5а. Динамика численности бобров Центрально-Лесного заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

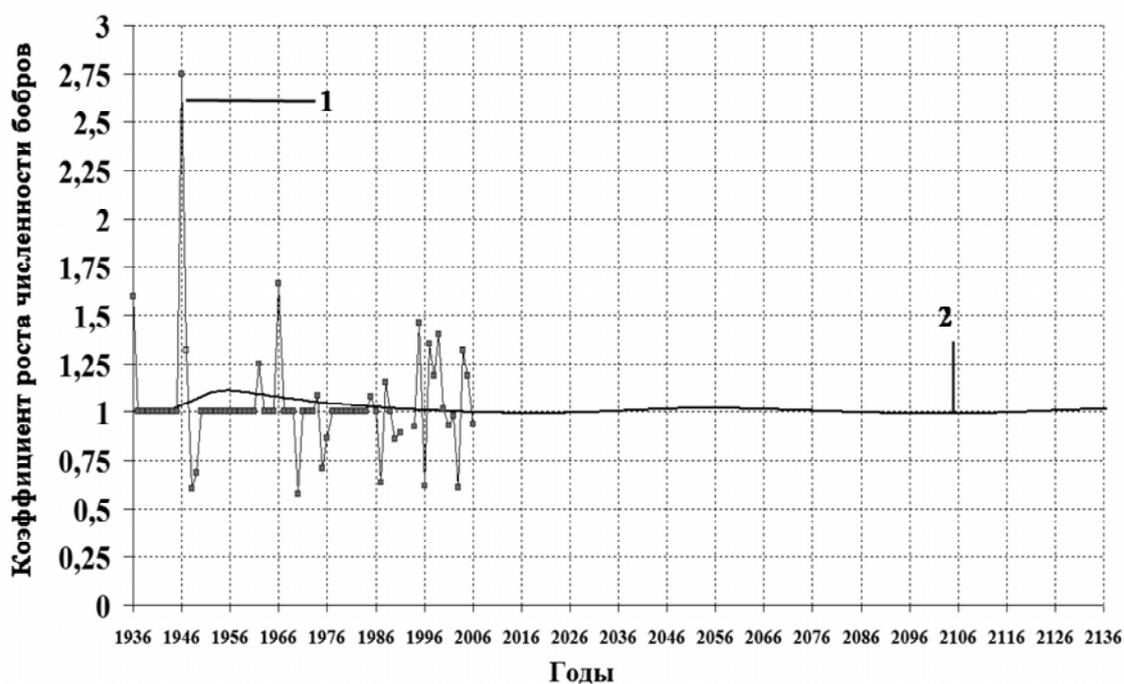


Рис. 5б. Динамика коэффициента роста численности (P_{t+1}/P_t) бобров Центрально-Лесного заповедника (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка).

и 5б. Медленный рост численности наблюдался с 1936 до 1954 г., затем последовал рост численности до максимального значения в 2001 г. В дальнейшем прогнозируется длительная флуктуация на высоком уровне численности. При этом период квазипериодического колебания составит 84 года (см. рис. 5а).

Анализ динамики коэффициента роста численности показывает, что после достижения этим показателем величины 2.75 в 1946 г. наступает его спад, а затем наблюдаются его слабые колебания относительно 1 (см. рис. 5б). Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов в стационарном состоянии составляют 0.1; 36.7 и 63.2%, соответственно (табл. 1). Значение доли активного ресурса – самое низкое из отмеченных для изученных заповедников, а деградированного – самое высокое. Однако низкая доля потенциального ресурса (ещё ниже получено только для Окского заповедника) говорит о быстром его переходе в активное состояние, что благоприятно для бобрового населения.

Результаты мониторинга и модельные оценки динамики численности бобров и коэффициента роста численности на территории *Окского заповедника* представлены на

рис. 6а и 6б. В отличие от других заповедников рост численности бобров здесь описывается логистической кривой с некоторым периодическим колебанием (длительность периода 16 лет) вокруг кривой роста. Другими словами, наша модель выявляет некоторую колебательную составляющую хода численности бобров в заповеднике, одновременно она корректно показывает наличие логистического тренда этой динамики. Для проверки этого утверждения были найдены параметры логистической модели, которая с высокой точностью описывает тренд изменения численности (см. рис. 6в). Параметр адекватности ($R^2=89.42\%$) указывает, что наличие логистического тренда роста численности объясняет эту динамику примерно на 90%. В соответствии с данной моделью (рис. 6в, 1 – кривая), численность популяции на первом этапе довольно быстро растёт, но затем скорость роста популяции замедляется и становится бесконечно малой вблизи величины $K=452$ особей (то есть логистическая кривая асимптотически приближается к стационарному значению). Из этих моделей также следует, что имеющиеся ресурсы (активный и потенциальный) могут обеспечивать долго-

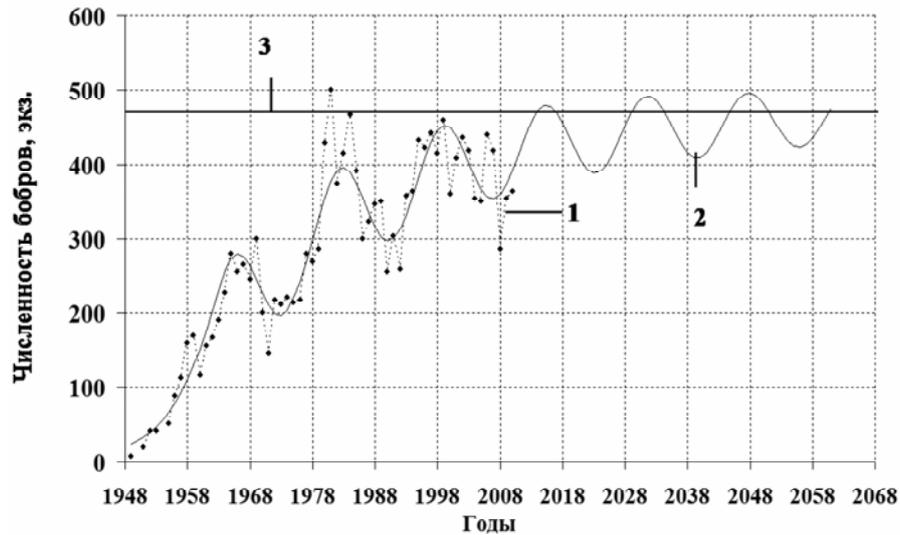


Рис. 6а. Динамика численности бобров Окского заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

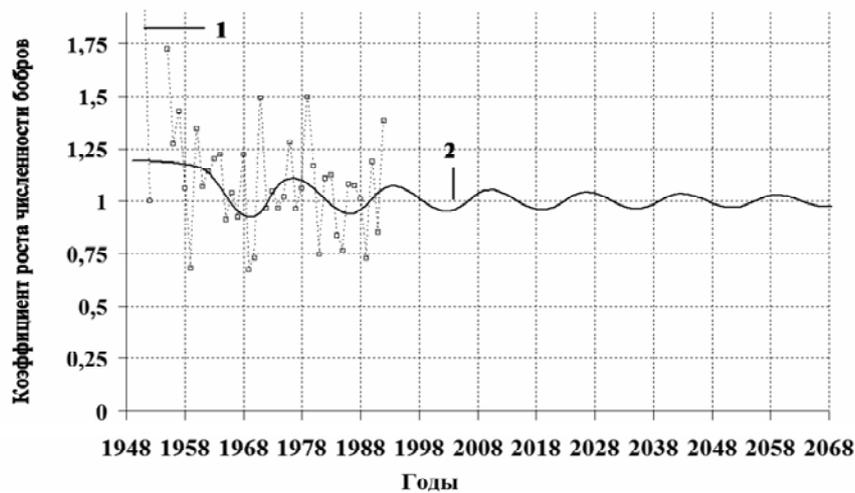


Рис. 6б. Динамика коэффициента роста численности (P_{t+1}/P_t) бобров Окского заповедника (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка)

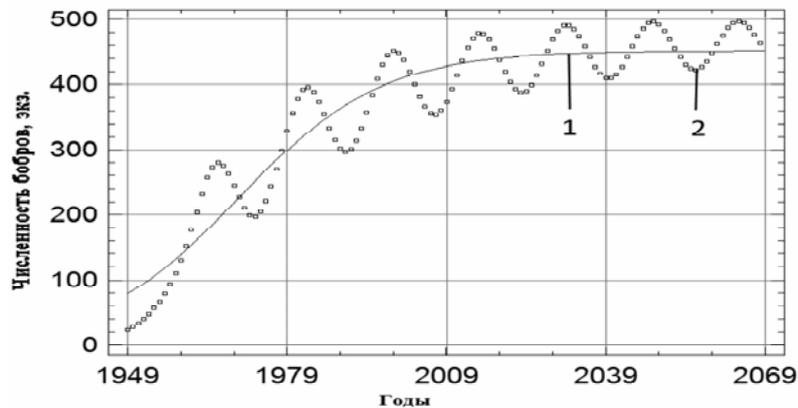


Рис. 6в. Сравнение логистической и дискретной моделей динамики численности бобров Окского заповедника (1 – кривая, описывающая логистический тренд динамики численности $P_k = 451.763 / (1 + \text{EXP}(1.62741 - 0.0742073 * (t_k - 1948)))$; 2 – модельные оценки, полученные с помощью дискретной модели)

временное колебание численности вокруг установленного стационарного значения.

График изменения коэффициента роста численности также указывает, что после определённого колебания этот коэффициент стремится к стационарному состоянию. Доли активного, потенциального и деградированного ресурсов в стационарном состоянии составляют 42; 28 и 30%, соответственно (табл. 1). При этом значение доли активного ресурса выше,

чем для других 5 изученных заповедников, доли потенциального ресурса – самое низкое, а значение доли деградированного – невысокое, превышающее только рассчитанное для Лапландского заповедника. Это ещё раз подтверждает благоприятные для бобров условия существования в Окском заповеднике.

Оценки динамики численности речного бобра для *Хопёрского заповедника* представлены на рис. 7а и 7б. Стабильный рост численности

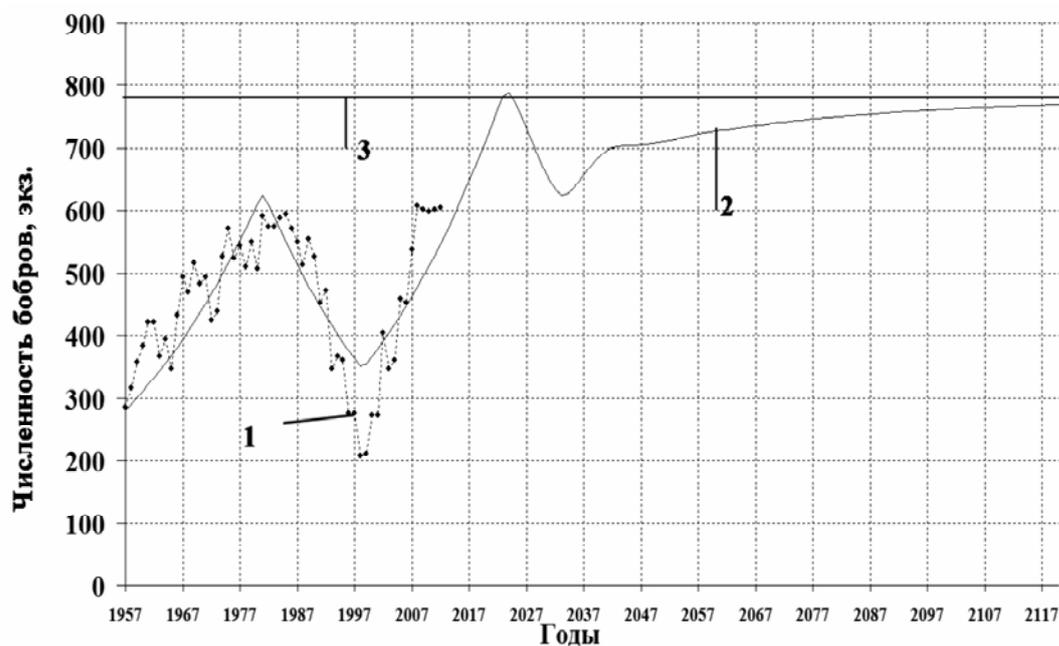


Рис. 7а. Динамика численности бобров Хопёрского заповедника (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

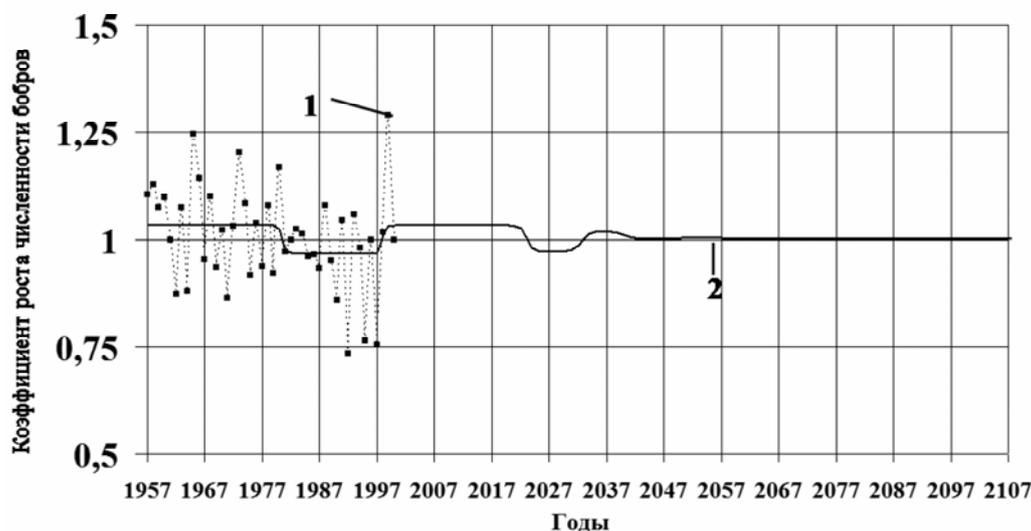


Рис. 7б. Динамика коэффициента роста численности бобров Хопёрского заповедника (P_{t+1}/P_t) (1 – коэффициент роста, определённый на основе данных мониторинга, 2 – его модельная оценка).

Таблица 2. Собственные числа матрицы A , характеризующие стационарные состояния системы (см. формулу 8 по: [Петросян и др., 2012б])

Заповедник	ρ_1	ρ_2	ρ_3	$\max_{i=1,2,3} \rho_i $
ЛЗ	0.01	0.8019	0.3666	0.8019
ДЗ	0.9899–0.131i	0.9899–0.131i	0.9759	0.9989
ЦЛЗ	0.9988+0.07406i	0.9988–0.074i	0.9882	1.0015
ПТЗ	0.9640+0.2868i	0.9640–0.2868i	0.9392	1.0058
ОЗ	0.9166+0.3764i	0.9166–0.3764i	0.9643	0.9643
ХЗ	0.7409+0.2887i	0.7409–0.28876i	0.9732	0.9731

бобра наблюдался до начала 1980-х, затем последовал спад, длившийся до 1997–1998 гг. Спад сменился новым подъёмом и флуктуациями на высоком уровне численности. Анализ динамики с помощью модели (1), показал, что для 1957–2037 гг. характерен 16-летний цикл квазипериодического колебания численности (рис. 7а). График изменения коэффициента роста численности также демонстрирует периодическое колебание (рис. 7б). Доли активных, потенциальных и деградированных ресурсов составляют 2.1; 42.9 и 54.9% (табл. 1).

Анализ устойчивости стационарных решений. Для проведения анализа были вычислены собственные векторы ρ_1, ρ_2, ρ_3 матрицы A (см. формулу 8 [Петросян и др., 2012б]). Эти векторы характеризуют стационарные состояния системы уравнений. Их значения для каждого из заповедников, а также максимальные из них (по модулю) представлены в таблице 2.

Из таблицы 2 видно, что для всех заповедников собственные числа ρ_3 имеют действительные положительные значения, и для большинства заповедников, за исключением Лапландского, находятся собственные числа ρ_1, ρ_2 выраженные комплексно-сопряжёнными числами [Петросян и др., 2012б]. Для Лапландского заповедника все собственные числа – действительные меньше 1, следовательно, стационарное решение устойчивое и периодическая составляющая полностью отсутствует. Решение уравнений динамики численности в других пяти заповедниках имеет периодическую составляющую. Их условно можно разделить на две группы. К первой группе относятся заповедники Дарвинский, Окский и Хопёрский,

для которых стационарные решения устойчивы: максимальные (по модулю) значения собственных чисел по модулю меньше 1 (последний столбик табл. 2). Для Приокско-Террасного и Центрально-Лесного заповедников эти значения больше 1, следовательно, стационарные решения не устойчивы. Однако получено, что в первом приближении неустойчивость стационарного решения достаточно слабая и носит колебательный характер (см. рис. 4а, 5а). Проведённый анализ поведения решения системы уравнений на довольно большом интервале времени (были взяты отрезки времени 1948–2050 гг. и 1936–2136 гг.) показал, что со временем переменные системы стремятся к предельным периодическим функциям.

Обсуждение

В нашей предыдущей работе [Завьялов и др., 2015] была представлена общая концептуальная модель динамики численности бобров при различных сценариях скорости восстановления кормовых ресурсов, однако для получения более детальной картины восстановления численности в различных условиях возникла необходимость проведения дополнительных исследований с применением специальной дискретной модели. Использование предложенной модели важно тем, что в ней учитывается обратная связь животных со средой обитания, позволяющая выявлять квазипериодическую природу динамики, а также строить прогнозные оценки численности на ближайшие 30–50 и более лет. В целом на основе динамики численности бобров, представленной на рисунках 2–7, можно утверждать, что дискретная модель позволяет выявлять общие тенден-

ции и различия динамики численности животных в разных природных условиях.

В данной работе для интерпретации результатов динамики численности бобров кроме эруптивной и логистической моделей, которые достаточно хорошо описаны в литературе, мы выделяем в качестве отдельных типов одноступенчатую и многоступенчатую модели с квазипериодическими колебаниями. Под одноступенчатой моделью с квазипериодическим колебанием мы понимаем такую динамику численности животных, когда после достижения максимального значения наблюдаются колебания численности вокруг этого порогового значения. В случае с динамикой численности ключевых видов одноступенчатая модель показывает быстрое достижение предела возможных изменений (модификации) местообитаний в результате деятельности этих видов и формирования системы обратных связей, препятствующей дальнейшим изменениям среды.

Под многоступенчатой моделью мы понимаем такую динамику численности, когда после достижения первого порогового значения возникают необходимые условия для следующей волны роста численности. В случае с динамикой численности ключевых видов многоступенчатая модель отражает более сложные взаимоотношения животных со своими местообитаниями. Она, видимо, показывает не только современные изменения среды в результате деятельности ключевых видов, но и накопленные последствия деятельности предыдущих поколений, а также отражает большую восприимчивость экосистем к производимым ключевыми видами изменениям.

В *Лапландском* заповеднике (рис. 2а) после вселения бобров в 1934–1937 гг. их численность достигла максимальных значений в 1947–1954 гг. В эти же годы наметились первые признаки трансформации бобровых местообитаний: лучшие бобровые угодья пришли в упадок, сократилась продолжительность непрерывного обитания бобров на одном месте [Катаев, 2011]. Численность бобров снизилась, и в 1970–1980 гг. она не превышала 20 особей. Известно, что в эти годы бобровые семьи,

поселившиеся в окрестностях заповедника, не были обеспечены охраной и постепенно истреблялись браконьерами, тогда как на территории заповедника рост численности бобров сдерживался медленным восстановлением древесно-кустарниковых кормов. В условиях Лапландского заповедника период вегетации короче в 1.7 раза, чем в средней полосе России. При этом основной и почти единственный корм лапландских бобров – кора берёзы (71%) и ивы (27%). В условиях Заполярья берёза в бобровых местообитаниях восстанавливается настолько медленно (50–80 лет), что места бобровых кормёжек получили даже специальное название в языке местных жителей [Катаев, 2011]. Поэтому, в течение 1950–1980 гг. численность снижалась, и это было связано с отсутствием незаселённых бобрами территорий и медленным восстановлением кормовых ресурсов в пригодных местообитаниях. Не вызывает сомнения, что молодняк не находил мест для образования новых поселений. После 1994 г. численность населения бобра находится на стабильно низком уровне (рис. 2а). При наличии ограничений кормовых ресурсов, высокая численность бобра может поддерживаться только за счёт расселения и размножения [Havens et al., 2013]. Последнее в условиях Лапландского заповедника невыполнимо, поэтому местная бобровая популяция не может выйти из стадии депрессии. Этот вывод подтверждается новыми данными Г.Д. Катаева [Kataev, 2015] о стабильно низкой численности бобров Лапландского заповедника. Важно отметить, что в нашей работе для анализа динамики были использованы только материалы за 1934–1985 гг. (табл. 1), данные за более длительный период (1934–2009 гг.) [Катаев, 2011] мы использовали для оценки точности прогнозов. Наш дополнительный анализ с привлечением наблюдений в 1986–2009 гг. показал, что коэффициент детерминации составляет 0.99, то есть дискретная модель с точностью 99% объясняет современную динамику численности. Следует отметить, что для этого заповедника полностью отсутствует периодическая составляющая (см. табл. 2). В целом можно констатировать высокое качество

прогноза динамики численности длительностью не менее 30 лет.

Ранее в литературе неоднократно указывалось, что в большинстве регионов отмечается эруптивный характер динамики численности бобров [Теплов, 1960; Катаев, Брагин, 1986; Дворникова, 1987; Hartman, 1994, 2003; Busher, 2001; Бобрецов и др., 2004]. Такой тип динамики численности бобров отмечен в 2-х районах Швеции: через 34 и 25 лет после реинтродукции бобров скачкообразный рост численности сменился спадом, темпы роста популяций стали отрицательными при плотностях 0.25 и 0.20 колоний/км² соответственно [Hartman, 2003]. В других регионах через 20–25 лет после начала реинтродукции бобров и роста численности происходило её снижение с последующей стабилизацией на уровне 17–23% от максимальной. В Лапландском заповеднике модельная максимальная численность бобров составляет 108 особей, а 17–23% от этой численности составляет 18–25 особей. Можно видеть, что верхняя граница этого интервала соответствует (с ошибкой 4%) стационарному значению – 26 особей (см. табл. 1). Наш анализ, выполненный в более широком диапазоне условий обитания бобров, показал, что эруптивная динамика численности наблюдалась только в случае, когда скорость восстановления кормовых ресурсов низкая, как например, в Лапландском заповеднике.

Из результатов моделирования динамики численности бобра в условиях Дарвинского заповедника численность бобров за первые 20 лет их обитания (1980–2000 гг.) увеличилась с 7 особей до 273 особей, в то время как в условиях Лапландского заповедника за первые 20 лет обитания (1934–1954 гг.) численность увеличилась с 8 до 108 особей, то есть линейная скорость роста численности составила 13.3 особей/год для Дарвинского заповедника и 5 особей/год для Лапландского. После 1986 г. в Дарвинском заповеднике наблюдали ускоренный рост численности бобров, так как они стали активно заселять зону затопления Рыбинского водохранилища, мелиоративные каналы, пруды и участки между некоторыми крупными поселениями на малых реках. В результате, к

концу 2000 г. в районе исследований насчитывалось 91 жилое поселение и 273 особи бобра [Завьялов, 2015]. Наша модель предсказывает достижение первичного максимума численности (около 520 особей) примерно в 2016 г., после чего ожидается следующий многолетний подъём до 720 особей (см. рис. 3а). Важно отметить, что следующая ступень роста численности в значительной степени связана с тем, что многолетняя средообразующая деятельность бобров заметно улучшила условия их обитания в Дарвинском заповеднике. Сооружение многочисленных плотин стабилизировало гидрологический режим малых рек и ручьёв. Создание множества убежищ и путей перемещений (тропы, каналы, «осоковые туннели») позволило бобрам адаптироваться к обитанию в изменчивых условиях зоны затопления Рыбинского водохранилища и даже заселить плавающие торфяные острова [Завьялов и др., 2005; Завьялов, 2015].

Из рис. 4а, 4б видно, что динамика численности бобров *Приокско-Террасного* заповедника характеризуется стремлением популяции к стационарному состоянию при наличии квазипериодической составляющей с периодами от 14 до 26 лет. Ещё до выпуска бобров на территории заповедника было очевидно, что р. Таденка – не самое благоприятное местообитание, тем не менее, бобры были здесь выпущены [Речной бобр..., 2012]. При выпуске малых групп бобров, даже в оптимальных местообитаниях, срок нарастания численности до максимальных значений может растянуться до 40 лет [Zugowski, Kasperzyk, 1988], поэтому, неудивительно, что в условиях р. Таденки он занял около полувека: от вселения в 1948 г. до максимальных значений в 2005 г. Наш анализ показывает, что периодическая составляющая имеет пилообразную форму, причём в каждом периоде колебания первые 6 лет численность бобров возрастает от минимального до максимального значения, а потом уменьшается от максимального до минимального значений. Амплитуда квазипериодических колебаний составляет около 6 особей и имеет слабую тенденцию к увеличению. Эти колебания, по-видимому, обусловлены скоростью восста-

новления древесно-кустарниковых кормов, которые в бассейне Таденки истощены многолетней эксплуатацией. При первичном заселении ширина зоны заготовки древесно-кустарниковых кормов не превышала 50 м, при многократном повторном заселении и отсутствии крупных хищников зона кормодобывания бобров расширилась до 165 м [Горяйнова и др., 2014]. В целом тип динамики численности бобров Приокско-Террасного заповедника может быть охарактеризован как одноступенчатый с квазипериодическим колебанием.

Из рис. 5а следует, что динамика численности речного бобра в *Центрально-Лесном* заповеднике имеет сложный характер, связанный с действием различных факторов. Бобры были выпущены малыми партиями (5 и 4 особи) в р. Тюдму с изначально не самыми благоприятными условиями, прессом крупных хищников и небогатыми кормами [Юргенсон, Юргенсон, 1951]. Следующий неблагоприятный фактор связан с ликвидацией заповедника в 1951–1960 гг. и активным браконьерским промыслом в это время. Так, если в 1947 г. на всех водоёмах заповедника насчитывалось 62 бобра, то к 1958 г. их сохранилось только 15–16. Уже после восстановления заповедника, в 1962 г. на р. Тюдме насчитывалось только 2 поселения и не более 10 бобров [Соловьёв, 1964]. Примерно с 1940 до 1970-х гг. бобры в бассейне р. Тюдмы были на уровне стабильно низкой численности (около 5 поселений), что соответствовало максимальной ёмкости среды того времени. В 1981–2008 гг. на территории заповедника наблюдали рост численности бобра (рис. 5а). Это сопровождалось накоплением последствий их средообразующей деятельности в результате существенного увеличения числа поселений по всему бассейну р. Тюдмы [Завьялов и др., 2011]. Кроме того, ёмкость среды значительно увеличилась из-за обширных ветровалов. Бобры получили дополнительный источник корма в виде поваленных ветром крупных осин и берёз. Зарастающие молодняком лиственных пород ветровальные «окна» стали основным местом кормёжки для бобров в бассейне Тюдмы. Именно значительное катастрофическое разрушение

спелых еловых лесов сделало возможным обитание бобров в верховьях Тюдмы. Дополнительно, обширные ветровалы временно ограничили перемещения крупных хищников. Например, рыси до ветровалов имели систему регулярно используемых троп, а после них стали избегать труднопреодолимые завалы [Завьялов и др., 2011]. Расчёты на основании модели прогнозируют, что численность бобров вырастет с 211 особей в 2004 г. до 305 особей в 2082 г., а стационарная численность для заповедника в 317 особей может быть достигнута через 100 лет. Согласно модели для Центрально-Лесного заповедника характерна многоступенчатая динамика численности бобров с квазипериодическим колебанием.

В *Окском* заповеднике (рис. 6а) 23 бобра, завезённые в 1937–1940 гг., оказались в благоприятных условиях и стали интенсивно размножаться. Приспособление к местным условиям наблюдалось, прежде всего, в изменении кормового рациона в соответствии с окружающей растительностью, а также в создании разнообразных временных убежищ во время половодья, в том числе и специальных «весенних хаток» [Бородина, 1960]. В отличие от других заповедников здесь наблюдается тренд логистического роста численности, сопровождающийся короткопериодическими колебаниями (см. рис. 6в). Это означает, что на начальной стадии развития популяции не было ограничений ни в наличии свободных территорий, ни в кормах [Панков, Панкова, 2015]. С 1943 по 1953 г. плотность населения бобров на р. Пра была низкой (0.34–0.35 поселения/1 км береговой линии), большинство поселений находились в старицах, р. Ока бобры не заселяли. С 1954 по 1969 г. плотность населения на р. Пра увеличилась до 0.4–0.6 поселения/км, доля старичных и русловых поселений сравнялась; появились первые поселения в субоптимальных местообитаниях р. Ока. С 1960 г. начинается падение плотности заселения р. Пра до 0.3–0.1 поселения/км, с последующим восстановлением плотности до прежних значений к 1972 г. С 1973 по 1990 г. процесс освоения стариц р. Пра пошёл на убыль, новые поселения возникали в субоптимальных мес-

тообитаниях Оки. На современном этапе (2007–2014 гг.) процесс освоения новых стариц р. Пра прекратился при плотности населения 0.66–0.83 поселения/1 км. Новые поселения появились на р. Ока, наблюдались случаи зимовки бобров в пессимальных местообитаниях [Панков, Панкова, 2015].

Стабильному росту численности бобров в Окском заповеднике и её длительному поддержанию на высоком уровне способствовали наличие разнообразных водоёмов, возможности для расселения подростов и молодняков и стабильная кормовая база. Очередность заселения водоёмов слабо коррелировала с обилием кормов, что объясняется хорошей обеспеченностью бобров травянистыми и древесными кормами практически на всех пойменных водоёмах заповедника [Панков, Панкова, 2015]. Именно поэтому Кудряшов [1975] пришёл к выводу, что внутривидовые механизмы регуляции численности более важны для динамики численности бобров заповедника, чем изменения обилия кормов. Бобры Окского заповедника имеют быстро возобновляемые и обильные древесно-кустарниковые корма (ивняки). Кроме того, они активно используют в пищу макрофиты (*Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Sparganium erectum*, *Stratiotes aloides*, *Scirpus lacustris*), обилие которых позволяет бобрам не показываться на поверхности в течение 2.5–3.5 зимних месяцев. При этом они заготавливают на зиму корма, как древесно-кустарниковые, так и из корневищ макрофитов [Панков, Панкова, 2015]. В Окском заповеднике на некоторых водоёмах бобры зимуют непрерывно 50 и более лет [Панкова, 2014]. Всё это объясняет продемонстрированную моделью логистический рост численности с периодическим колебанием вокруг тренда роста (см. рис. 6в).

После реинтродукции бобров на территорию *Хопёрского* заповедника начался быстрый рост их численности. С 1943 г. бобры стали расселяться за пределы заповедника [Зобов, 2005]. Освоение территории заповедника проходило в соответствии с общими закономерностями: в первую очередь заселялись оптимальные местообитания, затем субоптималь-

ные и пессимальные [Жарков, 1969]. В Хопёрском заповеднике для обитания бобров были оптимальны пойменные озёра и затоны р. Хопёр. Поэтому до 1950 г. бобры в основном заселяли именно эти местообитания, и только после того, как все они были заняты, начали заселять русло р. Хопёр и пессимальные местообитания (топи и самые маленькие озёра) [Дьяков, 1975]. Освоение территории и достижение максимальных значений плотности населения в Хопёрском заповеднике, по-видимому, происходило быстрее, чем в Окском. Так, уже в 1976 г. из 154 жилых поселений на пойменных водоёмах было 99 поселений (64%), а в русле р. Хопёр – 55 поселений (36%).

Известно, что, когда численность бобров в 1950 г. достигла 400 особей, заповедник начал их отлов для расселения в другие места. За 1950–1973 гг. из Хопёрского заповедника было вывезено по разным данным от 483 [Кузнецова, 1979] до 616 [Зобов, 2005] или 694 бобра [Чичикин, 1989]. Столь большой объём отловов, по-видимому, быстро компенсировался приростом, поскольку численность и плотность населения продолжали нарастать. Примечательно, что в 1972–1975 гг. среднее количество бобров в одном поселении составляло 4.2–4.9 бобра [Кузнецова, 1979], то есть образовалось значительное количество крупных поселений с молодняком, в силу неизвестных нам причин не имевшим возможности расселения. Вполне вероятно, что отмечавшееся в 1980–1990-е гг. значительное сокращение численности бобров (рис. 7а) было результатом внутривидовых процессов регулирования численности, механизм действия которых для бобров детально описан Кудряшовым [1975] на примере Окского заповедника. Неясно, какую роль в этом снижении численности играли изменения кормовой базы бобров. По крайней мере, ещё в 1970-е гг. Н.Н. Кузнецова [1979] отмечала высокую обеспеченность хопёрских бобров кормами. По её наблюдениям, бобры не покидали водоёмы с обеднённой древесно-кустарниковой растительностью, благодаря обилию водно-болотных травянистых растений [Кузнецова, 1979]. Численность бобрового населения достигла своего макси-

муна в 1986 г. (рис. 7а). Квазипериодическая составляющая с 16-летним периодом может быть связана с действием двух факторов: а) внутривидовых: накопление в родительских поселениях взрослых, но не размножающихся животных, не имеющих мест для расселения, и б) периодическое повторение особенно сильных (или продолжительных) весенних паводков на р. Хопёр, приводящих к «переформатированию» пойменных водоёмов (образованию новых или гибели старых).

Обобщение результатов модельных оценок позволило выделить общие характерные черты и различия динамики численности в зависимости от функциональных и случайных факторов. Предлагаемая концептуальная модель долговременной динамики численности бобровой популяции имеет наглядную интерпретацию для различных скоростей восстановления кормовых ресурсов в различных регионах.

При медленном темпе восстановления кормов (на северной периферии ареала, Лапландский заповедник) динамика численности характеризуется кратковременной вспышкой численности с дальнейшим спадом и стремлением к стабильному стационарному значению. Этот вывод подтверждается как модельными оценками, так и данными мониторинга 1986–2009 гг. [Катаев, 2011]. Низкая численность животных здесь обусловлена интенсивным изъятием бобром основных кормовых пород в древостоях и крайне медленным их восстановлением. Например, в работе Г.Д. Катаева [2011] отмечается, что к 1986 г. кормовые и защитные ресурсы р. Чуна подошли к порогу истощения настолько, что бобры её оставили и не осваивали 15 лет. Этот тип динамики можно отнести к эруптивному (*I тип*), который был описан и в других работах [Теплов, 1960; Катаев, Брагин, 1986; Дворникова, 1987; Hartman, 1994, 2003; Busher, 2001; Бобрецов и др., 2004].

Второй тип динамики численности (*II тип – одноступенчатая модель с квазипериодическими колебаниями*) отмечен в Приокско-Террасном заповеднике. Изменение численности бобра здесь характеризуется стремлением к стационарному состоянию при наличии ква-

зипериодической составляющей с периодами от 14 до 26 лет. Как и в других заповедниках, здесь наблюдали постепенное накопление различных бобровых сооружений и их фрагментов, которые улучшают для бобров качество среды их обитания, но не столь существенно, как для заповедников с двухступенчатым типом роста численности. Квазипериодичность динамики в Приокско-Террасном заповеднике объясняется расширением бобрами зоны кормодобывания и многократным вселением в ранее использованные местообитания с восстановившейся растительностью [Завьялов и др., 2016]. Этот тип динамики принципиально отличается от наблюдавшегося в Лапландском заповеднике, где темп восстановления кормовых ресурсов очень низкий. Приокско-Террасный заповедник отличается и от Центрально-Лесного, где квазипериодичность динамики связана с обширными ветровалами и существенным увеличением ёмкости среды обитания по мере накопления различных бобровых сооружений.

При высокой скорости возобновления кормов возможны длительные флуктуации на высоком уровне численности. Такой тип (*III тип – многоступенчатая модель с квазипериодическими колебаниями*) динамики численности животных был показан для Дарвинского, Центрально-Лесного и Хопёрского заповедников. Из этих трёх заповедников только в Хопёрском при вселении бобров были оптимальные для них местообитания (обилие корма, убежищ и незаселённых водоёмов) [Дьяков, 1975]. Местообитания Дарвинского и Центрально-Лесного заповедников изначально были пессимальными (сильные колебания уровня воды на побережье Рыбинского водохранилища в Дарвинском заповеднике и мелкая пересыхающая и перемерзающая река с малым количеством корма и обилием крупных хищников в Центрально-Лесном) [Завьялов и др., 2011; Завьялов, 2015]. Однако бобры своей многолетней средообразующей деятельностью, а в Центрально-Лесном ещё и ветровалы, заметно изменили и улучшили условия обитания. В результате стала возможна вторая ступень подъёма численности. Наличие вто-

рой ступени подъёма численности бобра отличается от многих других видов-вселенцев, поскольку динамика его численности в значительной степени определяется мощной преобразующей деятельностью и, как следствие, интегральным увеличением ёмкости среды.

Динамика численности бобра в Окском заповеднике характеризуется *логистическим трендом роста и периодической колебательной составляющей* (16 лет) вокруг него (*IV min*). Такой тип формируется при отсутствии ограничений на доступные кормовые ресурсы. Из ряда изученных заповедников он отмечен только в одном.

Представленные четыре типа моделей хорошо интерпретируются долей потенциальных ресурсов. Для динамики численности эруптивного типа этот показатель составлял 83%, одноступенчатой модели – 60, многоступенчатой – 36–45, логистического роста – 28%.

Заключение

Представлена математическая модель динамики численности популяции бобров на протяжении многих десятилетий начиная от вселения, с учётом доступности и скорости восстановления ресурсов. Модель реализована на примере Лапландского, Дарвинского, Приокско-Террасного, Центрально-Лесного, Окского и Хопёрского заповедников, расположенных в Европейской России на севере, юге и в центре ареала бобра. Обобщение результатов модельных оценок позволило выделить общие характерные черты и различия динамики численности в зависимости от функциональных и случайных факторов. Для изученных заповедников выделено несколько стадий развития популяций. Первые две характеризуют рост численности на первых этапах реинтродукции бобров. В пессимальных местообитаниях эти стадии могут растягиваться до 40 лет. Реализация последующих стадий зависит от скорости восстановления кормовых ресурсов, от накопления результатов средообразующей деятельности бобра, а также ряда других факторов. Результирующий итог может варьировать: повторный подъём численности, логистический рост, стабилизация на среднем или низком уровне чис-

ленности. При этом на кривую, отражающую общий характер изменения численности, как правило (в нашем анализе за исключением одного заповедника, расположенного на северной периферии ареала бобра), накладываются колебательные процессы. Предлагаемая концептуальная модель долговременной динамики численности бобровой популяции имеет наглядную интерпретацию для различных скоростей восстановления кормовых ресурсов.

При низких скоростях восстановления и ограниченном количестве доступного ресурса справедлив *первый тип* эруптивной динамики, то есть динамика численности характеризуется кратковременной вспышкой численности с дальнейшим спадом и стремлением к стабильному стационарному низкому значению. Он отмечен в Лапландском заповеднике, где скорость возобновления изъятых бобром древостоя, крайне мала. *Второй тип* хода численности: *одноступенчатая модель с квазипериодическими колебаниями*, характеризуется стремлением к достигнутому за первую волну подъёма уровню численности при наличии квазипериодической составляющей. Его наблюдали в пессимальных (мелководная река, бедность травянистых и быстрое истощение древесно-кустарниковых кормов) местообитаниях Приокско-Террасного заповедника. При высокой скорости возобновления кормов возможен значительный рост численности. Такой тип динамики численности – *третий: многоступенчатая модель с квазипериодическими колебаниями* – был показан для бобровых популяций Хопёрского, Дарвинского и Центрально-Лесного заповедников. Важно, что возможность второй волны роста численности (II ступень) связана с изменениями ёмкости среды, в том числе за счёт многолетней средообразующей деятельности бобров, заметно улучшающей их условия обитания в этих заповедниках. *Четвёртый* тип динамики – *логистический рост численности до высокого уровня с периодической колебательной составляющей* – отмечен в Окском заповеднике. Он характеризуется стремлением к стационарному состоянию при отсутствии ограничений на доступные кормовые ресурсы.

На основе литературных данных и собственных наблюдений мы предполагаем, что эти четыре типа поведения динамики, по-видимому, будут отмечаться и в других частях обширного ареала бобра, сформировавшегося к настоящему времени на территории России.

Проведённый анализ наличия стационарных решений показал, что динамика численности бобров во многих заповедниках характеризуется устойчивостью (см. табл. 1). Лишь для Лапландского заповедника устойчивое стационарное решение и периодическая составляющая полностью отсутствуют. Популяции бобров остальных пяти заповедников можно разделить на две группы. К первой группе относятся заповедники Дарвинский, Окский и Хопёрский, для которых стационарные решения моделей динамики численности бобров устойчивы. Для Приокско-Террасного и Центрально-Лесного заповедников стационарные решения не устойчивы. Однако проведённый анализ поведения динамики на достаточно большом интервале времени 1948–2050 гг. и 1936–2136 гг. показал, что с течением времени переменные системы стремятся к предельным периодическим функциям. Отсюда следует, что модели предсказывают долговременное устойчивое существование бобровых популяций при условии их естественного развития.

Проведённое модельное исследование динамики численности речного бобра, конечно, имеет ряд ограничений, связанных с особенностями территории, ходом инвазионного процесса и с возможностью вселения или выселения части бобров, однако, оно позволяет получить количественную характеристику процесса восстановления бобров в разных регионах России. Анализ долговременной динамики численности речного бобра даёт возможность не только сделать прогноз о будущем самих бобровых популяций, но также помогает понять направление и масштабы тех изменений в гидрологии, почвах, растительном покрове и животном населении, которые можно ожидать, учитывая мощную преобразующую деятельность бобра.

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда (проект №16-14-10323).

Литература

- Атлас карт Приокско-Террасного заповедника / Ред. М.В. Бобровский, М.Н. Брынских. Пушино: Биопресс, 2005. 63 с.
- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 486 с.
- Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Теплов В.В., Теплова В.П. Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 2004. 464 с.
- Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и абиотические факторы формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 359 с.
- Борисов Б.П. Бобр (*Castor fiber* L., 1758). // В кн.: Государственное управление ресурсами. Охота и охотничьи ресурсы Российской Федерации. Специальный выпуск. Пермь: Молодая Гвардия, 2011. С. 65–67.
- Бородина М.Н. О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии // Труды Окского гос. заповедника. Вып. 3. Вологда: Книжное изд-во, 1960. С. 41–76.
- Горайнова З.И., Кацман Е.А., Завьялов Н.А., Хляп Л.А., Петросян В.Г. Оценка древесно-кустарниковых кормов речного бобра (*Castor fiber* L.) и изменение стратегии кормодобывания при их истощении. Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 3. С. 27–45. Перевод: Goryainova, Z.I., Katsman, E.A., Zavyalov, N.A., Khlyap, L.A., Petrosyan, V.G. Evaluation of tree and shrub resources of the Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) and changes in beaver foraging strategy after resources depletion. Russian Journal of Biological Invasions. 2014. 5 (4). P. 242–254.
- Горайнова З.И., Петросян В.Г., Завьялов Н.А., Панкова Н.Л. Модели динамики численности локальных популяций речного бобра (*Castor fiber* L.) // Математическое моделирование в экологии. Материалы Второй Национальной конференции с международным участием (23–27 мая 2011 г.). Пушино: ИФХиБПП РАН, 2011. С. 78–80.
- Гревцев В.И. Ресурсы бобров в России: современные тенденции и региональные проблемы использования // Исследования бобров в Евразии: Сборник научных трудов / ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова РАСХН. Киров, 2011. Вып. 1. С. 35–39.
- Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Свердловск, 1987. 23 с.
- Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Дубравы Хопёрского заповедника. Ч. 1. Условия местопроизрастания насаждений / Ред. Р.И. Дерюжкин. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1976а. 136 с.
- Дубравы Хопёрского заповедника. Ч. 2. Современное состояние пойменных насаждений / Ред. Р.И. Дерюжкин. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1976б. 104 с.
- Дьяков Ю.В. Методы и техника количественного учёта речных бобров. // Труды Воронежского гос. заповед-

- ника. Вып. 21. Т. 1. Воронеж: Центрально-Чернозёмное кн. изд-во, 1975. С. 160–175.
- Жарков И.В. Восстановление запасов бобра // Труды Воронежского гос. заповедника. Вып. 16. Воронеж: Центрально-Чернозёмное кн. изд-во, 1969. С. 10–51.
- Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // Acta Theriologica. 1967. Vol. 12. №3. P. 27–46.
- Завьялов Н.А. Средообразующая роль обыкновенного бобра (*Castor fiber* L.) в Европейской части России // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горайнова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. №3. С. 39–61. Перевод: Zav'yalov N.A., Al'bov S.A., Petrosyan V.G., Khlyap L.A., Goryainova Z.I. Invasion of Ecosystem Engineer – the European Beaver (*Castor fiber*) – in the Tadenka River Basin (Prioksko-Terrasnyi Nature Reserve). Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 4. P. 267–281.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А. Мобильность поселений и элементов сигнального поля бобров (*Castor fiber* L.) на р. Таденке (Приокско-Террасный заповедник) // Зоологический журнал, 2016. Т. 95. № 5. С. 584–596.
- Завьялов Н.А., Артаев О.Н., Потапов С.К., Петросян В.Г. Бобры (*Castor fiber*) Мордовского заповедника: история развития популяции, современное состояние и их дальнейшие перспективы // Российский журнал биологических инвазий. 2015а. № 2. С. 20–45. Перевод: Zav'yalov N.A., Artaev O.N., Potapov S.K., Petrosyan V.G. Beavers (*Castor fiber*) of the Mordovskii Nature Reserve: Population Development History, Current State, and Prospects // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6. No 3. P. 148–164.
- Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблёв Н.П. Бобры бассейна р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до идеальной популяции // Бюллетень МОИП. Отдел биол. 2011. Том 116. № 3. С. 12–23.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Заповедники и национальные парки России / Авт-сост. Н.М. Забелина и др. М.: Логата, 1998. С. 61.
- Зобов А.И. Сравнительная характеристика и изучение особенностей бобров Хопёрского заповедника и других регионов // Состояние особо охраняемых природных территорий Европейской части России: Сборник научных статей, посвящённый 70-летию Хопёрского заповедника (пос. Варварино, Воронежская область, 20–23 сентября 2005 г.). Воронеж: Издательство Воронежского университета, 2005. С. 338–343.
- Катаев Г.Д. Бобры *Castor fiber* на северной периферии ареала (Кольский полуостров) // Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы. Отдел биологический. 2011. Т. 130, вып. 3. С. 3–11.
- Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР: Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 148–159.
- Кораблёв Н.П., Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Завьялов Н.А. Многолетняя динамика численности реинтродуцированной популяции бобра (*Castor fiber* L.) на охраняемой территории Центрально-Лесного заповедника // Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника: Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника / Ред. А.С. Желтухин. Вып. 6. Великие Луки, 2012. С. 257–271.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие. Численность, её динамика и факторы их определяющие: Тр. Окского заповедника. Рязань: Моск. рабочий, 1975. Вып. 11. С. 5–124.
- Кузнецова Н.Н. К характеристике хопёрской популяции бобра // Ведение заповедного хозяйства в лесостепной и степной зонах СССР. Воронеж: Издательство Воронежского университета, 1979. С. 106–110.
- Лавров Л.С. Количественный учёт речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учёта численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. С. 148–155.
- Лавров Л.С. Современное состояние запасов речного бобра и перспективы ведения бобрового хозяйства в СССР // Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1975. Вып. 21. Т. 1. С. 4–17.
- Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1981. 272 с.
- Огуреева Г.Н., Микляева И.М., Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» (1:8 000 000). М.: Экор Москва, 1999. 2 с.
- Панков А.Б., Панкова Н.Л. О факторах, влияющих на выбор местообитаний речными бобрами *Castor fiber* L. в условиях пойменных угодий Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 33. Рязань: НП «Голос губернии». 2015. С. 108–117.
- Панкова Н.Л. Типология водоёмов Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2012а. Вып. 27. С. 285–314.
- Панкова Н.Л. Характеристика и синтаксономический состав высшей водной растительности Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2012б. Вып. 27. С. 265–280.
- Панкова Н.Л. Структура и динамика растительного покрова водоёмов Окского заповедника // Труды Окс-

- кого государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2014. Вып. 31. 166 с.
- Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Бессонов С.А., Омельченко А.В. Анализ динамики численности и пространственного распределения важнейших ресурсных видов диких копытных (лося, косули, кабана) России на основе данных многолетнего мониторинга // Успехи современной биологии. 2012а. Т. 132. № 5. С. 463–476.
- Петросян В.Г., Голубков В.В., Горяйнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне малой реки Таденки притока Оки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. №3. 2012б. С. 44–60. Перевод: Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Goryainova Z.I., Zav'yalov N. A., Al'bov S.A., Khlyar L.A., Dgebuadze Yu. Yu. Modeling of the Eurasian Beaver (*Castor fiber* L.) Population Dynamics in the Basin of a Small Oka River Tributary, the Tadenka River (Prioksko Terrasnyi Nature Reserve) // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. 4 (1). P. 45–53.
- Речной бобр как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялов, В.Г. Петросян. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 150 с.
- Смирнова О.В. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной экологии. Кн.1. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. С. 16–25.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Евстигнеев О.И. и др. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Ред. Л.Б. Заугольнова. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
- Соловьёв В.А. Заметки по биологии речного бобра в Калининской области // Учёные записки Калининского гос. пед. института. Том 31. Кафедра зоологии. Калинин, 1964. С. 123–135.
- Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Отв. редактор В.Г. Карпов. Л.: Наука, 1973. 311 с.
- Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Вып. 8. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1960. 222 с.
- Чичикин Ю.Н. Хопёрский заповедник // Заповедники Европейской части РСФСР. М.: Мысль, 1989. С. 188–208.
- Юргенсон И.А., Юргенсон П.Б. Экологический обзор млекопитающих Центрально-Лесного заповедника и его окрестностей (Итоги за 1931–1950 гг.): Отчёт по НИР / Центрально-Лесной заповедник, 1951. Рукопись № Р-73. 352 с.
- Baskin L.M., Barysheva S.L., Ermolaeva E.Z. Reintroductions of beavers in the southern taiga of Central Eastern Russia // Restoring of European beaver: 50 years of experience / Eds. G.Sjöberg, J.P. Boll. Sofia; Moscow: Pensoft, 2011. P. 113–126.
- Busher P. Long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // Proceedings of the First Euro-American Congress on beaver. Proceedings of the Volzhsko-Kamskiy Nature Reserve. Kazan, 2001. Vol. 4. P. 39–50.
- Cuddington K., Hastings A. Invasive engineers. Ecological Modelling. 2004. 178: 335–347.
- Cuddington K., Hastings A. Balancing the engineer-environment equation: the current legacy // Ecosystem engineers: plants to protists / Eds. K. Cuddington, J.E. Byers, W.G. Wilson, A. Hastings. Amsterdam: Academic Press, 2007. P. 253–274.
- Deng B. Food chain chaos due to junction-fold point // Chaos. September. 2001. Vol. 11. No 3.
- Gurney W.S.C., Lawton J.L. The population dynamics of ecosystem engineers. Oikos, 1996. 76. P. 273–283.
- Halley D., Rosell F., Saveljev A. Population and distribution of Eurasian Beaver (*Castor fiber*) // Baltic Forestry. 2012. 18(1). P. 168–175.
- Hartman G. Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber* L.) in southwest Sweden // Lutra. 2003. Vol. 46. No 2. P. 103–108.
- Hartman G. Long-Term Population Development of a Reintroduced Beaver (*Castor fiber*) Population in Sweden // Conservation Biology. 1994. Vol. 8. Issue 3. P. 713–717.
- Havens R.P., Crawford J.C., Nelson T.A. Survival, home range, and colony reproduction of beavers in east-central Illinois, an agricultural landscape // Am. Mid. Nat., 2013, Vol. 169. Д. 17–29.
- Kataev G.D. Long-term observations over re-introduced beavers *Castor fiber orientoeuropaeus* on Kola Peninsula, NW Russia. Beavers – from genetic variation to landscape – level effects in ecosystems: 7-th international Beaver Symposium Book of Abstracts (14–17 September 2015, Voronezh, Russia). Voronezh: Biomik Active, 2015. P. 35
- Korablev N., Puzachenko Y., Zavyalov N., Zheltukhin, A. Long-term Dynamics and Morphological Peculiarities of Reintroduced Beaver Population in the Upper Volga Basin // Baltic Forestry. 2011. 17(1). P. 136–147.
- Wright J.P., Gurney W.S.C., Jones C.G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. Oikos, 2004. 105. P. 336–348.
- Zurowski W., Kasperzyk B. Effect of reintroduction of European beaver in lowland of the Vistula basin // Acta Theriologica. 1988. Vol. 33. No 24. P. 325–338.

PATTERNS OF POPULATION DYNAMICS OF EURASIAN BEAVER (*CASTOR FIBER L.*) AFTER REINTRODUCTION INTO NATURE RESERVES OF EUROPEAN PART OF RUSSIA

Petrosyan V.G.^{1*}, Golubkov V.V.², Zavyalov N.A.^{3}, Goryainova Z.I.¹,
Dergunova N.N.¹, Omelchenko A.V.¹, Bessonov S.A.¹, Albov S.A.⁴,
Marchenko N.F.⁵, Khlyap L.A.^{1***}**

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia;

²Federal Research Centre «Information and Management» of the Russian Academy of Sciences, 119333, Moscow, str. Vavilova, 44;

³Rdeyskiy Nature Reserve, Novgorod oblast, 175270 Russia;

⁴Prioksko-Terrasnyi Nature Biosphere Reserve, Moscow oblast, 142200 Russia;

⁵Khoperskiy Nature Reserve, Voronezh oblast, 397418 Russia.

E-mail: *petrosyan@sevin.ru, **zavyalov_n@mail.ru, ***LArodent@inbox.ru

The results of the analysis of Eurasian beaver population dynamics after their reintroduction into the Laplandskiy, Darvinskiy, Central-Forest, Prioksko-Terrasnyi, Okskiy and Khoperskiy reserves, located in the European part of Russia in the northern, southern and central parts of the beaver range, are given. The analysis of the effectiveness of a discrete time model, which takes into account a feedback from the animal feed resource for the quantitative description of the population dynamics in the optimal, suboptimal and pessimal habitats, is demonstrated. It is shown that the patterns of beaver population dynamics can be described by using 4 types of models: irruptive (Laplandskiy Reserve); single-stage with a quasi-periodic oscillation (Prioksko-Terrasnyi Reserve), multiple-stage with quasi-periodic oscillations (Darvinskiy, Central-Forest and Khoperskiy reserves) and by logistic trend of population number change with periodic oscillations around it (Okskiy Reserve). We discuss various biotic and abiotic factors that determine these types of animal population dynamics in the reserves.

Keywords: reintroduction, self-resettlement, Eurasian beaver, ecosystem engineering activity, population dynamics, mathematical model, prognosis.

УДК 574.625:595.3(262.5)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ КОПЕПОДЫ-ВСЕЛЕНЦА, *OITHONA DAVISAE*, В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2015 Серёгин С.А.*, Попова Е.В.**

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь 299011.E-mail: * serg-seryogin@yandex.ru; ** el-popova@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.05.2015

Представлены данные по 6-летнему мониторингу численности копеподы-вселенца *Oithona davisae* в ближайшем прибрежье Севастополя. Показано, что сезонный цикл развития *O. davisae* начинается в конце мая – начале июня. Максимальных значений численность достигает в августе – сентябре. Затем она непрерывно падает вплоть до почти полного исчезновения вида из планктона. Межгодовая изменчивость максимумов обилия имела синусоидальный характер с двухлетним периодом и была связана с температурными условиями тёплого периода года. Многолетний тренд вида-вселенца характеризуется общим возрастанием численности. В 2014 г. зарегистрирована рекордная за время наблюдений численность *O. davisae*: до 388 тыс. экз. м⁻³ в открытом прибрежье и до 1.25 млн экз. м⁻³ в устье бухты.

Ключевые слова: *Oithona davisae*, копепода-вселенец, численность, сезонные и многолетние изменения, Чёрное море

Введение

Исконными местами обитания мелкоразмерного вида циклопоидных копепод, *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984, предположительно, являются прибрежные воды Японии и Кореи [California Non-native..., 2015]. Вид относится к теплолюбивым, развиваясь в значительных количествах в тёплый период года [Uye, Sano, 1995; Tanaka, Akiba, 2013]. Вселившись в Чёрное море (вероятно, с балластными водами судов) в начале 2000-х гг. [Загородняя, 2002; Gubanova, Altukhov, 2007; Altukhov, Gubanova, 2008; Алтухов, 2010], новый вид копепод к настоящему времени стал одним из самых массовых видов в зоопланктоне не только неарктических [Селифонова, 2009; Михнева, Стефанова, 2012; Шиганова и др., 2012; Timofte, Tabarcea, 2012; Серёгин, 2013], но и открытых вод моря [Темных и др., 2012; Серёгин, 2013]. Первоначально определённый как *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1891, позднее вид-вселенец был рассмотрен подробнее и отнесен к *Oithona davisae* Ferrari and Orsi,

1984 [Temnykh, Nishida, 2012]. При развитой сезонной стратификации вод обитает в верхнем перемешанном слое, ограниченном термоклинном [Itoh et al., 2011; Серёгин, 2013]. Вид также проник в Азовское море [Селифонова, 2011; Свистунова, 2013], что привело к заметному изменению в структуре его зоопланктона.

Сезонные и межгодовые изменения обилия вида исследовали у берегов Болгарии [Mihneva, Stefanova, 2013] и в Севастопольской бухте [Altukhov et al., 2014]. Максимальные сезонные значения численности и биомассы наблюдались в период с августа по октябрь-декабрь. Однако, отмечена значительная флюктуация численности как по месяцам в течение годового цикла, так и в межгодовом аспекте.

Следует подчеркнуть, что в подавляющем большинстве проведённых исследований использовался сетной отбор проб с использованием фильтрующих сит с ячейей 115–150 мкм и более. Они дают представление только о части

популяции *O. davisae* – половозрелых и старших копеподитных стадиях, поскольку науплиальные и часть ранних копеподитных стадий ойтаны такими сетями не улавливаются. Ряд авторов для предотвращения потерь копеподитных стадий в сетных ловах использовали сетной газ с ячейей 62 мкм [Uye, Sano, 1995]. Однако, количественный учёт численности науплиусов при этом всё равно не возможен. Потеря информации о наиболее мелкой (науплии и младшие копеподиты), и наиболее массовой части популяции делает затруднительной корректную оценку обилия вида в планктонном сообществе и, в целом, его роли в экосистеме моря. Для более полного учёта численности желательнее использовать батометрический способ отбора проб, при котором мелкие организмы, в частности *O. davisae*, улавливаются лучше, чем сетями [Svetlichny et al., 2016].

Нами на протяжении шести последних лет проводились регулярные исследования видового состава и обилия метазойного микрозоопланктона (размерная фракция 50–500 мкм) в прибрежье Севастополя на основе батометрических проб [Серёгин, Попова, 2012]. В том чис-

ле, учитывалась численность науплиальных, копеподитных и взрослых стадий *O. davisae*, размеры которых практически полностью укладываются в указанный выше диапазон, кроме части взрослых самок, учитываемых отдельно. В результате нами были получены данные по абсолютной численности всех стадий этого вида и её сезонных и межгодовых изменениях, которые и приводятся в настоящей статье. Её цель – уточнить сезонную динамику и определить многолетний тренд изменений численности популяции вида-вселенца.

Материал и методика

Материалами послужили регулярные (с ноября 2009 г. по декабрь 2015 г.) сборы проб для определения общей численности и видового состава метазойного микрозоопланктона (микророметазоопланктон, ММЗП). Пробы отбирали в поверхностном 0.5-метровом слое воды (ПС) на 2 станциях в прибрежье Севастополя: в устьевой части Севастопольской бухты (в Мартыновой бухте и у Константиновского равелина, соответственно станции № 18 и 17) и в открытом прибрежье – на выходе из

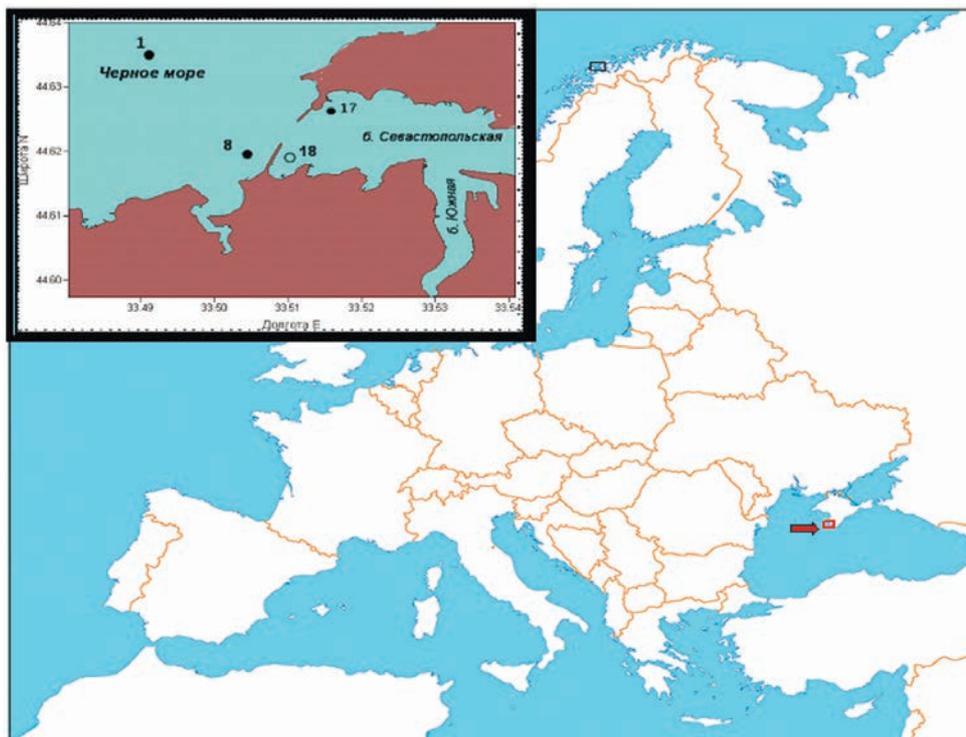


Рис. 1. Схема расположения основных станций отбора проб в севастопольском прибрежье в 2009–2014 гг.: ●1 и ●8 – в открытом прибрежье; ●17 и ○18 – в устье бухты.

Севастопольской бухты (станция № 8) (рис. 1). Дополнительно, использованы данные о численности *O. davisae* (копеподитов и взрослых) из сетных проб мезозoopланктона, собранных планктонной сетью Джели (площадь входного отверстия 0.1 м², ячей сита 125 мкм) на станции № 1 в открытом прибрежье Севастополя над изобатой 50 м в слое 40–0 м.

Пробы воды для учёта численности ММЗП объёмом 1–6 л (в зависимости от сезона) отбирали 1–4 раза в месяц. Сгущали их с использованием воронки обратной фильтрации [Sorokin et al., 1985] и, первоначально, нуклеопоровых фильтров с размером пор 4–4.6 мкм. Для предотвращения «забивания» фильтров детритом с середины 2013 г. для фильтрации стали использовать нейлоновое сито с размером ячеек 10 мкм. По традиции отечественных исследователей, к фракции ММЗП мы относили зоопланктонные организмы размером до 500 мкм [Заика и др., 1976; Ковалёв, 1980; Островская и др., 1993]. Полученный концентрат объёмом 30–70 мл фиксировали 40%-м раствором формальдегида до конечной концентрации в пробе ~1%. Более низкую по сравнению со стандартной методикой концентрацию фиксатора использовали по следующим соображениям. Во-первых, для уменьшения вредного воздействия паров формальдегида на здоровье исследователя во время обработки проб. Во-вторых, подобная концентрация успешно использовалась и ранее [Галковская и др., 2010] и вполне приемлема для кратковременного хранения проб (обработка проводилась в течение 2–4 дней). В-третьих, при обработке проб осуществлялся визуальный контроль над сохранностью организмов и отсутствием признаков разложения в пробе. Анализ проб проводили тотально в камере Богорова под микроскопом МБС-9 при увеличении 4г8. Для *O. davisae* отдельно учитывали науплиусов, копеподитов, половозрелых самцов и самок. Обработка сетных проб – стандартная [Определитель, 1969].

Температуру воды измеряли при помощи гидрологического термометра (2009–2010, 2014 гг.) и/или регистратора трёх показателей: температуры, солёности, давления (Mini CTD

Profiler Valeport Limited, Великобритания) (2011–2012 гг.). Также, использованы данные о температуре моря севавтопольского гидропоста на метеосайте [Pogoda.by..., 2016]. В качестве суммарного показателя тепла при сопоставлении межгодовой его изменчивости с численностью изучаемого вида была применена величина суммы активных температур (САТ) – параметр, характеризующий количество тепла и применяемый в экологии и растениеводстве. Активная температура – это минимальная температура, при которой начинается вегетация конкретного вида, в нашем случае, активное развитие популяции *O. davisae* в водах Чёрного и других морей. САТ определяют как сумму среднесуточных температур воды за те дни, когда эта температура превышает установленный порог. Для *O. davisae* в качестве такого порога взяты температуры +18 и +20 °С (САТ₁₈ и САТ₂₀). Именно по достижении их начинается активный рост численности популяции этого вида, как в исконных местах обитания [Uye, Sano, 1995], так и в Чёрном море [Серёгин, Попова, 2015; Svetlichny et al., 2016]. Для характеристики температурных условий в разные годы учитывали также общее количество дней в году с температурой воды ? 18, 20, 24 и 26 °С.

Для построения графиков использовали программы Microsoft Excel, 2003 и SigmaPlot 11.0. Аппарат статистических расчётов этих программ применяли и для вычисления необходимых статистических параметров (средние значения, стандартное отклонение, коэффициенты вариации, коэффициенты корреляций, критерии различий, уровни достоверности и др.).

Полученные результаты

Сезонные изменения. На рис. 2 представлены результаты учёта численности *O. davisae* в батометрических и сетных пробах, отражающие сезонную динамику её обилия в последовательный ряд лет (2010–2015 гг.). Большая многовершинность кривых батометрических проб 2013–2015 гг. по сравнению с предыдущими годами обусловлена, на наш взгляд, более частым отбором проб в эти годы. Соответственно, «улавливались» более короткопериод-

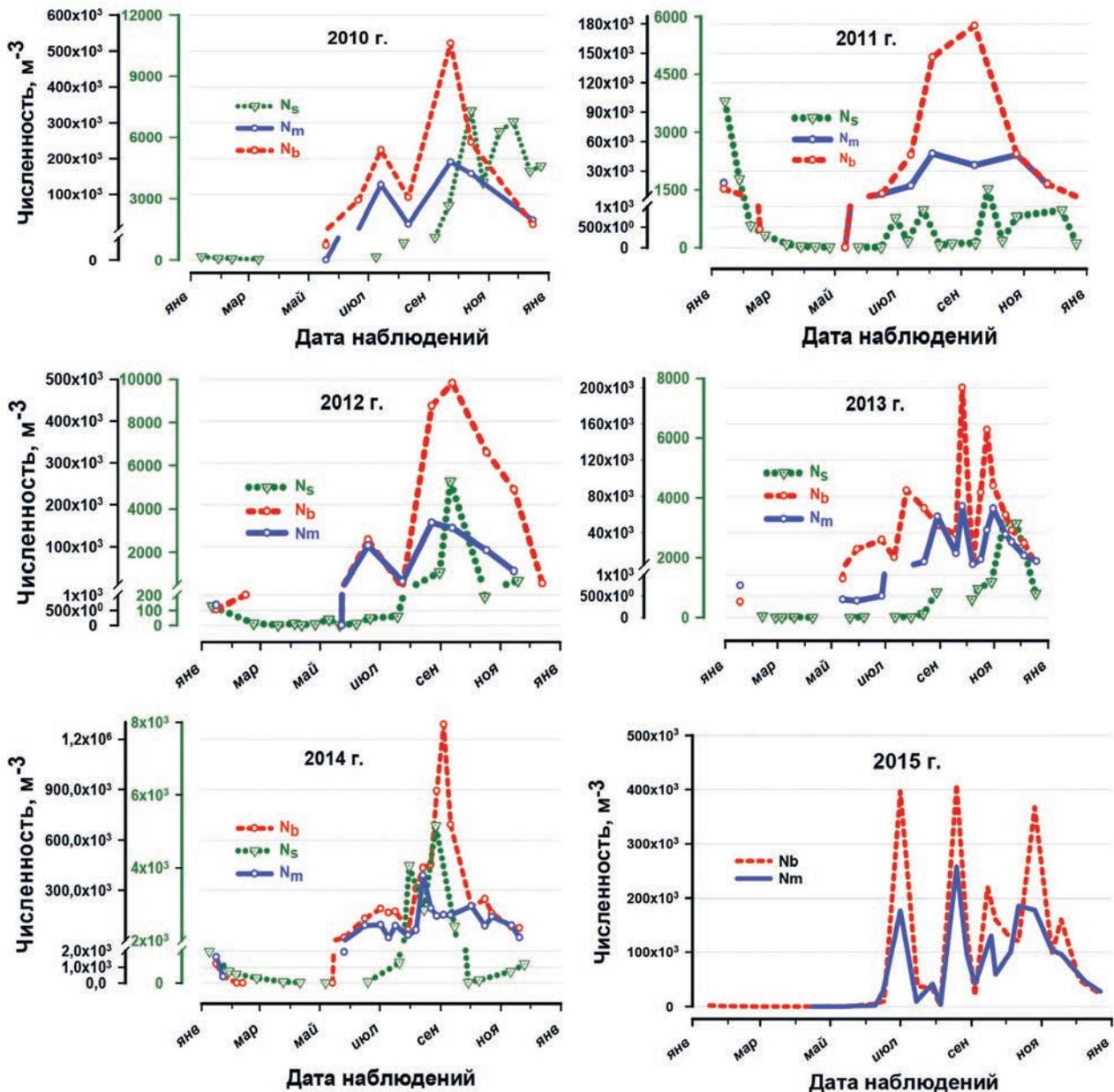


Рис. 2. Сезонные изменения численности *O. davisae* в поверхностном слое (ПС) и слое 40–0 м в прибрежье Севастополя в 2010–2015 гг.: Nb – в устье бухты в ПС; Nm – в открытом прибрежье в ПС; Ns – сетная проба в открытом прибрежье (40–0 м).

ные флуктуации численности, связанные, в том числе, с волнами репродукционных циклов. Основу численности составляли науплиальные стадии размерного диапазона 70–160 мкм.

После позднезимнего и весеннего отсутствия *O. davisae* в планктоне поверхностного слоя вод сезонный цикл её развития начинался в конце мая – начале июня по достижении температуры воды 18–20 °С. Рост численности происходил очень быстро, и уже ко 2–3-й декаде июня обилие вселенца увеличивалось в несколько десятков раз. Самые первые ло-

кальные пики численности наблюдались уже в конце июня (2010, 2012 и 2013 гг.) или начале июля (2014, 2015 гг.). После кратковременного снижения численности начинался следующий период её роста – основной, – пришедший, с некоторыми вариациями по годам, на август – октябрь, иногда продолжавшийся до середины ноября (2013 г.). В нём могло наблюдаться несколько волн относительных спадов-подъёмов численности. Максимальные значения обилия наблюдались в августе-сентябре. Обычно, с середины осени численность

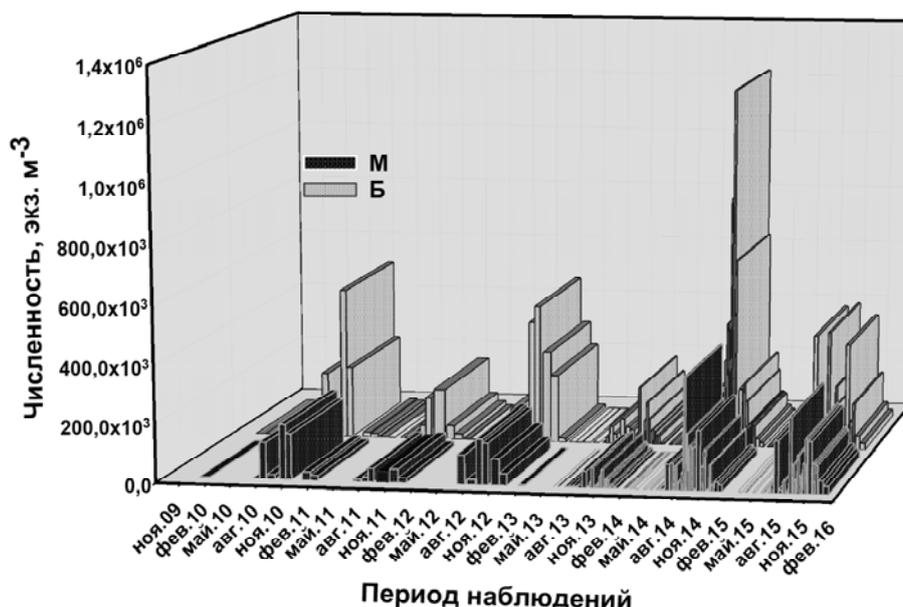


Рис. 3. Многолетняя динамика численности *Oithona davisae* размерной фракции 70–500 мкм в прибрежных водах Чёрного моря: М – в ближайшем открытом побережье, Б – в устье Севастопольской бухты.

вселенца непрерывно падала вплоть до почти полного исчезновения его из планктона верхнего слоя вод к концу января. В сетных пробах полное исчезновение вида наблюдалось редко и только в весенние месяцы. Соотношение численности вида-вселенца в устье бухты и открытом побережье составляло 2–2.5:1.

Многолетняя динамика численности характеризовалась волнообразностью с 2-летней периодичностью (рис. 3). Последняя проявлялась как на уровне максимальных значений в период сезонного расцвета популяции, так и на уровне среднегодовых показателей обилия. В частности, 2010 г. характеризовался аномально высокими температурами воздуха и воды в летний период. Температура воды в побережье доходила до 30 °С. В том году наблюдался очень высокий сезонный пик численности ойтоны, который не был превзойдён даже на следующей волне повышения численности в 2012 г. Тем не менее, каждый последующий период подъёма отличался более высокими среднегодовыми показателями численности по сравнению с предыдущим, обуславливая общий возрастающий тренд численности *O. davisae* в черноморском побережье.

В 2014 г. – на очередной волне повышения численности ММЗП – были достигнуты рекордные уровни обилия копеподы-вселенца за

весь период наблюдений. Пик численности в открытом побережье приходился на середину августа и составлял около 390 тыс. экз. м⁻³. В последующие 4 недели численность понижалась более, чем в 2 раза. В устье бухты концентрация особей достигла максимальных значений (более 1240 тыс. экз. м⁻³) в первых числах сентября – с последующим резким снижением к концу месяца (рис. 3).

Мы предположили, что межгодовые вариации численности вида-вселенца могут зависеть от суммарного количества тепла в период активного развития его популяции. В качестве такого показателя были взяты суммы активных температур, рассчитанные для всех лет наблюдений. На рис. 4 продемонстрирована динамика этих показателей в сравнении с вариациями среднегодовых значений численности изучаемого вида. Наглядно видно, что графики обилия вида практически повторяют таковые для САТ, особенно, для САТ₁₈. Межгодовые вариации количества дней в году с повышенной температурой воды в море, способствующей развитию *O. davisae*, по периодичности изменений также очень схожи с динамикой среднегодовых показателей численности этого вида. При этом, САТ в наибольшей мере и определялась количеством дней с наиболее тёплой водой (≥ 26 °С), о чём свидетель-

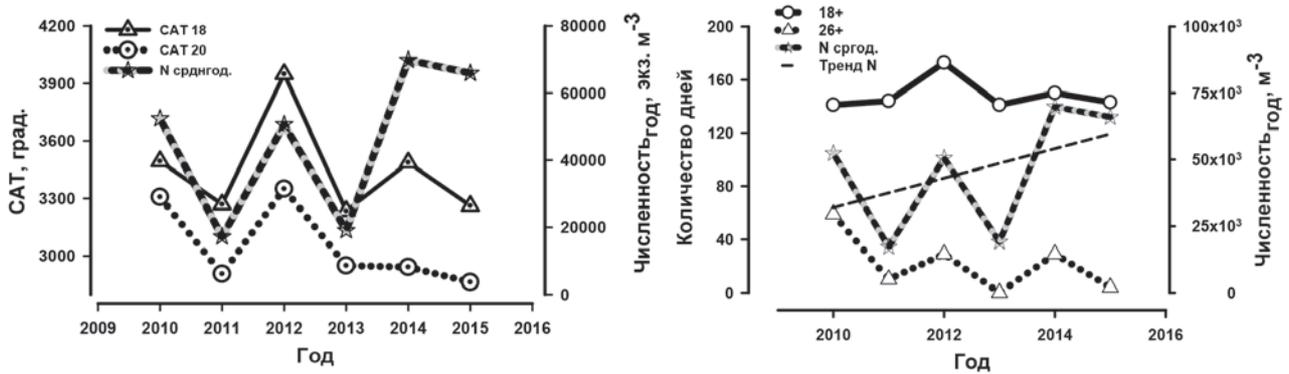


Рис. 4. Сумма активных температур 18° и 20° (слева) и количество дней в году с температурой моря > 18 °С и 20 °С (справа) в разные годы наблюдений на фоне многолетней вариации среднегодовой численности *O. davisae* в поверхностном слое вод. Пунктир – многолетний тренд среднегодовой численности

ствует высокая корреляционная связь этих показателей: $r^2(\text{CAT}_{18}) = 0.899$, при $P = 0.017$. Сходство межгодовых вариаций сравниваемых параметров свидетельствует в пользу связи обилия вида-вселенца и температурных условий каждого конкретного вегетационного сезона. Максимумы межгодовых вариаций проявлялись, прежде всего, при общей сумме тепла выше 3400° и количестве дней с повышенной температурой воды (24 °С и 26 °С), соответственно, более 50 и 20. Расчёт статистических показателей отчасти подтверждает такое заключение: умеренно высокая корреляция наблюдалась между показателями среднегодовой численности, – с одной стороны, и сум-

мой активных температур (>18 °С) ($r^2 = 0.58$), а также количеством дней с повышенной температурой воды 24 и 26 °С ($r^2 = 0.60$ и 0.70 , соответственно), – с другой стороны. Однако, достоверность коэффициентов корреляции за счёт коротких рядов сравниваемых параметров ($N = 6$) не достигает статистически значимых величин: $P = 0.17$.

Состав батометрических и сетных планктонных проб. Основу численности популяции *O. davisae* в батометрических пробах составляли науплиусы разных возрастов. Следующий менее многочисленный уровень составляли разновозрастные копеподитные стадии. Численность половозрелых особей была ещё ниже. На

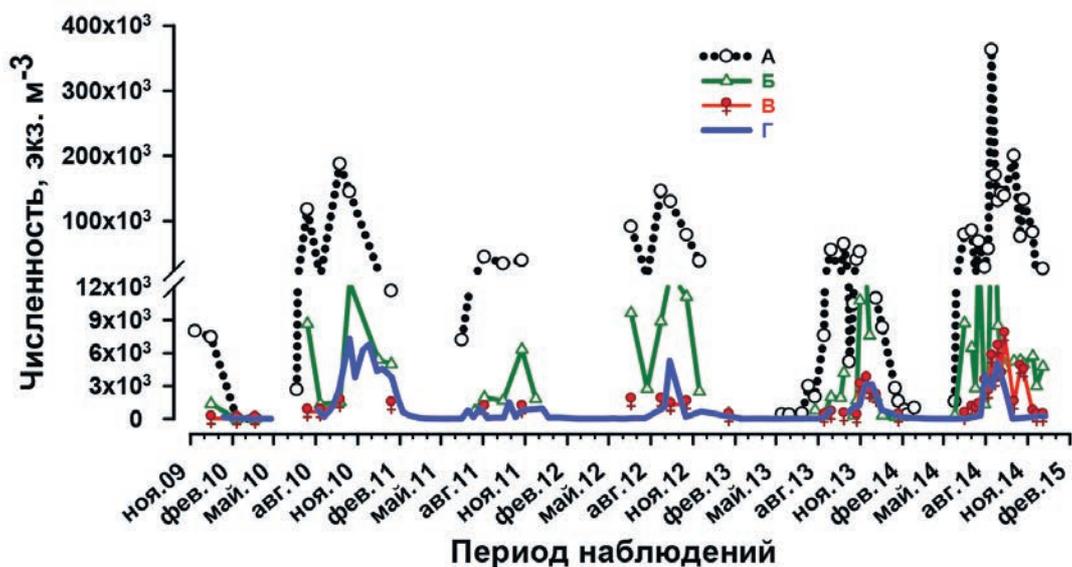


Рис. 5. Соотношение разных возрастных стадий ойтоны-вселенца в батометрических пробах в течение периода наблюдений: А – науплиусы, Б – копеподиты, В – половозрелые самки, Г – суммарная сетная проба (для сравнения)

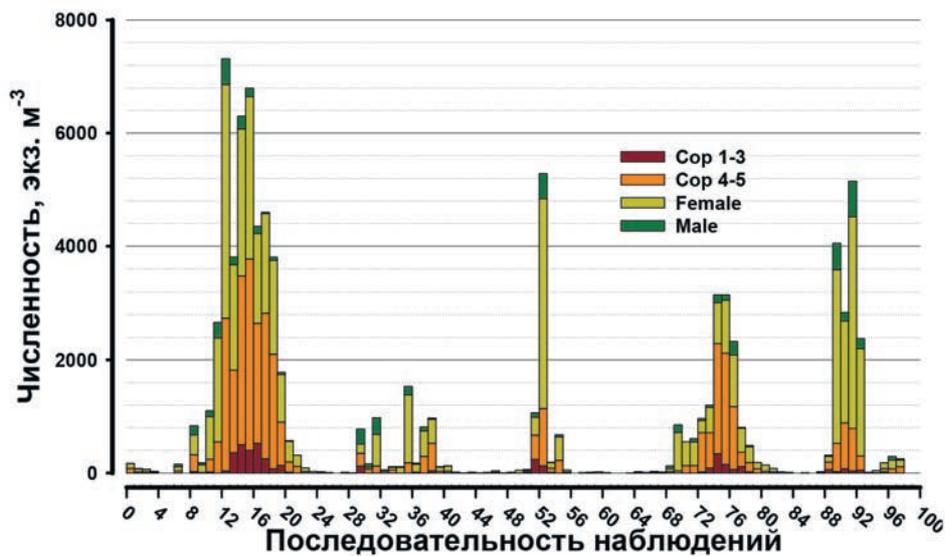


Рис. 6. Возрастной состав сетной фракции популяции *O. davisae* в слое 40–0 м в открытом прибрежье Севастополя (конец 2009–2014 гг.): 1 – копеподиты I–III стадий; 2 – копеподиты IV–V стадий; 3 – половозрелые самки; 4 – половозрелые самцы.

протяжении исследований возрастные группы в популяции ойтоны в открытом прибрежье, в среднем, были представлены следующими цифрами: науплиусы – 88–93%, копеподиты – 6.3–9.3%, самки – 0.6–2.6% (кроме позднелетнего времени, когда они могли составлять 100%), самцы – не более 0.4%, а обычно заметно меньше. Для устья бухты средние показатели составляли: науплиусы – 86–94%, копеподиты – 4.1–7.8%, самки – 0.7–3.7%, самцы – 0.02–0.2%. Соотношение половозрелых самцов и самок в популяции варьировало, в среднем по годам, чаще всего, от 0.14 до 0.40 (рис 5).

В сетных пробах подобной «пирамиды» соотношения численностей разновозрастных стадий мы не наблюдали. В них явно преобладали половозрелые самки и копеподиты IV–V стадий. Копеподиты I–III стадий обнаруживались в минимальных количествах (рис. 6). Соотношение численности самцов и самок, в среднем, составляло 0.18 ± 0.38 , однако в летние месяцы (гораздо чаще) или поздней осенью (редко) могло повышаться до 0.4–0.7 и, изредка, даже превышать 1.0. В среднем в периоды относительного обилия самцов, соотношение их количества к количеству самок составляло 0.46 ± 0.41 . Соотношение численности самцов и самок в батометрических и сетных пробах оказалось сходным.

Обсуждение результатов

Несмотря на то, что *O. davisae* встречается в планктоне, в том числе, и в холодное время года, этот вид не следует считать «очень толерантным к вариациям температуры воды» [Altukhov et al., 2014, с. 31]. Показано, что популяция вселенца переживает зимний сезон в Чёрном море на стадии оплодотворённых самок, при сниженной двигательной активности и потреблении кислорода [Svetlichny et al., 2016]. Сезонные изменения численности *O. davisae*, отмеченные нами в прибрежье Чёрного моря, полностью согласуются с таковыми в исконных местах обитания этого вида, где его однозначно относят к теплолюбивым, и с данными других авторов о выраженной сезонности развития популяции вида-вселенца в Чёрном море. Так, в водах Японии в зимне-весеннее время он или полностью отсутствовал в планктоне [Takahashi, Uchiyama, 2007], или присутствовал в минимальном количестве [Uye, Sano, 1995]. Активный рост численности популяции, как и в наших исследованиях, начинался с середины мая или даже июня – по достижении температуры воды около 20 °С. Численность росла экспоненциально, и максимума обилия вид мог достигать уже во второй половине июня – июле [Uye, Sano, 1995]. В нашем случае, первые науплиусы появлялись в планктоне во 2–3-й декаде мая, когда вода

достигала порога активной температуры для этого вида ($\sim 18^\circ\text{C}$) [Серёгин, Попова, 2015], при которой репродуктивная активность перезимовавших самок (доля самок с яйцевыми сумками) резко возрастает [Svetlichny et al., 2016]. Проявление первых локальных максимумов численности во второй половине июня вполне согласуется с длительностью цикла развития этого вида в Чёрном море, составляющей в среднем 25 ± 5 дней [Svetlichny et al., 2016]. При этом, более ранний подъём численности, как это наблюдалось в 2010, 2012 и 2013 гг., определялся ранним прогреванием воды до 18°C в эти годы: в 2010 г. – 18 мая, в 2012 г. – 9 мая и в 2013 г. – 10 мая. В 2011, 2014 и 2015 гг. прогрев воды наблюдался позже: в конце мая – первых числах июня. Следует отметить, что «критичность» температур воды $18\text{--}20^\circ\text{C}$ подтверждается и практикой многолетней лабораторной культуры *O. davisae* в Институте морских наук в Барселоне [Saiz et al., 2003; Zamora-Terol, Saiz, 2013]. В частности, эти температуры являлись пороговыми для развития науплиусов до копеподитных стадий [Almeda et al., 2010]. В процессе дальнейшего летнего прогрева воды интенсивность нарастания численности ойтаны увеличивалась. Максимальных сезонных величин обилия вид достигал в августе-сентябре, что также соответствует максимумам второй волны подъёма численности в водах Внутреннего Японского моря [Uye, Sano, 1995] и у западного побережья Чёрного моря [Mihneva, Stefanova, 2013]. В севастопольском прибрежье, по данным Д.А. Алтухова с соавторами [Altukhov et al., 2014], осенний пик обилия приходился на октябрь. Различия с нашими результатами объясняются тем, что в сетных пробах численность определялась копеподитными стадиями, а не науплиусами, появляющимися в планктоне раньше.

Ранее нами было показано, что по мере сезонного роста численности ойтаны в прибрежье Чёрного моря видовое разнообразие планктонного сообщества, по оценкам индекса Шеннона и коэффициента биоразнообразия Симпсона, заметно снижалось за счёт сильного доминирования вида-вселенца в зоопланктоне прибрежных вод [Серёгин, Попова, 2015]. В

классическом подходе к оценке стабильности и устойчивости экосистем принимается в качестве аксиомы, что богатые видами биотические сообщества всегда предпочтительнее обеднённых [Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992]. С этой точки зрения, снижение биоразнообразия планктонного сообщества на фоне прогрессирующего доминирования копеподы-вселенца можно оценить как признак негативного влияния этого вида на структуру планктонного сообщества. В частности, доля обычных видов черноморских копепод, *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889, *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), *Centropages ponticus* Karavaev, 1894, в летний период существенно снижается [Серёгин, Попова, 2015]. С другой стороны, новый вселенец занял экологическую нишу ранее многочисленного вида копепод, *Oithona nana* Giesbrecht., исчезнувшего в период экспансии и неограниченного роста численности хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi*. *O. nana* являлась важнейшим источником пищи для личинок многих видов черноморских рыб в силу своих мелких размеров и большой численности [Ткач, 1996]. В её отсутствие наблюдалось значительное снижение обилия и выживаемости ихтиопланктона [Климова, Вдодович, 2011]. Современная тенденция возрастания общей численности кормового зоопланктона в связи с вселением в Чёрное море *O. davisae* и параллельного роста обилия, улучшения физиологических показателей и постепенного восстановления видовой структуры черноморского ихтиопланктона [Вдодович, 2011; Климова и др., 2016] свидетельствует о положительном результате инвазии.

Отмеченные нами высокие концентрации вида-вселенца в черноморском прибрежье не являются максимально возможными. В бухте Фукуяма (Япония) был отмечен летний максимум в 5.98×10^5 экз. м^{-3} , причём без учёта числа науплиальных стадий – только взрослых и копеподитов [Uye, Sano, 1995]. Ещё более высокие концентрации половозрелых и копеподитных стадий зарегистрированы в бухте Арияки (Ariake Bay, Япония) – до 1.34×10^6 экз. м^{-3} [Hirota, Tanaka, 1985]. Вероятно, и в черноморских водах численность *O. davisae* – вида, хорошо приспособленного к эвтрофным услови-

ям бухт и прибрежных акваторий, – в ближай-
шие годы будет возрастать. В пользу этого зак-
лючения свидетельствует полученный восхо-
дящий тренд среднегодовой численности
вида-вселенца (рис. 4).

Выраженная зависимость состояния попу-
ляции *O. davisae* от температуры воды прояви-
лась и на уровне межгодовых вариаций ее чис-
ленности. Сопоставление величин сезонных
максимумов, а также среднегодовых показате-
лей обилия вида-вселенца, и сумм активных
температур для этого вида на протяжении послед-
них 6 лет показало синхронные их измене-
ния с 2-летней цикличностью, что предпола-
гает большое значение суммарного количества
тепла, необходимого для успешного развития
вида вселенца и достижения максимальных
значений численности.

Состав батометрических и сетных проб.

Соотношение численности половозрелых сам-
цов и самок, полученное нами в долговремен-
ных исследованиях в батометрических (0.14–
0.40) и сетных пробах (0.18±0.38), хорошо со-
гласуется с результатами измерений во Внут-
реннем Японском море [Uye, Sano, 1995], где
самки в среднем за год составляли 85%, и с
данными Светличного с соавторами по Чёр-
ному морю (0.24±0.19) [Svetlichny et al., 2016].
Как и в наших исследованиях, последними
авторами зарегистрировано возрастание это-
го соотношения в летний период, в среднем,
до 0.49±0.22 (по нашим данным, – до
0.46±0.41).

Успешное применение батометра для учёта
обилия изучаемого вида подтверждается и дан-
ными непосредственного сравнения «уловист-
ности» планктонной сети и пластикового про-
боотборника [Svetlichny et al., 2016], по кото-
рому относительная численность в пробоот-
борнике была даже выше, чем учитываемая
сетью. Это связано, на наш взгляд, с низкой
подвижностью особей этого вида как поведен-
ческой реакцией избегания возможных хищ-
ников [Almeda et al., 2010, 2011; Zamora-Terol,
Saiz, 2013]. Вероятно, отсутствие резких дви-
гательных реакций избегания особей при кон-
такте с орудиями лова (в частности, батомет-
ром) позволяет получать результаты, адекват-

но отражающие численность всех возрастных
стадий вида. В то время как при отборе проб
сетью теряется значительная часть самой мел-
кой фракции метазойного микрозоопланктона,
проходящей через ячею сети.

Заключение

Анализ сезонных и многолетних изменений
численности вида-вселенца в Чёрное море
Oithona davisae, полученных на основе бато-
метрических проб в прибрежье Севастополя,
показал существенное влияние температурно-
го фактора на сроки развития и уровень оби-
лия исследуемого вида. Активный рост чис-
ленности популяции начинается в конце мая –
начале июня при достижении температуры
поверхностного слоя моря 18–20 °С – порога
активных температур для этого вида. Первые
локальные пики численности наблюдаются в
конце июня – начале июля. Максимального
обилия вид-вселенец достигает в августе –
сентябре. Последующее снижение численно-
сти происходит вплоть до конца января. В по-
зднезимний и весенний период наблюдаются
или полное отсутствие вида в планктоне (по-
верхностный слой) или минимальные его кон-
центрации (весь слой обитания).

Межгодовые колебания максимальной се-
зонной, а также среднегодовой численности
O. davisae имели 2-летнюю периодичность, ана-
логичную вариациям показателя сумм актив-
ных температур для этого вида. Общий мно-
голетний тренд изменений численности име-
ет восходящий характер. Рост численности
вида-вселенца в прибрежных водах Чёрного
моря, вероятно, будет продолжаться.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ
проекта «Инвазия копеподы *Oithona davisae* в
Чёрное море как фактор изменений в зооплан-
ктоне и ихтиопланктоне прибрежных вод Кры-
ма», номер проекта: 14-45-01581.

Литература

Алтухов Д.А. Распространение популяции *Oithona
brevicornis* (Copepoda: Cyclopoidea) вдоль побережья

- Крыма, Чёрное море // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 71.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. М.: Мир, 1989. 667 с.
- Вдодович И.В. Видовое разнообразие и питание личинок летненерестующих видов рыб прибрежной зоны Чёрного моря: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.17. Севастополь, 2011. 166 с.
- Галковская Г.А., Калиновская К., Молотков Д. В., Трифонов О. В. Влияние стратификации на вертикальное распределение микрозоопланктона в олиготрофном озере // Доклады Национальной Академии Наук Беларуси. 2010. Т. 54. № 3. С. 88–91.
- Загородняя Ю.А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Чёрное море? // Экология моря. 2002. Вып. 61. С. 43.
- Заика В.Е., Морякова В.К., Островская Н.А. и др. Распределение морского микрозоопланктона. Киев: Наукова Думка, 1976. 92 с.
- Климова Т.Н., Вдодович И.В. Численность, видовое разнообразие ихтиопланктона и особенности питания личинок рыб в прибрежной акватории юго-западного Крыма в 2000–2009 гг. // В кн.: Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 101–116.
- Климова Т.Н., Вдодович И.В., Игнатъев С.М., Серёгин С.А. и др. Состояние ихтиопланктона прибрежных вод черноморского шельфа на примере устьевой части Севастопольской бухты // Журнал СФУ. Биология. 2016.
- Ковалёв А.В. Орудия и метод суммарного учёта морского микро- и мезозоопланктона // Экология моря. 1980. Вып. 3. С. 61–64.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 161 с.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей: В 3 т. / Академия наук УССР. Институт биологии южных морей. Киев: Наукова думка, 1969. Т. 2: Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. 536 с.
- Островская Н.А., Скрябин В.А., Загородняя Ю.А. Микрозоопланктон // Планктон Чёрного моря / Ред. А.В. Ковалёв, З.З. Финенко. Киев: Наукова Думка, 1993. С. 165–183.
- Свистунова Л.Д. Новый вселенец в зоопланктоне Азовского моря // Вестник южного научного центра. 2013. Т. 9, № 4. С. 104–107.
- Селифонова Ж.П. *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda, Cyclopoida) в акваториях портов северо-восточной части шельфа Чёрного моря // Биология внутренних вод. 2009. № 1. С. 33–35.
- Селифонова Ж.П. Вселенец в Чёрное и Азовское моря *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoida) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 142–150.
- Серёгин С.А. Метазойный микрозоопланктон // В кн.: Геологические, геоэкологические, гидроакустические, гидроэкологические исследования шельфа и континентального склона украинского сектора Чёрного моря / Ред. А.Ю. Митропольский. Киев: ИГН НАН Украины, 2013. С. 107–111.
- Серёгин С.А., Попова Е.В. Численность и видовой состав метазойного микрозоопланктона в прибрежье Севастополя: 2009–2012 гг. // Рыбное хозяйство Украины. 2012. № 6 (83). С. 3–9.
- Серёгин С.А., Попова Е.В. Обилие и видовое разнообразие метазойного микрозоопланктона в прибрежье Чёрного моря: короткопериодная динамика в весенне-летний период // Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов: Мат. Международной научной конференции, 27 ноября 2015 г., г. Ростов-на-Дону, ФГБНУ «АзНИИРХ». Ростов-на-Дону: ФГБНУ «АзНИИРХ», 2015. С. 294–300.
- Темных А.В., Токарев Ю.Н., Мельников В.В., Загородняя Ю.А. Суточная динамика и вертикальное распределение пелагических Copepoda в открытых водах у юго-западного Крыма (Чёрное море) осенью 2010 г. // Морской экологический журнал. 2012. 11. № 2. С. 75–84.
- Ткач А.В. Питание личинок черноморских рыб // Сб. науч. трудов: Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря / Ред. С.М. Коновалов. НАН Украины; Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. Севастополь. 1996. С. 153–167.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А. и др. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 61–99.
- Almeda R., Alcaraz M., Calbet A., Yebra L., Saiz E. Effects of temperature and food concentration on the survival, development and growth rates of naupliar stages of *Oithona davisae* (Copepoda, Cyclopoida) // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2010. V. 410. P. 97–109.
- Almeda R., Alcaraz M., Calbet A., Saiz E. Metabolic rates and carbon budget of early developmental stages of the marine cyclopoid copepod *Oithona davisae* // Limnol. Oceanogr. 2011. V. 56. Is. 1. P. 403–414.
- Altukhov D.A., Gubanov A.D. *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida) – the new component of the Black Sea zooplankton // Joint ICES/CIEM Workshop to compare Zooplankton Ecology and Methodologies between the Mediterranean and the North Atlantic (WKZEM). Hellenic Centre for Marine Research. Heraklion, Crete (Greece). 27–30 October 2008 // (http://www.st.nmfs.noaa.gov/plankton/wkzem/frame_abstracts/index.html). Проверено 23.12.2015 г.
- Altukhov D.A., Gubanov A.D., Mukhanov V.S. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // Marine Ecology. 2014. V. 35. Suppl. 1. P. 28–34.
- California Non-native Estuarine and Marine Organisms (CalNEMO) Sistem (Электронный документ) // (<http://invasions.si.edu/nemesis/calnemo/SpeciesSummary.jsp>). Проверено 15.05.2016.

- Gubanova A., Altukhov D. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. Is. 4. P. 407–410.
- Hirota R., Tanaka Y. High abundance of *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoida) in the shallow waters adjacent to the mud flats in Ariake-kai, western Kyushu // Bull. Plankton Soc. Jap. 1985. 32. P. 169–170.
- Itoh H., Tachibana A., Nomura H., Tanaka Y., Furota T., Ishimaru T. Vertical distribution of planktonic copepods in Tokyo Bay in summer // Plankton Benthos Res. 2011. V. 6(2). P. 129–134.
- Mihneva V., Stefanova K. The non-native copepod *Oithona davisae* (Ferrari F.D. and Orsi, 1984) in the Western Black Sea: seasonal and annual abundance variability // BioInvasions Records. 2013. V. 2. Is. 2. P. 119–124.
- Pogoda.by (Электронный документ) // (<http://www.pogoda.by/gidro/>). Проверено 15.05.2016
- Saiz E., Calbet A., Broglio E. Effects of small-scale turbulence on copepods: The case of *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography. 2003. V. 48(3). P. 1304–1311.
- Sorokin Yu.I., Kopylov A.I., Mamaeva N.V. Abundance and dynamics of microplankton in the central tropical Indian Ocean // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1985. V. 24. P. 27–41.
- Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A. et al. Adaptive Strategy of Thermophilic *Oithona Davisae* in the Cold Black Sea Environment // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. V. 16. P. 77–90.
- Takahashi T., Uchiyama I. Morphology of the naupliar stages of some *Oithona* species (Copepoda: Cyclopoida) occurring in Toyama Bay, southern Japan Sea // Plankton Benthos Res. 2007. 2(1). P. 12–27.
- Tanaka Y., Akiba T. *Oithona davisae*, the most dominant copepod in Tokyo Bay, a highly eutrophicated embayment: Why are they so dominant? // The 15-th French-Japanese Oceanography Symposium «Marine productivity: perturbations and resilience of socio-ecosystems» (Boulogne-sur-mer, 2013, October, 17–18). Boulogne-sur-mer, 2013. Abstract Com. 24. P. 42.
- Temnykh A., Nishida S. New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of «*Oithona brevicornis*» / Aquatic Invasions. 2012. 7. Is. 3. P. 425–431.
- Timofte F., Tabarcea C. *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) First Record in the Romanian Black Sea Waters // Journal of Environmental Protection and Ecology. 2012. V. 13. No 3A. P. 1683–1687.
- Uye Sh., Sano K. Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. V. 118. P. 121–128.
- Zamora-Terol S., Saiz E. Effects of food concentration on egg production and feeding rates of the cyclopoid copepod *Oithona davisae* // Limnol. Oceanogr. 2013. V. 58. Is. 1. P. 376–387.

LONG-TERM DYNAMICS OF ABUNDANCE OF THE COPEPOD-INVADER, *OITHONA DAVISAE*, IN THE COASTAL WATERS OF THE BLACK SEA

Seregin S.A.*, Popova E.V.**

A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the Russian Academy of Sciences,
Sevastopol, 299011.

E-mail: * serg-seryogin@yandex.ru; ** el-popova@yandex.ru

The 6-year monitoring results on the abundance of the recent invasive copepods, *Oithona davisae*, in the nearest coastal waters of Sevastopol is presented. It is shown that the seasonal cycle of *O. davisae* begins in late May - early June. Abundance reaches maximum values in August – September, and then falls continuously until the almost complete disappearance from the plankton. The variability from year to year of the peaks of abundance had sinusoidal character with a 2-year period and was related to the temperature conditions of the warm period of the year. The long-term trend of the invader is characterized by a general increasing of its number. A record abundance of the *O. davisae* for the whole observation period was registered in 2014: up to 388 thousand ind. per m³ in the open coastal waters, and up to 1.25 million ind. per m³ at the mouth of the Bay.

Keywords: *Oithona davisae*, copepod-invader, abundance, seasonal and long-term changes, the Black Sea

УДК 595.796: 591.5

ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ МИРМЕКОКОМПЛЕКСОВ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ С ДОМИНИРОВАНИЕМ *IMPATIENS PARVIFLORA* DC. (BALSAMINACEAE) В ТРАВЯНОМ ЯРУСЕ

© 2015 Стукалюк С.В.

Институт эволюционной экологии НАН Украины,
Украина 03143, г. Киев, ул. акад. Лебедева, 37.
E-mail: asmoondy@gmail.com

Поступила в редакцию 15.03.2015

В июне – августе 2012–2013 гг. на участках широколиственных лесов в зелёной зоне города Киева (Украина) проведены исследования изменений в структуре мирмекокомплексов, вызываемых инвазивным видом – растением *Impatiens parviflora* (недотрогой). Этот вид-трансформер способен внедриться в экосистемы и изменить их облик, образуя одновидовые заросли. Сравнивались между собой данные по посещаемости муравьями для каждого из 7 видов растений лесного широколиственного травяного яруса. Сравнение показало, что *I. parviflora* – наиболее посещаемое муравьями травянистое лесное растение. На участках с доминированием в травяном ярусе *I. parviflora* обнаружено 14 видов муравьёв. Три вида муравьёв – доминанты (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus*, *L. emarginatus*). *I. parviflora*, становясь доминантом в травяном ярусе лесов, посещается преимущественно муравьями-инфлюэнтами. Основной ресурс, предоставляемый недотрогой муравьям – это сахаристые выделения колоний тлей *Impatientinum asiaticum*. Доминанты, за исключением *L. emarginatus*, не посещают растения *I. parviflora*, что даёт инфлюэнтам возможность создавать высокую динамическую плотность в травяном ярусе, не испытывая воздействия со стороны доминантов.

Влияние *I. parviflora* на формирование структуры многовидовых ассоциаций муравьёв в целом мы оцениваем как положительное. В растительных сообществах с доминированием *I. parviflora* в травяном ярусе наблюдаются максимальные показатели (количество видов муравьёв, среднее количество экземпляров муравьёв на выборку), характеризующие ассоциации муравьёв по сравнению с другими сообществами, образованными аборигенными травянистыми растениями.

Ключевые слова: *Impatiens parviflora*, растительные сообщества, мирмекокомплексы, доминанты.

Введение

Инвазивные виды организмов, встраиваясь в природные экосистемы, оказывают серьёзное воздействие на их структуру и функции. Эти виды могут как уменьшать, так и увеличивать биоразнообразие сообществ, в которые они попали. При увеличении биомассы какого-либо инвазивного вида возможно снижение показателей разнообразия сообщества. Серьёзную угрозу несут растения, составляющие до 32% от 100 самых опасных инвазивных видов организмов, распространившихся по всему миру [Lowe et al., 2004]. Меняя струк-

туру нативных фитоценозов, инвазивные виды растений оказывают влияние и на зооценоз. Большая часть инвазивных видов организмов получила широкое распространение в связи с деятельностью человека.

Недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora* DC., Balsaminaceae) – один из инвазивных видов растений, широко распространившихся в лиственных лесах Европы. *I. parviflora* происходит из Азии (Юго-Западная Сибирь, Западная Монголия и Западные Гималаи) [Флора СССР, 1934–1964; Schmitz, 1995]. Этот вид был натурализован в ботани-

ческих садах Европы в XIX в. [Beerling, Perrins 1993] и, выйдя за их пределы, получил широкое распространение в лесах 35 стран Европы [Lambdon et al., 2008]. Сейчас на территории Европы *I. parviflora* входит в состав семи фитосоциологических классов и 20 союзов. Это, главным образом, широколиственные леса из *Quercus* spp., *Fraxinus excelsior*, *Alnus incana*, *Acer pseudoplatanus*, *Tilia* spp. [EPPO data sheet..., 2016].

Наиболее широко *I. parviflora* представлен на нарушенных участках лесов, подвергшихся сильному антропогенному прессингу [Hejda, 2012]. В лесах он может расти в условиях, неблагоприятных для других травянистых растений: например на толстых слоях мусора.

В целом, *I. parviflora* нарушает естественный состав растительности во многих населённых пунктах Европы [Dostálek, 1997]. Было установлено, что существует связь между флористической и структурной деградацией травянистого яруса в лесных экосистемах и его устойчивостью к инвазии *I. parviflora* [Obidzinski, Symonides, 2000; Chmura, Sierka 2007; Lysik, 2008].

Для *I. parviflora*, относящегося к однолетним монокарпикам, характерна высокая скорость роста, короткое время генеративного развития, высокая семенная продукция (от 1000–2000 до максимума в 10 000 [Coombe, 1956; Trepf, 1984]), что даёт виду высокий потенциал при колонизации. Этот вид в условиях ограниченных ресурсов (свет и питательные вещества) на участках леса обладает высокой конкурентоспособностью благодаря и таким характеристикам, как общий большой размер растений (высота стебля 0.2–0.6 м, реже до 1.5 м), самоопыление, а также широким спектром адаптаций к режиму освещённости [Golivets, 2013].

Последнее наиболее актуально для трансформированных деятельностью человека широколиственных лесов, находящихся на территории Киева либо прилегающих к ней. В таких лесах *Carpinus betulus* L., 1753 и *Acer platanoides* L., 1753 дают высокое затенение. Помимо этого, наблюдается постепенное выпадение *Quercus robur* L., 1753 из состава ас-

социации [Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983] и общее затенение лесов. Изменяется режим увлажнения, что благоприятствует произрастанию *I. parviflora*, для которого характерна поверхностная, неглубокая корневая система [EPPO data sheet..., 2016]. В целом, для лесных сообществ и древесных культурфитоценозов Киева *I. parviflora* является видом-трансформером [Бурда, 2012]. К трансформерам относят виды, которые активно внедряются в естественные и полустественные сообщества, а также способны изменить облик экосистем, выступить в качестве эдификаторов и доминантов, образовать очаги массового размножения, вытеснить аборигенные виды и занять их экологические ниши [Richardson et al., 2000].

Многовидовые ассоциации муравьёв являются удобным модельным объектом-индикатором, отражающим состояние экосистем [Kaspari, Majer, 2000], в том числе и лесных. Проведённые экологические исследования касаются таких вопросов, как влияние вырубок, пожаров [Rodrigo, Retana, 2006], сельскохозяйственной деятельности человека, шахтовых отвалов [Majer et al., 1984], урбанизации на структурные показатели многовидовых ассоциаций муравьёв [Vepsäläinen et al, 2008]. Работ, касающихся влияния *I. parviflora* на структуру ассоциаций муравьёв, не проводилось. Имеющиеся исследования, посвящённые вопросу взаимодействия *I. parviflora* с другими организмами, проводились в следующих направлениях: а) влияние поражения грибами на состояние популяций *I. parviflora* в условиях дубово-грабовых лесов [Piscorz, Klimko, 2006]; б) адаптации популяций мух-сирфид (Diptera, Syrphidae) к хищничеству на колониях тлей, питающихся на *I. parviflora* [Starý, Laská, 1999]; в) экология тлей, питающихся на *I. parviflora* [Holman, 1971] и т. д. Единственная работа, где упоминаются муравьи, – это статья Стари и Ласка [Starý, Laská, 1999].

Учитывая влияние, оказываемое видом-трансформером *I. parviflora* на растительные сообщества, в свою очередь, на основе которых функционируют мирмекокомплексы, данное исследование представляется актуальным.

Цель данной работы – оценить влияние *I. parviflora* на формирование структуры многовидовых ассоциаций муравьёв. Нами были поставлены следующие задачи: а) провести сравнительный анализ посещаемости муравьями разных видов *I. parviflora* и нативных травянистых растений; б) сравнить посещаемость *I. parviflora* муравьями подчинённых видов на охраняемых кормовых участках трёх видов муравьёв-доминантов (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus* L. *emarginatus*).

Материал и методы

Исследования проводились в июне – августе 2012–2013 гг. на участках широколиственных лесов в зелёной зоне города Киева. Нами были выбраны следующие пункты отбора (рис. 1). Регионально-ландшафтный парк «Лысая гора», Национальный природный парк «Голосеевский», а также парк-памятник садово-паркового искусства «Феофания».

На исследованной территории в основном произрастают дубово-грабовые, а также грабово-дубовые леса [Алёшкина, 2011]. Объектом исследований являлись мирмекокомплексы растительных сообществ с доминированием *I. parviflora* в травяном ярусе. Для сравнения посещаемости муравьями нативных и инвазивных видов растений учитывались также сообщества, в которых в травяном ярусе широко представлены аборигенные растения: *Impatiens noli-tangere*, *Carex pilosa* и *Stellaria holostea*, *Gallium odoratum*, *Aegopodium podagraria*, а также ещё один инвазивный вид – *Phalacrologoma annuum*. Данные виды отображены нами на основании геоботанических описаний антропогенно трансформированной лесной растительности широколиственных лесов Киева на примере урочища Феофания [Гончаренко и др., 2013], где частота встречаемости этих видов растений составляла от 45 до 95% на каждое геоботаническое описание.



Рис. 1. Точки исследований на карте Киева. 1 – РЛП «Лысая гора», 2– НПП «Голосеевский», 3 – ППСИ «Феофания»

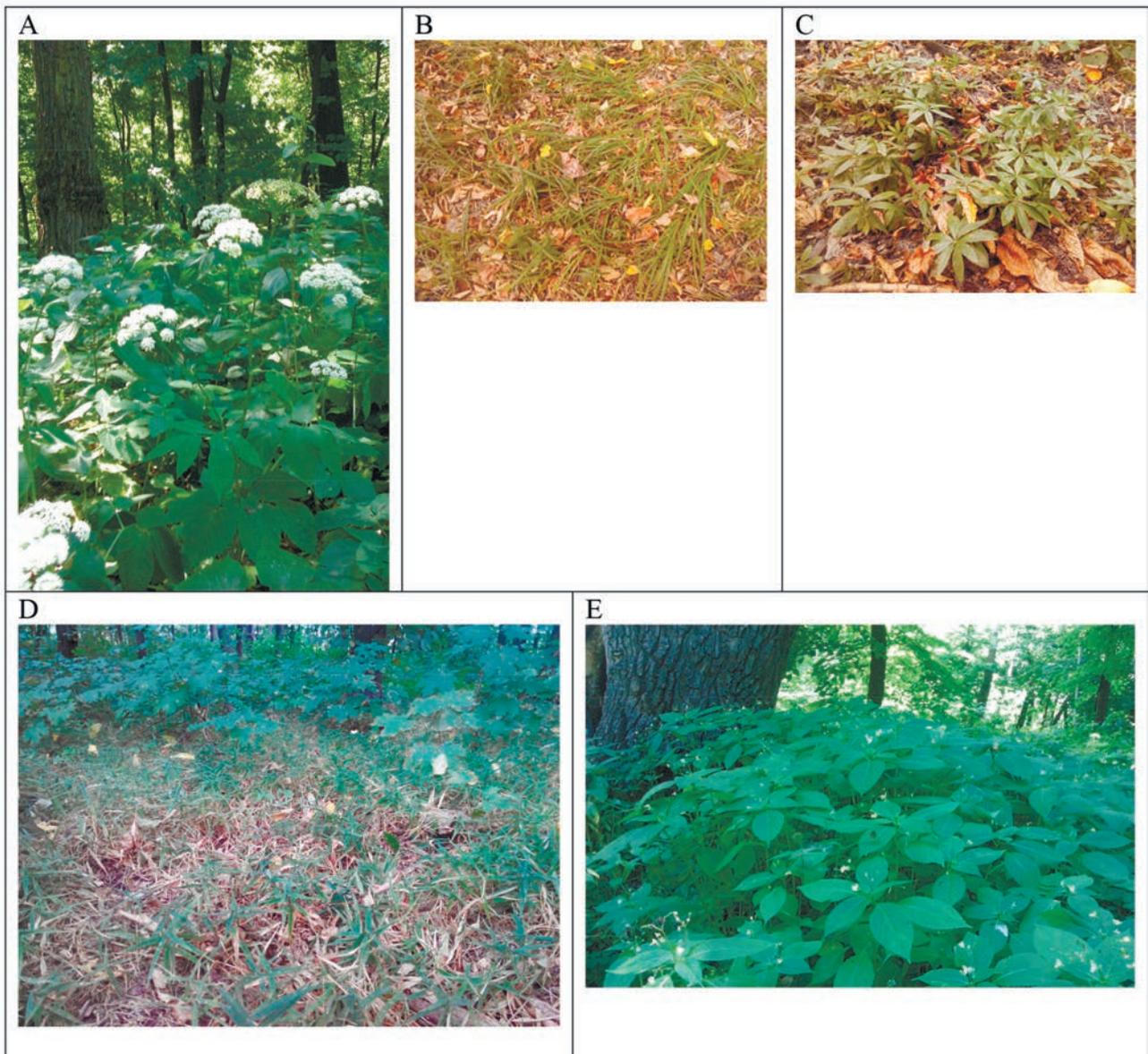


Рис. 2. Типичные лесные виды растений, доминирующие в травяном ярусе широколиственных лесов зелёной зоны г. Киева: А – *Aegopodium podagraria*; В – *Carex pilosa*; С – *Gallium odoratum*; D – *Stellaria holostea*; E – *Impatiens parviflora*

P. annuum – вид-вселенец североамериканского происхождения, широко распространённый в Европе. Однако он характерен для открытых пространств и в лесу может встречаться только на полянах или вдоль троп.

Каждое растение осматривали на предмет нахождения на нём муравьёв. Время осмотра каждого экземпляра растения составило 2 мин. Оценка количественных и качественных показателей муравьёв на отдельных особях растений, на наш взгляд, даёт точные результаты по таким характеристикам, как видовая специфичность в посещении муравьями растений, а так-

же количественные показатели посещаемости, совместимость разных видов муравьёв близких иерархических рангов при посещении. Частота встречаемости позволяет оценить напряжённость иерархических связей. Кроме того, регистрировались колонии тлей на растениях, а также местоположение муравьёв на стебле растения во время осмотра.

Учёты проводились для одновидовых куртин этих растений, чтобы исключить возможное влияние других видов на посещаемость муравьями (см. рис. 2 А–D). На участках с доминированием *I. parviflora* отдельно проводи-

лись измерения количественных и качественных показателей муравьёв в зависимости от присутствия или отсутствия вида-доминанта (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus* или *L. emarginatus*).

Всего проведён учёт муравьёв на 880 экземплярах *I. parviflora*, 60 – *I. noli-tangere*, по 90 – *C. sylvatica* и *G. odoratum*, по 120 – *P. annuum* и *S. holostea*, на 210 экз. – *Aegopodium podagraria* (снять обыкновенная). Во время исследования все виды растений находились в фазе цветения до июля, а в августе плодоносили, за исключением вида *P. annuum*, у которого цветение может растянуться до августа.

В общей сложности выявлено 1283 экз. муравьёв, относящихся к 13 видам и собранных с 1570 особей 7 видов растений. Единицей выборки являлось 30 особей растений (за исключением одной выборки с *I. parviflora* на территории кормового участка *F. rufa*, в которую попало лишь 10 растений). В общей сложности обработан материал 53 выборок.

Виды муравьёв родов *Myrmica* и *Temnothorax* приведены в таблицах и на фото как *Myrmica* spp. и *Temnothorax* spp., так как в полевых условиях их определение внутри рода затруднено. Однако, учитывая сходство биологии видов каждого из родов, мы считаем возможным привести их параметры совместно. Как отдельные виды мы приводим их в списке видов муравьёв, обнаруженных на исследованных растениях. В иерархической структуре исследованных многовидовых ассоциаций муравьёв выделялись следующие ранги: доминант, субдоминант, инфлюэнт. Система иерархии приводится по: [Резникова, 1983; Savolainen, Vepsäläinen, 1988]. В качестве показателя относительной плотности вида использовали среднее количество рабочих особей, зарегистрированных в выборке, либо на одно растение данного вида. При учётах в случае отсутствия муравьёв на растениях результат записывался как нулевой.

Для статистической обработки данных использовали программы Statistica 6.0 (разработчик – компания StatSoft, USA) и Microsoft Excel 2007. В тексте и в таблицах приведены значения признаков, а также корреляции между при-

знаками, достоверные при $p < 0.05$. Для классификации многовидовых сообществ муравьёв был использован кластерный анализ, проводившийся методом полной связи (Complete linkage) в программном пакете Statistica 6.0 с использованием евклидового расстояния в качестве критерия сходства.

При составлении таблицы для кластерного анализа отдельной строкой было прописано общее количество видов, а также по каждому виду указана относительная плотность для каждой пробы [Ihnatiuk, Stukalyuk, 2015]. Данные относительной плотности были нормированы нами следующим образом. Во-первых, подсчитывалась средняя относительная плотность для каждого вида в пределах всей выборки растений. Во-вторых, по отношению к ней была определена условная относительная плотность вида в каждой пробе, имеющая только две категории – высокая (выше средней) или низкая (ниже средней).

Низкой плотности вида инфлюэнта присваивался индекс 1, высокой – индекс 2; низкой плотности вида субдоминанта – индекс 3, высокой – индекс 4; низкой плотности вида слабо территориального доминанта – индекс 5, высокой – индекс 6; низкой плотности вида территориального доминанта – индекс 7, высокой – индекс 8; отсутствие вида обозначали 0. Таким образом, одновременно была достигнута формализация наличия (отсутствия) вида, его иерархического ранга и относительной плотности.

Параллельно произведён кластерный анализ с использованием метода Варда. Принципиальной разницы между полученными дендрограммами не выявлено. Окончательное использование метода полной связи объясняется тем, что этот метод дал наиболее чёткое деление изученных сообществ в соответствии с предложенной нами классификацией сообществ, подтверждая тем самым валидность классификации.

Результаты

Видовой состав. В травянистом ярусе на исследованных нами участках дубово-грабовых и грабово-дубовых лесов обнаружено 14

видов муравьёв: *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), *L. platythorax* Seifert, 1991, *L. emarginatus* (Olivier, 1792), *L. fuliginosus* (Latreille, 1798), *L. brunneus* (Latreille, 1798), *Formica fusca* Linnaeus, 1758, *F. rufa* Linnaeus, 1761, *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771), *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *M. ruginodis* Nylander, 1846, *M. scabrinodis* Nylander, 1846, *M. sabuleti* Meinert, 1861, *Temnothorax crassispinus* (Karavaiev, 1926), *T. tuberum* (Fabricius, 1775). Из них три являются доминантами (*F. rufa*, *L. fuliginosus*, *L. emarginatus*), два – субдоминанты (*L. brunneus*, *Dolichoderus quadripunctatus*) и остальные виды – инфлюэнты, то есть подчинённые виды.

Общая посещаемость муравьями растений. Сравнительный анализ посещаемости. Количество видов муравьёв, зафиксированных на разных растениях, колеблется в пределах 0.5–3.2 на одну выборку (табл. 1). Однако на экземплярах *G. odoratum* не было обнаружено муравьёв. Большинство муравьёв посещали два вида растений – *I. parviflora*, *A. podagraria*. На этих растениях муравьи как в качественном отношении (видов на выборку из 30 экз.), так и в количественном (видов на 1 экз.) сосредоточены более равномерно, чем на других видах растений. Неравномерность распределения видов муравьёв косвенно выражается в ошибке среднего (см. табл. 1), которая для некоторых видов растений более чем на 50% превышает его величину. Та же особенность касается и других исследованных параметров – количества рабочих особей на выборку и на экземпляр растения.

При сравнении результатов между разными видами растений по количеству муравьёв на выборку либо на экземпляр (табл. 1) получены уже сильно отличающиеся показатели. Наиболее посещаются *I. parviflora*, *A. podagraria*. Что касается остальных видов растений, то они практически не посещались муравьями, даже если их куртины находились поблизости, то есть в одних условиях биотопа. Это относится и к аборигенному представителю рода *Impatiens*, средняя посещаемость которого муравьями ниже практически на порядок по сравнению с *I. parviflora*, как на уровне выборки, так и для одного растения. Мы предполагаем, что непривлекательность в посещении для муравьёв растений *C. pilosa*, *G. odoratum*, *P. annuum*, *S. holostea* связана с их труднодоступностью либо отсутствием кормовых ресурсов (добычи, колоний тлей). Первое может быть обусловлено обильным покрытием трихомами поверхности стебля либо листьев (у *C. pilosa*, *P. annuum*), второе – защитными механизмами растений, в частности для растений с выраженным восковым покрытием листьев (*G. odoratum*) и жёсткими, склеротизированными покровами (*S. holostea*).

Растения *I. noli-tangere* посещались муравьями более охотно, чем *C. pilosa*, *G. odoratum*, *P. annuum*, *S. holostea*. Для *I. noli-tangere* характерны мягкие, несклеротизированные покровные ткани, однако, в отличие от *I. parviflora*, тлей на нём мы не зафиксировали. Возможно, здесь муравьи охотятся на посещающих растения насекомых.

Таблица 1. Посещаемость муравьями растений, доминирующих в травяном ярусе, $n=1570$.

Вид растения	Среднее количество			
	видов муравьёв на одну выборку, $n=30$	видов муравьёв на одно растение	рабочих особей муравьёв всех видов на одну выборку растений, $n=30$	рабочих особей муравьёв всех видов на одно растение
<i>Aegopodium podagraria</i>	3.28±0.36	0.68±0.04	29.00±6.37	0.99±0.08
<i>Carex pilosa</i>	0.66±0.33	0.02±0.01	0.66±0.33	0.02±0.01
<i>Gallium odoratum</i>	0	0	0	0
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1.00±0	0.10±0.03	4.50±3.50	0.15±0.06
<i>I. parviflora</i>	3.20±0.19	0.77±0.02	35.00±3.41	1.19±0.04
<i>Phalacrolooma annuum</i>	0.50±0.30	0.02±0.01	0.50±0.29	0.02±0.01
<i>Stellaria holostea</i>	1.50±0.64	0.13±0.03	4.25±1.90	0.14±0.03

I. parviflora – самое посещаемое муравьями травянистое растение широколиственных лесов (рис. 3 А, табл. 1). Посещаемость муравьями обусловлена двумя факторами: а) колониями тлей (*Impatientinum asiaticum* (Nevsky, 1929), рис. 3 В, D), наблюдаемыми практически на каждом экземпляре этого вида и продуцирующими привлекающие муравьёв сахаристые выделения; б) наличием потенциальной добычи – насекомых-фитофагов, а также их личинок, прогрызающих ходы в мезофилле,

под слоем эпидермиса листьев (рис. 3 С).

Нами отмечено, что муравьи никогда не присутствовали непосредственно рядом с самими колониями тлей, а ограничивались посещением верхних листьев растений, куда попадали выделения, которыми они кормились. Это связано с особенностями биологии *I. asiaticum*, крупные колонии которых находятся на генеративных побегах [Tiido, 2002; Blackman, Eastop, 2006]. При осмотре каждого экземпляра растения 85% всех найденных муравьёв на-

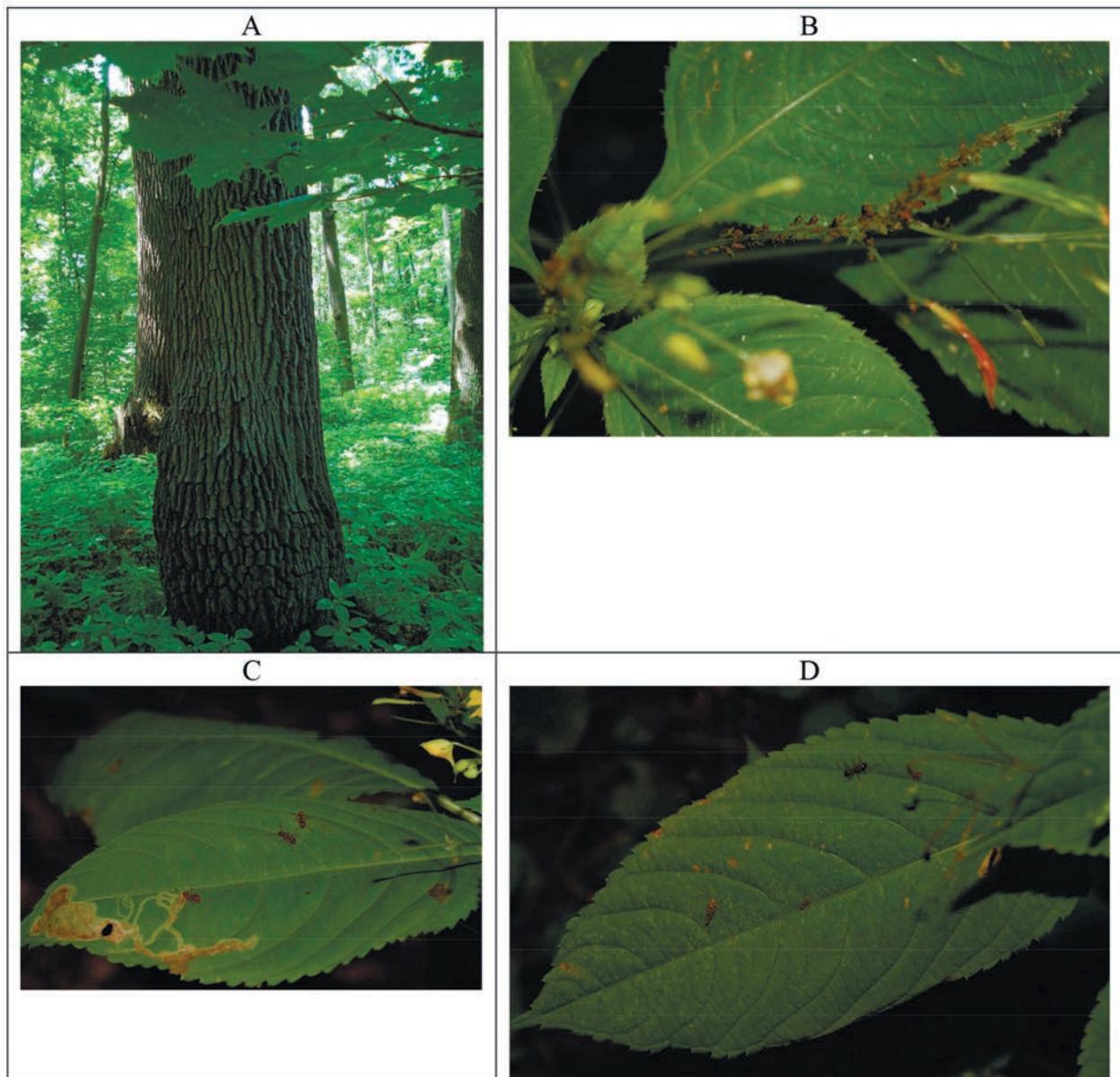


Рис. 3. Лес *Quercus robur* с *Impatiens parviflora* в травяном ярусе (А); тли *Impatientinum asiaticum* (Nevsky, 1929) на генеративных побегах (В); муравьи на растениях *I. parviflora*: *Myrmica* spp., охотящиеся на минёров (С), *Myrmica* spp. (вверху справа) и *Temnothorax* spp. (в центре фото), (D) собирающие падь, попавшую на листья с колоний тлей на генеративных побегах

ходились на листьях, прилегающих к генеративным побегам *I. parviflora*, как правило, с верхней стороны, куда в первую очередь попадают сахаристые выделения. Из этого можно сделать вывод, что большую часть времени на этом растении муравьи проводят именно на верхних листьях, прилегающих к соцветиям.

Колонии тлей, равно как и следы присутствия фитофагов (мины, выгрызенные края листьев и т. д.) встречаются у 90% обследованных растений *I. parviflora*. Наличие такого ресурса обуславливает постоянное присутствие муравьёв практически на каждом растении (табл. 1). Что касается *A. podagraria*, то на этом растении также присутствовали как фитофаги, так и тли *Aphis podagrariae* Schrank, 1801, найденные на соцветиях. Последнее отмечено и другими авторами [Blackman, Eastop, 2006]. Известно, что этот вид тлей также посещается муравьями [Tiido, 2002]. Для муравьёв *Temnothorax* spp. не характерно постоянное посещение и охрана тлей, тогда как другие виды (в первую очередь – *Myrmica* spp., *Lasius niger*, *L. emarginatus*) их посещают [Czechowski et al., 2002]. Однако все перечисленные виды присутствовали на верхних листьях *I. parviflora*, питаясь попадающими сверху (с генеративных побегов) сахаристыми выделениями тлей.

Сравнительный анализ посещаемости разными видами муравьёв растений *I. parviflora* и *A. podagraria*. Как видно из данных таблицы 2, наиболее часто в выборках *I. parviflora* встречаются виды, занимающие

ранг инфлюэнтов в многовидовых ассоциациях муравьёв: *Temnothorax* spp., *Myrmica* spp., *Lasius niger*. Из доминантов распространённым является *L. emarginatus*. Остальные виды, относящиеся к субдоминантам и доминантам, более редки и случайны. Это не всегда означает, что они имеют меньшие показатели численности, но является следствием малой посещаемости ими травяного яруса.

Большая часть видов муравьёв, за исключением *F. fusca*, *L. fuliginosus*, *F. rufa* и *L. brunneus* приходит на растения группами, обычно по 2–5 особей (табл. 2). Для инфлюэнтов, имеющих малые размеры кормовых участков, мобилизация группой является наиболее эффективным средством для освоения ресурса. Как правило, такие группы зафиксированы на колониях тлей, в то время как охотятся муравьи в основном в одиночку. Муравьи присутствовали практически на каждом растении (см. табл. 3). Для субдоминантов и доминантов распределение на *I. parviflora* можно охарактеризовать как в целом неравномерное, что также косвенно выражается в большой величине ошибки среднего. Эти виды встречаются локально (по несколько экземпляров на выборку), что показано на небольшом числе наблюдений по сравнению с видами-инфлюэнтами.

Преобладают *Temnothorax* spp., *Myrmica* spp., *L. niger* (инфлюэнты) и *L. emarginatus* (доминант). Первые два вида распределены более равномерно, попадаясь практически в каждой выборке, тогда как последние встречены только в половине выборок.

Таблица 2. Частота встречаемости видов муравьёв и среднее количество особей в выборках *Impatiens parviflora*

Вид муравья	Средняя встречаемость вида на все выборки <i>I. parviflora</i> (n=30) (в %)	Среднее количество экземпляров муравьёв на 1 выборку <i>I. parviflora</i> (n=30)
<i>Temnothorax</i> spp.	77	18.7±3.9
<i>Myrmica</i> spp.	87	11.4±1.6
<i>Lasius niger</i>	57	6.8±1.3
<i>Formica fusca</i>	10	2.0±1.0
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	7	7.5±2.5
<i>Lasius brunneus</i>	13	8.0±3.8
<i>L. emarginatus</i>	43	10.4±3.0
<i>L. fuliginosus</i>	7	2.0±1.0
<i>Formica rufa</i>	13	3.5±2.2

Таблица 3. Посещаемость муравьями *Impatiens parviflora*, n=880.

Вид муравья	Иерархический ранг	N	x
<i>Temnothorax spp.</i>	I	241	0.488±0.033
<i>Myrmica spp.</i>	I	219	0.338±0.025
<i>Lasius niger</i>	I	92	0.131±0.015
<i>Formica fusca</i>	I	6	0.007±0.003
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	S	5	0.017±0.010
<i>Lasius brunneus</i>	S	17	0.036±0.011
<i>L. emarginatus</i>	D	91	0.154±0.019
<i>L. fuliginosus</i>	D	2	0.004±0.003
<i>Formica rufa</i>	D	11	0.016±0.005

Примечание: I – инфлюэнт, S – субдоминант, D – доминант, N – число наблюдений для каждого вида муравьёв; x – среднее количество рабочих особей на 1 экземпляр *I. parviflora*.

Для *A. podagraria* также зафиксировано преобладание инфлюэнтов на растениях (табл. 4). Однако виды *Temnothorax spp.*, преобладающие в выборках *I. parviflora* здесь составляют меньшинство по сравнению с *Myrmica spp.*, *L. niger*, численность которых заметно выше по сравнению с выборками из *I. parviflora*. Виды *Temnothorax spp.* – мезотермофилы и менее характерны для мест произрастания *A. podagraria* [Czechowski et al., 2002].

Для *A. podagraria* характерно произрастание в мезофитных, а также увлажнённых и сильно затенённых станциях [Pušek et al., 2009]. *I. parviflora* имеет более широкий спектр толерантности к режиму влажности, чем *A. podagraria*, произрастая как в осветлённых и более сухих, так и в более увлажнённых станциях.

Термофил *L. emarginatus* [Czechowski et al., 2002] в выборках с *A. podagraria* имеет значительно меньшие показатели численности по сравнению с выборками из *I. parviflora*. Тенелюбивые *Myrmica spp.* [Czechowski et al., 2002] напротив имеют в выборках с *A. podagraria* показатели численности, превышающие почти в

2 раза их же показатели в выборках с *I. parviflora*.

Подводя итоги, следует указать, что на недотроге в общей сложности зафиксировано в два раза больше видов муравьёв, а также большее среднее количество муравьёв и их видов как на одну выборку, так и на экземпляр растения, по сравнению со снытью (см. табл. 2–4). Это связано с ресурсной базой недотроги – практически на каждом растении присутствовали колонии характерного только для неё вида тлей (*I. asiaticum*). Один из доминантов (*L. emarginatus*) присутствует в большем количестве на недотроге по сравнению со снытью. При этом на сныти он распределён неравномерно по сравнению с недотрогой. Распределение инфлюэнтов на обоих видах растений носит равномерный характер, но привязано к их стациальным предпочтениям.

Численность и распределение муравьёв на куртинах *I. parviflora* также можно охарактеризовать, сравнивая количественные (среднее число экземпляров муравьёв на одно растение), а также качественные (количество видов муравьёв на одно растение) показатели под-

Таблица 4. Посещаемость муравьями *Aegopodium podagraria*, n=210.

Вид муравья	Иерархический ранг	N	x
<i>Temnothorax spp.</i>	I	11	0.066±0.022
<i>Myrmica spp.</i>	I	79	0.595±0.083
<i>Lasius niger</i>	I	44	0.257±0.037
<i>L. emarginatus</i>	D	9	0.047±0.016

Примечание: I – инфлюэнт, D – доминант, N – число наблюдений для каждого вида муравьёв; x – среднее количество рабочих особей на 1 экземпляр *A. podagraria*.

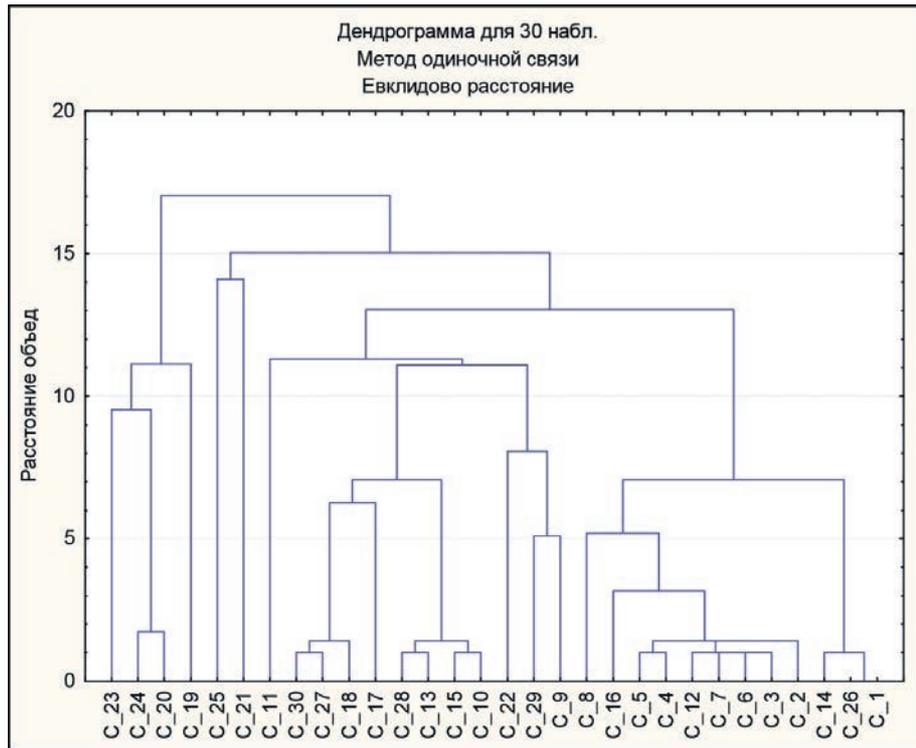


Рис. 4. Дендрограмма кластерного анализа иерархической организации многовидовых ассоциаций муравьёв.

чинённых видов муравьёв на кормовых участках трёх доминантов. Поведение доминантов на кормовых участках оказывает существенное влияние на структуру ассоциаций муравьёв в целом (например, на количество подчинённых видов муравьёв и их плотности на кормовых участках разных доминантов), что показано нами ниже. В то же время доминанты по-разному посещают растения *I. parviflora*, что отображается в разном посещении последних инфлюэнтами.

Иерархическая организация многовидовых ассоциаций муравьёв. На дендрограмме (рис. 4) можно выделить три кластера, евклидово расстояние между которыми выше 14. В первый кластер попали выборки, сделанные на кормовых участках нефедерированного комплекса (по классификации А.А. Захарова [1991]) доминанта *F. rufa* (выборки C19, 20, 23, 24).

Этот вид муравьёв в неблагоприятных условиях способен вытеснять другие виды (в первую очередь близких иерархических рангов), либо оказывать существенное отрицательное влияние на их численные показатели.

Вепсалайненом и соавторами [Vepsäläinen et al., 2000] подобные результаты получены для близкого вида *F. aquilonia* Yarrow, 1955, в местах высокой динамической плотности которого обнаружено всего 2 вида муравьёв.

Рабочие *F. rufa* практически не поднимались в травяной ярус и не посещали растения *I. parviflora*. Таким образом, растения *I. parviflora*, богатые ресурсами (сахаристые выделения тлей), оставались свободными от доминанта и посещались инфлюэнтами.

Также здесь присутствуют виды-дендробионты (*L. brunneus*, *D. quadripunctatus*). Распространение дендробионтов носит неравномерный и локальный характер (табл. 5). В ассоциациях данного типа самое низкое число видов муравьёв на выборку и низкие показатели инфлюэнтов *Temnothorax* spp., *Myrmica* spp. Другие виды-доминанты отсутствуют. Этот тип ассоциаций принадлежит к монодоминантным [Стукалюк, Радченко, 2010].

Второй кластер сформирован выборками с кормовых участков другого доминанта – *L. fuliginosus* (C21, 25). Для него характерно посещение и охрана не всего, а только централь-

Таблица 5. Средние показатели численности подчинённых видов муравьёв на один экземпляр *I. parviflora* в зависимости от присутствия или отсутствия вида-доминанта

Кормовые участки видов-доминантов	N	I	Среднее число рабочих особей на 1 растение <i>I. parviflora</i> :									
			<i>Temnothorax spp</i>	<i>Myrmica spp.</i>	<i>Lasius niger</i>	<i>Formica fusca</i>	<i>Lasius brunneus</i>	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	<i>Formica rufa</i>	<i>Lasius fuliginosus</i>	<i>Lasius emarginatus</i>	
<i>Formica rufa</i>	120	0.48±0.06	0.32±0.07	0.21±0.05	0	0	0.02±0.02	0.04±0.02	0.12±0.04	0	0	
<i>Lasius fuliginosus</i>	60	0.72±0.08	0.52±0.12	0.18±0.06	0	0	0.03±0.02	0	0	0.07±0.05	0.22±0.06	
<i>Lasius emarginatus</i>	360	0.86±0.03	0.38±0.04	0.35±0.05	0.013±0.006	0.08±0.03	0.14±0.03	0.03±0.02	0	0	0.34±0.05	
Без доминантов	340	0.81±0.03	0.65±0.06	0.39±0.04	0.003±0.003	0	0.18±0.02	0	0	0	0	

Примечание: N – число наблюдений; I – среднее количество видов муравьёв на 1 экземпляр *I. parviflora*.

ной части участка, территорий вдоль дорог и вокруг деревьев, где находятся колонии тлей [Czechowski et al., 2013], что может указывать на его меньшую территориальность по сравнению с *F. rufa* (на уровне гнездовых комплексов, федераций) и давать возможность сосуществования большему числу видов муравьёв.

Среднее число видов муравьёв на одно растение (табл. 5) почти вдвое превышает аналогичные показатели для ассоциаций с *F. rufa*, что также подтверждает тезис о меньшей территориальности *L. fuliginosus* на исследованных участках. В частности, на участках с *L. fuliginosus* наблюдалась большая по сравнению с участками с *F. rufa* плотность муравьёв *Temnothorax spp.* (табл. 5), которые фуражируют преимущественно в опаде или в травяном ярусе, не посещаемом доминантом *L. fuliginosus*.

Вид-герпетобионт *L. niger* имеет невысокие показатели численности. Некоторые виды-герпетобионты имели такую же численность (*Myrmica spp.*) либо отсутствовали (*F. fusca*). Ассоциации с *L. fuliginosus* отнесены нами к бидоминантным. В таких ассоциациях в пределах выборки, как правило, попадает два доминанта, чьи кормовые участки меньше, чем у *F. rufa*. В данном случае территории одиночных семей *L. fuliginosus* окружены участками *L. emarginatus*. В выборках *L. fuliginosus* присутствуют и рабочие *L. emarginatus* (табл. 5), что говорит о возможном взаимопроникновении на периферийных частях кормового участка.

В третий, самый крупный кластер, вошли выборки с доминантом *L. emarginatus* (выборки C11 – C9), а также выборки без доминантов (C8 – C1, рис. 4). Выборки с *L. emarginatus* относятся к бидоминантным ассоциациям. При более детальном анализе кластера видно чёткое разделение на два подкластера, евклидово расстояние между которыми выше 12. В этих ассоциациях зафиксировано самое большое количество видов на выборку, а также самые высокие показатели численности муравьёв (табл. 5).

L. emarginatus, в отличие от других доминантов, активно посещает травяной ярус, в том числе и куртины *I. parviflora*, имея здесь одни

из максимальных среди всех видов показатели на одно растение (табл. 5). Территориальность *L. emarginatus* выражается в охране центральной части участка, а также деревьев с колониями тлей. На деревьях, как и в травяном ярусе, кроме рабочих доминанта, часто можно встретить и другие виды муравьёв – субдоминантов (*L. brunneus*, *D. quadripunctatus*) и инфлюэнтов (*Temnothorax spp.*, *Myrmica spp.*, *L. niger*, *F. fusca*), что выражается в их высоких показателях численности (в травяном ярусе, табл. 5).

Для *Myrmica spp.* зафиксированы почти вдвое большие показатели, что верно для обоих кластеров. *L. niger* имеет самые высокие показатели численности в обеих подкластерах, тогда как *Temnothorax spp.* на территориях кормовых участков *L. emarginatus* имеет низкие показатели по сравнению с выборками без доминантов. Возможно, в условиях прессинга со стороны доминанта и при высокой численности двух других видов-инфлюэнтов конкуренция обостряется, и поэтому в травянистом ярусе *Temnothorax spp.* менее представлен.

Мы считаем, что высокие показатели для подчинённых видов в травяном ярусе возможны при наличии двух условий: а) минимальном посещении доминантом травяного яруса; б) высокой ресурсной базе растений яруса. Доминант, как правило, занимает наиболее высокопродуктивные участки биотопа, и при низких показателях посещаемости им травяного яруса здесь могут присутствовать и другие виды муравьёв. Инфлюэнты имеют более равномерное распределение, чем субдоминанты. Здесь присутствуют как виды-дендробионты, так и герпетобионты.

Во втором подкластере, где доминант отсутствует, показатели численности видов-инфлюэнтов (за исключением *Temnothorax spp.*) такие же, как и в выборке с *L. emarginatus* (табл. 5). Инфлюэнты также имеют здесь равномерное распределение. Субдоминанты-дендробионты отсутствуют. Среднее количество рабочих особей инфлюэнтов на растениях выше, в связи с чем показатели встречаемости видов не меньше, чем в случае выборок с *L. emarginatus*. Виды *Temnothorax spp.* в отсут-

ствии доминанта имеют большие показатели численности. Кроме того, ресурс сохраняется, и в достаточном для всех трёх видов-инфлюэнтов количестве. По нашей классификации, это ассоциации без доминанта.

Конкурентные отношения в многовидовых ассоциациях муравьёв. Полученные корреляции сгруппированы нами по двум признакам: а) по совместной встречаемости видов и их количеству в выборках (балльная оценка, см. выше); б) по численности (на уровне генеральной выборки). Анализ корреляций проводился на основании кластерного анализа, по четырём кластерам: ассоциации с *F. rufa*, ассоциации с *L. fuliginosus*, ассоциации с *L. emarginatus*, ассоциации без доминантов.

I. parviflora. а) Корреляции по совместной встречаемости видов муравьёв и их количеству в выборках. Для ассоциаций с *F. rufa* зафиксирована сильная положительная корреляция по встречаемости между доминантом и *L. brunneus* (1.0), а также отрицательная для *Myrmica spp.* и *Dolichoderus* (-0.97). Муравьи *L. brunneus* строят тоннели из измельчённой коры в трещинах стволов деревьев, и таким образом остаются малодоступными для доминанта. Все муравьи этого вида найдены неподалеку от старых, наполовину высохших дубов, в которых находятся их гнёзда. Для второй пары видов отрицательную величину корреляции мы объясняем тем, что один из них – герпетобионт (*Myrmica spp.*), тогда как второй дендробионт и на поверхность почвы спускается достаточно редко.

В ассоциациях с *L. fuliginosus* корреляций по встречаемости не обнаружено, что объясняется малой величиной выборки.

Для ассоциаций с *L. emarginatus* сохраняется отрицательная корреляция встречаемости между *Myrmica spp.* и *L. brunneus* (-0.68). Зафиксирована положительная корреляция между инфлюэнтами-герпетобионтами (*Temnothorax spp.* – *Myrmica spp.*, 0.67), а также между *F. fusca* и *Dolichoderus* (0.60). Оба вида попадают достаточно редко. Вероятно, их совместная встречаемость обусловлена низкой динамической плотностью доминанта на территории. В ассоциациях без доминантов един-

ственная корреляция зафиксирована между наличием вида *F. fusca* и количеством видов (0.68). Отсутствие данного вида, по литературным данным, является показателем деградации структуры лесных ассоциаций муравьёв [Захаров, Саблин-Яворский, 1998].

б) Корреляции по численности. В ассоциациях с *F. rufa* корреляций по численности между видами не зафиксировано. Это не означает отсутствие воздействия со стороны территориального доминанта на подчинённые виды. Мы считаем, что это может быть обусловлено сочетанием следующих факторов: давлением доминанта на инфлюэнтов, что выражается и в низких показателях их динамической плотности на территории, а, следовательно, и численности. Следствием низкой численности является отсутствие выраженной межвидовой конкуренции среди инфлюэнтов.

В ассоциации *L. fuliginosus* слабое отрицательное воздействие на численные показатели инфлюэнтов в первую очередь оказывает вид *L. emarginatus*, также поднимающийся в травяной ярус (*Temnothorax spp.*: -0.27). Между влаголюбивыми *Myrmica spp.* и *L. platythorax* зафиксирована положительная корреляция (0.33).

Ассоциации с *L. emarginatus*. Доминант в условиях отсутствия конкурента (*L. fuliginosus*) оказывает слабое отрицательное влияние уже на несколько видов: *Temnothorax spp.* (-0.11), *Myrmica spp.* (-0.15). Присутствует слабая конкуренция и между инфлюэнтами: *Temnothorax spp.* – *L. niger* (-0.11).

Ассоциации без доминантов в условиях отсутствия таковых демонстрируют возросшую конкуренцию между инфлюэнтами: *Temnothorax spp.* – *Myrmica spp.* -0.23 и *Temnothorax spp.* – *L. niger* -0.16.

В случае *A. podagraria* слабая конкуренция зафиксирована между инфлюэнтами *Myrmica spp.* и *L. niger* (-0.20).

Доминант *F. rufa* обуславливает низкую численность подчинённых видов, что минимизирует конкуренцию между ними. Доминант *L. fuliginosus*, охраняющий большую часть кормового участка, но не поднимающийся в травяной ярус, не оказывает влияния на числен-

ность подчинённых видов в нём. *L. emarginatus* травяной ярус посещает, поэтому с его стороны наблюдается явное воздействие на подчинённые виды. При минимальных показателях численности доминанта в травяном ярусе увеличиваются таковые у подчинённых видов. Это обуславливает возросшую конкуренцию между инфлюэнтами.

Обсуждение

I. parviflora – индикатор адвентизации растительных сообществ. Это растение быстро расселяется в первую очередь в растительных сообществах, уже содержащих в своём составе несколько типично рудеральных видов. Вид *I. parviflora* произрастает в разнообразных станциях. Обязательным условием может служить наличие затенения и определённого уровня влажности, что обеспечивает быстрое развитие и рост этого растения. Конкурентоспособность *I. parviflora* выражается в его способности произрастать и в условиях плотного покрова из других видов травянистых растений [Godefroid, Koedam, 2010]. Такая возможность появляется только в нарушенных участках лесов, где наблюдается низкое видовое богатство, а также меньшее количество мирмекохоров [Chmura, Sierka, 2007]. Последнее может служить дополнительным стимулом для посещения муравьями куртин *I. parviflora* в поисках корма в условиях отсутствия или недостаточного количества ресурса (эласмосом).

В естественных условиях недотрога предпочитает занимать пустующие участки [Chmura, Sierka, 2006]. В ненарушенных участках густой покров из местных видов травянистых растений может служить барьером для эффективного её распространения [Obidzinski, Symonides, 2000; Hejda, 2012]. Все вышеперечисленные характеристики обеспечивают быстрое освоение площадей и доминирование *I. parviflora* в травяном ярусе. В таких лесах травяной ярус преимущественно состоит из растений этого вида. У видов муравьёв, обитающих здесь, возникает необходимость освоения данного растения.

Тем не менее, существуют виды грибов (*Puccinia komarovii* Tranzsch), способные су-

щественно ограничивать рост и развитие *I. parviflora* [Piscorz, Klimko, 2006]. Спорами гриба может быть заражено до 21% растений *I. parviflora* [Csiszar, 2004].

По данным Стари и Ласка [Stary, Laska, 1999], инвазивные виды растений, в том числе *I. parviflora*, зачастую способствуют распространению насекомых, связанных с ними трофическими отношениями. В нашем случае типичным примером этого могут служить колонии тлей *Impatiens asiaticum*, встречающиеся практически на каждом экземпляре растений этого вида.

По некоторым данным, между этим видом тли и растением-хозяином имеется фенологическая синхронизация [Eliašová, 2011]. Период максимального роста популяции *I. asiaticum* связан с периодом максимальной продукции зрелых плодов и семян *I. parviflora*. Наиболее крупные колонии тлей найдены на растениях с наибольшим количеством зрелых плодов. Основной ресурс, используемый муравьями на этом растении, – это сахаристые выделения тлей. Посещая тлей и охраняя их от афидофагов, муравьи могут способствовать более быстрому росту их колоний, что может привести и к быстрой гибели растения. Однако, виды-инфлюэнты, посещающие тлей, по нашим данным, не охраняют колонии от естественных врагов, а пассивно собирают падь, попавшую на листья с генеративных побегов.

Нативные виды насекомых, в том числе муравьёв, способны к адаптации в условиях повсеместного распространения инвазивного вида растения. В частности, это касается шмелей. Отмеченные в статье Стари и Ласка [Stary, Laska, 1999] виды муравьёв, найденные на *I. parviflora* рядом с колониями тлей *I. asiaticum*, относились к видам-инфлюэнтам и субдоминантам, хотя доминировали по численным показателям: *F. cunicularia* (субдоминант), *F. fusca*, *L. flavus*, *L. niger*, *T. tuberculatum*, *M. rubra*, *M. rugulosa* (инфлюэнты). В целом этот список совпадает с приведённым нами. Нахождение на растениях *L. flavus*, являющегося геобионтом и практически не появляющегося на поверхности почвы, кажется нам сомнительным. В приведённом списке отсутствуют виды

муравьёв, занимающие ранг доминанта. Это может подтверждать и наши данные по видовому распределению муравьёв на этом растении преимущественно инфлюэнтов (за исключением доминанта *L. emarginatus*). Не менее чем в 50% случаев авторами на колониях тлей зафиксировано присутствие муравьёв. Эти данные по посещаемости *I. parviflora* сопоставимы с полученными нами.

Авторами [Stary, Laska, 1999] также отмечен положительный вклад *I. parviflora* в распространение и обмен населением между популяциями мух-сирфид. В условиях биотопов, подвергшихся антропогенному прессингу, некоторые инвазивные виды растений, обладающие потенциально богатой кормовой базой, способны играть положительную роль при создании биокоридоров между популяциями. По некоторым данным, на *I. parviflora* найдено 29 видов насекомых-афидофагов, а на *I. nolitangere* – всего 4 [Göbner et al., 2005].

По нашим данным, на 1 выборку с *I. parviflora*, а также на одно растение в среднем приходится не меньше видов муравьёв, чем на выборку с *A. podagraria*, с самым посещаемым муравьями нативным видом травянистых растений широколиственных лесов. По количественным показателям (рабочих особей на 1 выборку и 1 растение) *I. parviflora* в среднем также не уступает *A. podagraria*. Таким образом, вид *I. parviflora* способствует сохранению высокого видового разнообразия и показателей численности муравьёв даже в рудерализованных лесных биотопах. То есть можно говорить о положительной роли, выполняемой этим растением, как основного источника ресурса для многих насекомых, в том числе и муравьёв.

Массовое зарастание *I. parviflora* и вытеснение им других травянистых растений изменяет структуру мирмекокомплексов вне зависимости от доминанта. Травяной ярус, состоящий из растений данного вида, практически не посещается доминантами *F. rufa* и *L. fuliginosus*, что способствует увеличению количественных показателей видов-инфлюэнтов. При этом в травяном ярусе, посещаемом инфлюэнтами, усиливается конкуренция меж-

ду ними на участках, где доминант *L. emarginatus* отсутствует. Доминант *L. emarginatus* оказывает слабое отрицательное влияние на посещаемость инфлюэнтами *I. parviflora*. На кормовых участках доминантов *F. rufa* или *L. fuliginosus*, где произрастает недотрога, плотность гнёзд и рабочих видов-инфлюэнтов невысокая, но последние получают возможность фуражировки в травяном ярусе.

Выводы

1. На исследованных участках грабовых дубрав среди синузии лесного широколиственного травяного яруса *Impatiens parviflora* обнаружено 14 видов муравьёв, три из которых являются доминантами (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus*, *L. emarginatus*).

2. В травяном ярусе грабовых дубрав многие фоновые виды растений (нативные *I. nolitangere*, *Carex sylvatica*, *Gallium odoratum*, *Stellaria holostea*, инвазивный – *Phalacrologium annuum*) практически не посещались муравьями. Максимальные показатели посещаемости зафиксированы для сныти (*Aegopodium podagraria*, нативный фоновый вид) и недотроги (*I. parviflora*, инвазивный вид). На растениях недотроги в общей сложности зафиксировано в два раза больше видов муравьёв, большее среднее количество муравьёв и их видов как на одну выборку, так и на экземпляр растения по сравнению со снытью. Это связано с ресурсной базой недотроги – практически на каждом растении присутствовали колонии характерного только для неё вида тлей (*Impatiens asiaticum*). Распределение инфлюэнтов на обоих видах растений носит равномерный характер, но привязано к их стациональным предпочтениям.

3. Муравьи-доминанты оказывают разное влияние на посещаемость подчинёнными видами муравьёв куртин недотроги. Доминанты *F. rufa* и *L. fuliginosus* не фуражируют на *I. parviflora* и не оказывают влияния на численность подчинённых видов на этом растении. Доминант *L. emarginatus* травяной ярус посещает, в связи с чем с его стороны наблюдается

слабая отрицательная корреляция с количественными показателями инфлюэнтов. При минимальных показателях посещаемости доминантом растений недотроги увеличиваются численные показатели инфлюэнтов.

4. Влияние *I. parviflora* на видовой состав и численность муравьёв в целом можно оценить как положительное по сравнению с другими сообществами, образованными аборигенными травянистыми растениями.

Благодарности

Автор глубоко признателен Р.И. Бурде (Институт эволюционной экологии НАН Украины, Киев), А.Г. Радченко (Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев) за ценные советы и замечания.

Литература

- Алешкина У.М. Растительные сообщества зелёной зоны г. Киева. // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. Том 1: Разнообразие типов растительных сообществ и вопросы их охраны. География и картография растительности. История и перспективы геоботанических исследований. СПб., 2011. С. 7–10.
- Андриенко Т.Л., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Растительный мир Украинского Полесья в аспекте его охраны. Киев: Наук. думка, 1983. 206 с.
- Бурда Р.И. Адвентивный вид *Impatiens parviflora* DC. (Balsaminaceae) у міських лісах Києва // Ukr. Botan. Journ. 2012. Vol. 69. № 3. С. 352–362.
- Гончаренко І.В., Ігнатюк О.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Лісова рослинність урочища Феопанія та її антропогенна трансформація // Ecology and noospherology. 2013. Vol. 24. №3–4. С. 51–63.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьёв. М.: Наука, 1991. 280 с.
- Захаров А.А., Саблин-Яворский А.Д. Муравьи в изучении биологического разнообразия // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118, вып. 3. С. 246–265.
- Резникова Ж.И. Межвидовые отношения муравьёв. Новосибирск: Наука, 1983. 206 с.
- Стукалюк С.В., Радченко В.Г. Структура многовидовых ассоциаций муравьёв (Hymenoptera: Formicidae) Горного Крыма // Энтомол. обозр. 2010. Т. 89, вып. 3. С. 532–560.
- Флора СССР / Ботанический Институт АН СССР. Под ред. В.Л. Комарова. Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1964. 30 т.
- Beerling D.J., Perrins J.M. *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens roylei* Walp.). // J. Ecol. 1993. Vol. 81. P. 367–382.

- Blackman R.L., Eastop V.F. Aphids on the World's Herbaceous Plants and Shrubs. Chichester: John Wiley & Sons, 2006. 1439 pp.
- Chmura D., Sierka E. Relation between invasive plant and species richness of forest floor vegetation: a study of *Impatiens parviflora* DC. // Polish Journal of Ecology. 2006. Vol. 54. No 3. P. 417–428.
- Chmura D., Sierka E. The invasibility of deciduous forest communities after disturbance: a case study of *Carex brizoides* and *Impatiens parviflora* invasion // Forest Ecology and Management. 2007. Vol. 242. P. 487–495.
- Coombe D.E. Biological Flora of the British Isles. *Impatiens parviflora* DC // Journal of Ecology. 1956. Vol. 44. P. 701–713.
- Csiszar A. Research of the spread strategies of the small balsam (*Impatiens parviflora* DC.) and the fireweed (*Erechtites hieracifolia* RAF. ex DC.) // Doctorial (PhD) thesis themes. 2004. Sopron. 16 pp.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Warsaw: Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, 2002. 200 pp.
- Czechowski W., Marko B., Radchenko A., Slipinski P. Long-term partitioning of space between two territorial species of ants (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on subordinate species // Eur. J. Entomol. 2013. Vol. 110(2). P. 327–337.
- Dostálek J. Spreading of *Impatiens parviflora* DC. along roads in the territory of the Orlické hory Mts. and their foothills // Pflöda. 1997. Vol. 10. P. 153–157 (in Czech with English abstract).
- Eliašová M. The phenological synchrony between alien aphid *Impatientinum asiaticum* Nevsky and its host – alien plant *Impatiens parviflora* DC. Šiška, B. / Eds. M. Hauptvogel, M. Eliašová. Bioclimate: Source and Limit of Social Development International Scientific Conference, 6th–9th September 2011. Topoľčianky, Slovakia, 2011.
- EPPO data sheet on Invasive Plants 05-11832 P IAS point 7.2 *Impatiens parviflora*. 10 pp. (Электронный документ) // (<https://www.eppo.int>). Проверено 15.03.2016.
- Goßner M., Gruppe A., Simon U. Aphidophagous insect communities in tree crowns of the neophyte Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco] and Norway spruce (*Picea abies* L.) // Journal of Applied Entomology. 2005. Vol. 129. Is. 2. P. 81–88.
- Godefroid S., Koedam N. Comparative ecology and coexistence of introduced and native congeneric forest herbs: *Impatiens parviflora* and *I. noli-tangere* // Plant Ecology and Evolution. 2010. Vol. 143 (2). P. 119–127. doi:10.5091/plecevo.2010.397
- Golivets M. Ecological and biological determination of invasion success of non-native plant species in urban woodlands with special regard to short-lived monocarps // Urban Ecosyst. 2013. DOI 10.1007/s11252-013-0313-4.
- Hejda M. What Is the impact of *Impatiens parviflora* on diversity and composition of herbal layer communities of temperate forests? // PLoS One. 2012. 7(6):e39571. doi:10.1371/journal.pone.0039571
- Holman J. Taxonomy and ecology of *Impatientinum asiaticum* Nevsky, an aphid recently introduced to Europe (Homoptera: Aphididae) // Acta Entomologica Bohemoslovaca. 1971. Vol. 68. P. 153–166.
- Ihnatiuk O.A., Stukalyuk S.V. Degradation Changes in the Structure of Multispecies Associations of Ants in Urbanized Areas // Russian Journal of Ecology. 2015. Vol. 46. No 1. P. 109–115.
- Kaspari M., Majer J.D. Using ants to monitor environmental change // In: Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity / Eds. D. Agosti, J. Majer, E. Alonso, T.R. Schultz. Washington: Smithsonian Institution Press, 2000. P. 89–98.
- 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-Grappo L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilf M., Zikos A., Roy D.B., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. 80. P. 101–149.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database // The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN). 2004. 12 pp.
- Lysik M. Ten years of change in ground-layer vegetation of European beech forest in the protected area (Ojcow National Park, South Poland) // Polish Journal of Ecology. 2008. Vol. 56. P. 17–31.
- Majer J.D., Day J.E., Kabay E.D. Recolonization by ants in bauxite mines rehabilitated by a number of different methods // Journal of Applied Ecology. 1984. Vol. 21. P. 355–375.
- Obidzinski T., Symonides E. The influence of the groundlayer structure on the invasion of small balsam (*Impatiens parviflora* DC.) to natural and degraded forests // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2000. Vol. 69. P. 311–318.
- Piscorz R., Klimko M. The effect of *Puccinia komarovii* Tranzsch. infection on characters of *Impatiens parviflora* DC. in Galio Sylvatici-Carpinetum (R. Tx. 1937) Oberd. 1957 forest association // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2006. Vol. 75. No 1. P. 51–59.
- Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. The global invasion success of Central European plants is related to distribution characteristics in their native range and species traits // Diversity and Distributions. 2009. Vol. 15. P. 891–903.
- Richardson D., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta D.F., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distributions. 2000. Vol. 6. P. 93–107.

- Rodrigo A., Retana J. Post-fire recovery of ant communities in Submediterranean *Pinus nigra* forests // *Ecography*. 2006. Vol. 29, No 2. P. 231–239.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. A competition hierarchy among Boreal ants: Impact on resource partitioning and community structure // *Oikos*. 1988. Vol. 51. No 2. P. 135–155.
- Schmitz G. Neophyten und Fauna: Ein Vergleich neophytischer und indigener *Impatiens*-Arten. // In: *Gebietsfremde Pflanzenarten* / Eds. R. Böcker, H. Gebhardt, W. Konold, S. Schmidt-Fischer. Ecomed, Landsberg. 1995. P. 195–204.
- Starý P., Láska P. Adaptation of native syrphid flies to new exotic plant (*Impatiens* spp.)-aphid-ant associations in Central Europe (Dipt., Syrphidae; Hom., Aphididae; Hym., Formicidae) // *Anzeiger für Schädlingkunde = Journal of pest science*. 1999. Vol. 72. Is. 3. P. 72–75.
- Tiido T. New records of aphids (Homoptera, Aphidodea) from Estonia // *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology and Ecology*. 2002. P. 124–138.
- Trepl L. Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa // *Dissertationes Botanicae*. 1984. Vol. 73. P. 1–371.
- Vepsäläinen K., Ikonen H., Koivula M. The structure of ant assemblages in an urban area of Helsinki, Southern Finland // *Ann. Zool. Fennici*. 2008. Vol. 45. P. 109–127.
- Vepsäläinen K., Savolainen R., Tiainen J., Vilen J. Successional changes of ants assemblages from virgin and ditched bogs to forest // *Ann. Zool. Fennici*. 2000. Vol. 37. P. 135–149.

CHANGES IN THE STRUCTURE OF BROAD-LEAVED FOREST ANT ASSEMBLAGES DUE TO DOMINATION OF *IMPATIENS PARVIFLORA* DC. (BALSAMINACEAE) IN HERBACEOUS LAYER

Stukalyuk S.V.

Institute for Evolutionary Ecology of the National Academy of Sciences of Ukraine,
Akademika Lebedeva str. 37, Kiev, Ukraine 03143.
E-mail: asmoondy@gmail.com

In June – August of 2012–2013, the studies of the changes in the structure of multi-species ant assemblages caused by invasive plant species *Impatiens parviflora* in the areas of deciduous forests of the green zone of Kiev (Ukraine) were carried out. This species is able to penetrate into ecosystems and change their appearance by forming single-species thickets. The data on ant's attendance of each of the 7 species of herbaceous forest plants were compared. The comparison showed that *I. parviflora* was the mostly visited by ants herbaceous forest plant. Fourteen ant species were found in the areas where *I. parviflora* dominated in the grass layer. In these areas, there were three species of dominant ants (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus*, and *L. emarginatus*). Becoming a dominant species in the grass layer of forests, *I. parviflora* creates a separate monolithic layer visited mainly by influent ant species. The main resources provided by *I. parviflora* to ants are the sugary excretions of aphids *Impatiens asiaticum* colonies, as well as herbivorous insects. Dominant ant species, except *L. emarginatus*, do not attend *I. parviflora* plants, which gives the ability to influent species to create a high dynamic density in the grass layer. Influents prefer to visit the herbaceous layer, whereas dominants prefer the ground layer.

Influence of *I. parviflora* on quantitative parameters in multispecies ant assemblages is generally perceived as a positive one. In plant communities where *I. parviflora* dominates in the grass layer the associations of ants are characterized by maximum values (ant species number, medium quantity of ants on sampling) compared to other communities formed by native herbaceous plants.

Keywords: *Impatiens parviflora*, plant communities, multi-species ant assemblages, dominants.

УДК 592:574.9

ИЗОЛИРОВАННЫЕ ПОПУЛЯЦИИ *EURYTEMORA AMERICANA* WILLIAMS (CRUSTACEA, COPEPODA) В НАСКАЛЬНЫХ ВАННАХ БЕЛОГО МОРЯ – ПОСЛЕДНИКОВЫЕ РЕЛИКТЫ ИЛИ АНТРОПОГЕННЫЕ ИНВАЗИИ?

© 2015 Сухих Н.М.¹, Кастрик В.², Полякова Н.В.³, Соуисси С.⁴,
Алексеев В.Р.¹

¹ Федеральное Государственное учреждение науки Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034,
E-mail: Susikh1@mail.ru, alekseev@zin.ru;

² Университет Лилля 1 естественных наук и технологии, биологический факультет,
Вильнев д'Аск 59655, Франция, E-mail: Vincent.Castric@univ-lille1.fr;

³ Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург 199034, E-mail: nvpnataly@yandex.ru;

⁴ Университет Лилля 1 естественных наук и технологии,
Лаборатория Океанологии и Географических наук, Морская станция,
Вимре 62930, Франция, E-mail: Sami.Souissi@univ-lille1.fr

Поступила в редакцию 28.07.2015

Изучение молекулярно-генетическими методами изолированной популяции *Eurytemora* в Белом море показало её несомненную близость к нативным популяциям вида *Eurytemora americana* Williams 1906 из Северной Америки. Генетические тесты указывают на недавнее заселение наскальных ванн Белого моря видом *E. americana*. Находки других изолированных популяций атлантических и тихоокеанских видов рода *Eurytemora* в Арктике в литературе чаще всего объясняются историческими причинами: сохранением реликтовых популяций, некогда охватывавших Голарктику и разделённых процессами образования и таяния ледников. Нахождение *E. americana* в Белом море позволяет выдвинуть в качестве возможной причины формирования этих изолятов – расселение кораблями в период интенсивных грузоперевозок по краевым Арктическим морям во время Второй мировой войны.

Ключевые слова: виды вселенцы, арктический регион, баркодинг, методы молекулярной генетики, Copepoda, *Eurytemora americana*.

Введение

Исследование биологических инвазий стало одним из ведущих направлений водной экологии со второй половины XX в. Основное внимание уделялось и уделяется межконтинентальным биологическим инвазиям в средних и низких широтах, что во многом объясняется главным направлением морских грузоперевозок. Основным механизмом при этом считается транспортировка организмов балластными водами крупнотоннажных судов [Leppäkoski et al., 2002]. Заполнение балластных отсеков и их опорожнение на протяжении большей части XX в.

происходило вблизи морских портов. Подавляющее число морских портов расположено в устьях крупных рек или заливов, связанных с речными системами. Морские порты, таким образом, становятся воротами для проникновения и расселения континентальных инвазийных видов. Удобным объектом для изучения процессов биоинвазий этим путём являются виды рода *Eurytemora* (Crustacea, Copepoda) [Lee, 2000; Beyrend-Dur et al., 2009] благодаря большому числу видов, хорошо очерченным ареалам и обитанию в солоноватых водах. Последнее особенно важно для успешного заселения этих

видов указанным выше путём. Благодаря применению молекулярно-генетических методов удалось доказать факт вселения американского вида *Eurytemora carolleeae* Alekseev & Souissi, 2011 в Балтийское море [Sukhikh et al., 2013]. Известны также многочисленные случаи успешного проникновения европейских и азиатских видов в континентальные водоёмы Америки: ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897, кладоцера *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) и т. д. [Mills et al., 1993; Stepien et al., 1998; MacIsaac et al., 1999]. Основное внимание уделяется, таким образом, расселению инвазивных видов по средним широтам, а также из водоёмов Понто-Каспия в Северную Америку. Расселение видов по арктическому маршруту, а также биологические инвазии в Арктике до сих пор не изучались. Вместе с тем в XX в. были обнаружены локальные изолированные популяции атлантических и тихоокеанских видов в прибрежных районах Арктики [Скарлато, Голиков, 1985; Абрамова, 1996; Абрамова, Соколова, 1999; Абрамова и др., 2004]. Происхож-

дение этих изолятов объяснялось в основном историческими причинами, то есть длительным существованием реликтовых популяций видов, ареал которых некогда охватывал всю Голарктику [Скарлато, Голиков, 1985]. Возможность биологических инвазий или антропогенного заноса данных видов, например, с балластными водами судов в регионы Арктики, ранее не анализировалась. Ещё одной возможной причиной нахождения этих видов могло быть их ошибочное определение, связанное с недостаточно разработанной систематикой, а также с существованием видов-двойников [Lajus et al., 2015].

Настоящее исследование было выполнено с целью подтверждения молекулярно-генетическими методами принадлежности вида из наскальных ванн Белого моря к американскому виду *Eurytemora americana*, а также оценки возможности его антропогенного заноса.

Материал и методика

Отбор проб и место исследования. За период с 2004 по 2014 г. нами исследовано около 100 наскальных ванн, расположенных на более чем 10 островах (отмечены чёрным цве-

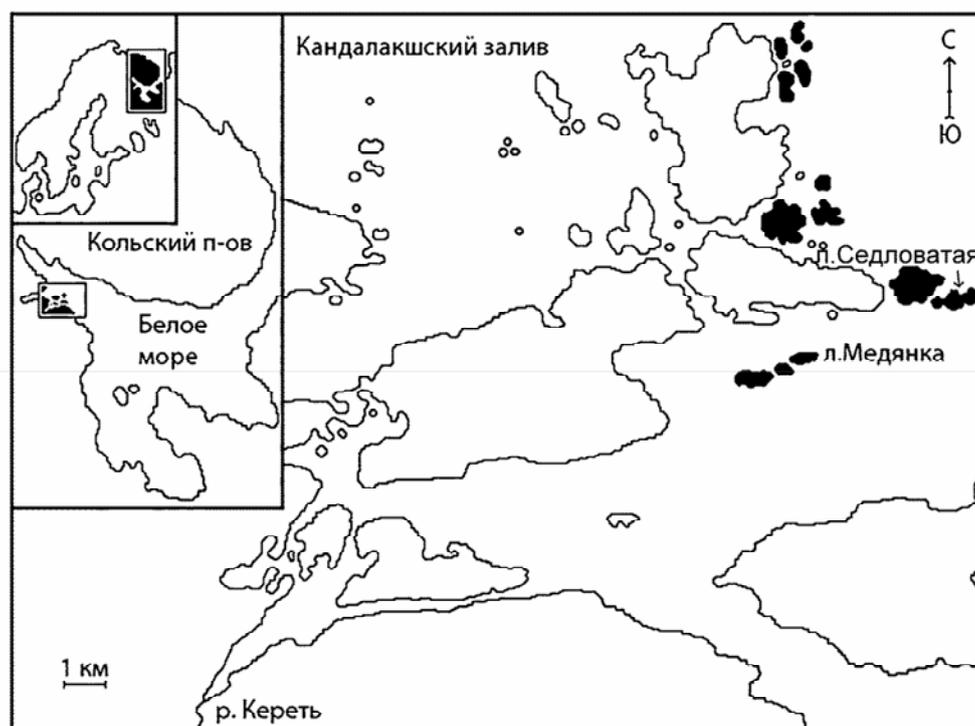


Рис. 1. Карта района исследований вида *Eurytemora americana* Williams, Кандалакшский залив Белого моря. Чёрным отмечены луды (острова), на которых проводились многолетние наблюдения.

том на рис. 1). Для каждого водоёма определяли морфометрические характеристики, визуально оценивали высоту над уровнем моря, кондуктометром измеряли солёность. Зоопланктон отбирали фильтрацией 1–10 л воды через гидробиологический сачок (газ № 70). Восемнадцать ванн на островах Медянка и Седловатая были выбраны в качестве объектов постоянного мониторинга видового состава и морфометрических условий.

Пробы для генетического и морфологического анализа были отобраны летом 2014 г. в наскальных ваннах о. Медянка Кандалакшского залива Белого моря (рис. 1). Определённые организмы велось по возможности до вида или до рода.

Генетический анализ

Ракообразные были зафиксированы в 96%-м этиловом спирте. 10 особей были исследованы при помощи методов молекулярной генетики: 10 – по гену CO1, и 3 особи из них также были проанализированы по генам 18S рРНК, ITS1- 5.8S рРНК -ITS2 и 16S рРНК. Геномная ДНК была выделена по протоколу, описанному в статьях Hoelzel, Green [1992] и Lee, Frost [2002] с изменениями.

Для амплификации участка ядерного гена 18S рРНК (1800 пар оснований) использовали праймеры 18A1 mod (5' CTGGTTGATCCTG CCAGTCATATGC 3') и 1800 mod (5' GATCCT TCCGCAGGTTACCTACG 3') [Raupach et al., 2009].

Для амплификации участка ядерного гена ITS1- 5.8S рРНК -ITS2 (800 пар оснований) использовали праймеры ITS4 (5' TCCCTCCGCT TATTGATATGC 3') и ITS5 (5' GGAAGTAAAA GTCGTAACAAGG 3') [White et al., 1990].

Для амплификации участка митохондриального гена 16S рРНК (300 пар оснований) использовали праймеры 16SA2 (5' CCGGGT C/T TCGSTAAGGTAG 3') и 16SB2 (5' CAACAT CGAGGTCGCAGTAA 3') [Lee, 2000].

Для всех трёх вышеперечисленных участков генов использовали следующий температурный профиль полимеразной цепной реакции (ПЦР): начальная денатурация 5 мин при 95 °С, следующие 35 циклов по схеме 90 °С

(30 с), 40–55 °С (30 с), 72 °С (60 с) и конечная элонгация 5 мин при 72 °С. Единственным различием было использование разных температур для отжига праймеров: для гена 18S рРНК T отж =55 °С, для участка ITS1- 5.8S рРНК -ITS2 T отж =50 °С, для гена 16S рРНК T отж =40 °С

Для амплификации участка митохондриального гена CO1 (611 пар оснований) использовали праймеры EuF1 (5'-CGTATGGA GTTGGGACAAGC-3') и EuR2 (5'-CAAAA TAAGTGTGGTATAAAAATTGGA-3') [Winkler et al., 2011]. Следующий температурный профиль полимеразной цепной реакции (ПЦР) был использован: начальная денатурация 5 мин при 95 °С, следующие пять циклов по схеме 90 °С (30 с), 45 °С (60 с), 72 °С (90 с), затем 27 циклов по схеме 90 °С (30 с), 55 °С (45 с), 72 °С (60 с) и конечная элонгация 5 мин при 72 °С.

Полученные продукты были очищены при помощи набора Qiaquick PCR purification kit (Qiagen). Секвенирование проводили в обе стороны на автоматическом секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystems) с применением наборов BigDye v.3.1. и тех же праймеров, что использовались для амплификации. Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью программы BioEdit 7.0.3 [Hall, 1999] по алгоритму Clustal W [Thompson et al., 1994] и редактировали вручную.

Филогенетическая реконструкция выполнена методом максимального правдоподобия (ML) с использованием модели Тамура-Ней в пакете программ: MEGA v.6 [Tamura et al., 2007]. В качестве статистического теста применяли метод бутстрепа с использованием 1000 псевдорепликаций. Опубликованные ранее последовательности 16S rDNA и 18S рРНК *E. americana* из р. Дувамиш (Сиетл) были использованы для сравнения полученных данных [Lee, 2000].

Морфологические исследования

Всего по морфологическим признакам было исследовано 15 самок и 10 самцов *Eurytemora* из наскальной ванны о. Медянка Кандалакшского залива Белого моря. Измерения рачков

были выполнены с помощью окуляр-микрометра. Особенности морфологии изучались под большим увеличением с использованием световой иммерсии с применением микрофотографий на микроскопе Zeiss IMAGER A-1. Препарирование организмов проводилось под микроскопом на предметном стекле в глицерине. Далее препарат накрывали покровным стеклом с восковыми ножками и обводили каннадским бальзамом.

Результаты

Характеристика наскальных ванн. Средняя за летний сезон солёность исследованных ванн колебалась от 0 до 25 psu, хотя часто диапазон колебаний в отдельно взятом водоёме составлял от 2 до 40 psu. Это связано с тем, что регулярной связи с морем здесь нет и, соответственно, в засушливое время солёность повышается из-за испарения, а после дождей резко падает. В ваннах имеющих постоянную связь с морем, колебания солёности минимальны и в среднем соответствуют морской.

Было найдено 55 видов зоопланктона, из них 26 – коловратки, 25 – ракообразные, 4 – личинки бентосных животных. Необходимо отметить низкую частоту встречаемости видов при достаточно большом фаунистическом списке (многие виды были встречены однократно). Из ракообразных наиболее широко распространены *Tigriopus brevicornis* (O.F. Müller, 1776), отмеченный в большинстве ванн и представители рода *Eurytemora*.

Последние массово развивались в водоёмах, средняя за сезон солёность которых составила 4–10 psu, причём не сильно превышая верхнюю границу указанного диапазона. В этих ваннах отмечены максимальные величины обилия зоопланктона, при максимальном же разбросе показателей. Около 60% водоёмов характеризуются численностями зоопланктона от 500 до 3000 экз/л, в большинстве из них численность определяется коловратками, в частности *Brachionus plicatilis* Müller, 1786, *B. urceus* (Linnaeus, 1758) и *Hexartra sp.*, что характерно только для середины лета. В некоторых крупных ваннах высокие показатели обилия зоопланктона обусловлены массовым раз-

витием эвриеморы, особенно её ювенильными стадиями. Доля её в общей численности составляла до 90%. Из 18 ванн двух островов, являющихся объектами мониторинговых наблюдений, представители рода *Eurytemora* постоянно в больших количествах присутствовали в трёх ваннах с относительно стабильной солёностью. Эти большие ванны, глубиной 1 м, располагаются с южной стороны островов Медянка и Седловатая (рис. 1). Здесь *Eurytemora* являются доминирующей формой, определяющей численность и биомассу зоопланктонного сообщества. Так же эвриеморы присутствуют ещё в трёх ваннах, но в связи с более выраженными колебаниями солёности, здесь присутствие их в течение сезона не постоянно. При распреснении происходит смена сообщества на пресноводное, при увеличении солёности *Eurytemora* замещается на *T. brevicornis*.

Сходная картина встречаемости *Eurytemora* отмечена и на других островах, где съёмки носили нерегулярный характер. Ракообразные рода *Eurytemora* присутствуют в части ванн в течение всего летнего сезона, причём численность колеблется от единиц до 500 экз/л. Но при солёности выше 16 psu (практически в границах миксомезогалинной группы) они уже не встречаются. При этом в ваннах, где физико-химические характеристики изменяются в течение лета не столь существенно, нами показано наличие вертикальной солёностной стратификации. Ракообразные рода *Eurytemora* живут только в поверхностном 20-сантиметровом слое воды, практически не попадаясь в более глубоких и осолонённых горизонтах.

В наскальных ваннах Белого моря предыдущими исследователями было найдено несколько видов *Eurytemora* [Кос, 1977, 1993; Вехов, 2001; Кособокова, Перцова, 2012]. Это вызывало некоторые сомнения, поскольку для самого Белого моря достоверно было указано присутствие только одного вида *E. affinis* [Кособокова, Перцова, 2012]. Из пяти видов списка Кос (*E. brodskyi* Kos, 1993, *E. arctica* Wilson, Tash, 1966, *E. herdmani* Thompson, Scott, 1898, *E. pacifica* Sato, 1913 и *E. americana*) наиболь-

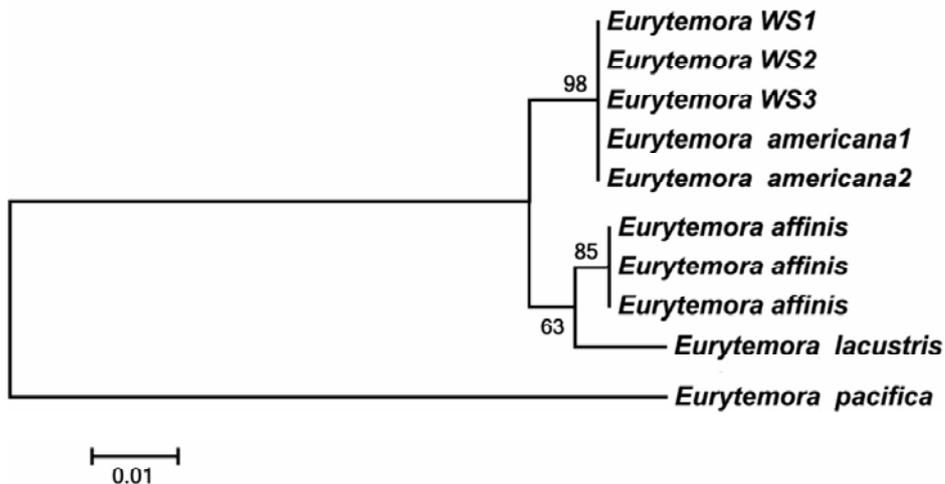


Рис.2. Филогенетическое дерево, построенное по данным 10 нуклеотидных последовательностей участка гена 18S рРНК видов рода *Eurytemora*. В узлах дерева указаны индексы (в %) бутстрэп-анализа ML

ший интерес в плане возможных биологических инвазий представляла *E. americana*, что и определило выбор нами этого вида для молекулярно-генетических исследований.

Результаты генетических исследований *Eurytemora* на о. Медянка

При сравнении последовательностей ядерного гена 18S рибосомальной РНК было установлено, что все исследуемые нами *Eurytemora* из ванны на о. Медянка соответствовали опубликованным сиквенсам (500 п.о.) одного вида *E. americana* с тихоокеанского побережья Северной Америки [Lee, 2000] (рис.2).

Анализ другого гена – митохондриальной 16S рРНК показал достоверные отличия от референсной американской популяции. Уровень отличий составлял 18.3% нуклеотидных замен, что говорит о длительном времени изоляции друг от друга удаленных частей популяции в рамках широкого ареала или, возможно, соответствует межвидовым различиям [Bucklin, LaJeunesse, 1994; Lee, 2000; Alekseev, Souissi, 2011; Sukhikh, Alekseev, 2013].

Последовательности генов CO1 и ITS в открытом доступе отсутствуют, поэтому нам не с чем сравнить полученные здесь сиквенсы для этих генов. Данные по CO1 позволяют сделать важные выводы о внутривидовом полиморфизме и о возможном времени заселе-

ния *E. americana* в описанный биотоп. Все 10 сиквенсов гена CO1 не различаются ни на один нуклеотид и образуют общий гаплотип, что может свидетельствовать о недавнем резком увеличении численности популяции, возможно, в результате вселения.

Результаты морфологического анализа

Результаты детального морфологического анализа не противоречили нашему предположению о принадлежности исследуемого вида к *E. americana*. Беломорская *Eurytemora* (рис. 3 А, Б) в целом была сходна с вселенцем из Англии (рис. 3 Д, Е) и нативной *Eurytemora* из Дальнего Востока (рис. 3 Ж, З) по основным морфологическим признакам: форма P5 самок и самцов и угол, под которым расположен отросток к оси P5 самок (рис. 4 Д, И; 4 Ж, Л; 4 З, М), на первом членике экзоподита левой P5 самца присутствует шип (указан стрелкой на рис. 4 Д, З). В то же время на всех исследуемых экземплярах из наскальных ванн Белого моря отсутствовали длинные наружные щетинки на базиподитах P5 самок (рис. 4 И), у *Eurytemora* из Англии и Дальнего Востока эти щетинки есть (рис. 4 Л, М – указано стрелкой). Также у беломорской *Eurytemora* не наблюдалось различий в длинах шипов на 8–12 члениках геникулирующей антеннулы самцов (рис. 4 Б), что характерно для нативной и английской форм (рис. 4 В, Г).

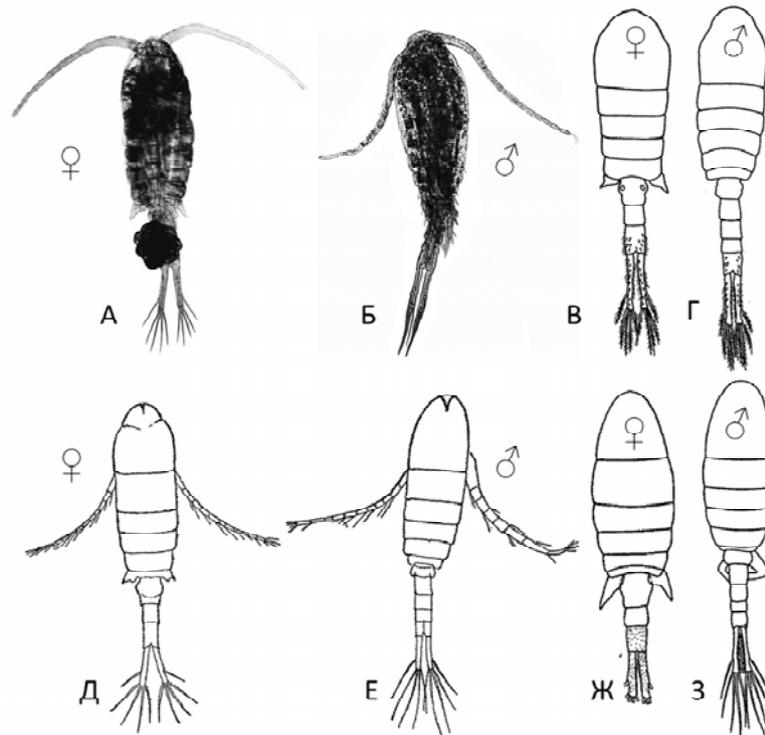


Рис. 3. Общий вид *Eurytemora americana* Williams из наскальных ванн о. Медянка (Белое море) (А, Б); *E. brodskyi* Kos из наскальных ванн м. Картеш Кандалакшского залива Белого моря (В, Г) [по Кос, 1993]; *E. americana* из ванн в Англии (Д, Е) [по Lowndes, 1931]; *E. americana* из Охотского моря (Ж, З) [Кос, 1977]. А, В, Д, Ж – самки, Б, Г, Е, З – самцы. Разрешение на рисунки Д, Е не требуется, разрешение на перепечатку остальных оригинальных рисунков получено в издательстве ЗИН РАН.

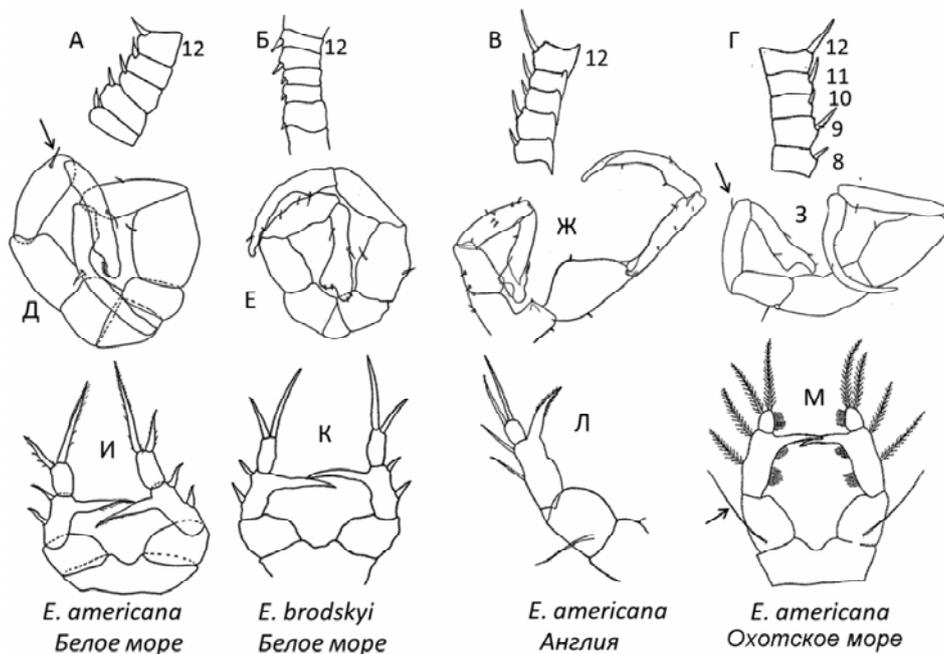


Рис. 4. Морфологические особенности исследуемых видов *Eurytemora* из наскальных ванн о. Медянка (Белое море) (А, Д, И), беломорской *E. brodskyi* Kos из наскальных ванн м. Картеш [по Кос, 1993] (Б, Е, К), *E. americana* Williams из ванн в Англии (В, Ж, Л) [по Lowndes, 1931] и тихоокеанской *E. americana* из Охотского моря (Г, З, М) [по Кос, 1977]. 8–12 членики антеннулы (А–Г); пятая пара ног самца (Д–З); пятая пара ног самки (И–М). Разрешение на рисунки В, Ж, Л не требуется, разрешение на перепечатку остальных оригинальных рисунков получено в издательстве ЗИН РАН.

Еще большее сходство по морфологическим признакам исследованная нами *Eurytemora* (рис. 3 А, Б) проявила с *E. brodskyi* (рис. 3 В, Г), описанной из наскальных ванн Белого моря м. Картеш. Нами установлено только 3 незначительных морфологических отличия между *E. brodskyi* и *E. americana*. Первое касается опушения P5 у самок, отсутствие опушения P5 самок *E. brodskyi* (рис. 4 К) и слабое опушение у беломорской *E. americana* (рис. 4 И). Второе касается соотношения длин шипов на геникулирующей антеннуле самцов – примерно равная длина шипов на 8–12 члениках у беломорской *E. americana* (рис. 4 А) и в 2 раза более длинные шипы на 11, 12 члениках по сравнению с 8–10 у *E. brodskyi* (рис. 4 Б). Третье отличие состоит в отсутствии шипа на первом членике базиподита левой P5 самца у *E. brodskyi* (рис. 4 Е), тогда как у беломорской *E. americana* он есть (рис. 4 Д).

Обсуждение

Исходно вид *E. americana* был описан Вильямсом в 1906 г. в водах Род-Айленда с Атлантического побережья США [Williams, 1906]. Вид распространён также в Арктических водах Северной Америки, вдоль Тихоокеанского и Атлантического побережий Северной Америки, а также в водах Северной Азии [Кос, 1977].

Впервые за пределами естественного ареала вид был найден в Англии в наскальных ваннах [Lowndes, 1931], следующие находки были сделаны на Французском и Бельгийском побережье Северного моря [Razouls et al., 2005–2016; Voxshall, 2015]. Последней из недавних находок является указание на *E. americana* из Аргентины, где она, возможно, присутствовала и ранее, но определялась как *E. affinis* (Porpe, 1880) [Hoffmeyer et al., 2000].

В литературе встречались упоминания для Белого моря *E. affinis* или *E. hirundoides* (Nordquist, 1888) [Кособокова, Перцова, 2012], которые в последнее время сведены в синонимы [Busch, Brenning, 1992]. Для наскальных ванн Белого моря также дополнительно указаны виды *E. raboti* Richard, 1897 и *E. lacustris* (Porpe, 1887) [Вехов, 2001]. В статье Кос

[1993] для наскальных ванн мыса Картеш Белого моря указаны 5 видов рода *Eurytemora*: *E. brodskyi*, *E. arctica*, *E. herdmani*, *E. pacifica* и *E. americana*.

Полученные результаты молекулярно-генетического и морфологического анализа позволяют утверждать о нахождении представителя американского вида *E. americana* в Европейской Арктике. Данная находка может быть объяснена двумя основными причинами: историческими событиями – выживанием изолированных популяций в ледниковый-постледниковый периоды или антропогенными инвазиями в недавнее время. Мы склоняемся ко второму объяснению.

Косвенными доказательствами инвазийного характера формирования данного изолята является то, что заметное развитие этот вид в Белом море получил во временных водоёмах – наскальных ваннах на берегу Белого моря и до сих пор не найден в самом море или эстуариях впадающих в него рек. Нужно сказать, что находка вселенца *E. americana* в Англии в начале XX в. также была сделана в прибрежных ваннах [Lowndes, 1931]. Временные водоёмы отличаются нестабильностью условий существования и видового состава. Конкурентные отношения между видами в них существенно ослаблены катастрофическим характером существования водоёмов. Именно поэтому виды-вселенцы не находят в них значительного сопротивления со стороны местной фауны. Виды рода *Eurytemora* известны тем, что откладывают покоящиеся яйца, устойчивые как к промерзанию, так и к высыханию. Это позволяет им легко колонизировать такие специфические биотопы, как наскальные ванны [Glirra et al., 2013].

Другими свидетельствами в пользу недавнего вселения вида в наскальные ванны могут служить низкий уровень генетической изменчивости по гену CO1 и структура сети гаплотипов.

Значительные отличия по гену 16S рРНК от американской популяции могут быть объяснены длительной изоляцией её от североамериканского ареала (в особенности от тихоокеанской популяции, с геномом которой велись

сравнения). Поскольку у данного вида весьма широкий ареал, который охватывает значительную часть Пацифики и американского Атлантического побережья, различия в митохондриальном геноме должны быть весьма значительны, как было у *E. affinis* [Lee, 2000].

В зависимости от того, из какой части естественного ареала предположительно была занесена *E. affinis* в Белое море, и зависит установленный нами уровень различий. Мы предполагаем, что наиболее вероятным для Белого моря является занос вида из атлантической части естественного ареала, на что указывают достоверные различия по гену 16S рРНК между тихоокеанской и беломорской популяциями. На это указывают и другие находки *E. americana* в Европе [Lowndes, 1931].

В литературе известен сходный вектор расселения другого вида континентальной американской фауны Copepoda – *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893) [Alekseev et al., 2002]. Этот вид был впервые найден в Англии в начале XX в., а затем во Франции, Испании и России. Недавний молекулярно-генетический анализ позволил достоверно указать на занос этого вида из водоёмов Атлантического побережья США [Miracle et al., 2013].

В литературе имеются и другие указания на фаунистическое сходство между Северной Америкой и арктическими водоёмами Евразии. В частности, в дельте р. Лены были обнаружены изолированные популяции *E. canadensis* Marsh, 1920, *E. raboti*, *E. gracilis* (Sars G.O., 1898), *E. bilobata* Akatova, 1949, *E. gracili-cauda* Akatova, 1949, *E. arctica*, *E. foveola* Johnson, 1961 [Абрамова, 1996; Абрамова и др., 2004] и *Limnocalanus johanseni* Marsh, 1920 [Абрамова, Соколова, 1999]. Их находка также была объяснена историческими причинами, но вполне могла оказаться следствием арктических перевозок, осуществлявшихся в СССР в XX в. по Северному морскому пути. Окончательное решение о механизме формирования данного и других изолятов может быть получено лишь после установления исходной популяции водоёмов-доноров.

Представляет интерес вопрос о морфологической близости выявленной нами *E.*

americana к описанной из этих же наскальных ванн *E. brodskyi* [Кос, 1993]. По ряду таксономически важных признаков *E. brodskyi* отличается от *E. americana* (рис. 3, 4). Эти признаки послужили основанием для описания нового вида, и они же встречены у *E. americana* из Белого моря, идентифицированной молекулярно-генетическими методами. Возможно несколько объяснений этому факту.

Морфологическая изменчивость нативной популяции *E. brodskyi* изучена недостаточно, и в описание вида, и в имеющиеся ключи не вошли отклонения от типовой популяции.

При близкородственном скрещивании изначально небольшого количества особей очень часто начинают проявляться морфологические отклонения разного уровня (уродства, крайние формы морфологической изменчивости). В этом случае формируется популяция близкородственных особей морфологически весьма отличная от типовой. В известном смысле этот процесс можно рассматривать как начальную стадию видообразования, что нередко наблюдается на краях естественных ареалов в виде географически изолированных подвидов. В обоих этих случаях, описанная Кос *E. brodskyi* [Кос, 1993] является не валидным видом, а лишь морфотипом *E. americana*.

В случае, если причины образования изолята (анклава) *E. americana* в Белом море действительно исторические, тогда мы имеем дело с локальной популяцией близкородственного вида-двойника, родство которого с *E. americana* является несомненным. Однако, полученные нами молекулярные данные не поддерживают эту гипотезу.

Арктические моря бывшего СССР в XX в. весьма интенсивно осваивались по маршруту Северного морского пути. Благодаря созданию мощной ледокольной базы, в том числе атомных ледоколов, по маршруту Мурманск – Владивосток и обратно ежегодно проходили караваны судов для обеспечения, прежде всего, портов высокой Арктики. Эти корабли загружались и разгружались на протяжении всего маршрута с неизбежным заполнением и освобождением балластных отсеков [Белов, 1969]. Общее количество перевозимых грузов изме-

рялось ежегодно сотнями тысяч тонн, в сопоставимых масштабах перевозились в отсеках балластные воды, с находящимися в них организмами как в виде активных, так и покоящихся стадий. Наибольшим шансом для выживания обладают именно последние, такие стадии способны переносить существенные загрязнения нефтепродуктами и другими веществами, неизбежно присутствующими в балластных отсеках [Alekseev et al., 2010]. Виды рода *Eurytemora* относятся к числу таких организмов и способны длительное время переносить высокотоксичную среду балластных отсеков. Последствия этих перевозок для арктических водных экосистем до сих пор не исследовались, и полученные нами результаты, возможно, окажутся лишь вершиной айсберга. Учитывая набирающее ход потепление Арктики, способствующее развитию высокоширотного мореходства, большую востребованность более короткого пути для перевозки товаров, прежде всего из Китая в Европу [Blunden, 2012; Lasserre, Alexeeva, 2015], темпы и масштабы распространения инвазивных видов по этому маршруту существенно возрастут в ближайшем будущем. Это ставит вопрос о необходимости изучения и контроля процессов биоинвазий в водных арктических экосистемах. Решение этого вопроса требует дальнейших исследований.

Заключение

1. Молекулярно-генетическим методом достоверно подтверждено нахождение представителя североамериканской фауны *E. americana* в Белом море.

2. Исследованная популяция характеризуется пониженным уровнем генетической изменчивости, к тому же она получила большое развитие только в наскальных ваннах, что косвенным образом указывает на её заносный характер.

3. Указанное в литературе присутствие в Арктике изолированных популяций с исходно атлантическим или тихоокеанским происхождением, возможно, представляет собой следствие идущего антропогенного заселения Арктики с балластными водами судов.

4. Несомненная морфологическая близость *E. americana* и *E. brodskyi* может свидетельствовать об их синонимии.

Благодарности

Авторы благодарны Профессору Университета Висконсин Кэрол Эунми Ли за предоставленные для сравнения последовательности ДНК *Eurytemora americana*, а также Старкову Алексею за помощь в сборе материала в наскальных ваннах Белого моря.

Исследования проводились в соответствии с Гостемами № 01201351195 и № 01201351192 при поддержке грантов РФФИ 14-04-01149 А, 14-04-00932 А, 16-34-00086 мол_а и грантом Президиума Российской академии наук «Биоразнообразие». При выполнении работы была использована Федеральная коллекция ЗИН РАН, Санкт-Петербург № 96-03-16.

Литература

- Абрамова Е.Н. Веслоногие ракообразные (Crustacea, Copepoda) Усть-Ленского заповедника // Гидробиологические исследования в заповедниках. 1996. 8. С. 5–16.
- Абрамова Е., Вишнякова И., Четверова А., Абрамова А. Фауна *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) водоёмов дельты реки Лены: состав, распределение и экология // Тезисы докладов IV международной конференции «Современные проблемы гидроэкологии». СПб., 2004. С. 10.
- Абрамова Е.Н., Соколова В.А. О находках и жизненном цикле *Limnocalanus johanseni* (Copepoda, Calanoida) в дельте реки Лена // Зоологический журнал. 1999. 78. № 11. С. 1360–1363.
- Белов М.И. История открытия и освоения Северного морского пути. Т. 4. Научное и хозяйственное освоение Советского Севера 1933–1945 гг. Л., Морской транспорт, 1969.
- Вехов В.Н., Ракообразные наскальных ванн островов и побережья Кандалакшского залива Белого моря // Биология внутренних вод. 2001. № 3. С. 20–28.
- Кос М.С. Виды рода *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) северной части Тихого океана: систематика, распространение, изменчивость // В сб.: Исследования фауны морей. Морской планктон (систематика и фаунистика) / Ред. О.А. Скарлато. Л., 1977. Т. 20. № 28. С. 20–53.
- Кос М.С. Новый вид рода *Eurytemora* из губы Чупа (Белое море) // В сб.: Исследования фауны морей. Морской планктон (систематика, экология, распределение) / Ред. О.А. Скарлато. СПб., 1993. Т. 45. № 53. С. 30–37.

- Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика и экология сообществ // В кн.: Система Белого моря: Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. М.: Научный мир, 2012. Т. 2. С. 640–674.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н. История происхождения жизни и биогеографическое районирование // В сб.: Северный Ледовитый и Южный океаны / Ред. А.Ф. Трещников, С.С. Сальников. Л.: Наука, 1985. С. 114–119.
- Alekseev V., Fefilova E., Dumont H.J. Some noteworthy free-living copepods from surface freshwater in Belgium // *Belgian Journal of Zoology*. 2002. 132(2). P. 133–139.
- Alekseev V.R., Markrushin A., Hwang J.-S. Does the survivorship of activated resting stages in toxic environments provide cues for ballast water treatment? // *Marine Pollution Bulletin*. 2010. 61. P. 254–258.
- Alekseev V.R., Souissi A. A new species within the *Eurytemora affinis* complex (Copepoda: Calanoida) from the Atlantic Coast of USA, with observations on eight morphologically different European populations // *Zootaxa*. 2011. 2767. P. 41–56.
- Beyrend-Dur D., Souissi S., Devreker D., Winkler G., Hwang J.S. Life cycle traits of two transatlantic populations of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida): salinity effects // *Journal of plankton research*. 2009. 31(7). P. 713–728.
- Blunden M. Geopolitics and the Northern Sea Route // *International Affairs*. 2012. 88. 1. P. 115–129.
- Voxshall G. *Eurytemora americana*. (Электронный документ) // World of Copepods database. World Register of Marine Species. 2015 // (<http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=104873>). Проверено 27.04.2016.
- Bucklin A., LaJeunesse T.C. Molecular genetic variation of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida): Preliminary evaluation of genetic structure and subspecific differentiation based on mtDNA sequences // *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 1994. 35. P. 45–51.
- Busch A., Brenning U. Studies on the status of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) // *Crustaceana*. 1992. 62. P. 13–38.
- Glippa O., Alekseev V., Souissi S. Effects of photoperiod on egg production in *Eurytemora affinis* Poppe, 1880 (Copepoda: Calanoida) from the Seine Estuary (France) // *Italian Journal of Zoology*. 2013. 80(4). P. 518–525.
- Hall T.A. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Research*. 1999. 41. P. 95–98.
- Hoelzel A.R., Green A. Analysis of population-level variation by sequencing PCR-amplified DNA // *Molecular genetic analysis of populations: a practical approach* / Eds A.R. Hoelzel. New York: Oxford University Press, 1992. P. 159–187.
- Hoffmeyer M.S., Frost B.W., Castro M.B. *Eurytemora americana* Williams, 1906, not *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880), inhabits the Bahía Blanca Estuary, Argentina // *Scientia Marina*. 2000. 64. P. 111–113.
- Lajus D., Sukhikh N., Alekseev V. Cryptic or pseudocryptic: can morphological methods inform copepod taxonomy? An analysis of publications and a case study of the *Eurytemora affinis* species complex // *Ecology and Evolution*. 2015. 5(12). P. 2374–2385.
- Lasserre F., Alexeeva O. Analysis of Maritime Transit Trends in the Arctic Passages // *International Law and Politics of the Arctic Ocean* / Eds S. Lalonde, T.L. McDorman. Leiden: Brill, 2015. P. 180–193.
- Lee C.E. Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate populations // *Evolution*. 2000. 54. P. 2014–2027.
- Lee C.E., Frost B.W. Morphological stasis in the *Eurytemora affinis* species complex (Copepoda: Temoridae) // *Hydrobiologia*. 2002. 480. P. 111–128.
- Leppäkoski E., Olenin S., Gollasch S. The Baltic Sea – a field laboratory for invasion biology // *Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management* / Eds E. Leppäkoski, S. Gollasch, Olenin S. Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 253–259.
- Lowndes A.G. *Eurytemora thompsoni*, A. Willey, a new European record // *Annals & Magazine of Natural History*. 1931. 8. P. 501–507.
- MacIsaac H., Grigorovich I., Hoyle J., Yan N., Panov V. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1999. 56. 1. P. 1–5.
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // *Journal of Great Lakes Research*. 1993. 19. P. 1–54.
- Miracle M.R., Alekseev V., Monchenko V., Sentandreu V., Vicente E. Molecular-genetic contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group // *Journal of Natural History*. 2013. 47. P. 863–888.
- Raupach M.J., Mayer C., Malyutina M., Wägele J.-W. Multiple origins of deep-sea Asellota (Crustacea: Isopoda) from shallow waters revealed by molecular data // *Proceedings of the Royal Society B*. 2009. 276. P. 799–808.
- Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J., Desreumaux N. Diversité et répartition géographique chez les Copépodes planctoniques marins. 2005–2016 (Электронный документ) // (<http://copepodes.obs-banyuls.fr>). Проверено 27.04.2016.
- Stepien C.A., Dillon A.K., Chandler M.D. Genetic identity, phylogeography, and systematics of ruffe *Gymnocephalus* in the North American Great Lakes and Eurasia // *Journal of Great Lakes Research*. 1998. 24. P. 361–378.
- Sukhikh N.M., Alekseev V.R. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida) // *Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences*. 2013. 317.1. P. 85–100.

- Sukhikh N.M., Souissi A., Souissi S., Alekseev V.R. Invasion of *Eurytemora* sibling species (Copepoda: Temoridae) from North America into the Baltic Sea and European Atlantic coast estuaries // *Journal of Natural History*. 2013. 47:5. 12. P. 753–767.
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // *Molecular Biology and Evolution*. 2007. Doi: 10.1093/molbev/msm-92.
- Thompson J.D., Higgins D.J., Gibson T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // *Nucleic Acids Research*. 1994. 22. P. 4673–4680.
- White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J.W. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications* / Eds M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, T.J. White. New York: Academic Press, 1990. P. 315–322.
- Williams L.W. Notes on marine Copepoda of Rhode Island // *American Naturalist*. 1906. 40. P. 639–660.
- Winkler G., Souissi S., Poux C., Castric V. Genetic heterogeneity among *Eurytemora affinis* populations in Western Europe // *Marine Biology*. 2011. 158. P. 1841–1856.

ISOLATED POPULATIONS OF *EURYTEMORA AMERICANA* WILLIAMS (CRUSTACEA, COPEPODA) IN THE WHITE SEA ROCK POOLS – POSTGLACIAL RELICTS OR ANTHROPOGENIC INVASION?

© 2015 Sukhikh N.¹, Castric V.², Polyakova N.³, Souissi S.⁴, Alekseev V.¹

¹ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences,

Saint Petersburg Russia, 199034, E-mail: Sukhikh1@mail.ru, alekseev@zin.ru;

² Université Lille 1 Sciences et Technologies, UFR de Biologie, Villeneuve d'Ascq Cedex 59655, France, E-mail: Vincent.Castric@univ-lille1.fr;

³ Saint Petersburg State University,

Saint Petersburg 199034, Russia, E-mail: nvpnataly@yandex.ru;

⁴ Université Lille 1 Sciences et Technologies, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, Station Marine, Wimereux 62930, France, E-mail: Sami.Souissi@univ-lille1.fr

Molecular-genetic study of isolated populations of *Eurytemora* in the White Sea showed its undoubted proximity to the native North American populations of *Eurytemora americana*, Williams 1906. Genetic tests show the recent colonization of the White Sea rock pools by initially small amount of individuals of *E. americana*. Existing published data on the presence of isolated Atlantic and Pacific species in the Arctic region are mostly explained by historical reasons: preservation of relict populations formerly inhabited the Holarctic and separated by processes of formation and melting of glaciers. Finding of *E. americana* in the White Sea allowed us to suppose a possible reason of formation of these isolates: transportation with ship ballast waters during the period of intensive cargo in the Second World War along the edge of the Arctic seas.

Key words: invasive species, arctic region, barcode, molecular genetic tools, Copepoda, *Eurytemora americana*