

INSS 1996–1499

2019 №1



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., Косой М.Ю.,
д.б.н., Краснов Б.Р., д.б.н., Крылов А.В., к.б.н., Масляков В.Ю., д.б.н., Миллер Даниил,
к.б.н., Морозова О.В., академик РАН, Павлов Д.С., д.б.н., Пельгунов А.Н.,
д.б.н. Ричардсон Дэвид, 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 – *AGRICOLA, CNKI, EBSCO Discovery Service, Gale, Gale Academic OneFile, Geobase, Global Health, Google Scholar, Health Reference Center Academic, OCLCWorldCat Discovery Service, ProQuest Agricultural & Environmental Science Database, ProQuest Biological Science Database, ProQuest Natural Science Collection, ProQuest SciTech Premium Collection, ProQuest-ExLibris Primo, ProQuest-ExLibris Summon, SCOPUS, Web of Science Core Collection, PИИЦ.*

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>Алексеев М.Ю., Ткаченко А.В., Зубченко А.В., Шкателов А.П., Николаев А.М.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭФФЕКТИВНОСТЬ НЕРЕСТА И ВОЗМОЖНОСТЬ ПРОМЫСЛА ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ ГОРБУШИ (<i>ONCORHYNCHUS GORBUSHA</i> WALBAUM) В РЕКАХ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ	1
<i>Беляева П.Г.</i> ИНВАЗИИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В КАМСКОМ И ВОТКИНСКОМ. ВОДОХРАНИЛИЩАХ	14
<i>Гребенников К.А., Муханов С.Ю.</i> <i>CORYTHUSHA CILIATA</i> (SAY, 1932) (HEMIPTERA: HETEROPTERA: TINGIDAE) – НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД КЛОПОВ В ФАУНЕ УЗБЕКИСТАНА.....	25
<i>Гусев А.П.</i> ВТОРЖЕНИЕ <i>AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA</i> L. В ЛАНДШАФТЫ ЮГО-ВОСТОКА БЕЛАРУСИ	29
<i>Жохов А.Е. Пугачёва М.Н., Молодожникова Н.М., Беречкидзе И.А.</i> ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ПАРАЗИТОВ РЫБ В БАССЕЙНЕ ВОЛГИ: ОБЗОР ДАННЫХ ПО ЧИСЛУ ВИДОВ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ.....	38
<i>Калашян М.Ю., Креджян Т.Л., Карагян Г.А.</i> ЭКСПАНСИЯ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ АРЛЕКИН <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> PALL. (COLEOPTERA, СОСЦИНЕЛЛИДЫ) В АРМЕНИИ.....	56
<i>Коляда Н.А., Коляда А.С.</i> НАХОДКИ НА <i>AMORPHA FRUTICOSA</i> L. (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ) ИНВАЗИОННОГО ВИДА <i>ACANTHOSCELIDES PALLIDIPENNIS</i> (MOTSCHULSKY, 1874)	61
<i>Кулугев Б.Р., Швец Д.Ю., Голованов Я.М., Пробатова Н.С.</i> ТЛАДИАНТА СОМНИТЕЛЬНАЯ (<i>THLADIANTHA DUBIA</i> , CUCURBITACEAE) В БАШКОРТОСТАНЕ – ОПАСНЫЙ СОРНЯК С ВЫСОКИМ ИНВАЗИОННЫМ ПОТЕНЦИАЛОМ.....	66
<i>Олейников А.Ю.</i> АМЕРИКАНСКАЯ НОРКА НА МАЛЫХ РЕКАХ СИХОТЭ-АЛИНЯ.....	79
<i>Симакова А.В., Бабкина И.Б., Ходкевич Н.Е., Бабкин А.М., Интересова Е.А.</i> ЗАРАЖЁННОСТЬ ТРЕМАТОДАМИ <i>ORISTORCHIS FELINEUS RIVOLTA</i> , 1884 ЧУЖЕРОДНЫХ КАРПОВЫХ РЫБ В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕЙ ОБИ.....	90
<i>Степанова В.В., Аргунов А.В., Охлопков И.М.</i> СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АКТИВНОСТИ СОЛОНЦЕВАНИЯ БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ (<i>CERVUS ELAPHUS</i> L., 1758, CERVIDAE, ARTIODACTYLA) ЯКУТИИ В НАТИВНОМ И ИНВАЗИОННОМ УЧАСТКАХ АРЕАЛА.....	95
<i>Тимофеев В.А., Симакова У.В., Спиридонов В.А.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА ВОСТОЧНОЙ КРЕВЕТКИ <i>PALAEOMON MACRODACTYLUS RATHBUN</i> , 1902 (CRUSTACEA DESCARODA PALAEOMONIDAE) В ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ВОДАХ РОССИИ В ЧЕРНОМОРСКО-АЗОВСКОМ БАССЕЙНЕ.....	110

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭФФЕКТИВНОСТЬ НЕРЕСТА И ВОЗМОЖНОСТЬ ПРОМЫСЛА ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ ГОРБУШИ (*ONCORHYNCHUS GORBUSHA* WALBAUM) В РЕКАХ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2019 Алексеев М.Ю.*, Ткаченко А.В., Зубченко А.В., Шкателов А.П.,
Николаев А.М.

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии
им. Н.М. Книповича, Мурманск 183038, Россия.
e-mail: * mal@pinro.ru

Поступила в редакцию 22.08.2018, После доработки 15.02.2019, Принята к публикации 27.02.2019

В крупнейших лососёвых реках бассейна Белого моря, расположенных на Кольском п-ове – Поной, Варзуга и Умба исследовали особенности миграции горбуши, распределение её по нерестилищам, эффективность нереста и потенциальное воздействие на воспроизводство нативного вида – атлантического лосося (сёмги) (*Salmo salar* L.). Отмечено, что в различающихся по гидрологическим характеристикам реках распространение горбуши не одинаково. При выборе нерестовых участков горбуша предпочитает мелководные перекаты с умеренным течением и мелким фракционным составом грунта. Вскрытие нерестовых бугров показало низкую эффективность нереста горбуши. Убедительных доказательств влияния вселенца на экосистемы рек до настоящего времени нет. Для эффективного использования ресурса предложено неограниченное изъятие горбуши всеми видами промысла, в том числе тотальный вылов с помощью рыбоучётных заграждений (РУЗ) в реках Умба и Варзуга на протяжении всего нерестового хода.

Ключевые слова: атлантический лосось, воспроизводство, горбуша, интродукция, нерест, распространение.

Введение

В XX столетии в СССР существовал значительный теоретический и практический интерес к искусственной интродукции различных гидробионтов. По данным, приведённым А.Ф. Карпевич и В.К. Гореловым [1995], в XX в. в стране были осуществлены несколько тысяч вселений разных видов рыб и беспозвоночных. Только за период с 1968 по 1971 г. осуществлено 1573 пересадки 49 видов рыб в 678 водоёмов.

Первые практические попытки интродукции дальневосточных лососей в водоёмы Кольского п-ова были предприняты Главрыбводом в период с 1933 по 1939 гг. В качестве объекта вселения была выбрана осенняя амурская

кета. Результаты оказались отрицательными, и работы были прекращены. Мероприятия по интродукции дальневосточных лососей возобновились в 1956 г. по инициативе В.В. Кузнецова [1953]. Выбор пал на горбушу, молодь которой не задерживается в реках, а взрослые рыбы возвращаются на нерест уже через 13–15 месяцев. Предполагалось, что горбуша освоит резервную кормовую базу Белого моря и не будет совершать дальних миграций [Смирнов, 1994].

На первом этапе (1956–1984 гг.) доставку основных партий икры осуществляли с рыбоводных пунктов, расположенных на о. Сахалин и о-вах Курильской гряды (было перевезено более 245 млн шт. икры). От про-

изводителей из рек Камчатки и Магаданской обл. икру завозили в 1959 и 1961 гг. (2.1 и 0.5 млн шт., соответственно). Доинкубацию икры осуществляли на рыбоводных заводах Мурманской обл. (Тайбольский (ТРЗ), Умбский (УРЗ), Князегубский (КРЗ)), а в отдельные годы на Онежском рыбоводном заводе Архангельской обл. Первое время в реки выпускали неподрошенных личинок, и возврата производителей не отмечалось. В 1959 г. впервые выпустили подрошенных личинок, и в 1960 г. (единственный раз для рыб чётной линии) наблюдался относительно массовый подход нерестовых мигрантов (улов составил 94.4 т) и нерест горбуши в реках Кольского п-ова. Уловы нечётной линии в 1970-е гг. трижды достигали 100 т и более (максимально 186.7 т в 1973 г.). Однако после 1979 г. (в этом году икра с Дальнего Востока не завозилась) численность горбуши резко упала, что доказало зависимость количества нерестовых мигрантов от объёма и качества рыбоводных мероприятий. Кроме того, стало понятно, что использование в качестве донора популяций горбуши из южной части нативного ареала не даёт желаемого результата.

Только после завоза в 1985 г. икры горбуши, взятой от производителей из р. Ола Магаданской обл., удалось добиться устойчивых заходов горбуши нечётной линии. Примечательно, что после 1985 г. икра нечётной линии из нативного ареала завозилась только один раз (в 1989 г.), а чётной два раза – в 1986 и 1998 гг. Кроме того, в 1989–1999 гг. небольшие партии икры от местных производителей (максимально – 1.2 млн шт.) инкубировали на УРЗ. Первое время горбуша в основном возвращалась в р. Умба, куда выпускали её личинок. Затем она в течение десятилетнего периода распространилась по всем рекам Белого моря, что, по-видимому, связано с достаточно высокой величиной стрейнга [Алтухов и др., 1997], интенсивность которого возрастает в ходе рыбоводных мероприятий [Салменкова, 2016]. Например, в р. Варзуга к началу нового тысячелетия численность горбуши стала сопоставима с численностью сёмги [Зубченко и др., 2004].

В последние годы количество горбуши нечётной линии в реках Кольского п-ова значительно выросло. В 2001–2017 гг. средний вылов составил 143.8 т (45.4–296.5 т). Подходы рыб чётной линии в этот же период были незначительны (уловы колебались от 0 до 8.6 т). Возрос темп расселения горбуши, которая всё в больших количествах мигрирует не только в российские реки бассейна Баренцева моря, но и в реки ряда североευропейских государств (Норвегия, Финляндия, Исландия, Великобритания) [Pettit, 2017], где считают это угрозой для атлантического лосося. Всё возрастающая роль горбуши в экосистемах северных рек и послужила причиной проведения настоящего исследования, целью которого являлись оценка воспроизводства, потенциального воздействия этого вида-вселенца на популяции сёмги, и определение практических мер, направленных на снижение экологических рисков.

Материалы и методы

Работы проводили в июне – сентябре 2015 и 2017 гг. в основном русле и притоках самых протяжённых рек бассейна Белого моря, расположенных на территории Мурманской обл. – Поной, Варзуга и Умба (рис. 1). Выбор этих рек обусловлен тем, что они обладают наибольшими площадями нерестово-выростных участков (НВУ) в основном русле и притоках I–II порядка. Дополнительно использовали ретроспективные промыслово-биологические данные.

Сбор и обработка материалов проводились по стандартным методикам [Правдин, 1966]. Определяли массу рыб и соотношение полов. Индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) самок определяли весовым методом. Об эффективности нереста судили путём сопоставления ИАП с количеством икры в буграх. Вскрытие и перекапывание бугров осуществлялось вручную от переднего края к центру, а затем к дальнему (в направлении по течению). Икру отлавливали специальной рамкой с безузловой мелкоячеистой делью (размер рамки 60×30 см, ячей 5 мм), плотно прижатой к заранее выровненной поверхности грунта. Верхний край рамки во время сбора

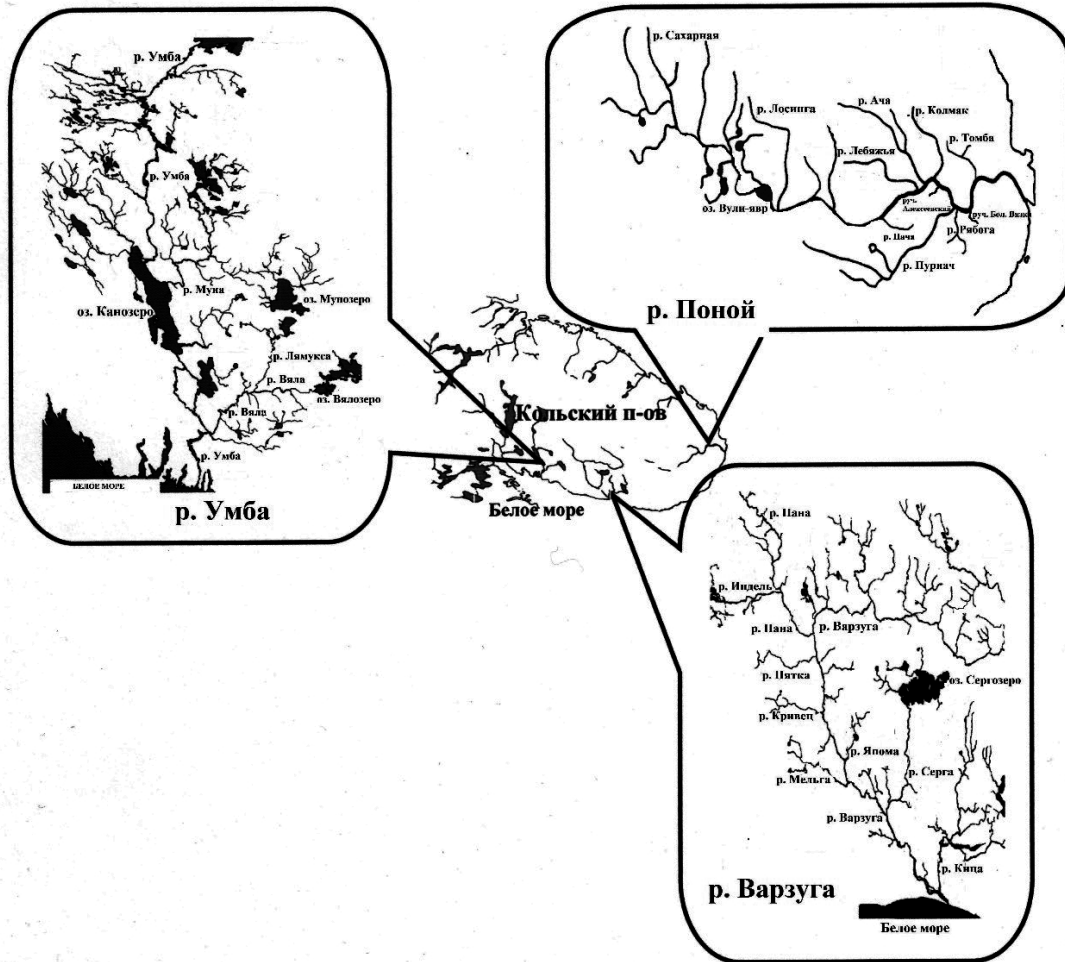


Рис. 1. Схема расположения обследованных рек

материала немного выступал над водой, что исключало снос икринок мимо рамки.

В ходе маршрутной съёмки визуально определяли распределение горбуши на разных по гидрологическим особенностям типах участков, подсчитывали количество нерестовых особей и количество нерестовых гнёзд на единицу площади нерестилищ. Динамику посленерестовой смертности горбуши в р. Рябога (приток р. Поной) оценивали на основании мечения производителей подвесными метками.

Качество НВУ оценивали по показателям скорости течения, глубине и фракционному составу грунта, который классифицировали с помощью шкалы, предложенной для оценки грунта на НВУ [Веселов, Калюжин, 2001]: П – песок и гравий (до 2.5 мм); ГМ – галька мелкая (2.5–5.0 мм); ГС – галька средняя (5–10 мм); ГК – галька крупная (10–25 мм); ВМ,

ВС, ВК – валун мелкий (25–50 мм), средний (50–100 мм) и крупный (10–50 см); Г – глыбы.

В течение миграции и нереста измеряли температуру воды цифровым термометром. Скорость течения на выростных участках определяли с помощью измерителя скорости потока ИСП-1М в автоматическом режиме в течение одной минуты, плавно перемещая вертушку в толще воды в пределах площади участка для получения среднего значения.

Результаты и обсуждение

Начало нерестового хода горбуши в изученных реках связано с удалением их устьев от Воронки Белого моря. Сначала первые поимки фиксируются в р. Поной, затем в р. Варзуга, на морских тонях вдоль побережья Терского берега Белого моря и, наконец, в р. Умба. Анадромная миграция обычно начинается в

середине июня, примерно в те же сроки, что и в р. Ола [Марченко, 2004]. Зайдя в реку, горбуша довольно быстро мигрирует вверх по течению. О скорости миграции можно судить по временной разнице поимок мигрантов на двух рыбоучётных заграждениях, устанавливаемых Умбским рыболовным заводом для отлова производителей сёмги – одно в 3, второе в 15 км от устья. С момента обнаружения первых мигрантов горбуши в ловушке нижнего и верхнего заграждений проходят сутки.

В пределах бассейнов разных рек горбуша распределяется неодинаково. Например, в р. Умба она занимает НВУ в протоках нижнего течения, до оз. Канозеро, в притоке I порядка р. Вяла, в притоке II порядка р. Лямукса и в ряде мелких ручьёв (см. рис. 1). В р. Муна, впадающей в Канозеро, как и на участках р. Умба, расположенных выше Канозера, встречается гораздо реже. В р. Поной также предпочитает нереститься в пределах нижнего течения, преимущественно в многочисленных притоках, но отдельные особи могут подниматься до р. Лосинга, Сухая, оз. Вули-явр (235 км от устья) и выше. Вселенец использует все пригодные для нереста участки нижнего течения р. Поной, однако наибольшее количество производителей было обнаружено на обширных галечных перекатах и мелководных плёсах, как в основном русле, так и в притоках Пурнач и Рябога, в устьевой части р. Томба и в ручьях Алексеевский, Запасный, Большая Вязка (см. рис. 1). В р. Варзуга горбуша распространяется по всему бассейну, включая крупные притоки Пана, Индель, Малая Варзуга и мелкие – Пятка, Кривец, Япома и Мельга. В нативном ареале она, как правило, нерестится в нижней трети, или нижней половине реки и притоков [Волобуев, Марченко, 2011].

Производители быстро распространяются по реке. До конца июля их присутствие не очень заметно, поскольку рыбы предпочитают концентрироваться в плёсовых участках. В отличие от сёмги, совершающей высокие прыжки, горбуша редко выпрыгивает из воды целиком, обычно она показывает часть спины с плавником, обнаруживая себя. Перед нерестом рыбы занимают перекаты и мелкие

пороги, становясь хорошо различимыми. Они образуют стаи по 10–12 особей, активно перемещаясь в пределах небольшой площади (ок. 100 м²), ведя постоянную борьбу за территорию. Впереди следуют самки, за ними самцы. Последние, за счёт характерной формы тела, хорошо заметны, поэтому создаётся впечатление, что самцов намного больше, хотя в уловах соотношение полов примерно равно.

Преднерестовый период длится несколько дней, за это время горбуша окончательно распределяется по выбранным нерестовым площадкам и приступает к нересту. Как правило, грунт в реке имеет тёмную окраску за счёт слоя перифитона, покрывающего его сверху. Сооружая гнездо, самка переворачивает камни, благодаря чему гнёзда становятся хорошо различимыми и выглядят с берега как светлые пятна на тёмном фоне субстрата, поэтому легко поддаются учёту.

Реки Кольского п-ова имеют много омываемых подрусловыми, аллювиальными водами, мелкогалечниковых участков, пригодных для нереста реофильных рыб [Веселов, 2006]. Особо необходимо подчеркнуть определяющее значение гранулометрического состава грунта. В нативном ареале высокая выживаемость икры горбуши наблюдается в условиях преобладания на нерестилище фракций грунта 1–20 мм, а низкая выживаемость отмечается в крупных (10–100 мм) или мелких (<0.1 мм) грунтах [Есин и др., 2012]. По данным В.С. Агапова [1979], грунт на нерестилищах восьми исследованных рек Белого моря мало различается по гранулометрическому составу от грунта рек Дальнего Востока. По данным этого же автора, площадь пригодных для нереста участков в этих реках равна 168 550 м², а нерестовая площадь, занимаемая одной самкой, колеблется от 1.2 до 2.5 м². По нашим данным, фонд нерестово-выростных угодий в изученных В.С. Агаповым [1979] реках насчитывает около 4.5 млн м², то есть площадь угодий, пригодных для нереста горбуши, составляет менее 4% от общей площади НВУ. Исходя из этого, общая площадь угодий, пригодных для нереста горбуши в 36 беломорских

лососёвых реках Кольского п-ова, составляет примерно 1.6 млн м².

Наши исследования также показали, что доля участков, пригодных для нереста горбуши в изученных реках, невелика. В них преобладают нерестилища с относительно крупным размером грунта. Участков, которые имеют оптимальный для вселенца гранулометрический состав грунта, очень мало, а участков, сочетающих оптимальный гранулометрический состав грунта, оптимальные глубины и скорости течения, ещё меньше, что является весомым лимитирующим фактором в воспроизводстве горбуши.

В таблице 1 приведены данные, характеризующие гидрологические характеристики всех обследованных участков и плотность нерестовых бугров на этих участках. Очевидно, что горбуша во всех случаях предпочитает нереститься в пределах топогидравлической ниши, которая характеризуется небольшой, до полуметра, глубиной, средней скоростью течения (от 0.4 до 1.0 м/с) и мелкими фракци-

ями грунта, в основном сложенного из гравия и мелкого галечника (1–5 см). На НВУ с дном из разноразмерного грунта горбуша выбирает гравийные площадки, лежащие между крупными камнями. Отмечивший нерест (на камни, без сооружения гнезда) при большом переуплотнении производителей наблюдается и в нативном ареале [Есин и др., 2015].

По нашим наблюдениям, больше всего гнёзд расположено на глубинах от 0.5 до 0.2 м в начале порога, на гребневом участке. Для нереста горбуша и атлантический лосось выбирают участки реки со схожими гидрологическими показателями: в порогах с подъёмом рельефа, в устьевых частях ручьёв, на перекатах, расположенных на мелководных плато с гребнями и местным перепадом глубин от 0.2 до 0.8 м, при скоростях потока 0.4–1.0 м/с [Веселов, 2006; Волобуев, Марченко, 2011]. Тем не менее, здесь существует некоторая разница: сёмга нерестится на большей глубине, до 1.5 м, и обычно использует для строительства гнезда грунт больших фракций.

Таблица 1. Плотность нерестовых бугров горбуши на участках рек с разными гидрологическими характеристиками

Река, приток	Глубина, м	Скорость течения, м/с	Преобладающий размер грунта, см (min–max)	Плотность нерестовых бугров, шт./100 м ²
Умба, приток Вяла	0.3	1.1	3–6	7
Умба, основное русло	0.7	0.4	5–20	2
Умба, протока Низьма	0.6	0.7	5–15	4
Варзуга, приток Индель	0.2	0.5	1–5	7
Варзуга, приток Пана	0.2	0.7	3–5	11
Варзуга, приток Мельга	0.5	0.4	5–15	4
Варзуга, основное русло	0.3	0.6	3–5	18
Поной, приток Рябога	0.3	0.5	1–5	10
Поной, приток Томба	0.4	0.6	5–15	< 1
Поной, приток Пурнач	0.4	0.6	3–7	6
Поной, приток Алексеевский	0.3	0.5	1–5	10
Поной, приток Большая Вязка	0.2	0.4	5–10	< 1

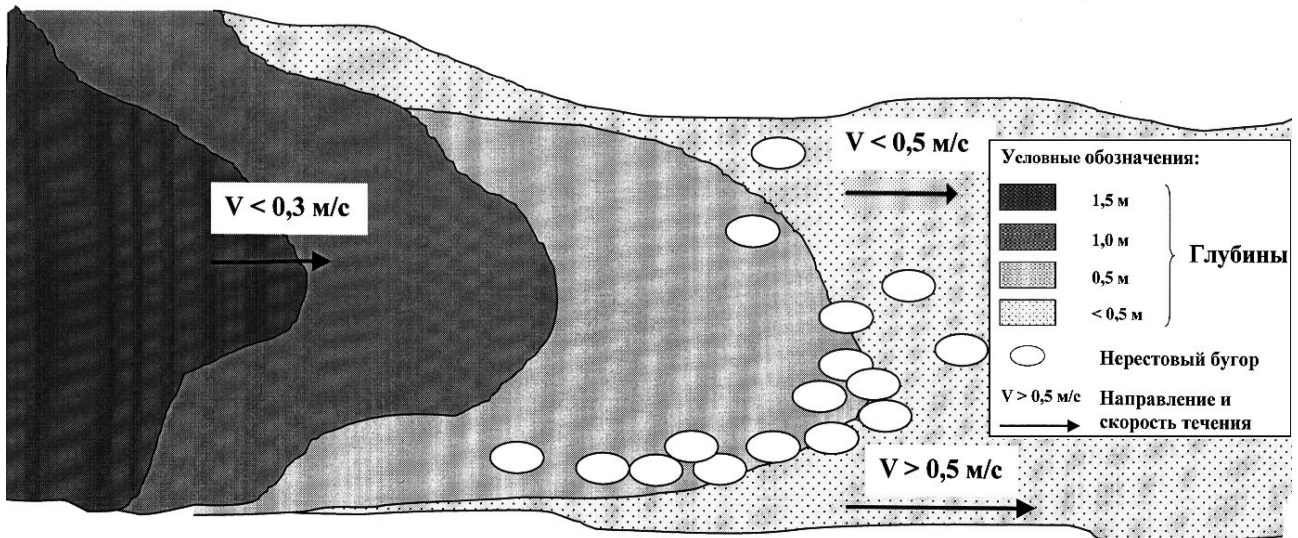


Рис. 2. Характерное расположение нерестовых бугров горбуши в русле реки.

Нерест горбуши начинается 10–15 августа, в это время в уловах начинают встречаться и постепенно преобладать первые нерестящиеся особи. Массовый нерест длится 5–7 дней. В это время вымётывает половые продукты подавляющее число рыб. Редкие экземпляры с текучими половыми продуктами встречались в реках Умба и Варзуга в первых числах сентября. Очень редко попадает светлая особь в августе и сентябре. Позднее созревание не является какой-то аномалией, известно, что разрозненные косяки горбуши продолжают заходить в реки Магаданской обл. до середины сентября [Марченко, 2004]. В реках Белого моря её нерест начинается при температуре около 8–10 °С, как и в р. Ола – от 8 до 15 °С [Волобуев, Марченко, 2011].

Эффективность нереста вселенца низкая, поскольку большую часть икры самки вымётывают мимо гнезда, и её сносит течением. В притоке р. Варзуга Япома при облове горбуши в сеть попали 43 экз. окуня (*Perca fluviatilis* L.), в желудке каждого была икра горбуши, а наполнение во всех случаях составило 5 баллов. То же самое мы наблюдали у хариусов (*Thymallus thymallus* L.), отловленных во время нереста горбуши в р. Пана. На участке р. Умба с крупновалунным грунтом нами были обнаружены икринки, лежащие на песчаных площадках между камней.

При вскрытии нерестовых бугров в основном русле и притоках исследованных рек в каждом из них обнаружили всего по несколько десятков (13–201) икринок при обычной ИАП самок горбуши от 1400 до 1900 икринок. Иногда встречались пустые бугры, которые мы склонны рассматривать как пробные копы. Эффективность нереста, определённая нами соотношением среднего числа икринок в бугре к средним значениям ИАП самок, приведена в таблице 2.

Во всех случаях в гнёздах обнаруживали погибшие (побелевшие) икринки – от 1 до 5 шт. Горбуша закапывает икру неглубоко, а высота сооружаемых над гнёздами бугров меньше, чем у сёмги. Эффективность нереста горбуши в нативном ареале сильно варьирует. Например, по данным, приводимым А.А. Живолядовым с соавторами [2013], плотность засева нерестилищ икринками в разных реках о. Сахалин колеблется в пределах от 6 до 578 шт./м².

По окончании нереста горбуша уже без половых продуктов продолжает активно перемещаться по нерестилищу. Постепенно её активность снижается, рыбы пассивно сносятся течением, ложатся на дно и погибают. Для определения времени, которое проходит от их нереста до гибели, на участке р. Рябога (приток р. Поной), проводили ежедневные на-

Таблица 2. Эффективность нереста горбуши в разных реках

Река, приток	Соотношение полов, ♀♀ : ♂♂	ИАП самок (M±m), экз.	Среднее число икринок в бугре M (min–max), экз.	Доля от ИАП, %
Умба	56 : 44	1900±230	101 (28–201)	5.3
Варзуга	47 : 53	1600±240	79 (14–171)	4.9
Поной	60 : 40	1400±240	38 (13–87)	2.7

блюдения за помеченными 5 августа самцами с текущими половыми продуктами в количестве 15 экз. Первые погибшие экземпляры отмечены на 5-й день наблюдений, на 14-й день количество погибших самцов достигло 12. Оставшиеся 3 экз., по всей вероятности, были снесены течением.

В р. Варзуга массовая гибель горбуши наблюдается в 1-й декаде сентября. В 2015 и 2017 гг. погибшие рыбы лежали на дне или у самого уреза воды через каждый метр. От реки в это время исходит сильный гнилостный запах. В подкисленных и холодных водах рек Мурманской обл. разложение мёртвой рыбы идёт медленнее, чем в условиях Дальнего Востока, а фауна микроорганизмов, беспозвоночных детритофагов и позвоночных мусорщиков скудна. Это неизбежно приводит к эвтрофикации рек [Калюжин, 2004]. К моменту начала нереста атлантического лосося, обычно в последней декаде сентября, мёртвая горбуша ещё присутствует в русле и по берегам, и ощущается запах гнили. Несмотря на это, видимых проблем с нерестом сёмга не испытывает, поскольку плотности расселения её молоди продолжают оставаться достаточно стабильными, а наблюдаемую в последние годы депрессию численности мы связываем с усилившемся нелегальным выловом [Алексеев и др., 2006; Алексеев, Зубченко, 2017]. Проблема эвтрофирования, связанная с вселением горбуши, требует осуществления дополнительных исследований.

В свете современных представлений о судьбе вида после его интродукции выделяют несколько фаз взаимодействия вселенца с экосистемой [Карпевич, Горелов, 1995; Карпевич, 1998; Решетников, 2018]. В течение

первой, латентной, его численность медленно нарастает, а присутствие незаметно (в уловах встречается крайне редко). Вторая фаза характеризуется «взрывом численности» и длится столько же, сколько и первая фаза. В течение третьей фазы происходит резкое уменьшение численности, после чего наступает последняя фаза, период стабилизации, в течение которого может произойти или вымирание вселенца, не выдержавшего конкуренции с аборигенными видами, либо пришелец находит свою нишу в новой экосистеме, и численность его стабилизируется на неопределенно долгий срок. Кроме этого, А.Ф. Карпевич и В.К. Горелов [1995] разбивают первую фазу на 2 этапа: физиологическая адаптация до появления первого потомства и начальная стадия формирования популяции, расселение и постепенное нарастание численности. Авторы отмечают, что этот этап может быть не выраженным или совсем отсутствовать.

Продолжительность первой, второй и третьей фазы, по наблюдениям Ю.С. Решетникова [2018], одинакова и составляет 4 периода смены поколений, или 4 тау-периода. Горбуша отличается строгим двухлетним циклом и однократным нерестом: от оплодотворения икринок до нереста взрослой особи проходит два года. Выделяют две репродуктивно изолированные линии – чётных и нечётных лет. У населяющей бассейн Белого моря горбуши численно доминирует линия нечётных лет. Тау-период равен двум годам. Следовательно, продолжительность латентной фазы и двух последующих фаз у вселенца должна составить 8 лет каждая, хотя А.Ф. Карпевич [1998] отмечает, что натурализация короткоциклич-

ных видов (1–2 года) обычно наступает через 2–3 года, а среднециклических (4–5 лет) – через 4–5 поколений с момента интродукции.

При рассмотрении динамики уловов горбуши в реках бассейна Белого моря, видны три попытки «запуска» воспроизводства вселенца (рис. 3). Во время первой, осуществлённой с 1958 по 1964 г., горбуша чётной линии сразу, без латентного периода, дала выраженную вспышку численности. Благодаря высокому уровню стрейнга [Алтухов и др., 1997; Салменкова, 2016] помимо рек Кольского п-ова поимки горбуши регистрировались и в реках Шотландии, Северной Норвегии, Исландии, в ряде сибирских рек [Азбелев, 1960; Berg, 1961; Williamson, 1974]. В последующие годы численность рыб чётной линии резко упала почти до нуля, то есть вторая и третья фазы отсутствовали. Горбуша нечётной линии вела себя несколько иначе: генерация 1959 г. дала вспышку численности в 1965 г., латентный период составил 4 года, или 2 тау-периода. С 1963 по 1967 г. икру не завозили, и подходы горбуши стали очень малочисленными.

Таким же образом вселенец вёл себя в период второй попытки, предпринятой с 1968 г.: минуя латентный период, численность вселенца сразу дала резкую вспышку на фоне постоянной заводской поддержки. В 1979 г. завоз икры был прекращён, и возвраты горбуши вскоре закончились.

Наконец, третья попытка интродукции горбуши в реки бассейна Белого моря, осуществлённая с 1984 по 1986 г., опять-таки без длительного латентного периода, сразу привела к устойчивому воспроизводству горбуши нечётной линии с тенденцией роста численности (см. рис. 3). Для искусственного воспроизводства чаще всего использовались производители, выловленные рыболовами УРЗ и КРЗ в беломорских реках, без завоза икры с Дальнего Востока. Начиная с 2003 г. популяция горбуши воспроизводится самостоятельно, без участия рыболовов.

Косвенное подтверждение успешно проходящей интродукции можно найти в ряде опубликованных результатов практических исследований. Например, обнаружены неко-

торые адаптивные сдвиги у горбуши нечётной линии по комплексу пластических [Гордеева, 2003] и морфобиологических признаков [Дорофеева и др., 2007]. Несмотря на выходящее за общепринятые рамки «нестандартное» поведение горбуши в период искусственной интродукции, в настоящее время можно утверждать, что вид, по крайней мере, его линия нечётных лет, прижился даже в относительно неблагоприятных условиях нового ареала [Гордеева и др., 2015].

Вполне очевидно, что на данном этапе отторжения вселенца набором биотических факторов (хищники, паразиты, конкуренты) не произошло. Но говорить о том, что произошла натурализация вселенца преждевременно, так как нельзя исключать исчезновения формирующейся популяции под воздействием факторов среды, поскольку за чередой лет с крайне благоприятными условиями обитания неизбежно последует ухудшение этих условий, прежде всего связанных с температурой – основным природным фактором, контролирующим динамику численности лососей. Неоднократно отмечалось, что вспышки численности горбуши совпадали по времени с подъёмами теплосодержания вод в Северной Атлантике, тогда как в годы с температурой ниже среднемноголетней размножение нарушается [Карпевич, 1998]. Обнаружена связь между коэффициентом возврата горбуши и суммарной температурой воды в реке в сентябре в год нереста ($r = 0.54$) и в мае следующего после нереста чётного года ($r = 0.56$), то есть в период сразу после нереста и предшествующий скату личинок [Зубченко и др., 2004]. Совместное воздействие температур оказывает определяющее влияние на численность горбуши.

Если в теоретическом плане возможность успешного вселения горбуши в Белом море доказана, то в области практического результата реализации мероприятий по интродукции поставленные цели едва ли достижимы, в частности, предсказанная численность горбуши в 2–8 млн особей [Агапов, 1986; Карпевич, 1998]. Это диктует необходимость принятия решения о дальнейших действиях в отношении интродуцента.

Здесь существуют два полярных мнения. Одно из них предполагает реализацию варианта пастбищного выращивания горбуши нечётных лет и создание с его помощью в бассейне Белого моря линии чётных лет [Зубченко и др., 2004; Гордеева, 2010]. Эти мероприятия должны привести к появлению более или менее стабильной сырьевой базы, что сможет дать толчок развитию промысла. Примером успешной интродукции, результат которой крайне востребован промышленно-

стью, может служить вселение в Баренцево море камчатского краба [Камчатский краб..., 2003]. Необходимо помнить, что Россия, являющаяся членом Организации по сохранению лосося в Северной части Атлантического океана (НАСКО), должна соблюдать все взятые на себя обязательства, в том числе не допускать вселения неаборигенных видов рыб в реки, где обитает атлантический лосось [NASCO..., 2006]. Следовательно, при осуществлении искусственного воспроизводства горбуши

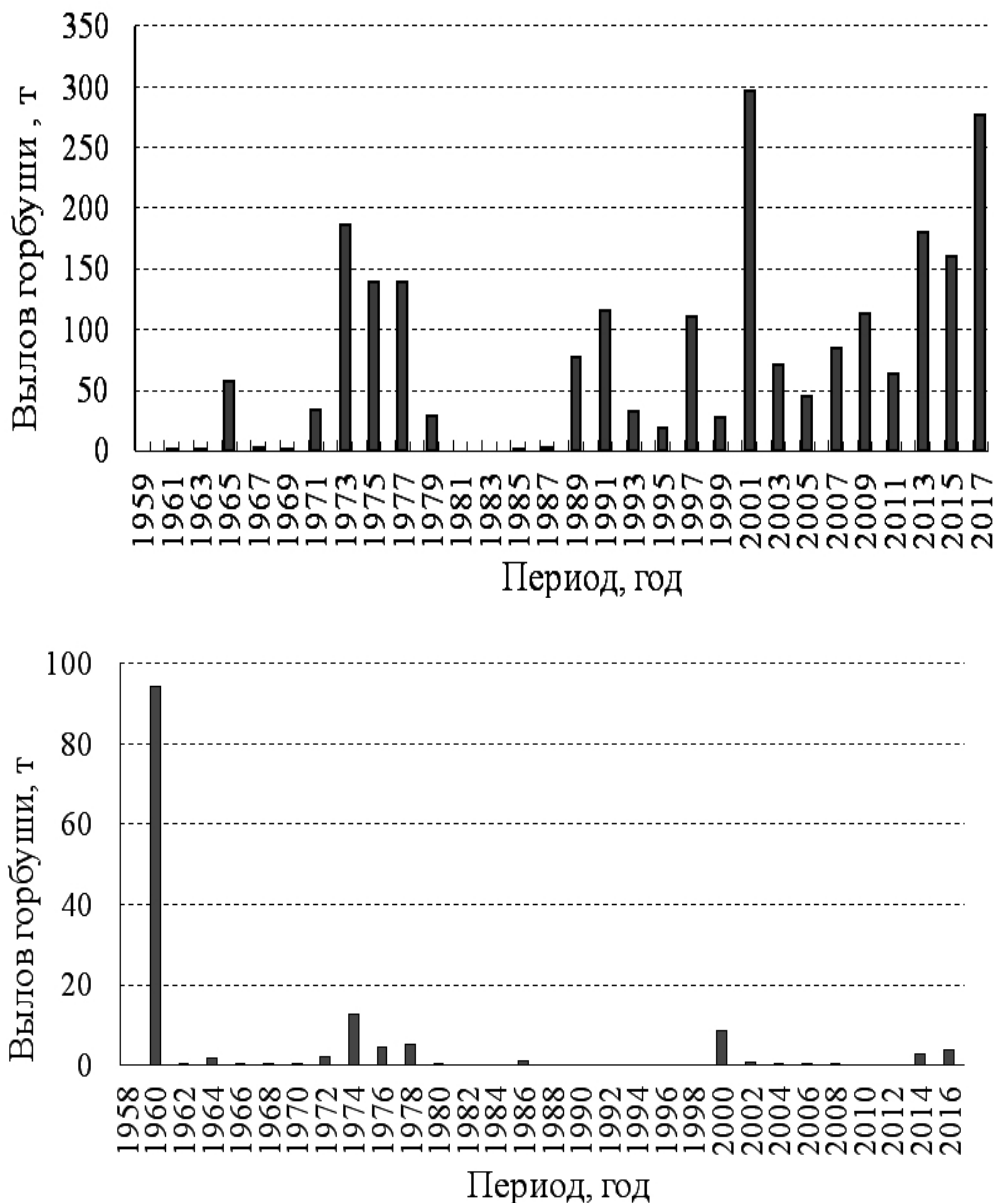


Рис. 3. Динамика общего вылова горбуши в Мурманской области в нечётные годы (вверху) и в чётные годы.

необходимо использовать только местных, уже адаптировавшихся производителей, без завоза икры.

Второй, осторожный, подход подразумевает прекращение искусственного воспроизводства и неограниченное изъятие вселенца всеми видами промысла. На крупных реках, где традиционно практикуется концентрированный лов с помощью рыбоучётных заграждений (Умба, Варзуга, Кица), можно рекомендовать тотальный вылов горбуши на протяжении всего нерестового хода [Калюжин, 2004; Зюганов, Веселов, 2016], с тем, чтобы её численность хотя бы в части крупных рек находилась на безопасном для экосистем уровне.

Заключение

Вселённая в реки Белого моря горбуша по срокам нерестовой миграции, нереста и характеру распространения по нерестилищам не отличается от горбуши, населяющей реку-донора. В разных по гидрологическим характеристикам реках распространение её не одинаково. В р. Варзуга, русло которой состоит преимущественно из мелководных перекатов, вселенец нерестится почти по всему бассейну реки. Напротив, в р. Умба, представляющей собой озёрно-речную систему, нерестилища находятся в порогах нижнего течения. В р. Поной распространение основного числа нерестовых особей горбуши ограничено русловыми перекатами и притоками нижнего течения.

При выборе нерестилищ вселенец предпочитает мелководные участки с умеренным течением и относительно мелким гранулометрическим составом грунта. Нерест горбуши одинаково неэффективен во всех обследованных реках: количество икринок, обнаруженных в нерестовых гнёздах, составляет от 3 до 5% от ИАП самки. Возможная причина может крыться в относительно крупном фракционном составе грунта в беломорских реках, в сравнении с реками Дальнего Востока.

Нерест атлантического лосося даже в годы массового подхода горбуши проходит в обычные сроки и в пределах традиционных нерестилищ. Основное отрицательное воздействие

вселенца на воспроизводство атлантического лосося может быть связано с поступлением большого количества органики от разлагающейся горбуши, погибающей после нереста.

Несмотря на отсутствие в настоящее время убедительных доказательств негативного влияния горбуши на воспроизводство сёмги, в рамках осторожного подхода необходимо неограниченное изъятие этого вида всеми видами промысла. На крупных реках, где традиционно практикуется концентрированный лов с помощью рыбоучётных заграждений, рекомендуется тотальный вылов горбуши на протяжении всего нерестового хода.

В ситуации, когда интродуцент ведёт себя не так, как прогнозировалось в начале эксперимента, нет смысла планировать продолжение работ по интродукции горбуши в водоёмы Севера России. Оптимальным решением проблемы могло бы стать пастбищное выращивание, так как, регулируя процесс инкубации икры и выпуска личинок за счёт использования собственных производителей, можно добиться достаточно стабильного возврата в нечётные годы, а при создании необходимой инфраструктуры возобновить работы с чётной линией горбуши.

Литература

- Агапов В.С. Естественное воспроизводство горбуши в некоторых реках Кольского полуострова // Труды ВНИРО. 1979. Т. 138. С. 73–81.
- Агапов В.С. Жизненный цикл горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), акклиматизируемой на Европейском Севере СССР // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26. № 5. С. 779–794.
- Азбелев В.В. О научно-исследовательских работах по повышению эффективности акклиматизации дальневосточных лососей в бассейнах Белого и Баренцева морей // Научно-техн. бюлл. ПИНРО. 1960. № 4(14). С. 15–19.
- Алексеев М.Ю., Зубченко А.В., Криксунов Е.А. Применение имитационного математического моделирования для оценки величины нелегального вылова сёмги (*Salmo salar* L.) в реке Умба // Вопросы рыболовства. 2006. Т. 7. № 2(26), С. 318–325
- Алексеев М.Ю., Зубченко А.В. Причины депрессивного состояния стада атлантического лосося реки Варзуга (Кольский полуостров) // Учёные записки ПетрГУ. 2017. № 2(163). С. 16–23.

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососёвых рыб. М.: Наука, 1997. 228 с.
- Веселов А.Е. Экологические и поведенческие основы воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реках Восточной Фенноскандии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 48 с.
- Веселов А.Е., Калюжин, С.М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. 303 с.
- Гордеева Н.В. Генетические процессы у горбуши, интродуцируемой на Европейский Север: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.
- Гордеева Н.В. Беломорская горбуша: итоги и перспективы акклиматизации // Рыбное хозяйство. 2010. № 5. С. 65–67.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Прусов С.В. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbusha*, вселённой в бассейн Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55. № 1. С. 45–53.
- Дорофеева Е.А., Зеленников О.В., Боркичев В.С., Алексеев А.П. Формирование популяций горбуши в Белом море // В сб.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Мат. X Межд. конф. Архангельск: Изд-во СГМУ, 2007. С. 116–122.
- Есин Е.В., Леман В.Н., Сорокин Ю.В., Чалов С.Р. Популяционные последствия высокочисленного подхода горбуши *Oncorhynchus gorbusha* к северо-восточному побережью Камчатки в 2009 году // Вопросы ихтиологии. 2012. Т. 52. № 4. С. 446–455.
- Есин Е.В., Леман В.Н., Чалов С.Р. Топография нереста и структура нерестовых группировок лососёвых рыб (*Salmonidae*) в реках Восточной Камчатки при высокой численности стад // Труды ВНИРО. 2015. Т. 158. С. 48–60.
- Живоглядов А.А., Антонов А.А., Руднев В.А., Ким Хе Юн. О вариациях выживаемости эмбрионально-личиночных стадий горбуши *Oncorhynchus gorbusha* и кеты *Oncorhynchus keta* на нерестилищах рек о. Сахалин // Вопросы рыболовства. 2013. Т. 14. № 2(54). С. 242–258.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbusha*): проблемы акклиматизации на Европейском Севере России. Петрозаводск; Мурманск: Изд-во «Фолиум», 2004. 82 с.
- Зюганов В.В., Веселов А.Е. Об отрицательном влиянии дальневосточного вселенца горбуши *Oncorhynchus gorbusha* на местную экостему «жемчужница *Margaritifera margaritifera* – лосось *Salmo salar*» в реках бассейна Белого моря // Успехи современной науки и образования. 2016. № 2. С. 38–43.
- Калюжин С.М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации: Монография. Петрозаводск: ПетроПресс, 2004. 264 с.
- Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. 383 с.
- Карпевич А.Ф. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры: Избранные труды в двух томах // М.: Памятники исторической мысли, 1998. Т. 2. 870 с.
- Карпевич А.Ф., Горелов В.К. Некоторые теоретические аспекты и результативности акклиматизации гидробионтов // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб., 1995. С. 5–15.
- Кузнецов В.В. О путях повышения рыбопродуктивности Белого моря // Тр. Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 538–554.
- Марченко С.Л. Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) Северного побережья Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2004. 24 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая пром-сть, 1966. 367 с.
- Решетников Ю.С. Судьба нового вида-вселенца в пресноводных экосистемах // Рыбохозяйственные водоёмы России: фундаментальные и прикладные исследования. Мат. II Всерос. науч. конф. с междунар. участием. СПб., 2018. С. 464–469. // (http://mail.niorh.ru/download.pub/Conference/RVR_2018.pdf). Проверено 20.04.2018.
- Салменкова Е.А. Механизмы хоминга лососёвых рыб // Успехи современной биологии. 2016. Т. 136. № 6. С. 593–607.
- Смирнов А.И. Экологические подходы к работе с горбушей и кетой в бассейнах Баренцева и Белого морей // В сб.: Систематика, биология и биотехника разведения лососёвых рыб: Мат. Пятого всерос. сов. СПб., 1994. С. 181–183.
- Berg M. Pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) in Northern Norway in year 1960 // Acta Borealia. 1961. A Scientia. Vol. 17. P. 1–23.
- NASCO. The Williamsburg Resolution. CNL (06) 48. 2006. 48 p.
- Pettit H. Britain's native salmon are under threat from a pink rival that escaped into the sea from Russian farms. (Электронный ресурс) // (<http://www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-4829918/Britain-s-native-salmon-threat-pink-rival.html>) / Published: 15:00 BST, 28 August 2017. Updated: 17:54 BST, 28 AUGUST 2017. Проверено 12.03.2018.
- Williamson R.B. Further captures of pink salmon in Scottish waters // Scott. Fish. Bull. 1974. Vol. 41. P. 28–30.

DISTRIBUTION, SPAWNING AND THE POSSIBILITY OF FISHERY OF INTRODUCED PINK SALMON (*ONCORHYNCHUS GORBUSHA* WALBAUM) IN THE RIVERS OF THE MURMANSK REGION

© 2019 Alekseev M.Yu.*, Tkachenko A.V., Zubchenko A.V., Shkatelov A.P.,
Nikolaev A.M.

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO),
Murmansk 183038, Russia.
e-mail: * mal@pinro.ru

This paper describes the research undertaken to study migration patterns of pink salmon, its distribution along the spawning grounds, spawning success and the potential impact on reproduction of the native species Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the largest salmon rivers of the White Sea Basin on the Kola Peninsula, the Ponoy River, the Varzuga River and the Uмба River. The studies have shown that pink salmon was not evenly distributed in the rivers with different water environment. When choosing spawning grounds, pink salmon prefers shallow riffles with a moderate current and a fine-fraction bottom composition. Checking the spawning redds indicated a poor spawning success of pink salmon. There are no convincing proofs of the influence of the invader on the ecosystems of rivers to date. For the efficient use of the resource, unrestricted removal of pink salmon by all types of fishing has been proposed, including total catch using fish-counting obstacles (RUZ) in the Uмба and Varzuga rivers during the entire spawning run.

Key words: Atlantic salmon, reproduction, pink salmon, introduction, spawning, distribution.

ИНВАЗИИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В КАМСКОМ И ВОТКИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

© 2019 Беляева П.Г.^{a, b}

^a «Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН» – филиал ПФИЦ УрО РАН,
Пермь 614002, Россия.

^b Пермское отделение ГосНИОРХ, Пермь 614002, Россия.
e-mail: belyaeva@psu.ru

Поступила в редакцию 13.07.2018, После доработки 14.01.2019, Принята к публикации 27.02.2019

На основании анализа литературных данных и материалов собственных исследований фитопланктона в работе представлено распространение восьми чужеродных видов диатомовых водорослей в Камском и Воткинском водохранилищах. Отмечено, что только *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. достигал значительного развития. Диаметр створки *A. normanii* варьировал от 16.5 до 48.5 мкм. Рассмотрена динамика численности и биомассы этого вида во временном аспекте (2004–2017 гг.), изучено его распределение по акватории водохранилищ. Отмечено изменение размера *A. normanii* в зависимости от минерализации и температуры воды. Показано отсутствие связей количественного развития этого вида в водохранилищах Средней Камы с изменениями температуры и водностью года, содержанием биогенных элементов, минерализацией воды, долей цианопрокариот (цианобактерий) и общей численностью фитопланктона.

Ключевые слова: фитопланктон, солоноватоводный вид, *Actinocyclus normanii*, инвазии, диатомовые водоросли, Камское и Воткинское водохранилища.

Введение

Проникновение, распространение и натурализация различных водных растений и животных в экосистемы, находящиеся за пределами их естественных ареалов (биологические инвазии) служат предметом многочисленных исследований в последние десятилетия [Корнева, 2007; Naury, Pattee, 1997], а сами виды в этом случае принято называть «вселенцами» или «чужеродными видами» [Биологические инвазии..., 2004; Дгебуадзе и др., 2005]. Во многих случаях их вселение в новый водоём сопровождается «взрывом» численности, который характерен для большинства видов-вселенцев [Карпевич, 1975]. Среди планктонных водорослей особенно активно расселяются морские и солоноватоводные организмы [Mills et al., 1993].

Появление в составе альгофлор пресноводных экосистем солоноватоводных видов-вселенцев, распространяющихся и доминирующих в структуре сообществ, может приводить к нарушениям в разнообразии

аборигенной флоры и требует изучения закономерностей их появления и распространения.

Цель исследования – оценить роль чужеродных планктонных диатомовых водорослей и изучить распространение и развитие ценозообразующего *A. normanii* в Камском и Воткинском водохранилищах.

Материал и методы исследования

Река Кама – крупнейший левый приток Волги и главная река Западного Урала и Пермского края. Камское (площадь акватории при НПУ 1910 км², объём водной массы 12.2 км³) и Воткинское (1120 км² и 9.4 км³) водохранилища Средней Камы представляют собой узкие водоёмы со значительной извилистостью, особенно в центральной и верхней частях. Подпор от плотины каждого водохранилища распространился вверх по течению р. Камы более чем на 300 км. Длительность тёплого периода года составляет в среднем 167 дней. Средняя продолжительность ледостава на Камском – 159–163 дня, на Воткинском – 141–158

дней [Матарзин и др., 1984]. Водохранилища характеризуются интенсивным сезонным водообменом. Минерализация вод выше в Камском вдхр. (средняя 191.3 ± 27.9 мг/л) с максимумом в районе Соликамско-Березниковского промузла (247.8 – 260.0 мг/л) по сравнению с Воткинским (106.2 ± 17.2 мг/л), максимальная 160 мг/л. Прозрачность воды составляла 0.6 – 1.4 м.

Отбор проб фитопланктона Камского и Воткинского водохранилищ проводили при маршрутных экспедициях по центральным плёсам в июне 2008 г., августе 2009–2010 г. и 2013–2017 гг. на стандартных гидробиологических створах (ст.) 1–7 для Камского и 8–14 для Воткинского (рис. 1). В работе также использованы собственные данные эпизодических

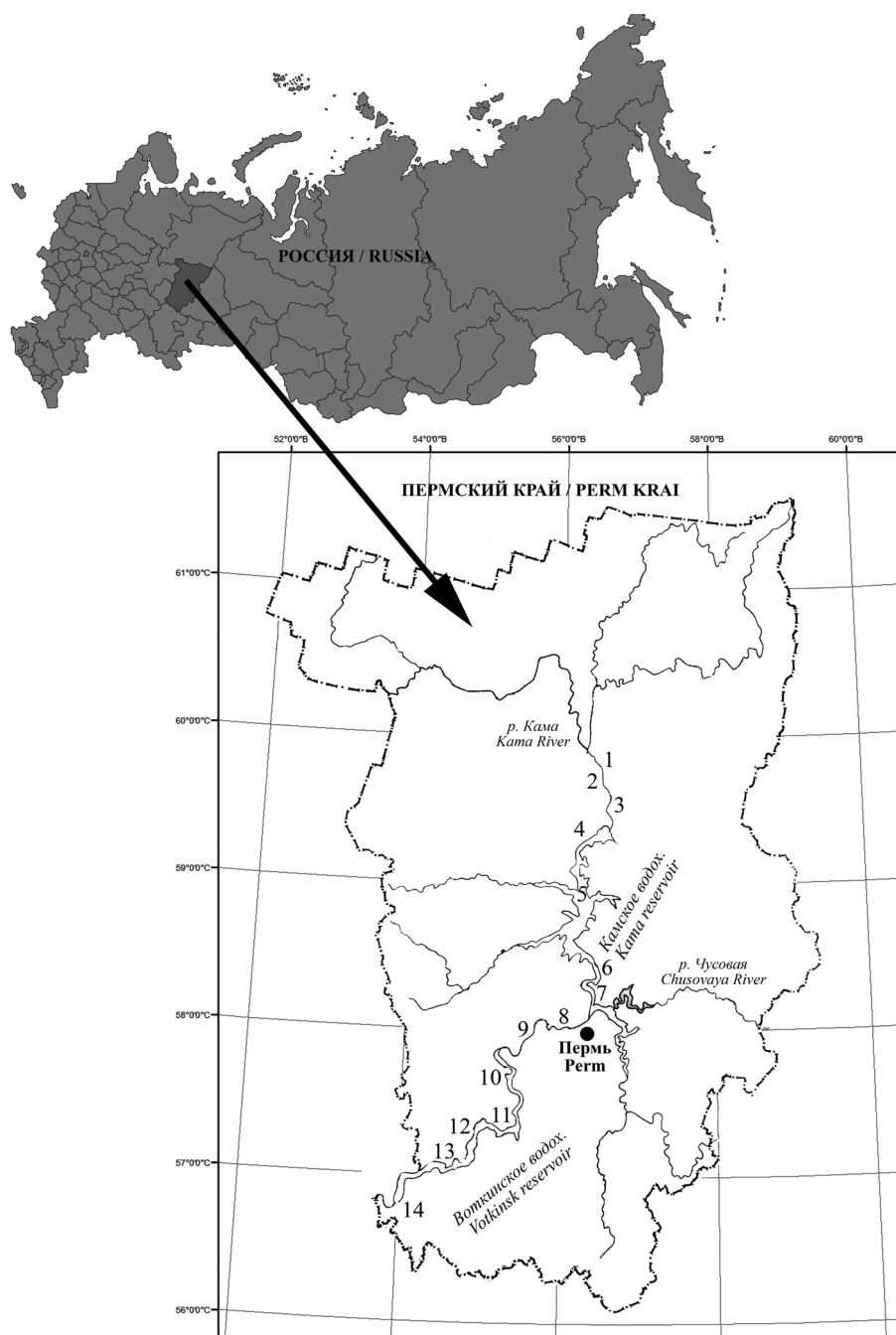


Рис. 1. Карта-схема расположения створов отбора проб фитопланктона: 1 – Пыскор, 2 – Орёл, 3 – Таман, 4 – Пожва, 5 – Иньва-Косьва, 6 – Добрянка, 7 – Тупица, 8 – Нижние Муллы, 9 – Усть-Нытва, 10 – Оханск, 11 – Оса, 12 – Частые, 13 – Елово, 14 – Чайковский.

Таблица 1. Характеристика температуры и осадков в Пермском крае

Показатель	2008	2009	2010	2013	2014	2015	2016	2017
Температура за лето	17.3 (+1.5)	17.0 (+0.5)	18.2 (+2.2)	18.4 (+2.2)	15.5 (-1.3)	15.5 (-1.3)	19.3 (+3.0)	16.2 (-0.5)
Температура за август	16 (0)	17.0 (+2)	17.9 (+3.0)	17.2 (+2.4)	17.1 (+2.3)	13.0 (-2.0)	21.7 (+6.9)	16.9 (+1.6)
Количество осадков за лето	80.0 (100)	112 (143)	64.7 (81.7)	64.3 (91.3)	82.3 (105)	137 (182.3)	49 (71.7)	137 (181)
Количество осадков за август	115 (145)	98 (125)	57 (80)	71 (105)	58 (85)	231(300)	40 (58)	64 (84)

Примечание: в скобках для температуры «+» показывает превышение нормы, «-» ниже нормы, для осадков – приведён % от нормы

сборов, проведённых в водохранилищах в июне – августе 2004 и 2005 гг.

Пробы фитопланктона объёмом 1–1.5 л отбирали батометром (2008, 2013–2014 гг.) или с подповерхностного слоя воды (2009–2010 и 2015–2017 гг.) с последующей фильтрацией через мембранные фильтры «Владипор» с диаметром пор 1.2–3.0 мкм, и фиксацией 4%-м раствором формалина. Численность водорослей подсчитывалась в камере «Нажотта» объёмом 0.01 мл, биомасса определялась счётно-объёмным методом [Методика изучения..., 1975]. Доминантами считали виды с биомассой или численностью, большей и равной 10% от общей биомассы или численности фитопланктона.

Очистку панцирей диатомовых водорослей от органической части проводили методом холодного сжигания [Методика изучения..., 1975]. Препараты исследовали в сканирующем электронном микроскопе «LEO-1420» и в световом «Аxiostar plus».

Результаты и обсуждение

Годы исследований (2008–2017) значительно различались по водности и температурному режиму (табл. 1). Количество осадков и объём поверхностного притока были выше средних многолетних в 2009, 2015 и 2017 гг., соответствовали климатической норме в 2008, 2013 и 2014 гг. К тёплым маловодным относились 2010 и 2016 гг. Средняя температура воздуха

летом 2014 и 2015 гг. была существенно ниже средней многолетней, в 2008, 2010, 2013 и 2016 гг. – выше [Климатические особенности..., 2008–2016].

В течение всего периода исследований основу видового разнообразия фитопланктона водохранилищ Средней Камы формировали диатомовые, зелёные и цианопрокариоты (цианобактерии). Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) составляли 30–38% общего видового списка флоры и представлены как центрическими формами (*Aulacosira granulata* (Ehr.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim. и *A. subarctica* (O.Müll.) Haworth. и *Actinocyclus normanii* (W. Greg.) Hust.), так и пеннатными (*Asterionella formosa* Hass., *Diatoma tenuis* C.Ag., *Fragilaria capucina* Desm., *F. crotonensis* Kitt., *Staurosirella pinnata* (Ehr.) W.R., реже представителями родов *Nitzschia* и *Navicula*). По видовому богатству из диатомовых водорослей преобладали пеннатные. Однако наибольший вклад в количественное развитие фитопланктона вносили центрические водоросли (от 19 до 63% общей численности).

Наряду с постоянными компонентами в фитопланктоне Камского и Воткинского водохранилищ, по литературным [Кузьмин, Охпакин, 1977; Третьякова и др., 1988; Тарасова, Буркова, 2009; Генкал, Охпакин, 2010; Беляева, 2011; Генкал, Беляева, 2011] и собственным данным, обнаружены 8 солоноватоводных видов диатомовых водорослей, которые, по

данным А.О. Таусон [1947], не встречались в фитопланктоне не зарегулированной р. Кама.

В Камском вдхр. присутствовал солоноватоводный представитель рода *Thalassiosira* Cleve: *Thalassiosira lacustris* (Grun.) G.R.Hasle (*Coscinodiscus lacustris* Grun.), отмеченный как доминантный вид в 1975 г. [Кузьмин, Охпакин, 1977], он также был обнаружен в Воткинском вдхр. в 1980-х гг. [Генкал, Охпакин, 2010], но значительного развития не достигал. В результате изучения фитопланктона обоих водохранилищ методами световой и электронно-сканирующей микроскопии [Третьякова и др., 1988; Генкал, Охпакин, 2010] в 1980-х гг. обнаружен вид-вселенец *Skeletonema subsalsum* (A.Cl.) Bethge., в настоящее время встречается по всей акватории водохранилищ. В 1980 г. в Воткинском вдхр. отмечен ещё один солоноватоводный вид *Thalassiosira bramaputrae* (Ehrenb.) Håkans. et Locker [Генкал, Охпакин, 2010].

С середины 2000-х гг. (в Камском вдхр. впервые в 2005 г. и в Воткинском – в 2004 г.) выявлен новый представитель центральных диатомовых *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. [Беляева, 2011; Генкал, Беляева, 2011]. Одновременно в 2004 г. этот вид был зафиксирован для камских водохранилищ Н.Г. Тарасовой и Т.Н. Бурковой [2009].

В 2009 г. в планктоне Камского вдхр. с использованием электронно-сканирующей микроскопии отмечены виды из рода *Thalassiosira* (*T. pseudonana* Hasle et Heimdal, *T. incerta* Makar., *T. faurii* (Gasse) Hasle) и *Cyclotella ambigua* Grunow [Генкал, Беляева, 2011]. Не один из этих видов в фитопланктоне водоёма не достигает значительных количеств (до 1% общей численности фитопланктона).

Таким образом, в период наших исследований только один представитель центральных диатомовых, вселенец *Actinocyclus normanii*, активно натурализовался, достигал значительного развития в водохранилищах Камы и участвовал в образовании сообщества фитопланктона (рис. 2).

Встречаемость *A. normanii* в фитопланктоне водохранилищ Средней Камы достаточно высока и составляла в среднем в 2004–2013 гг. 70% для Камского и 82% для Воткинского. Данный вид значительно реже регистрировался в верхнем районе Камского вдхр. с 2014 г. (около 30%). Достоверное снижение встречаемости данного вида в обоих водохранилищах наблюдалось в тёплом 2016 г. (49 и 58% в Камском и Воткинском водохранилищах, соответственно). В 2017 г. встречаемость вида вновь находилась на уровне 60–70% за исключением верхнего района Камского водохранилища.

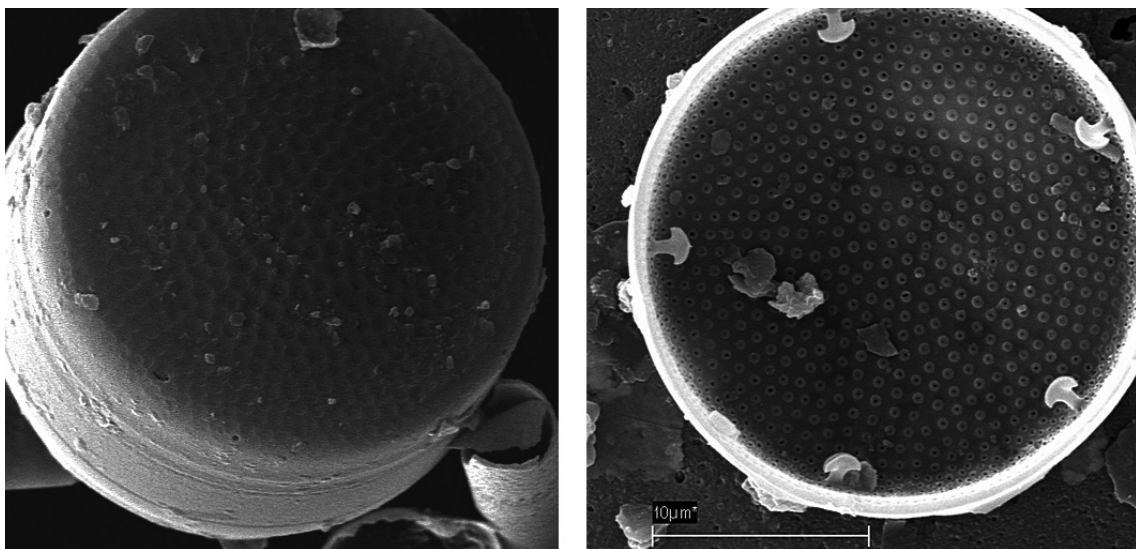


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (СЭМ). А – створка с наружной поверхности; В – створка с внутренней поверхности. Масштаб – 10 мкм.

Диаметр створки *A. normanii* за более чем десятилетний период варьировал от 16.5 до 48.5 мкм (табл. 2). Средний диаметр створок *A. normanii* в Камском вдхр. составлял 27.9 ± 0.6 мкм, в Воткинском – 26.7 ± 0.4 мкм, коэффициент вариации составлял 10–16%. Максимальные средние значения диаметра створок этой водоросли отмечены в 2014 г. в приплотинном районе Камского вдхр. (включая район сброса с ГРЭС, ст. 6). Минимальные размеры клеток зарегистрированы в обоих водохранилищах в 2016 г. (жарком маловодном году). На русловых станциях диаметр створок в среднем составил 26.3 мкм, в прибрежных зонах – 25.4 мкм. Отличия размеров клеток

между руслом и мелководьями статистически незначимые. Размеры клеток изменяются по годам, но значимые различия характерны только для мелководных станций. Достоверные различия также получены для величин до и после 2014 г. Коэффициент корреляции диаметра створок этого вида с температурой составлял -0.62 (при $p \leq 0.05$).

Максимальные размеры этого вида отмечены на участках Камского вдхр. с повышенной минерализацией вод (ст. 2 – ниже Соликамско-Березниковского промузла; ст. 5 – ниже впадения высокоминерализованных притоков: рек Иньва и Косьва; ст. 6 – район сброса подогретых вод с ГРЭС г. Добрянка).

Таблица 2. Диаметр створок *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust в водохранилищах Средней Камы

Район	2008	2009	2010	2013	2014	2015	2016	2017
<i>Камское</i>								
Верхний	18.5–40.0 27.5±0.9	20.5–35.5 27.2±1.8	*	–	23.4–33.8 28.6±3.1	–	–	–
Центральный	16.5–37.5 28.2±0.8	25.0–37.5 30.5±1.1	*	20.8–39.0 27.5±0.6	26.2–39.0 30.2±0.6	20.4–31.5 28.6±0.7	24.3±0.8	20.8–33.8 28.2±1.1
Приплотинный	20.0–40.0 29.5±0.5	22.0–30.4 26.6±1.2	*	20.8–44.2 28.7±0.7	24.1–41.6 31.4±0.5	23.2–36.4 28.6±0.8	25.7±0.7	24.8±0.6
Среднее	28.8±0.9	28.7±1.3	*	28.7±0.7	30.7±0.5	28.6±0.7	26.2±0.5	27.7±1.2
Коэф. вариации	16.2	15.1	*	15.8	13.9	13.3	9.8	12.0
<i>Воткинское</i>								
Верхний	*	*	*	23.4–36.4 26.4±0.4	20.8–44.2 28.0±0.4	26.0–41.6 29.3±0.4	20.8–31.2 27.8±0.3	20.8–28.6 26.0±0.8
Центральный	17.5–39.5 24.4±0.6	22.4–47.4	23.0–28.6 25.5±0.5	20.8–41.6 27.2±0.5	23.4–46.5 28.4±0.5	20.8–36.4 27.1±0.4	23.0–31.6 25.8±0.5	23.4–33.8 25.7±0.6
Приплотинный	17.0–37.5 26.4±0.5	18.0–40.5	22.8–29.2 26.0±0.5	20.4–44.2 27.2±0.6	23.4–39.2 28.4±0.3	20.8–36.4 27.8±0.3	23.4–26.0 25.4±0.4	20.8–33.8 25.8±0.9
Среднее	26.0±0.9	26.5±0.7	25.7±0.4	27.0±0.3	28.2±0.2	28.1±0.4	25.6±0.3	26.0±0.4
Коэф. вариации	15.0	14.7	9.4	16.3	17.5	9.8	15.5	12.8

Примечание: здесь и в табл. 3 «–» – отсутствие клеток *A. normanii* в пробах фитопланктона, «*» – данные отсутствуют

Атлантический вид *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust., известный в Европе ещё с 1880-х гг., лишь в последние десятилетия активно расселился в пресных водах России, Нидерландов, Англии, Финляндии, Германии, Словакии, Чехии и др. стран. Диаметр створок этого вида варьировал от 13 до 110 мкм в разнотипных водоёмах различных регионов: водохранилища и реки юга Англии 24–58 [Belcher, Swale, 1979]; реки и озёра Германии 13–31 [Kiss et al., 1990]; реки Чехии 14–32 [Kiss et al., 1990]; реки Сербии 16–29 [Vidaković et al., 2016]; реки Венгрии 13–66 [Kiss et al., 2012]; р. Волга 35–66 [Генкал, 1992; Kiss et al., 1990]; водоёмы Соединённого королевства Великобритании и Ирландии 25–110 [Krammer, Lange-Bertalot, 1991]; Великие озёра Североамериканского континента 16–47.5 [Mills et al., 1993]; реки Индии 16–50 [Bose et al., 2017]; Каспийское море 31–60 [Kiss et al., 1990] и др. Для водохранилищ Средней Камы диаметр створки изменялся от 16.5 до 48.5 мкм в Камском вдхр., в Воткинском – от 17.0 до 47.4 мкм. Согласно рис. 3, диаметр створок

этого вида уменьшается по оси водохранилищ.

В летний период 2004–2005 гг. в Камском вдхр. *A. normanii* наибольшей численности (3.2 тыс. кл./л) и биомассы (0.08 мг/л) достигал в верхней русловой части водоёма. В других районах водохранилища его численность не превышала 0.5–1.0 тыс. кл./л. В Воткинском вдхр. численность (250 тыс. кл./л) и биомасса (1.8 мг/л, или 52% общей биомассы фитопланктона) этого вида были значительно выше. В период 2009–2017 гг. изучение пространственного распределения вида показало, что он развивался по всей акватории Среднекамских водохранилищ и его средняя численность не превышала 100 тыс. кл./л (рис. 4). В годы с разными погодными условиями распределение вида по акватории неравномерно: наибольшим развитием *A. normanii* в жарком 2016 г. выделялись участки Камского и Воткинского водохранилищ, принимающие воды основных притоков – рек Иньва, Косьва, Нытва, Тулва; в 2014 г. (холодный) также створы ниже впадения притоков, ст. 6 – район сброса подогретых вод с ГРЭС г. Добрянка, ниже городов Пермь и

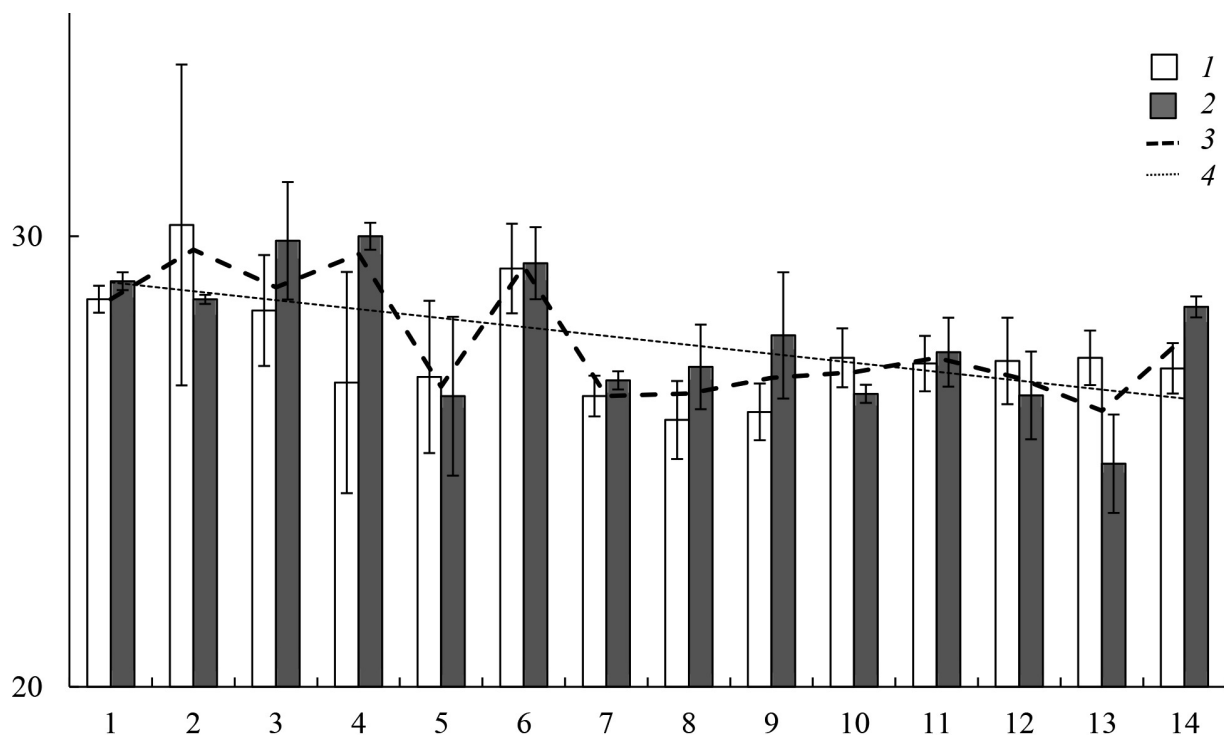


Рис. 3. Изменение диаметра створок *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. по акватории водохранилищ Средней Камы (2009–2017 гг.): 1 – в русле и 2 – на мелководьях, со стандартной ошибкой, 3 – средний диаметр створок, 4 – линия тренда. По оси ординат – диаметр створок (мкм); по оси абсцисс створы отбора проб.

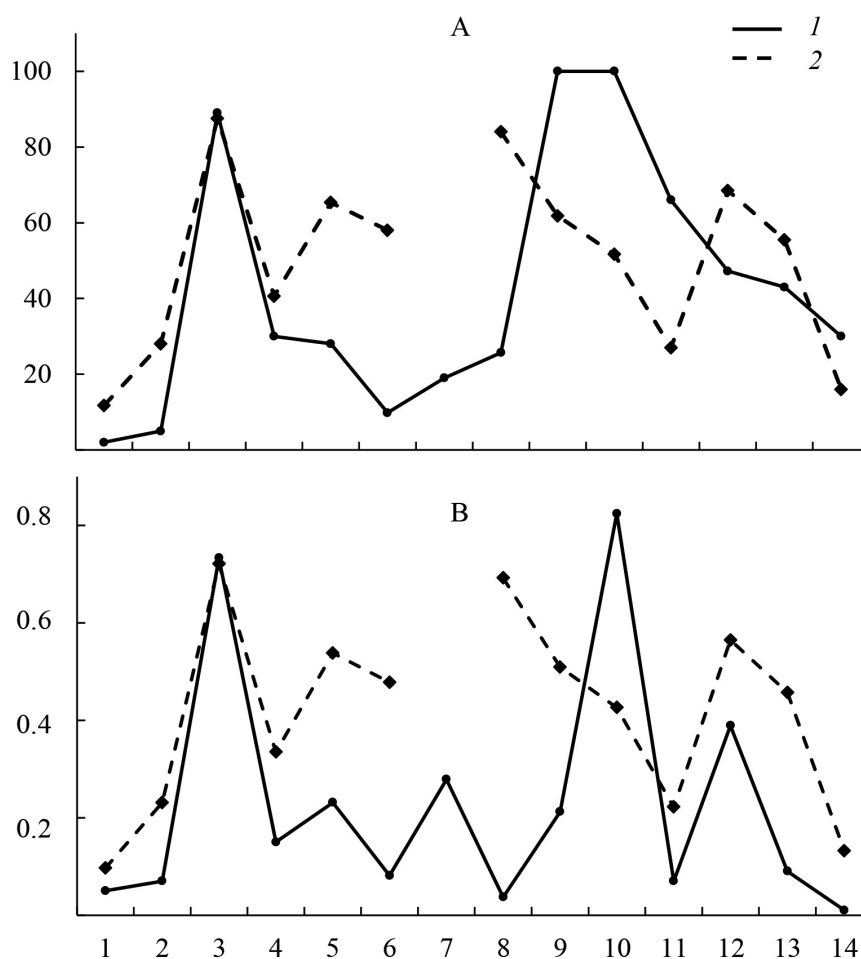


Рис. 4. Изменение численности и биомассы *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. в фитопланктоне по продольному профилю водохранилищ. 1 – холодный год, 2 – тёплый год. По оси ординат: А – численность (тыс. кл./л); В – биомасса фитопланктона (мг/л); по оси абсцисс: русловые станции отбора проб.

Оса. Максимальные средние значения численности *A. normanii* отмечены в августе 2013 г. в приплотинных районах Камского и Воткинского водохранилищ (270 и 420 тыс. кл./л, соответственно), здесь же выявлены наибольшие значения средней биомассы этой водоросли (2.36 и 2.47 мг/л). Максимальные значения её численности и биомассы достигали (425 и 862 тыс. кл./л; 3.58 и 4.87 мг/л для Камского и Воткинского, соответственно). Минимальные значения численности за весь период исследований характерны для августа 2017 г. – 14.9 ± 2.0 и 31.4 ± 8.6 тыс. кл./л (соответственно для двух водохранилищ), биомасса 0.12 ± 0.02 и 0.26 ± 0.07 мг/л (табл. 3).

Доля *A. normanii* в фитопланктоне велика в 2005–2009 гг. При максимальном развитии этого вида в 2013 г., его относительная численность на отдельных станциях могла достигать 20%, а биомасса – 65% от общей в Камском вдхр. В Воткинском вдхр. в этот период вид обеспечивал своим развитием до 16% биомассы в верхнем, 15–32% в центральном и до 43% в приплотинном районе. Однако его вклад в суммарную биомассу и численность сообществ планктона обоих водохранилищ после 2013 г. стал заметно сокращаться (рис. 5). К 2017 г. доля *A. normanii* в фитопланктоне водохранилищ Средней Камы стала незначительна – 0.1% численности и 2–3% биомассы.

Таблица 3. Количественные показатели развития *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. в водохранилищах Средней Камы

Год исследования	Численность, тыс. кл./л		Биомасса, мг/л	
	Камское	Воткинское	Камское	Воткинское
2008	<u>13.2–90</u> 51.9±14.1	<u>18.8–163.8</u> 73.9±11.7	<u>0.08–0.53</u> 0.31±0.08	<u>0.11–0.96</u> 0.43±0.07
2009	<u>7–138.5</u> 27.9±16.6	<u>11.5–162.5</u> 60.8±27.2	<u>0.04–0.81</u> 0.16±0.09	<u>0.06–0.95</u> 0.35±0.16
2010	–	<u>7.4–276.1</u> 93.7±15.5	–	<u>0.04–1.62</u> 0.57±0.09
2013	<u>70–426</u> 208.8±130.7	<u>13–826</u> 252.6±110.1	<u>0.54–3.58</u> 1.74±0.95	<u>0.07–4.85</u> 1.72±0.67
2014	<u>1–175</u> 51.3±11.7	<u>6–126</u> 42.7±9.5	<u><0.01–1.44</u> 0.42±0.09	<u>0.05–1.04</u> 0.35±0.08
2015	<u>4.9–61</u> 29.5±9.8	<u>4.9–90.6</u> 40.0±12.8	<u>0.04–0.50</u> 0.24±0.05	<u>0.04–0.75</u> 0.34±0.11
2016	<u>1–89</u> 26.8±5.7	<u>11.4–100</u> 44.2±13.9	<u><0.01–0.73</u> 0.22±0.05	<u>0.09–0.82</u> 0.36±0.11
2017	<u>8–26.7</u> 14.8±1.9	<u>7.5–150</u> 31.4±8.9	<u>0.06–0.22</u> 0.12±0.01	<u>0.06–1.24</u> 0.26±0.07
Среднее	58.7±27.1	80.0±26.2	0.46±0.19	0.55±0.17

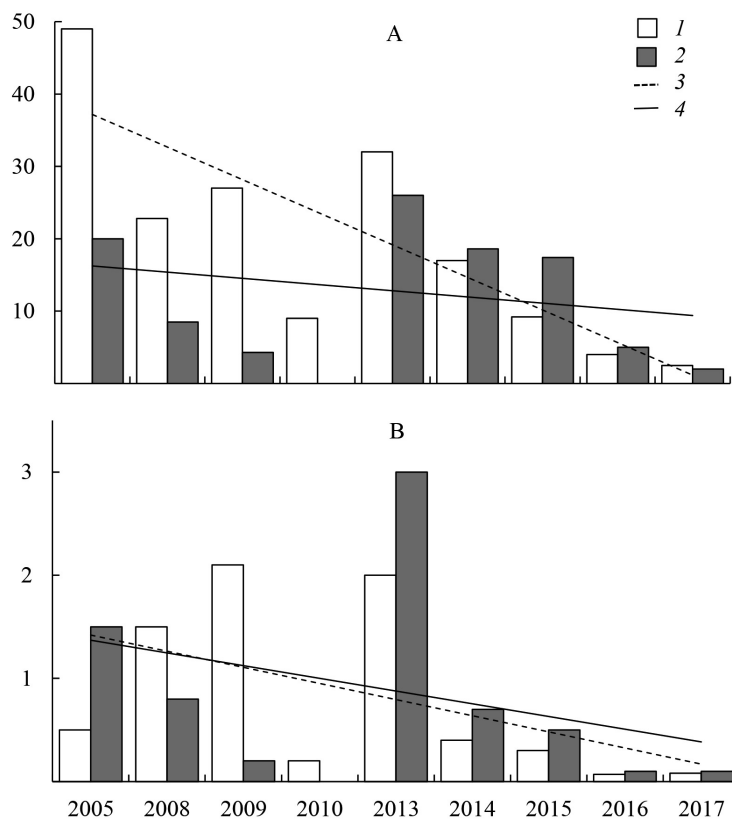


Рис. 5. Многолетние изменения вклада *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. в общую биомассу и численность фитопланктона Камского и Воткинского водохранилищ. 1 – Камское, 2 – Воткинское, 3 – линия тренда для Камского, 4 – линия тренда для Воткинского. По оси ординат: А – биомасса (%); В – численность фитопланктона (%); по оси абсцисс: годы исследований.

Согласно полученным данным, значимые отличия для диаметра створок, их количества или биомассы *A. normanii* характерны для подповерхностного слоя и глубины одной прозрачности, а также между слоями двух и трёх прозрачностей. В слоях воды более 3 прозрачностей (более 4 м) значимые различия чаще отсутствовали. Несмотря на зависимость средних размеров (диаметр створок) этого вида от минерализации ($r=0.54$, при $p \leq 0.05$) и температуры воды ($r=-0.62$, при $p \leq 0.05$), связи количественного развития этого вида с изменениями температуры и водностью года, содержанием биогенных элементов, минерализацией воды, развитием цианопрокариот и общей численности фитопланктона не прослеживается (табл. 4). Однако, при интенсивном «цветении» воды водохранилищ цианопрокариотами в тёплые маловодные годы встречаемость *A. normanii* уменьшалась.

Таким образом, в настоящее время в Камском и Воткинском водохранилищах отмечено присутствие восьми аллохтонных центрических диатомовых водорослей из четырёх родов (*Thalassiosira*, *Skeletonema*, *Cyclotella* и *Actinocyclus*), но только *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. являлся постоянным компонентом фитопланктона и мог входить в доминантный комплекс.

Встречаемость *A. normanii* в фитопланктоне водохранилищ Средней Камы изменялась от 30 до 82%. Достоверное снижение встречае-

мости данного вида в обоих водохранилищах наблюдалось в тёплом 2016 г. (49 и 58% в Камском и Воткинском водохранилищах, соответственно).

Диаметр створки *A. normanii* варьировал от 16.5 до 48.5 мкм. Средний диаметр створок водоросли в Камском вдхр. составлял 27.9 ± 0.6 мкм, в Воткинском – 26.7 ± 0.4 мкм. Размеры створок водоросли уменьшались по продольной оси водохранилищ. Максимальные размеры этого вида отмечены на участках водохранилищ с повышенной минерализацией вод, ниже впадения основных притоков.

Вклад *A. normanii* в структуру фитопланктона водохранилищ достигал 20% численности и 65% биомассы. После 2013 г. его вклад в суммарную биомассу и численность сообществ планктона стал заметно сокращаться (до 0.1% численности и 2–3% биомассы).

Достоверные различия количественного развития этого вида с изменениями температуры и водностью года, содержанием биогенных элементов, минерализацией воды, развитием цианопрокариот и общей численности фитопланктона в водохранилищах Средней Камы отсутствуют.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Цещинской Е.М. за помощь в обработке материала.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между количеством *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. и некоторыми биотическими и абиотическими факторами

Фактор	2008–2009	2016–2017
Прозрачность по диску Секки, м	–0.25	0.17
Температура, °С	–0.19	–0.18
Аммонийный азот, мг/л	–0.21	**_
Нитратный азот, мг/л	–0.43*	–
Нитритный азот, мг/л	–0.42	–
Общий фосфор, мг/л	–0.49	–
Минерализация, мг/л	–0.44	–0.38
Биомасса фитопланктона, мг/л	–0.52*	–0.22
% цианопрокариот	–0.47	–0.36

Примечание: * – коэффициенты корреляции достоверны при $p < 0.05$, ** – отсутствие данных.

Работа выполнена в рамках государственного задания номер госрегистрации темы: 01201353247 «Изучение функционального и видового разнообразия микроорганизмов, полезных для экоценозов и практической деятельности человека».

Литература

- Беляева П.Г. К вопросу о распространении *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) в Камском и Воткинском водохранилищах // В сб.: Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Материалы Междунар. научно-практ. конф. Том IV. Водная экология. / Под ред. Е.А. Зиновьева. Пермь, Изд-во Перм. гос. ун-та, 2011. С. 19–23.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.
- Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 128 с.
- Генкал С.И., Беляева П.Г. Диатомовые водоросли (Centrophyceae) Камского водохранилища (Россия) // Альгология. 2011. Т. 21. № 3. С. 312–320.
- Генкал С.И., Охупкин А.Г. Диатомовые водоросли (Centrophyceae) в фитопланктоне Камских водохранилищ // Поволж. экол. журн. 2010. № 3. С. 254–262.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Панов В.Е., Шестаков В.С., Дианов М.Б. Принципы создания национальной системы раннего предупреждения по чужеродным видам // В сб.: Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. 2-го Международного симпозиума по изучению инвазивных видов / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Ю.В. Слынько. Рыбинск; Борок, ИБВВ РАН, ИПЭЭ РАН, 2005. С. 18–19.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Наука. 1975. 431 с.
- Климатические особенности в Пермском крае (Электронный ресурс) // (<http://accident.perm.ru/index.php/spravochnyj-razdel/klimat>), (<http://accident.perm.ru/index.php/novosti>) Проверено 28.06.2018.
- Корнева Л.Г. Современные инвазии планктонных диатомовых водорослей в бассейне р. Волги и их причины // Биология внутренних вод. 2007. № 1. С. 30–39.
- Кузьмин Г.В., Охупкин А.Г. Фитопланктон реки Камы в летнюю межень 1975 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1977. № 36. С. 45–49.
- Матарзин Ю.М., Сорокина Н.Б., Пушкина Н.П. и др. Современные экологические условия Камы и Камских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и её водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 26–37.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 239 с.
- Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. Летний фитопланктон водохранилищ Камы и их притоков // В сб.: Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья: Матер. V Поволжской гидроэкологической конференции. Казань: Изд-во КГУ, 2009. С. 61–63.
- Таусон А.О. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов: ОГИЗ, 1947. 321 с.
- Третьякова С.А., Головачёва С.И., Батова Е.М. Фитопланктон // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 1988. С. 26–36, 153–157.
- Belcher J.H., Swale E.M.F. English freshwater records of *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hustedt (Bacillariophyceae) // Br. Phycology. 1979. Vol. 14. P. 225–229. DOI:10.1080/00071617900650251
- Bose R., Bar R., Pal R. Floristic Assortment of Planktonic and Epipsammic Diatoms from Eastern India with new reports // J. Algal Biomass Utiln. 2017. Vol. 8. No. 4. P. 51–68.
- Hauray J., Pattee E. Conséquences écologiques des introductions dans les hydrosystèmes: essai de synthèse // Bull. fr. pêche piscic. 1997. Vol. 344/345. P. 455–470.
- Kiss K.T., Klee R., Ector L., Ács E. Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: morphology and biogeographic distribution // Acta Botanica Croatica. 2012. Vol. 71. P. 311–363.
- Kiss K.T., Le Cohu R., Coste M., Genkal S.I., Houk V. *Actinocyclus normanii* (Bacillariophyceae), in some rivers and lakes in Europe. Morphological examinations and quantitative relations // Ouvrage dedie a H.Germain, Koeltz. 1990. P. 111–123.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. (Unter Mitarbeit von Håkansson H., Nerpel, M.) Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2/3. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1991. 576 s.
- Mills E., Leach J., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // J. Great Lakes Res. 1993. Vol. 19. No. 1. P. 1–54.
- Vidaković D., Krizmanić J., Šovran S., Cvijan M. Diatoms from a peat bog on the Pešter plateau (southwestern Serbia): New records for diatom flora of Serbia // Arch. Biol. Sci., Belgrade, 2016. Vol. 68(1). P. 107–116. DOI: 10.2298/ABS150512132V.

INVASIONS OF DIATOMS ALGAE INTO THE KAMA AND VOTKINSK RESERVOIRS

© 2019 Belyaeva P.G.^{a, b}

^a Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Perm 614990, Russia

^b State Science Relation Institute of Lake & River Fishery (GosNIORCh), Perm 614990, Russia
e-mail: belyaeva@psu.ru

Based on analysis of published data and our original research of phytoplankton, the paper presents distribution of 8 alien diatoms in Kama and Votkinsk reservoirs. It is noted that only *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. reached considerable development. The diameter of the valve of *A. normanii* ranged from 16.5 to 48.5 μm , and the size of the valves of this species decreased from the north to the south. The dynamics of the abundance and biomass of this species in long-term period (2004–2017) is considered, its distribution over the water area of reservoirs is studied. A change in the size of *A. normanii* was observed, depending on the mineralization and water temperature. It is shown that there is no correlation between the quantitative development of this species in the reservoirs of the Middle Kama with the changes in temperature and water content of a year, content of biogenic elements, water mineralization, proportion of cyanoprokaryota and the total number of phytoplankton.

Key words: phytoplankton, brackishwater species, *Actinocyclus normanii*, alien species, invasions, diatoms, Kama and Votkinsk reservoirs.

***CORYTHUCHA CILIATA* (SAY, 1932) (HEMIPTERA: HETEROPTERA: TINGIDAE) – НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД КЛОПОВ В ФАУНЕ УЗБЕКИСТАНА**

© 2019 Гребенников К.А., Муханов С.Ю.

Всероссийский центр карантина растений, Быково 140150, Россия.

e-mail: kgrebennikov@gmail.com

Поступила в редакцию 17.01.2019, После доработки 16.02.2019, Принята к публикации 27.02.2019

Corythucha ciliata (Say, 1932) (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae) – новый для Узбекистана вид североамериканских клопов-кружевниц был выявлен в апреле 2017 г. на растениях платана в Ташкенте. Обследование насаждений показало наличие имаго клопов, при невысокой их численности, почти на всех из 20 рассмотренных деревьях платана. Предположительно, на обследованном участке вид успешно натурализовался и образует устойчивую популяцию.

Ключевые слова: Hemiptera, Heteroptera, Tingidae, *Corythucha ciliata*, первая находка, Узбекистан, *Platanus*, платан.

Введение

Клопы-кружевницы (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae) являются одним из крупных, широко распространённых и хозяйственно значимых семейств настоящих полужесткокрылых. Многие представители данной группы являются активно распространяющимися видами, расселившимися далеко за пределы естественного ареала.

Corythucha ciliata (Say, 1932) – вид североамериканского происхождения, связанный с деревьями рода Платан (*Platanus*). Естественный ареал охватывает восточные районы Северной Америки – в настоящее время *C. ciliata* известна там от крайнего юго-востока Канады до севера Мексики [Halbert, Meeker, 1998; Martínez-Ramírez et al., 2002; *Corythucha...*, 2018]. В начале 1964 г. вид был обнаружен в Падуе (Италия) [Servadei, 1966] и впоследствии широко расселился в пределах Европы и Малой Азии [Catalogue of the Heteroptera..., 1996; Aukema et al., 2013], к настоящему времени встречаясь в данной части света практически во всех странах, где произрастают платаны (доходя до Грузии [Supatashvili et al., 2016] и юга России (Краснодарский край) [Voigt, 2001;

Калинкин и др., 2002]). В 1985 г. *C. ciliata* была обнаружена в Южной Америке (Чили) [Prado, 1990], в 1996 уже была широко распространена в одной из стран Восточной Азии (Южной Кореи) [Chung et al., 1996], в 2002 – выявлена также в Китае [Yang et al., 2017], в 2003 г. – в Японии [Tokihiro et al., 2003]. В 2006 г. вид был обнаружен в Австралии (Новый Южный Уэльс) [Dominiak et al., 2008], в 2014 – в Южной Африке (близ Кейптауна) [Picker, Griffiths, 2015]. Таким образом, за последние 50 лет *C. ciliata*, выйдя за пределы Северной Америки, широко расселилась в субтропическом поясе обоих полушарий Земли. Однако, сообщения о находках вида во многих регионах, где распространена культура различных видов платанов, в том числе – в Узбекистане, пока отсутствуют.

Круг основных кормовых растений *C. ciliata* ограничен родом Платан, включая все широко культивируемые виды (*Platanus acerifolia* (Aiton) Willd., *Platanus occidentalis* L., *Platanus orientalis* L., *Platanus racemosa* Nutt., *Platanus wrightii* S. Watson) [Öszi et al., 2005]. Сообщения о повреждении других растений единичны и требуют проверки [Halbert, Meeker, 1998]. Весь жизненный цикл *C. ciliata* проходит на

кормовом растении. Зимуют имаго чаще всего под отслоившимися участками коры дерева. Имаго приступают к расселению и питанию при достижении среднесуточной температуры воздуха 8 °С [Ószi et al., 2005]. Яйцекладки размещаются на нижней стороне листьев растений, там же проходит развитие всех пяти возрастов личинок. В течение года *C. ciliata* даёт обычно 2, иногда 3 поколения [Калинкин и др., 2002; Küçükbasmacı, 2014; Supatashvili et al., 2016]. Имаго последнего поколения уходят в зимнюю диапаузу.

Сведения о вредоносности данного чужеродного вида несколько противоречивы. Некоторые авторы допускают возможность гибели деревьев [Ószi et al., 2005]. Однако другие [Halbert, Meeker, 1998] оценивают вред от данного организма как чисто эстетический.

Материал и методы

Материал. Республика Узбекистан, г. Ташкент, *Ташкентский ботанический сад* им. академика Ф.И. Русанова (41.348° с. ш., 69.312° в. д., система координат WGS-84), насаждения Платана восточного (*Platanus orientalis* L.), С.Ю. Муханов, 19.04.2017, 4♂, 5♀ (экземпляры хранятся в энтомологическом фонде Всероссийского центра карантина растений).

Указанные экземпляры были собраны при визуальном осмотре приблизительно 20 деревьев, помещены в пробирки с 70%-м раствором этилового спирта и в дальнейшем обработаны традиционными методами (смонтированы на пятиугольники из плотной бумаги, наколотые на энтомологические булавки с этикетками, содержащими информацию об образце, и изучены с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10). Для идентификации собранных экземпляров использовались соответствующие таксономические работы [Gibson, 1918; Péricart, 1983].

Результаты и обсуждение

Выявленные экземпляры (см. рисунок) могут быть с уверенностью определены как *Corythucha ciliata* (Say, 1932). Таким образом, данный вид впервые приводится здесь для территории Узбекистана.

Обследование деревьев платана в пределах *Ташкентского ботанического сада и его окрестностей* показало, что в небольших количествах *C. ciliata* встречается на большинстве обследованных деревьев. С учётом сроков наблюдения и особенностей биологии вида – несомненно, наблюдались успешно перезимовавшие имаго клопов последнего

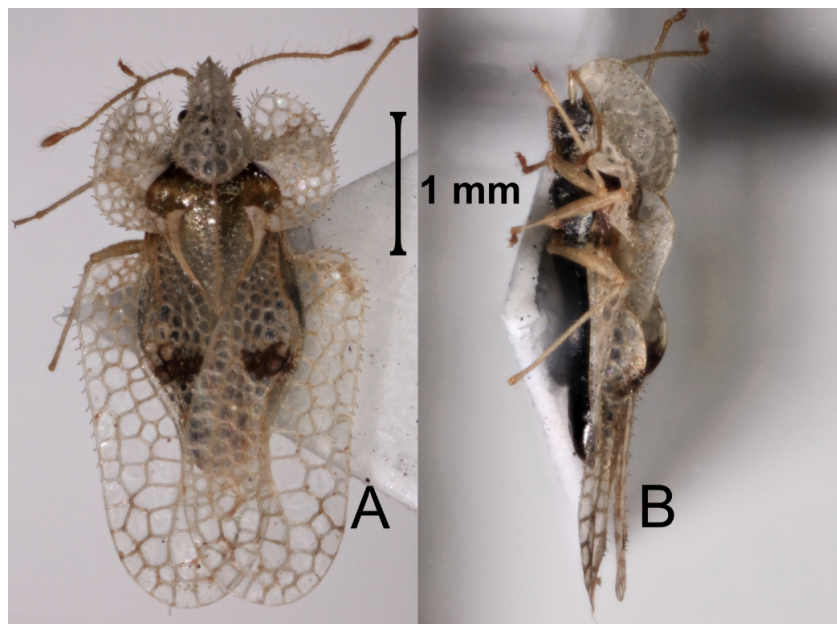


Рис. *Corythucha ciliata* (Say, 1932) (Узбекистан, г. Ташкент, ♂): А – вид сверху, В – вид сбоку.

прошлогоднего поколения. Это даёт основания полагать, что данный вид не только проник на территорию Узбекистана, но и успешно натурализовался, образовав устойчивую популяцию, как минимум, в г. Ташкенте.

Определить пути проникновения и расселения *C. ciliata* в Узбекистане и длительность существования устойчивых популяций на основании единственного наблюдения, безусловно, не представляется возможным. Не имея достоверных сведений о современном распространении вида в сопредельных странах, трудно строить какие-либо предположения о генезисе и пути развития его инвазии в данном регионе. Вектором проникновения вида в регион мог быть как посадочный материал платанов (в особенности – в связи с находкой на территории ботанического сада), так и любые грузы, и транспортные средства, прибывающие из районов его распространения.

Литература

- Калинкин В.М., Голуб В.Б., Мазеева Р.Н. Распространение и особенности биологии неарктического вида *Corythucha ciliata* (Say) (Heteroptera, Tingidae) на юге России // Евразийский энтомологический журнал. 2002. Вып. 1. С. 25–29.
- Aukema B., Rieger C., Rabitsch W. Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region 6: Supplement. Amsterdam: Netherlands Entomological Society, 2013. 653 pp.
- Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region / Eds. B. Aukema, C. Rieger. Vol. 2, Cimicomorpha 1. Amsterdam: Netherlands Entomological Society, 1996. 359 pp.
- Chung Y.J., Kwon T.S., Yeo W.H., Byun B.K., Park C.H. Occurrence of the sycamore lace bug, *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Tingidae) in Korea // Korean Journal of Applied Entomology. 1996. Vol. 35. Issue 2. P. 137–139.
- Corythucha ciliata* (Say, 1832) in GBIF Secretariat (2017). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2018-10-18. // (<https://www.gbif.org/species/2020655>). Проверено 18.10.2018.
- Dominiak B.C., Gillespie P.S., Worsley P., Locker H. Survey for sycamore lace bug *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Tingidae) in New South Wales during 2007 // General and Applied Entomology. 2008. Vol. 37. P. 27–30.
- Gibson E.H. The genus *Corythucha* Stål. (Tingidae; Heteroptera) // Transactions of the American Entomological Society. 1918. Vol. 44. P. 69–104.
- Halbert S.E., Meeker J.R. The sycamore lace bug, *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Tingidae) // Entomol. Cir., 1998. No. 387. P. 1–2.
- Küçükbasmaci I. Two new invasive species recorded in Kastamonu (Turkey): Oak lace bug [*Corythucha arcuata* (Say, 1832)] and sycamore lace bug [*Corythucha ciliata* (Say, 1832)] (Heteroptera: Tingidae) // Journal of Entomology and Nematology. 2014. Vol. 6. Issue 8. P. 104–111.
- Martínez-Ramírez J.A., Ruíz-Cancino E., Coronado-Blanco J.M. Plagas forestales en Tamaulipas, México // Revista de la Universidad Autónoma de Tamaulipas. 2002. 81. P. 39–45.
- Ószi B, Ladanyi M, Hufnagel L. Population dynamics of the sycamore lace bug, *Corythucha ciliata* (Say) (Heteroptera: Tingidae) in Hungary // Applied Ecology and Environmental Research. 2005. Vol. 4. Issue 1. P. 135–150.
- Péricart J. Hémiptères Tingidae Euro-Méditerranéens. Paris: Fédération française des sociétés de sciences naturelles, 1983. 618 p.
- Picker M.D., Griffiths C.L. Sycamore Tree Lace Bug (*Corythucha ciliata* Say) (Hemiptera: Tingidae) Reaches Africa // African Entomology. 2015. 23(1). P. 247–249.
- Prado C.E. Presencia en Chile de *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae) // Revista Chilena de Entomología. 1990. Vol. 18. P. 53–55.
- Servadei A. Un Tingide neartico comparso in Italia // Bollettino della Società Entomologica Italiana. 1966. Vol. 96. P. 94–96.
- Supatashvili A., Goginashvili N., Kereselidze M. Distribution and some biological data of sycamore lace bug – *Corythucha ciliata* say (Heteroptera, Tingidae) in Georgia // Annals of agrarian science. 2016. 14. P. 42–45.
- Tokihiro G., Tanaka K., Kondo K. Occurrence of the sycamore lace bug, *Corythucha ciliata* (Say) (Heteroptera: Tingidae) in Japan // Research Bulletin for the Plant Protection Service Japan. 2003. Vol. 39. P. 85–87.
- Voigt K. The first Russian record of *Corythucha ciliata* (Say) from Krasnodar (Heteroptera, Tingidae) // Zoosystematica Rossica. 2001. 1 (10). P. 76.
- Yang W.Y., Tang X.T., Ju R.T., Yu-Zhou Du Y.Zh. The population genetic structure of *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Tingidae) provides insights into its distribution and invasiveness. // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. Article number 635. 16 p.

***CORYTHUCHA CILIATA* (SAY, 1932)
(HEMIPTERA: HETEROPTERA: TINGIDAE) – NEW
ALIEN SPECIES OF TRUE BUGS
IN UZBEKISTAN FAUNA**

© 2019 Grebennikov K.A., Mukhanov S.Yu.

All-Russian Centre for Plant Quarantine, Bykovo 140150, Russia.
e-mail: kgrebennikov@gmail.com

Corythucha ciliata (Say, 1932) (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae) – a new to the fauna of Uzbekistan alien North American species of lace bugs was found in April 2017 on the sycamore trees in the botanical garden in Tashkent. A survey of plantings showed the presence of adults of the bugs in a low number on almost all of 20 observed trees. Presumably, in the surveyed area the species has successfully naturalized and forms a stable population.

Key words: Hemiptera, Heteroptera, Tingidae, *Corythucha ciliata*, first record, Uzbekistan, *Platanus*, sycamore tree.

УДК 581.524+502.57

ВТОРЖЕНИЕ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. В ЛАНДШАФТЫ ЮГО-ВОСТОКА БЕЛАРУСИ

© 2019 Гусев А.П.

Учреждение образования «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины», Гомель, ул. Советская, 104, 246019, Белоруссия.
e-mail: gusev@gsu.by

Поступила в редакцию 05.09.2018, После доработки 14.02.2019, Принята к публикации 27.02.2019

В работе рассматривается вторжение амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) в ландшафты юго-востока Беларуси. Местонахождения её популяций преимущественно приурочены к обочинам автомобильных дорог (82.4%). Формирование сообществ с доминированием *A. artemisiifolia* зафиксировано на южной окраине г. Гомеля с 2013 г. Выделено два типа сообществ: *Ambrosia artemisiifolia* – *Artemisia vulgaris* [*Chenopodietea/Artemisietea*] и *Ambrosia artemisiifolia* – *Polygonum arenarium* [*Polygono arenastri-Poetea annuae*]. Фитоценозы с *A. artemisiifolia* встречаются в относительно широком диапазоне экотопов по кислотнo-щелочным условиям и по обеспеченности азотом, но в узком – по влажности и освещённости.

Ключевые слова: ландшафт, растительность, инвазия, *Ambrosia artemisiifolia* L., Беларусь.

Введение

Ambrosia artemisiifolia L. – один из наиболее опасных чужеродных видов растений, занесённых в Европу из Северной Америки [Чёрная книга..., 2009; Essl et al., 2009; Pinke et al., 2011; Skálová et al., 2017]. Это однолетнее растение, высотой 20–150 см, со стержневым корнем, проникающим на глубину до 4 м, и плодovitостью до 100 тыс. семян с одного растения. Заселяет нарушенные местообитания: железнодорожные насыпи, пустыри, свалки, обочины автомобильных дорог, стройплощадки, берега рек, пастбища, обрабатываемые земли и пр. [Чёрная книга..., 2009].

Амброзия полыннолистная наносит значительный ущерб сельскому хозяйству: засоряет все культуры, особенно зерновые и пропашные; в результате на засорённых полях резко падает производительность сельскохозяйственной техники, ухудшается качество полевых работ и затрудняется уборка урожая. На лугах и пастбищах она вытесняет ценные кормовые травы, что ведёт к снижению качества сена (вследствие содержания в листьях амброзии горьких эфирных масел скот её не поедает). Пыльца амброзии вызывает мас-

совые аллергические заболевания органов дыхания и глаз [Марьюшкина, 1986; Черная книга..., 2009; Essl et al., 2009].

Успешность инвазии *A. artemisiifolia* объясняют её широким экологическим диапазоном; большим банком семян, способных сохраняться в почвах десятки лет; устойчивостью к гербицидам; аллелопатическим эффектом; отсутствием естественных врагов; генетической изменчивостью инвазионных популяций [Fumanal et al., 2008; Ciappetta et al., 2016; Milakovic, Karrer, 2016; Skálová et al., 2017].

В работе T. Mang et al. [2018] проанализирована история распространения *A. artemisiifolia* в центральной Европе (Австрия, Чехия, Германия, Венгрия, Лихтенштейн, Словакия, Словения, Швейцария) с целью оценить влияние климатических изменений на инвазионный процесс. Неблагоприятные климатические условия служат барьером для инвазии этого вида на север Европы, соответственно потепление климата – фактор, благоприятствующий его вторжению. Установлено, что повышение средней температуры за вегетационный период привело к внедрению растения в горные ландшафты и расширению спектра местообитаний в

пределах уже занятого ареала. Предполагается, что дальнейшее потепление климата будет способствовать распространению вида в Европе и, как следствие, росту угрозы сельскому хозяйству и здоровью населения [Mang et al., 2018].

Изменение климата является фоном, на котором действуют локальные факторы, контролируемые инвазии чужеродных видов – антропогенная трансформация ландшафтов [With, 2004; Milbau et al., 2009; Vila, Ibañez, 2011; Гусев, 2012; Skálová et al., 2017] и история землепользования [Kuhman et al., 2010; Vila, Ibañez, 2011; Гусев, 2014]. В центральной Европе пространственно-временная структура вторжения *A. artemisiifolia* определяется, наряду с климатом, также урбанизацией и плотностью железных дорог. Это объясняется рядом причин: этот вид (как слабый конкурент) предпочитает местообитания, характеризующиеся высокой частотой нарушений; антропогенная деятельность способствует инвазии; транспортные коридоры облегчают рассеивание семян воздушными потоками или кошением придорожного травостоя [Mang et al., 2018].

В связи с потеплением климата на территории Беларуси (за последние 30 лет средняя температура на юго-востоке страны увеличилась на 1.3 °С, а сумма температур выше 10 °С превысила 2600 градусов [Логинов, 2016]) имеет место агрессивное внедрение вида в нарушенные ландшафты.

Цель настоящей работы – изучение вторжения *A. artemisiifolia* в антропогенно нарушенные ландшафты юго-востока Беларуси. Задачи исследований состоят в выявлении текущего распространения вида на территории района исследований (по результатам маршрутного метода), проведении сравнительного анализа результатов повторных геоботанических съёмок на ключевых участках, определении характеристик сообществ с доминированием *A. artemisiifolia*, включая и экологические условия произрастания (на основе фитоиндикационных шкал).

Материал и методы

Район исследований находится в пределах природной зоны широколиственно-лесных

ландшафтов, для которой характерен умеренно-континентальный климат; средняя температура января составляет –4.5 °С, средняя температура июля – +19.8 °С, среднегодовая температура – +7.4 °С, годовая сумма температур выше 10 °С – 2500–2800; годовое количество осадков – 600–650 мм.

Для выявления местонахождений популяций *A. artemisiifolia* применялись маршрутные наблюдения: изучена территория г. Гомеля и 60 населённых пунктов Гомельского, Ветковского и Добрушского административных районов. Координаты района исследований – 52°25′ с. ш., 31°00′ в. д.

Изучение сообществ с доминированием амброзии выполнялось методом геоботанической съёмки на пробных площадках (размер площадок 25 и 100 м²). Проективное покрытие определяли по 5-балльной шкале: (+) – менее 1%; 1 – менее 5%; 2 – 6–15%; 3 – 16–25%; 4 – 26–50%; 5 – более 50%. Геоботанические описания сводили в фитоценологические таблицы и для каждого вида устанавливали класс постоянства: I – менее 20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100%. Общее число описаний – 69. При обработке материалов применялся эколого-флористический метод Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964; Миркин, Наумова, 1998; Современная наука..., 2002]. Для классификации сообществ – дедуктивный метод Копечки – Гейны [Корецьку, Нејну, 1974]. Названия растений приведены по С.К. Черепанову [1995].

Для изучения экологических условий использовали индикационные шкалы Х. Элленберга [Ellenberg, 1974]. Балловые оценки рассчитывали для каждого описания. Для статистического анализа применяли программу STATISTICA 6.0.

Результаты и их обсуждение

В ходе исследований, проведённых в 2016–2018 гг., на территории района было установлено 34 местонахождения популяций *A. artemisiifolia*, из которых 28 (82.4%) приурочено к бочинам автомобильных дорог, 4 (11.8%) – к пустырям среди городской застройки, 2 (6.2%) – к насыпям железных дорог. 37.5%

всех местонахождений вида – это обочины автомобильных дорог международного значения (М-8, М-10).

Всего маршрутным методом было обследовано 286.5 км автомобильных дорог. Популяции вида-вселенца наблюдались на протяжении 15.575 км (5.4%). Имеет место чёткая зависимость распространения от ранга автомобильной дороги. Так, международных дорог обследовано 43.5 км, из которых вид присутствовал на 11.3 км (то есть 26.0% протяжённости дорог этой категории «заражено» амброзией). Дорог республиканского уровня обследовано 75 км, амброзия наблюдалась на протяжении 2.75 км (3.7%). Дорог местного уровня изучено 168 км, здесь она присутствовала на протяжении 1.53 км (0.9%). Было обследовано железных дорог – 7.5 км, из них популяциями амброзии «заражено» только 70 км (0.9%).

Приуроченность популяций к автомобильным дорогам может объясняться негативным влиянием сложившейся практики скашивания травостоя вдоль обочин таких дорог. Так, исследование М. Vitalos & G. Karrer [2009] показало, что важным фактором распространения амброзии является именно скашивание травостоя вдоль автомобильных дорог; обнаружено, что значительная часть её семян перемещается вместе с косилочными машинами. 7.5 км, из них популяциями амброзии «заражено» только 70 км (0.9%).

«Эпицентром» вторжения является г. Гомель и близлежащие к нему с южного направления автомобильные дороги международного значения, которые служат «каналом» инвазии. Кроме Гомеля, амброзия была обнаружена только в 4 населённых пунктах (из 60 обследованных).

Начало инвазии вида удалось зафиксировать с помощью повторных геоботанических съёмок на южной окраине Гомеля. Для осуществления мониторинга восстановительной сукцессии на строительном пустыре вблизи автомобильной дороги Р-150 в 2004 г. были заложены 5 пробных площадок (5 × 5 м). После пионерной стадии, на которой доминировали однолетники (*Bidens tripartita* L., *Chenopodium album* L., *Persicaria scabra* (Moench) Moldenke, *Polygonum aviculare* L.) сравнительно быстро (в 2005 г.)

образовался рудеральный фитоценоз с преобладанием *Conium maculatum* L., *Urtica dioica* L., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (табл. 1).

В 2010 г. ход сукцессии был нарушен строительными работами, уничтожившими сформировавшийся в 2003–2009 гг. растительный покров. В 2012 г. в составе пионерного сообщества с доминированием *Chenopodium album* и *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv. впервые появляется *A. artemisiifolia* (единично, проективное покрытие – до 1%), а в 2013 г. *A. artemisiifolia* становится доминантом (табл. 1), её проективное покрытие увеличивается на отдельных участках до 30%. В 2014 г. растительный покров снова был нарушен, что способствовало расширению ареала амброзии и росту её проективного покрытия в пределах пробных площадок. В последние годы (2016–2017 гг.) *A. artemisiifolia* является доминантом в травостое (проективное покрытие от 10 до 50%). Вместе с ней присутствуют другие однолетники (*Coryza canadensis* (L.) Cronqist, *Lactuca serriola* L., *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort., *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz), а также и многолетники (*Artemisia vulgaris* L., *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Achillea millefolium* L.).

Вероятно, удержаться в данном фитоценозе в течение хотя бы нескольких лет *A. artemisiifolia* сможет только за счёт постоянных нарушений. Обладает ли она способностью в условиях юго-востока Беларуси задерживать развитие сукцессии и влиять на биологическое разнообразие, как некоторые другие чужеродные виды [Гусев, 2016, 2017]? Этот вопрос пока остаётся открытым.

На песчаных пустырях, расположенных вблизи автомобильной дороги республиканского уровня, в 2007 г. (на территории Гомельского района) были заложены 2 пробные площадки (10 × 10 м). В фитоценозах здесь доминировали *Oenothera biennis* L. и *Artemisia campestris* L., присутствовали *Tanacetum vulgare* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Echium vulgare* L., *Artemisia vulgaris* и другие виды класса *Artemisietea vulgaris* (табл. 2). Геоботаническая съёмка, проведённая в июле 2018 г., обнаружила, что на площадках в травостое

Таблица 1. Изменение постоянства и проективного покрытия видов при вторжении *A. artemisiifolia* в восстановительную сукцессию на ключевом участке вблизи автомобильной дороги Р-150 (указаны только виды с постоянством II-V)

Вид	Год наблюдений				
	2005	2009	2013	2016	2017
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	–	–	V ¹⁻⁴	V ²⁻⁵	V ³⁻⁴
<i>Achillea millefolium</i> L.	I	IV	–	I	III
<i>Arctium lappa</i> L.	I	I	–	II	II
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	I	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻²	IV
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	IV	V ¹⁻⁴	II	V ¹⁻²	V ²⁻⁴
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	–	–	–	IV	II
<i>Carduus crispus</i> L.	II	V ²⁻³	III	III	II
<i>Chenopodium album</i> L.	–	–	III	–	I
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	I	IV	V ¹⁻²	–	I
<i>Conium maculatum</i> L.	V ⁴⁻⁵	V ¹⁻³	–	IV	III
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	–	III	I	I	II
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronqist	–	–	I	II	IV
<i>Dactylis glomerata</i> L.	–	III	I	–	–
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P. Beauv.	–	–	V ¹⁻²	–	–
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	I	III	II	I	IV
<i>Equisetum arvense</i> L.	–	–	III	–	–
<i>Humulus lupulus</i> L.	II	–	III	–	–
<i>Lactuca serriola</i> L.	–	IV	–	–	III
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	I	III	III	III	III
<i>Phleum pratense</i> L.	–	II	–	–	–
<i>Phalacrolooma annuum</i> (L.) Dumort.	–	–	I	V ¹⁻²	III
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Schult.	–	–	I	II	–
<i>Sonchus arvensis</i> L.	IV	–	–	–	–
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	–	II	–	–	IV
<i>Tripleurospermum perforatum</i> (Merat) M. Lainz	I	–	–	I	III
<i>Urtica dioica</i> L.	V ²⁻⁵	V ²⁻⁴	V ²⁻³	–	V ¹⁻²
<i>Vicia cracca</i> L.	I	III	–	–	–
Общее проективное покрытие, %	95.0	100.0	90.0	90.0	90.0
Всего видов	17	29	25	20	19

преобладает *A. artemisiifolia* (проективное покрытие – 25–50%). Причём, в 2007 г. этот вид отсутствовал как на площадках, так и вообще в регионе. Как и в вышеописанном случае, растительный покров в пределах пробных площадок подвергается постоянным нарушениям.

В 2017–2018 г. нами были описаны сообщества *A. artemisiifolia*, представляющие собой начальные стадии восстановительных сукцессий в техногенных местообитаниях,

характеризующихся умеренной или недостаточной влажностью и песчано-супесчаным составом эдафотопы. Для классификации использовали метод Копечки – Гейны [Корецьку, Нејну, 1974], согласно которому выделяются сообщества, синтаксономически подчинённые непосредственно тому или иному классу (порядку, союзу) эколого-флористической классификации Браун-Бланке на основе представленности диагностических видов

Таблица 2. Изменение проективного покрытия видов при вторжении *A. artemisiifolia* в сообщества песчаных пустырей (указаны только виды с покрытием 1–5 баллов)

Вид	Площадка А		Площадка Б	
	2007	2018	2007	2018
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	–	4	–	4
<i>Artemisia campestris</i> L.	2	2	2	–
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	1	+	+	–
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	1	1	2	1
<i>Bromus mollis</i> L.	–	–	1	–
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	2	–	–	–
<i>Cichorium intybus</i> L.	–	–	1	+
<i>Coryza canadensis</i> (L.) Cronqist	1	1	1	–
<i>Daucus carota</i> L.	1	1	–	–
<i>Echium vulgare</i> L.	1	1	+	–
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	1	–	1	–
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	+	–	1	–
<i>Lactuca serriola</i> L.	–	–	–	1
<i>Melilotus albus</i> Medikus	1	–	–	1
<i>Oenothera biennis</i> L.	4	2	3	+
<i>Phalacrolooma annuum</i> (L.) Dumort.	–	2	–	1
<i>Poa pratensis</i> L.	1	–	–	–
<i>Potentilla argentea</i> L.	1	–	1	–
<i>Rumex acetosella</i> L.	–	–	1	–
<i>Saponaria officinalis</i> L.	–	–	1	–
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	1	–	1	+
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	1	–	+	1
<i>Verbascum nigrum</i> L.	+	+	1	–
Общее проективное покрытие, %	65.0	70.0	77.0	57.0
Всего видов	18	17	28	20

этих единиц высокого ранга. Сообщества, в которых доминируют чужеродные виды, часто относят к таким дериватным сообществам [Миркин, Наумова, 1998]. В результате, выявленные фитоценозы с доминированием *A. artemisiifolia* могут быть классифицированы как два дериватных сообщества: *Ambrosia artemisiifolia* – *Artemisia vulgaris* [*Chenopodietea/Artemisietea*]; *Ambrosia artemisiifolia* – *Polygonum arenarium* [*Polygono arenastri-Poetea annuae*].

Характеристики выделенных сообществ приведены в табл. 3. Дериватное сообщество *Ambrosia artemisiifolia* – *Artemisia vulgaris*

приурочено к строительным пустырям в окружении городской застройки различного типа (коттеджная, многоэтажная, гаражная). В составе сообщества присутствуют виды двух классов *Chenopodietea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952 и *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in Tx. et von Rochow 1951 эколого-флористической классификации Браун-Бланке. В качестве содоминантов встречаются диагностические виды указанных классов – *Artemisia vulgaris*, *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Chenopodium album*, *Setaria pumila* (Poir.) Schult., *Coryza canadensis*. Вклад видов других классов менее существенен.

Таблица 3. Характеристика сообществ с доминированием *A. artemisiifolia*

Показатель	Сообщество	
	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> – <i>Artemisia vulgaris</i> [<i>Chenopodietea/ Artemisietea</i>]	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> – <i>Polygonum arenarium</i> [<i>Polygono arenastri-Poetea annuae</i>]
Среднее проективное покрытие <i>A. artemisiifolia</i> , %	11.2–36.0	28.0–48.0
Общее проективное покрытие, %	60–70	30–60
Число видов	26–30	13–19
Содоминирующие виды	<i>Chenopodium album</i> , <i>Artemisia vulgaris</i> , <i>Conyza canadensis</i> , <i>Cyclachaena xanthiifolia</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
Местообитания	Строительные пустыри среди городской застройки	Обочины автомобильных дорог
Эколого-ценотический состав (в % от общего числа видов)		
<i>Chenopodietea</i>	26.7–38.5	12.5–31.3
<i>Artemisietea vulgaris</i> + <i>Agropyretea</i>	26.9–34.6	0.0–26.3
<i>Polygono arenastri-Poetea annuae</i>	6.7–11.5	23.1–37.5
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	0.0–7.7	6.3–15.4
<i>Sedo-Scleranthethea</i>	3.8–11.5	6.3–18.8
Спектр жизненных форм (в % от общего числа видов)		
Терофиты	38.5–61.5	42.7–69.2
Гемитерофиты	13.3–19.2	0.0–15.8
Геофиты	3.8–10.0	0.0–10.5
Гемикриптофиты	15.4–34.6	26.3–47.4
Фанерофиты	0.0–3.8	0.0

Дериватное сообщество *Ambrosia artemisiifolia* – *Polygonum arenarium* наблюдается на обочинах автомобильных дорог. В его составе хорошо представлены виды класса *Polygono arenastri-Poetea annuae* Rivaz-Martinez 1975 (*Polygonum aviculare*, *Trifolium repens* (L.) C. Presl, *Plantago major* L., *Poa annua* L. и другие). В качестве содоминанта *A. artemisiifolia* выступает *Polygonum aviculare* (табл. 3).

Спектр жизненных форм сообществ с доминированием *A. artemisiifolia* характеризуется преобладанием терофитов (от 38.5 до 69.2% от всех видов). В сообществе *Ambrosia artemisiifolia* – *Artemisia vulgaris* состав жизненных форм более разнообразен, чем в *Ambrosia artemisiifolia* – *Polygonum arenarium*. В последнем

случае чаще всего фитоценоз формируется из терофитов и гемикриптофитов, а геофиты и гемитерофиты (двулетники) могут отсутствовать (табл. 3).

С помощью шкал Х. Элленберга были оценены экотопы сообществ с доминированием *A. artemisiifolia* (табл. 4). Существенных различий между экотопами *Ambrosia artemisiifolia* – *Artemisia vulgaris* и *Ambrosia artemisiifolia* – *Polygonum arenarium* не выявлено. Фитоценозы *Ambrosia artemisiifolia* – *Polygonum arenarium* произрастают в условиях несколько большей засоленности (по шкале S) и низкого pH (по шкале R). В целом сообщества с *A. artemisiifolia* встречаются в относительно широком диапазоне свойств эдафотопов. Так,

Таблица 4. Экологические условия сообществ с доминированием *A. artemisiifolia* (приведены среднее, минимальное и максимальное значения шкалы)

Шкала Х. Элленберга [Ellenberg, 1974]	Сообщество	
	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> – <i>Artemisia vulgaris</i>	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> – <i>Polygonum arenarium</i>
Влажность почв (F)	4.48 3.89–5.00	4.41 3.89–4.88
Кислотно-щелочные условия (R)	6.28* 3.80–8.00	5.60* 4.00–8.00
Обеспеченность азотом (N)	5.96* 4.50–7.07	5.59* 4.50–6.87
Засоленность (S)	0.40* 0.22–0.60	0.67* 0.38–1.00
Освещённость (L)	7.91* 7.50–8.40	7.79* 7.20–8.33

* – по U-критерию Манна – Уитни различия достоверны ($p < 0.05$)

например, их можно обнаружить на почвах от кислых до слабощелочных по шкале R (от 3.80 до 8.00 баллов); от бедных до богатых азотом по шкале N (до 4.50 до 7.07 балла). Более узок диапазон распространения по фактору влажности: от сухих до свежих местообитаний (от 3.90 до 5.44 балла). По фактору освещённости (шкала L Х. Элленберга) диапазон распространения сообщества с *A. artemisiifolia* ещё более узкий: они встречаются только при значительной освещённости (от 7.17 до 8.33 балла).

Средние значения для изученных сообществ были сравнены с помощью непараметрического U-критерия Манна – Уитни. Для всех шкал, кроме шкалы влажности почв, различия достоверны (табл. 4).

Заключение

Местонахождения популяций *A. artemisiifolia* приурочены к обочинам автомобильных дорог (82.4%), к пустырям среди городской застройки (11.8%) и насыпям железных дорог (6.2%). 37.5% всех местонахождений вида – обочины автомобильных дорог международного значения.

Плацдармом вторжения являются постоянно нарушаемые участки вблизи автомобильных дорог (стройплощадки, песчаные пустыри, обочины). Мониторинг на постоян-

ных пробных площадках на южной окраине г. Гомеля зафиксировал появление *A. artemisiifolia* с 2012 г., а формирование сообществ с её доминированием – с 2013 г.

Оценка экотопов сообществ с доминированием *A. artemisiifolia* показала, что они обладают широким экологическим диапазоном, встречаются в разных эдафических условиях по обеспеченности азотом и кислотности. Лимитируют распространение этих фитоценозов влажность и освещённость (затенённость).

В настоящих климатических условиях юго-востока Беларуси *A. artemisiifolia*, вероятно, не может внедряться в сомкнутый травостой из многолетних видов растений, поэтому основными экотопами для развития инвазии будут обрабатываемые земли. Наибольшему риску вторжения подвержены массивы обрабатываемых земель с пропашными и зерновыми культурами, расположенные вблизи международных автомобильных дорог, которые являются основным каналом вторжения. При этом негативную роль может сыграть практика скашивания травостоя *A. artemisiifolia* на обочинах дорог. При отсутствии эффективных мер борьбы и продолжающемся потеплении климата в течение ближайших 5–10 лет амброзия может стать одним из главных сорняков сельскохозяйственных угодий региона.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Белорусского фонда фундаментальных исследований (проект №Б16Р-198).

Литера ура

- Гусев А.П. Особенности сукцессий растительности в ландшафтах, нарушенных деятельностью человека (на примере юго-востока Белоруссии) // Сибирский экологический журнал. 2012. № 2. С. 231–236.
- Гусев А.П. История землепользования как фактор современного состояния растительного покрова (на примере юго-востока Белоруссии) // Сибирский экологический журнал. 2014. № 2. С. 225–230.
- Гусев А.П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 3. С. 10–14.
- Гусев А.П. Задержка восстановительной сукцессии инвазивными видами растений (на примере юго-востока Белоруссии) // Экология. 2017. № 4. С. 261–266.
- Логинов В.Ф. Климатические условия Беларуси за период инструментальных наблюдений // Наука и инновации. 2016. № 9. С. 25–29.
- Марьюшкина В.Я. Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев: Наукова думка, 1986. 120 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 412 с.
- Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. М.: Логос, 2002. 264 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России) / Ю.К. Виноградова, С.Р. Майоров, Л.В. Хорун. М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Braun-Blanquet Ghiani A., Gilardelli F., Bonini M., Citterio S., Gentili R. Invasion of *Ambrosia artemisiifolia* in Italy: Assessment via analysis of genetic variability and herbarium data // Flora. 2016. Vol. 223. P. 106–113.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen: Goltze, 1974. 97 s.
- Essl F., Dullinger S., Kleinbauer I. Changes in the spatio-temporal patterns and habitat preferences of *Ambrosia artemisiifolia* during its invasion of Austria // Preslia. 2009. Vol. 81. P. 119–133.
- Fumanal B., Girod C., Fried G., Bretagnolle F., Chauvel B. Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? // Weed Research. 2008. Vol. 48. P. 349–359.
- Kopečky K., Hejny S. A new approach to the classification of antropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. Vol. 29. No. 1. P. 17–20.
- Kuhman T.R., Pearson S.M., Turner M.G. Effects of land-use history and the contemporary landscape on non-native plant invasion at local and regional scales in the forest-dominated southern Appalachians // Landscape Ecology. 2010. Vol. 25. P. 1433–1445.
- Mang T., Essl F., Moser D., Dullinger S. Climate warming drives invasion history of *Ambrosia artemisiifolia* in central Europe // Preslia. 2018. Vol. 90. P. 59–81.
- Milakovic I., Karrer G. The influence of mowing regime on the soil seed bank of the invasive plant *Ambrosia artemisiifolia* L. // NeoBiota. 2016. Vol. 28. P. 39–49.
- Milbau A., Stout J.C., Graae B.J., Nijss I. A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. P. 941–950.
- Pinke G., Karácsony P., Czúcz B., Botta-Dukát Z. Environmental and land-use variables determining the abundance of *Ambrosia artemisiifolia* in arable fields in Hungary // Preslia. 2011. Vol. 83. P. 219–235.
- Skálová H., Guo W.Y., Wild J., Pyšek P. *Ambrosia artemisiifolia* in the Czech Republic: history of invasion, current distribution and prediction of future spread // Preslia. 2017. Vol. 89. P. 1–16.
- Vila M., Ibañez I. Plant invasions in the landscape // Landscape Ecology. 2011. Vol. 26. P. 461–472.
- Vitalos M., Karrer G. Dispersal of *Ambrosia artemisiifolia* seeds along roads: the contribution of traffic and mowing machines // Pyšek P. & Pergl J. (Eds). Biological Invasions: Towards a Synthesis. Neobiota. 2009. Vol. 8. P. 53–60.
- With K.A. Assessing the Risk of Invasive Spread in Fragmented Landscapes // Risk Analysis. 2004. Vol. 24. P. 803–815.

THE INVASION OF *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. INTO LANDSCAPES OF THE SOUTHEAST OF BELARUS

© 2019 Gusev A.P.

Educational Establishment «Francisk Skorina Gomel State University»
Gomel, Sovetskaya str., 104, 246019, Belorussia.
e-mail: gusev@gsu.by

The invasion of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) into the landscapes of the southeast of Belarus is considered. Locations of *A. artemisiifolia* populations are mainly confined to the verges of highways and other car roads (82.4%). The formation of communities with the dominance of *A. artemisiifolia* has been recording on the southern outskirts of the city of Gomel since 2013. Two types of communities are identified: *Ambrosia artemisiifolia* – *Artemisia vulgaris* [*Chenopodietea/Artemisietea*] and *Ambrosia artemisiifolia* – *Polygonum arenarium* [*Polygono arenastri-Poetea annuae*]. Phytocoenoses with *A. artemisiifolia* occur in a relatively wide range of ecotopes with acid-base conditions and with nitrogen supply, but in a narrow range of humidity and light.

Key words: landscape, vegetation, invasion, *Ambrosia artemisiifolia* L., Belarus.

УДК 576.89+574.625(047)

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ПАРАЗИТОВ РЫБ В БАССЕЙНЕ ВОЛГИ: ОБЗОР ДАННЫХ ПО ЧИСЛУ ВИДОВ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ

© 2019 Жохов А.Е.^{a, *}, Пугачёва М.Н.^{a, *}, Молодожникова Н.М.^{b, **},
Беречикидзе И.А.^{b, ***}

^a Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская обл., 152742, Россия.

^b Первый Московский государственный медицинский университет
им. И.М. Сеченова, Москва 111121, Россия.

e-mail: * aezhokhov@yandex.ru; ** nmmolod@mail.ru; *** iza.berechikidze@mail.ru.

Поступила в редакцию 20.08.2018, После доработки 10.02.2019, Принята к публикации 27.02.2019

Обобщены результаты собственных исследований и литературные данные по числу чужеродных видов паразитов рыб, зарегистрированных в бассейне Волги. К настоящему моменту в бассейне Волги зарегистрировано 47 чужеродных видов паразитов рыб. На конкретных примерах обсуждаются трудности установления статуса вида – абориген или вселенец. В чужеродной паразитофауне рыб волжского бассейна по происхождению доминируют виды амурского комплекса (33 вида). Понто-каспийский комплекс среди вселенцев представлен 8 видами. Рассматриваются пути инвазий чужеродных видов паразитов и возможности их натурализации в Волге.

Ключевые слова: вселенцы, паразиты рыб, Волга, обзор, список видов.

Введение

Волга – это крупнейшая река Европы и России, которая подвержена различным антропогенным воздействиям, в том числе связанными с инвазионными процессами рыб и водных беспозвоночных. В 2001 г. нами был опубликован первый обзор по чужеродным паразитам рыб бассейна Волги, в котором упоминались 15 видов-вселенцев, отмеченных в Волге на тот момент [Жохов, Пугачева, 2001]. За прошедшие годы ситуация изменилась, количество зарегистрированных в бассейне Волги новых видов паразитов увеличилось в три раза. Такое резкое увеличение числа видов паразитов-вселенцев связано с ростом числа чужеродных видов рыб и беспозвоночных, служащих окончательными и промежуточными хозяевами паразитов. Темпы вселения и натурализации рыб и беспозвоночных (особенно моллюсков) с середины 1990-х гг. приобрели взрывной характер. Число видов рыб в Волге за 2000–2006 гг. выросло в два раза по сравнению с периодом до 1950-х гг., а в целом число видов рыб к 2010 г. возросло

до 112 по сравнению с исходными 76 видами [Слынько и др., 2010]. Это произошло в результате интенсивной преднамеренной и случайной интродукции новых видов, а также их саморасселения. В Волге к 2016 г. широко расселились и натурализовались моллюски *Dreissena bugensis*, *Lithoglyphus naticoides*, *Monodacna colorata*, *Theodoxus astrachanicus* и много других видов беспозвоночных [Антонов, 2008; Тютин, Медянцева, 2008; Яковлева и др., 2009; Извекова, Тютин, 2011; Соколова, Карпенко, 2015; Курина, 2016]. Цель настоящей работы – оценка современного состояния проблемы с чужеродными видами паразитов рыб в бассейне Волги.

Трудности определения инвазивного статуса вида

Паразиты-вселенцы попадают в новые регионы на вегетативных, личиночных или взрослых стадиях. В процессе анализа локальной фауны не всегда легко однозначно установить, является ли вид местным или, напротив, чужеродным. Решения в определении статуса вида

могут быть ошибочны. Приведём некоторые примеры подобных ситуаций.

Моногенея *Dactylogyrus extensus* Mueller et Van Cleave, 1932 была описана от карпа из оз. Онда в США в 1932 г. В 1937 г. на сазане из р. Амур были найдены моногенеи, описанные под названием *D. solidus* Achmerow, 1948 [Ахмеров, 1948], впоследствии сведённые в синоним *D. extensus*. В виду того, что в естественной ихтиофауне Северной Америки карп отсутствует, возник вопрос о путях проникновения *D. extensus* в Америку [Ахмеров, 1957]. Предполагалось, что этот паразит сначала был завезён из Китая в Германию, а уже оттуда – в США. Однако после Второй мировой войны его стали находить в реках Европы (в Дунае, Днестре, Днепре, Волге), для которых карп (сазан) является аборигенным видом [Ахмеров, 1957]. Непонятно, почему такой крупный вид не был обнаружен ранее многими исследователями, изучавшими моногеней рыб Европы. Вопрос о статусе *D. extensus* для водоёмов Европы, вероятно, так и не будет выяснен до конца. Большинство специалистов склоняются к мнению, что данный вид, как и его хозяин – сазан, имеет разорванный ареал [Гусев, 1985].

Пиявка *Caspiobdella fadejevi* была описана относительно недавно – в 1961 г. Её естественный ареал охватывает реки черноморско-азовского бассейна [Эпштейн, 1961]. Ранее всех найденных на рыбах похожих пиявок относили к виду *Piscicola geometra*. Считается, что в Волге *C. fadejevi* отсутствовала и проникла туда через Волго-Донской канал [Эпштейн, Лапкина, 1980]. К 1981 г. эта пиявка встречалась во всех водохранилищах Волги, от Ивановского до Волгоградского [Лапкина, Комов, 1983]. Тем не менее, с приданием данному виду статуса «вселенца» не всё так просто. Вскоре после описания в качестве нового вида эта пиявка была найдена у рыб в оз. Селигер, где она встречалась вместе с обычной *P. geometra* [Шульман, Кулемина, 1969]. Эта пиявка упоминается также в сводной таблице по паразитам рыб Рыбинского вдхр. [Изьмова, 1977]. Все эти сведения относятся к периоду до обнаружения вида по всему каскаду водохранилищ.

Обзор чужеродных видов паразитов бассейна Волги

В общей сложности к настоящему моменту в бассейне Волги зарегистрированы 47 чужеродных видов паразитов (таблица). В приведённой таблице лидирующее место занимают случайные интродуценты (37 видов), то есть виды, оказавшиеся вне исторического ареала в результате непреднамеренной интродукции вместе с хозяевами. Значительно меньше видов (10), расширивших свой естественный исторический ареал в пределах волжского бассейна. Подавляющее большинство из них (35 видов) находятся в статусе локально натурализовавшихся, так как обитают исключительно в пределах рыбководных хозяйств, куда они были завезены вместе с хозяевами. Только 7 видов смогли натурализоваться и широко расселиться по водохранилищам Волги. По некоторым видам данных о натурализации нет. Паразиты-вселенцы представлены 7 видами простейших (Protozoa) и 40 видами многоклеточных (Metazoa). Простейшие относятся к типам Euglenosa (1), Apicomplexa (3) и Ciliophora (3). Многоклеточные распределяются по классам следующим образом: Мухоспорея (6), Моногенея (11), Cestoda (6), Aspidogaster (1), Trematoda (7), Chromadorea (2), Hirudinea (1), Соперода (6). Паразиты-вселенцы имеют разные циклы развития – прямой или со сменой промежуточных хозяев. Среди рассматриваемых паразитов больше половины видов имеют прямое развитие. Основное число паразитов принадлежит исключительно к пресноводным видам, но среди них выделяется несколько эвригаллиных видов, обладающих широкой толерантностью к солёности воды: *Ambiphrya ameiuri*, *Gyrodactylus proterorhini*, *Aspidogaster limacoides*, *Lernanthropsis* sp.

Векторы вселения

В чужеродной паразитофауне рыб волжского бассейна по происхождению доминируют виды амурского комплекса (33 вида). Понто-каспийский комплекс среди вселенцев представлен 8 видами. Это отчётливо показывает основные векторы формирования чужеродной паразитофауны – случайная интродукция с

Таблица. Чужеродные виды паразитов рыб в бассейне Волги

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоёме-реципиенте	Нагурали-зация	Источник
Protozoa								
1. <i>Truapanosoma gracile</i> Khaibulaev, 1984	Со сменой хозяев (Nirudinea)	Бассейн Амура	<i>Syrpinus carpio</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл., Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Syrpinus carpio</i> , <i>Rutilus caspicus</i> , <i>Scardinus erythrophthalmus</i>	Локально	Наумова, 1990; Чепурная, 2010
2. <i>Goussia cheni</i> (Chen, 1956)	Прямой	Бассейн Амура	<i>Muorphanugodon piscis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл., Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселиус, Лаптева, 1967; Мусселиус, 1973; Чепурная, 2004, 2010
3. <i>G. sinensis</i> Chen, 1955	Прямой	Бассейн Амура	<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл., Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселиус, Лаптева, 1967; Мусселиус, 1973; Чепурная, 2004, 2010
4. <i>G. obstinata</i> Sokolov et Moshu, 2014	Прямой	Бассейн Амура	<i>Perccottus glenii</i>	Случайная интродукция с рыбами	Оз. Глубокое, пруды Московской обл.	<i>Perccottus glenii</i>	Локально	Соколов и др., 2016
5. <i>Balanitidium stenopharyngodoni</i> Chen, 1955	Прямой	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл., Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Астахова, Степанова, 1972; Морозова, 2002; Чепурная, 2004, 2010
6. <i>Ambiphrya ameiri</i> (Thompson, Kirkegaard, Jahn, 1946)	Прямой	Водоёмы США	<i>Ictalurus punctatus</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбинское водхр., Волгореченский рыбхоз	<i>Hyso husp Abramis brama</i> , <i>Blissa bjoerkna</i> , <i>Rutilus rutilus</i> , <i>Salmo trutta</i>	? Широко	Стрельбицкая, 1986; Куперман и др., 1994; Тютин, 2002
7. <i>Tripartiella bulbosa</i> (Davis, 1947)	Прямой	Бассейн Амура	6 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Иваньковское водхр., рыбхозы Московской и Рыбинской областей, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Rutilus rutilus</i> , <i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Астахова, Степанова, 1972; Мусселиус, 1973; Кашковская, 1984; Чепурная, 2004

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоёме-реципиенте	Натурализация	Источник
Coelenterata								
8. <i>Chlorothrix surpini</i> Fujita, 1927	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	7 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл.	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Mylopharyngodon piceus</i> , <i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	? Локально	Мусселиус, 1973
9. <i>Hennequya alexeevi</i> Schulman, 1962	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Percottus glenii</i>	Случайная интродукция с рыбами	Илевский рыбхоз, Нижегородская обл.	<i>Percottus glenii</i>	Локально	Соколов и др., 2012б
10. <i>Mухоболus amurensis</i> Achmerov, 1960	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Сурpinus carpio</i> , <i>Pseudorasbora parva</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл., ? дельта	<i>Сурpinus carpio</i>	? Локально	Чепурная, 2003
11. <i>М. drjagini</i> (Achmerov, 1954)	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл., ? дельта	<i>Arystichthys nobilis</i>	? Локально	Чепурная, 2004
12. <i>М. pavlovskii</i> (Achmerov, 1954)	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Астраханской дельта	<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселиус, 1973; Зубкова и др., 1979; Наумова, 1990; Чепурная, 2003; 2004, 2009, 2010
13. <i>Zschokkella striata</i> Schulman, 1962	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Abbottina rivularis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл.	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Морозова, 2002; Чепурная, 2003, 2004
Monogenea								
14. <i>Dacylogyruis aristichthys</i> Long et Yu, 1958	Прямой	Бассейн Амура	<i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Волгоградской, Астраханской областей	<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Локально	Донцов, Кириченко, 1970; Мусселиус, Пташук, 1970; Кириченко, 1972; Мусселиус, 1973; Наумова, 1990; Чепурная, 2004, 2010

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоеме-реципиенте	Натурализация	Источник
15. <i>D. steptarungo-donis</i> Achmerov, 1952	Прямой	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Башкирии, Московской, Волгоградской, Астраханской областей	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Мусселус, 1968а, 1973; Васильков и др., 1970; Донцов, Кириченко, 1970; Кириченко, 1970; Чепурная, 2004
16. <i>D. hurorhithal-michthys</i> Achmerov, 1952	Прямой	Бассейн Амура	<i>Hurorhithalmichthys molitrix</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Волгоградской областей	<i>Hurorhithalmichthys molitrix, Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселус, 1968б, 1973; Донцов, Кириченко, 1970; Кириченко, 1972
17. <i>D. lamellatus</i> Achmerov, 1952	Прямой	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Башкирии, Московской, Волгоградской, Астраханской областей, Волго-Ахтубинская пойма, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Васильков и др., 1970; Донцов, Кириченко, 1970; Мусселус, 1970; Мусселус, Пташук, 1970; Астахова, Степанова, 1972; Кириченко, 1972; Мусселус, 1973; Наумова, 1990; Морозова, 2002; Чепурная, 2004, 2010
18. <i>D. nobilis</i> Long et Yu, 1958	Прямой	Бассейн Амура	<i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Волгоградской, Астраханской областей	<i>Hurorhithalmichthys molitrix, Arystichthys nobilis</i>	Локально	Мусселус, 1968а, 1973; Донцов, Кириченко, 1970; Кириченко, 1972; Чепурная, 2004
19. <i>D. sucheng-tati</i> Gussev, 1962	Прямой	Бассейн Амура	<i>Hurorhithalmichthys molitrix</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл.	<i>Hurorhithalmichthys molitrix</i>	Локально	Мусселус, 1973

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоёме-реципиенте	Натурализация	Источник
20. <i>Pseudodactylogyrus bini</i> Kikuchi, 1929	Прямой	Водоёмы Японии	<i>Anguilla japonica</i>	Случайная интродукция с рыбами	Тверская обл., рыбхоз	<i>Anguilla japonica</i> , <i>Anguilla anguilla</i>	? Локально	Головин, 1977
21. <i>P. microorchis</i> Ogawa et Egusa, 1976	Прямой	Водоёмы Японии	<i>Anguilla japonica</i>	Случайная интродукция с рыбами	Тверская обл., рыбхоз	<i>Anguilla japonica</i> , <i>Anguilla anguilla</i>	? Локально	Головин, 1977
22. <i>Gyrodactylus percotti</i> Ergens et Yukhimenko, 1973	Прямой	Бассейн Амура	<i>Percostius glenii</i>	Случайная интродукция с рыбами	Озёра и пруды, Московской, Самарской, Саратовской областей, Волгоградское влдр.	<i>Percostius glenii</i>	Локально	Рубанова, 2010; Соколов и др., 2011, 2012а; Sokolov et al., 2014
23. <i>Gyrodactylus proterorhini</i> Ergens, 1967	Прямой	Каспийское море	<i>Ponticola gorlar</i> , <i>Proterorhinus margaritatus</i> , <i>Neogobius melanostomus</i>	Естественное расселение	Волгоградское влдр.	<i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Proterorhinus semilunaris</i> , <i>Ponticola gorlar</i>	Локально	Кvach et al., 2015
24. <i>Eudiplozoon nipponicum</i> (Goto, 1891)	Прямой	Бассейн Амура	<i>Syrpinus carpio</i> , <i>Sarassius auratus</i> , <i>Sarassius gibelio</i>	Случайная интродукция с рыбами	Волгоградское влдр., рыбхозы Башкирии, Московской обл.	<i>Syrpinus carpio</i> , <i>Sarassius carassius</i>	Локально	Наумова, 1964; Васильков и др., 1970; Аюпов и др., 1974; Донцов, 1979
Cestoda								
25. <i>Bothriocephalus acheilognathi</i> Yamaguti, 1934	Со сменой хозяев (Sycloripidae)	Бассейн Амура	8 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Тверской, Ярославской, Московской, Пермской, Волгоградской, Астраханской областей, Башкирии, Татарии, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i> , <i>Syrpinus carpio</i> , <i>Sander lucioperca</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> ,	Локально	Астахова и др., 1968; Мусселиус, 1968б, 1973; Кириченко, 1972; Зубкова и др., 1979; Курперман, Тимошечкина, 1981; Соколов, 2000; Костарев, 2003; Чепурная, 2004, 2010; Kvach et al., 2015

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципент	Хозяева в водоём-реципенте	Натурализация	Источник
26. <i>Klawia sinensis</i> Hsü, 1935	Со сменой хозяев (Oligocheta)	Бассейн Амура	<i>Surginus sagrio</i> , <i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Тверской, Ярославской, Московской, Пермской, Волгоградской, Астраханской областей, Башкирии, Татарии	<i>Surginus sagrio</i> , <i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Тетерюк, 1967, 1969; Муселиус, 1968б; Васильков и др., 1970; Куперман, Тимошечкина, 1981; Наумова, 1990; Соколов, 2000; Костарев, 2003
27. <i>Niprotaeonia mogurndae</i> Yamaguti et Miyata, 1940	Со сменой хозяев	Бассейн Амура	<i>Perccottus glenii</i>	Случайная интродукция с рыбами	Пруды и озёра Московской, Нижегородской, Рязанской, Самарской, Саратовской областей, Волгоградское вдхр.	<i>Perccottus glenii</i>	Локально	Рубанова, 2010; Соколов и др., 2011, 2012а, 2012б
28. <i>Eubothrium rigosum</i> Batch, 1786	Со сменой хозяев (Cycloporidae, ёрш)	В. Волга (оз. Белое)	<i>Lota lota</i>	Естественное расселение	Кама, Волга до Волгоградского вдхр.	<i>Lota lota</i>	Широко	Барышева и др., 1963; Шульман, Кулемина, 1969; Донцов, 1979; Куперман, 1979; Костарев, 2003
29. <i>Proteocephalus longicollis</i> Zeger, 1800	Со сменой хозяев (Cycloporidae)	В. Волга (оз. Белое)	<i>Ostmeis eregranus</i> , <i>Esox lucius</i>	Естественное расселение	Шекнинское вдхр., Рыбинское вдхр., озёра Плещеево, Пестово, Сомино	<i>Ostmeis eregranus</i>	Локально	Маркевич, 1934; Бауер, 1947; Столяров, 1954; Позднякова, 1957; Изюмова, 1974; Куперман, 1979; Радченко, 1999; Тирахов и др., 2004
30. <i>Triaenophorus stassius</i> Forel, 1868	Со сменой хозяев	В. Волга (оз. Белое), дельта Волги	<i>Coregonus albula</i> , <i>Neogobius gorlap</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Proterorhinus semilunaris</i>	Естественное расселение	Верхняя, Средняя, Нижняя Волга	<i>Coregonus albula</i> , <i>Neogobius gorlap</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Proterorhinus semilunaris</i>	Широко	Куперман, 1973, 1979; Воронин и др., 1992; Минеева, 2013

Таблица. Продолжение

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоеме-реципиенте	Натурализация	Источник
Aspidogaster 31. <i>Aspidogaster limacoides</i> Diesing, 1835	Прямое и со сменой хозяев	Ср. и Нижняя Волга	Моллюски – <i>Dreissena polymorpha</i> , <i>Adacna sp.</i> , <i>Cardium sp.</i> , 13 видов рыб	Естественное расселение	Куйбышевское, Горьковское, Рыбинское, Ивановское, Верхневолжское водохранилища, канал им. Москвы	<i>Dreissena polymorpha</i> , 7 видов рыб	Широко	Жохов, 2001а
Trematoda								
32. <i>Amurotrema dombrowskajae</i> Achmerov, 1959	Со сменой хозяев (Gastropoda)	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Aryztichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Башкирии и Астраханской обл., дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Нет	Васильков и др., 1970; Астахова, Степанова, 1972; Семёнова, Иванов, 1997
33. <i>Sanguinicola skrjabini</i> Achmerov, 1960	Со сменой хозяев (Gastropoda)	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Случайная интродукция с рыбами	? дельта, рыбхозы	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	?	Семёнова, Иванов, 1997
34. <i>Nicola skrjabini</i> Iwanitzky, 1928	Со сменой хозяев (<i>Lithoglyphus naticoides</i> , бокоплавы)	Дон	19 видов рыб	Естественное расселение	От дельты до Рыбинского вдхр.	15 видов рыб	Широко	Шкодин и др., 1994; Бурякина, 1995; Бисерова, 1998; Семёнова и др., 2007; Минеева, 2013, 2016а, 2016б; Kvach et al., 2015
35. <i>Plagioporus skrjabini</i> Kowal, 1951	Со сменой хозяев (<i>Theodoxus fluviatilis</i> , бокоплавы)	Дон	<i>Mesogobius batrachosephalus</i> , <i>Neogobius kessleri</i> , <i>N. fluviatilis</i> , <i>Cobitis taenia</i>	Естественное расселение	Дельта	<i>Silurus glanis</i>	Локально	Семёнова и др., 2007
36. <i>Aporhcallus muehlingi</i> Jäger-Skiöld, 1898	Со сменой хозяев (<i>Lithoglyphus naticoides</i> , рыбы)	Дон	25 вида рыб	Естественное расселение	От дельты до Рыбинского вдхр.	21 вид рыб	Широко	Иванов, Семёнова, 2000; Чепурная, 2004; Семёнова и др., 2007; Тютин, Мелянцева, 2008

Таблица. Окончание

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоеме-реципиенте	Натурализация	Источник
37. <i>Rossikotrema donicum</i> Skjabin et Lindtrop, 1919	Со сменной хозяев (<i>Lithoglyphus patiscoides</i> , рыбы)	Дон	12 видов рыб	Естественное расселение	Волгоградское вдхр., дельта	10 видов рыб	Локально	Семёнова и др., 2007
38. <i>Metagonimus yokogawai</i> Katsurada, 1912	Со сменной хозяев (моллюск <i>Oncomelania</i> , рыбы)	Бассейн Амура	30 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской обл., оз. Круглое (Саратовская обл.), дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Abramis bramae</i> , <i>Rutilus rutilus</i> , <i>Blicca bjoerkna</i> , <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , <i>Percottus gleni</i>	Нет	Мусселус, 1973; Семёнова и др., 2007; Рубанова, 2010
Chromadorea								
39. <i>Sinoichthyonema amuri</i> (Garkavi, 1972)	Со сменной хозяев (<i>Argulus foliaceus</i>)	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл.	<i>Stenopharyngodon idella</i>	?	Чепурная, 2004
40. <i>Cystidicola farionis</i> Fischer, 1798	Со сменной хозяев (рачки бокоплавы и мизиды)	В. Волга (оз. Белое)	Лососевидные	Естественное расселение	Рыбинское вдхр.	<i>Ostereus eregatus</i>	Нет	Изюмова, 1974
Hirudinea								
41. <i>Caspiobdel-la fadejewi</i> (Epstein, 1961)	Прямой	Дон	?	Естественное расселение	Вся Волга	12 видов рыб	Широко	Шульман, Кулемина, 1969; Лапкина, Комов, 1983; Донцов, Марков, 1985; Любарская, Лаврентьева, 1985; Соколов, 2000; Лапкина и др., 2002
Copepoda								
42. <i>Neoergasilus japonicus</i> (Harada, 1930)	Прямой	Бассейн Амура	21 вид рыб	Случайная интродукция с рыбами	Иваньковское вдхр., оз. Глубокое (Московская обл.)	<i>Rutilus rutilus</i> , <i>Stenosephalus serinus</i>	Локально	Кашковская, 1984; Соколов и др., 2016

Таблица. Окончание

Виды	Цикл развития	Регион-донор	Хозяева в регионе-доноре	Векторы интродукции	Водоём-реципиент	Хозяева в водоёме-реципиенте	Натурализация	Источник
43. <i>Sinergasilus lieeni</i> Yin, 1949	Прямой	Бассейн Амура	<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Астраханской областей, дельта	<i>Hyporhamphichthys molitrix</i> , <i>Arystichthys nobilis</i> , <i>Huso huso</i>	Локально	Мирзоева, 1972, 1973; Чепурная, 2004, 2010
44. <i>S. major</i> (Markewitsch, 1940)	Прямой	Бассейн Амура	9 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Астраханской обл., Волго-Ахтубинская	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Huso huso</i>	Локально	Астахова, Степанова, 1968; 1972; Чепурная, 2004, 2010
45. <i>Paraergasilus medius</i> Yin, 1956	Прямой	Бассейн Амура	6 видов рыб	Случайная интродукция с рыбами	Дельта Ивановское вдхр.	<i>Rutilus rutilus</i>	? Локально	Кашковская, 1984
46. <i>Lernaea elegans</i> morpho <i>stenopharyngodonis</i> Yin, 1960	Прямой	Бассейн Амура	<i>Stenopharyngodon idella</i> , <i>Hyporhamphichthys molitrix</i>	Случайная интродукция с рыбами	Рыбхозы Московской, Рязанской областей, дельта	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Локально	Поддубная, 1978; Чепурная, 2010
47. <i>Lernanthropus</i> sp.	Прямой	Японское море	<i>Liza haematocheilus</i>	Случайная интродукция с рыбами	Дельта	<i>Perca fluviatilis</i>	?	Чепурная, 2010

хозяевами и саморасселение вместе с хозяевами. Для паразитологов большое значение и интерес представляет не только установление способа инвазии, но и выявление хозяина, с которым чужеродный паразит распространился за пределы нативного ареала. Что касается паразитов-вселенцев Волги, то все они были занесены сюда вместе с позвоночными-хозяевами. Поучительна история обнаружения специфичных паразитов головешки-ротана в бассейне Волги. Оказывается, паразиты ротана *Goussia obstinata*, *Gyrodactylus percotti*, *Nippotaenia mogurndae* давно обитали в прудах одного из рыбхозов Московской обл., куда были занесены примерно в 1960-х гг., но обнаружены были только недавно [Reshetnikov et al., 2017]. Находка у головешки-ротана цестоды *N. mogurndae*, имеющей сложный жизненный цикл, смогла доказать, что ротан попал в эти пруды вместе с интродуцированными рыбами из водоёмов Амура, а не из аквариумов любителей.

Другим важным вектором вселения паразитов стало их саморасселение в бассейне Волги. Четыре вида волжских гельминтов (*Eubothrium rugosum*, *Cystidicola farionis*, *Proteocephalus longicollis*, *Triaenophorus crassus*), относящихся к арктическому пресноводному зоогеографическому комплексу [Пугачёв, 1984], смогли значительно расширить свой ареал в бассейне Волги, продвигаясь с севера на юг [Жохов, Пугачёва, 2001]. Создание Рыбинского вдхр., а позднее и других водохранилищ, вызвало серьёзные изменения в экосистеме реки: замедлилось течение, увеличились глубины, сформировался холодноводный гиполимнион, изменилась структура зоопланктона, в котором стали доминировать лимнофильные ракообразные [Дзюбан, 1984]. Широкое распространение получили холодноводные виды североевропей-

ского озёрного комплекса. Это отмечается как характерная особенность Волги, отличающая её от каскадов водохранилищ других крупных европейских рек [Орлова, Шадрин, 2004]. Все упомянутые выше виды гельминтов использовали каскад волжских водохранилищ как своеобразный инвазионный коридор, по которому они вместе со своими хозяевами расселились в более южные районы Волги. Их расселение выглядит естественным расширением ареалов, но в основе его лежит гидростроительство, превратившее реку в каскад водохранилищ (слабопроточных озёр).

Цестода *E. rugosum* – специфичный паразит налима, встречающийся повсеместно в его ареале. По-видимому, в Волге до регулирования её стока распространение *E. rugosum* было ограничено самой верхней частью бассейна (озёра Верестово, Селигер, Белое) [Жохов, Пугачёва, 2001]. После создания каскада водохранилищ эта цестода стала активно распространяться вниз по каскаду. В Рыбинском вдхр. *E. rugosum* был обнаружен в 1956–1957 гг., в Горьковском – в 1957 г., в Куйбышевском – в 1959 г. [Жохов, Пугачёва, 2001], и достиг Волгоградского вдхр. [Донцов, 1979]. Позднее в связи с потеплением климата граница распространения этого вида, вероятно, отодвинулась на север, поскольку в Саратовском вдхр. он отсутствовал [Бурякина, 1995; Минеева, 2016а].

Цестода *Triaenophorus crassus* в бассейне Волги до её зарегулирования встречалась в виде двух различных и изолированных популяций. В северной части бассейна *T. crassus* обитала только в оз. Белом [Петрушевский, 1957], где вторым промежуточным хозяином этой цестоды служит европейская ряпушка *Coregonus albula*. В южной части бассейна зона распространения этой цестоды ограничивалась дельтой, где её вторыми промежуточными хозяевами отмечены различные виды бычков [Куперман, 1973]. Южная форма цестоды из дельты Волги была описана Б.И. Куперманом [1973] как отдельный вид *Triaenophorus meridionalis* Куперман, 1968, который позднее был признан невалидным и сведён в синоним *T. crassus* [Дубинина, 1987; Kuchta

et al., 2007]. Б.И. Куперман [1973], рассматривая *T. crassus* и *T. meridionalis* как отдельные виды, указывает, что между их ареалами в Волге существует заметный разрыв. Расселение этого вида с севера на юг обусловлено гидростроительством и расселением ряпушки [Куперман, 1979]. Южная популяция *T. crassus* начала активно расселяться из дельты на север вслед за бычками – вторыми промежуточными хозяевами. Сейчас эта цестода встречается у щуки и бычков *Neogobius melanostomus*, *Neogobius gorlap*, *Proterorhinus semilunaris* в Саратовском вдхр. [Минеева, 2013]. По Куйбышевскому вдхр. данных о *T. crassus* нет, но бычки перечисленных видов в водохранилище обычны [Шакирова и др., 2015]. В ближайшем будущем существующий разрыв между южной и северной популяциями *T. crassus* исчезнет, и в водохранилищах Верхней и Средней Волги совместно будут обитать две формы *T. crassus*, использующие разные виды рыб (Salmonidae и Gobiidae) в качестве вторых промежуточных хозяев.

Понто-каспийские бычки сейчас активно расширяют свой пресноводный ареал и в бассейне Волги далеко продвинулись на север. Эти бычки имеют специфичных паразитов – моногенею *Gyrodactylus proterorhini* и цестоду *Proteocephalus gobiorum*, которые в своём расселении следуют за хозяевами. Два вида бычков (*Neogobius melanostomus*, *Proterorhinus semilunaris*) уже достигли Рыбинского вдхр. [Карабанов и др., 2015; Жохов и др., 2016], в нижерасположенных водохранилищах число бычков-вселенцев достигает пяти видов [Евланов и др., 2013]. Оба эти паразита пока достоверно обнаружены в дельте Волги и под Волгоградом [Kvach et al., 2015]. В других водохранилищах у бычков найдены паразиты, отмеченные как *Gyrodactylus* sp. и *Proteocephalus* sp. [Тютин и др., 2012; Минеева, 2013]. Можно ожидать, что эти эвригаллинные паразиты широко распространятся по всей Волге вслед за хозяевами-бычками.

Понто-каспийский вселенец *Aspidogaster limacoides*, развивающийся с участием дрейссен, широко расселился по Волге в направлении с юга на север. История расселения

этого вида в Волге подробно описана [Жохов, 2001a]. Истинными хозяевами *A. limacoides*, в которых паразит проходит весь жизненный цикл, служат двусторчатые моллюски *Dreissena polymorpha* (Pall.), *Adacna* sp., *Cardium* sp. Кроме того, аспидогастры паразитируют в кишечнике многих рыб, питающихся дрейссеной. До зарегулирования Волги этот паразит встречался у рыб на участке от дельты до г. Казани. После создания водохранилищ началось продвижение этого паразита вверх по каскаду. Инвазия *A. limacoides* в Верхнюю Волгу шла двумя путями: из Куйбышевского вдхр. вверх по каскаду и через р. Оку и канал им. Москвы. Расселение аспидогастра по водохранилищам шло вслед за расселением дрейссены, но с отставанием в несколько лет. Но даже такие темпы продвижения вверх по каскаду водохранилищ кажутся невероятно быстрыми. Личинка аспидогастра лишена ресничек и передвигается за счёт мускульных сокращений. Заражение дрейссены происходит пассивно, личинки попадают в мантийную полость через вводной сифон с током воды. Такие личинки не способны далеко переместиться и заражают соседних моллюсков. Решающую роль в быстром расселении аспидогастра сыграли карповые рыбы, которые почти одновременно занесли этого паразита вверх по течению через плотины Горьковской и Рыбинской ГЭС в Рыбинское, а по рекам Ока и Москва в Ивановское вдхр. Во всех верхневолжских водохранилищах *A. limacoides* натурализовался и стал обычным паразитом дрейссены и карповых рыб [Жохов, 2001б; Куперман и др., 1994]. Есть данные о присутствии *A. limacoides* в Камском вдхр. [Лукьянцев, 2013]. Предпосылкой для натурализации аспидогастра в водохранилищах стало массовое развитие дрейссены.

Натурализация чужеродных видов паразитов

Формирование паразитом-вселенцем устойчивой самовоспроизводящейся популяции в области вселения возможно только при наличии подходящих хозяев. Чем меньше число категорий хозяев имеется в жизненном цикле паразита, тем проще условия натурализации.

Вот почему среди чужеродных паразитов так много видов с прямым развитием, для натурализации которых достаточен только дефинитивный хозяин, с которым распространяется паразит. Сложнее других должна происходить натурализация трематод, имеющих в жизненном цикле двух промежуточных хозяев, один из которых – моллюск. Однако среди чужеродных паразитов Волги трематоды составляют 7 видов, что сравнимо с моногенеями, имеющими прямое развитие. Успех натурализации трематод обусловлен их специфичностью. Узкая специфичность ограничивает возможность натурализации. Трематода *Amurotrema dombrovskajae* – узкий специалист, паразитирует только у растительноядных рыб. Такая специализация этой трематоды объясняется тем, что её метацеркарии (адолескарии) инцистируются на водной растительности, которой питаются амурь и толстолобики. Первый промежуточный хозяин *A. dombrovskajae* – различные виды гастропод семейства Planorbidae. Широкая специфичность к моллюскам и широкое распространение самих моллюсков служит залогом натурализации *A. dombrovskajae* в тех водоёмах, где постоянно обитают растительноядные рыбы. В 1961–1962 гг. в дельту Волги с Дальнего Востока была завезена партия белых амуров, предназначенная для создания маточного стада. У этих рыб была обнаружена *A. dombrovskajae* [Астахова, Степанова, 1972]. При интродукции амуров эта трематода была также завезена в рыбхозы Башкирии [Васильков и др., 1970]. Однако с момента обнаружения этих трематод у завезённых рыб других сведений, подтверждающих существование *A. dombrovskajae* в бассейне Волги нет. Следует отметить, что этот вид с успехом натурализовался в водоёмах Балхаш-Илийского бассейна в Казахстане, будучи случайно завезён туда с белыми амурями [Гвоздев и др., 1986].

Не всегда легко и однозначно можно установить хозяина, с которым произошло проникновение в новый водоём того или иного вида трематод. Трематода *Nicolla skrjabini*, *Apophallus müehlingi* и *Rossikotrema donicum* всегда обитали по соседству с Волгой в бассейне

Дона. Причина того, почему их естественный ареал не захватывал Волгу, проста – в Волге отсутствовали моллюски рода *Lithoglyphus*, первые промежуточные хозяева этих трематод. Вторым промежуточным хозяином для паразита рыб *N. skrjabini* служат рачки-гаммариды, а для *A. müehlingi* и *R. donicum* (паразитов птиц) – различные виды рыб. В 1952 г. был построен межбассейновый канал Волга – Дон, непреодолимый барьер для проникновения этих моллюсков в Волгу перестал существовать, и литоглифы, а также связанные с ними трематоды получили возможность для проникновения в Волгу. Моллюски рода *Lithoglyphus* появились в нижней Волге в конце 1960-х гг. [Белявская, Вьюшкова, 1971], в 1971 г. они уже были многочисленными в дельте Волги [Пирогов, 1972], образуя плотные скопления (до 11 180 экз./м²) [Бисерова, 1990, 1996; Иванов, Семёнова, 1996]. Сейчас литоглифы продвинулись вверх по каскаду до Угличского вдхр. [Перова и др., 2018].

Впервые о появлении трематоды *Nicolla skrjabini* в бассейне Волги сообщил Ю.С. Донцов [1979] без указания хозяев. Позднее присутствие этого вида в Волге подтвердили сразу несколько авторов. Эта трематода найдена в дельте у судака [Шкодин и др., 1994], русского осетра, севрюги [Бисерова, 1998], густеры и уклейки [Семёнова и др., 2007]. Вверх по Волге *N. skrjabini* поднялась до Саратовского вдхр., где была обнаружена в 1990–1993 гг. у обыкновенного ерша [Бурякина, 1995]. В 2015 г. мы нашли *N. skrjabini* у ерша в Рыбинском вдхр. По-видимому, инвазии половозрелых трематод рыбами в Волгу осуществлялись неоднократно, но вид смог натурализоваться здесь только после того, как численность моллюска *L. naticoides* достигла достаточно больших значений, в результате чего смогло произойти заражение волжских литоглифов яйцами принесённых рыбами из Дона трематод. Дальнейшее расселение *N. skrjabini* вверх по каскаду волжских водохранилищ будет происходить по типу «диффузии», соответствующая скорости расселения *L. naticoides*.

Трематоды *Apophallus müehlingi* и *Rossikotrema donicum* у птиц в бассейне Волги ре-

гистрировались давно. Для распространения этих трематод рыбоядными птицами в бассейн Волги из бассейна Дона препятствий не существовало. Это подтверждают данные А.А. Шигина [1961]. В 1949–1952 гг. *A. müehlingi* и *R. donicum* были обнаружены у трёх видов чаек Рыбинского вдхр. (интенсивность инвазии 1–929 экз.) Данные автора относительно происхождения *A. müehlingi* на первый взгляд кажутся весьма противоречивыми. А.А. Шигин указывал на «...несомненно местный характер заражения, инвазированными оказываются почти исключительно взрослые птицы преимущественно весенне-летнего периода». Из этого следует, что взрослые птицы заразились трематодами где-то на юге во время зимовки или пролёта и принесли их на водохранилище в места гнездования. Данные по сезонной динамике *A. müehlingi* убедительно показывают постепенное снижение заражённости чаек от весны к осени. Следовательно, заражение птиц явно не местного происхождения. Кроме того, метацеркарий обоих видов трематод у рыб Волги до и после исследования А.А. Шигина никто не находил [Богданова, Никольская, 1965]. В настоящее время трематоды *A. müehlingi* и *R. donicum* постепенно становятся для Волги обычными видами. В дельте это уже массовые виды, встречающиеся у многих видов птиц и рыб [Бисерова, 2005; Семёнова и др., 2007]. В 2005 г. метацеркарии *A. müehlingi* были найдены у мальков рыб в Чебоксарском вдхр. [Тютин и др., 2006]. Таким образом, очевидность инвазии в Волгу трематод *N. skrjabini*, *A. müehlingi* и *R. donicum* с дефинитивными хозяевами выглядит бесспорной. Проникновение моллюсков-литоглифов послужило лишь основой для натурализации этих трематод.

Высока вероятность локальной натурализации в бассейне Волги нематоды *Sinoichthyonema amuri* [Чепурная, 2004]. Это специфичный паразит белого амура. Заражение рыб личинками нематоды производится рачком *Argulus foliaceus*, который встречается в бассейнах Волги и Амура. Интересно, что эта нематода описана от белого амура не в его естественном ареале, а из рыбхозов Краснодарского края и

Грузии. Позднее вид был найден в Китае.

Большинство из зарегистрированных в бассейне Волги чужеродных видов паразитов смогли натурализоваться локально в рыбоводных хозяйствах, где паразитируют на разводимых амурских рыбах. Широкая натурализация этих паразитов в бассейне Волги возможна только в случае натурализации их хозяев-рыб. Переход паразитов на местные виды рыб предотвращается узкой специфичностью паразитов.

Заключение

Интродукция новых видов и активное саморасселение некоторых местных видов паразитов не привели к негативным последствиям для экосистемы Волги. Ранее мы отмечали высокую заражённость мальков рыб метацеркариями *Aporhynchus müehlingi* и *Rossicotrema donicum* в дельте Волги [Жохов, Пугачёва, 2001]. В вышерасположенных водохранилищах Волги эти паразиты остаются редкими. Некоторую озабоченность могут вызывать случаи обнаружения у рыб метацеркарий трематоды *Metagonimus yokogawai*, опасной для человека. В рыбхозы Московской обл. этот вид был завезён вместе с молодьё белых амуров и белых толстолобиков, но после карантина не найден [Мусселиус, 1973]. Обнаружение метацеркарий *M. yokogawai* у судаков в р. Вятке и Камском вдхр. [Гревцева, 1979; Костарев, 2003], у рыб и птиц в дельте Волги [Иванов, 2002; Семёнова и др., 2007] требует подтверждения, так как первые промежуточные хозяева этой трематоды – моллюски семейства Melanopsidae в волжском бассейне отсутствуют [Старобогатов и др., 2004].

Благодарности

Жоховым А.Е. и Пугачевой М.Н. работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № 0122-2014-0007), Молодженниковой Н.М. и Беречикидзе И.А. работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России «Russian Academic Excellence Project 5 – 100».

Литература

- Антонов П.И. Биоинвазийные организмы в водоёмах Средней Волги // Самарская Лука. 2008. Т. 17, № 3(25). С. 500–517.
- Астахова Т.В., Рудометова Н.Л., Степанова Г.А. О появлении *Bothriocephalus gowkongensis* Yeh в дельте Волги // Паразитология. 1968. Т. 2. № 6. С. 507–508.
- Астахова Т.В., Степанова Г.А. Паразитофауна белого амурса (*Stenopharyngodon idella*) в дельте Волги // V Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л.: Наука, 1968. С. 11–12.
- Астахова Т.В., Степанова Г.А. О паразитофауне белого амурса (*Stenopharyngodon idella*) в прудовых и нерестово-вырастных хозяйствах дельты Волги // Паразитология. 1972. Т. 6. № 4. С. 364–368.
- Ахмеров А.Х. Новый вид моногенетических сосальщиков с жабр амурского сазана и ареал его распространения // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 36–42.
- Ахмеров А.Х. О естественном ареале *Dactylogyrus solidus* Achmerov, 1948 // Зоол. журн. 1957. Т. 36, вып. 8. С. 1251–1252.
- Аюпов Х.Е., Валиуллин С.М., Хазиев Г.З., Баянов М.Г., Казадаев В.И., Антонов П.П. Гельминты рыб // Гельминты животных, человека и растений на Южном Урале. 1974. Вып. 1. Уфа. С. 23–26.
- Барышева А.Ф., Владимиров В.А., Изюмова Н.А. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища во второй год его заполнения // Биологические аспекты изучения водохранилищ. Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 6(9). М.; Л., 1963. С. 171–177.
- Бауер О. Н. Паразитофауна ряпушки из различных водоёмов СССР // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. 1947. Т. 69, вып. 4. С. 7–21.
- Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Труды Саратовского отд. ГОСНИОРХ. 1971. Т. 10. С. 93–106.
- Бисерова Л.И. Встречаемость и распределение *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Lithoglyphidae) в дельте Волги // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 2. С. 98–100.
- Бисерова Л.И. Паразиты моллюска-вселенца *Lithoglyphus naticoides* дельты р. Волги // Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна: Тез. докл. СПб., 1996. С. 12–13.
- Бисерова Л.И. Современное состояние гельминтофауны осетровых рыб дельты Волги // Аквакультура и здоровье рыб: Тез. докл. ВНИИПРХ. М., 1998. С. 125–126.
- Бисерова Л.И. Трематоды *Aporhynchus müehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и иктиопаразитозы, ими вызываемые): Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИНПА РАН, 2005. 136 с.
- Богданова А.Е., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Паразитофауна рыб бассейна р. Волги и вопросы загрязнения Пермского водохранилища. Изв. ГОСНИОРХ. 1965. Т. 60. С. 5–110.
- Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология): Дис. ... канд. биол.

- наук. СПб.: ГОСНИОРХ, 1995. 384 с.
- Васильков Г.В., Сапожников Г.И., Тетерюк П.М. К изучению гельминтофауны прудовых рыб Башкирской АССР // Тр. ВИГИС. 1970. Т. 16. С. 49–52.
- Воронин В.Н., Чернышёва Н.Б., Стрельбицкая И.Н. Проблемы паразитологии и болезней рыб в современных индустриальных рыбоводных хозяйствах // Сб. научных трудов ГОСНИОРХ. 1992. Вып. 311. С. 9.
- Гвоздев Е.В., Агапова А.И., Белякова Ю.В. Цикл развития трематоды *Amurotremata dombrovskajae* (Trematoda, Diplodiscidae) // Паразитология. 1986. Т. 20. № 4. С. 288–293.
- Головин П.П. Моногенез угря при его искусственном выращивании на тёплых водах // В сб.: Исследования моногенеза в СССР. Л., 1977. С. 144–150.
- Гревцева М.А. Гельминтофауна и гельминтозы рыб бассейна реки Вятки: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВИГИС, 1979. 156 с.
- Гусев А.В. Отряд Dactylogyridae // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1985. С. 15–197.
- Дзюбан Н.А. Зоопланктон зарегулированной Волги // В сб.: Биологическая продуктивность и качество воды Волги и её водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 60–73.
- Донцов Ю.С. Влияние зарегулирования стока Волги на гельминтофауну рыб из водохранилищ Волжского каскада // В сб.: Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. Горький, 1979. С. 13–40.
- Донцов Ю.С., Кириченко Л.М. Моногенетические сосальщики рыб Николаевского рыбопитомника // В сб.: Вопросы морфологии и паразитологии животных. Волгоград, 1970. Вып. 31. С. 113–120.
- Донцов Ю.С., Марков Г.С. Состав, видовое разнообразие и стабильность гельминтофауны густеры в водохранилищах // VIII Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тезисы докладов. Л.: Наука, 1985. С. 45–47.
- Дубинина Н.М. Класс Ленточные черви – Cestoda // Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1987. С. 5–75.
- Евланов И.А., Кириленко Е.В., Минеев А.К., Минеева О.В., Мухортова О.В., Попов А.И., Рубанова М.В., Шемонаев Е.В. Влияние чужеродных видов гидробионтов на структурно-функциональную организацию экосистемы Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3(7). С. 2277–2286.
- Жохов А.Е. Каспийский вселенец *Aspidogaster limacoides* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) в Верхней Волге: история вселения // Биология внутренних вод. 2001а. № 2. С. 38–42.
- Жохов А.Е. Изучение перехода карповых рыб на питание моллюском *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище с использованием паразита *Aspidogaster limacoides* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) // Вопросы ихтиологии. 2001б. Т. 41. № 5. С. 651–655.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н. Паразиты-вселенцы бассейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможности эпизоотий // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 201–212.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н., Молодожникова Н.М. Паразиты вселе овской ГРЭС на паразитов молоди плотвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. 24 с.
- Кириченко Л.М. Паразитофауна рыб Николаевского рыбопитомника // В сб.: Вопросы морфологии, экологии и паразитологии животных. Волгоград: Волгоградская правда, 1972. С. 113–122.
- Костарев Г.Ф. Паразиты и болезни рыб бассейна Средней Камы (в условиях загрязнения). Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 2003. 194 с.
- Куперман Б.И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 207 с.
- Куперман Б.И. Экологический анализ цестод рыб водоёмов Волго-Балтийской системы // Тр. ИБВВ АН СССР. 1979. Вып. 38 (41). С. 133–159.
- Куперман Б.И., Колесникова Я.И., Тютин А.В. *Ambiphrya ameiyuri* (Ciliophora: Peritricha): ультраструктура и распределение на теле молоди карповых рыб // Паразитология. 1994. Т. 28. № 3. С. 214–221.
- Куперман Б.И., Тимошечкина Л.Г. Встречаемость паразитов у карповых рыб в прудовом хозяйстве «Варегово» Ярославской области // В сб.: Экология гельминтов. Ярославль, 1981. С. 36–41.
- Курина Е.М. Разнообразие, динамика распространения и структурная организация чужеродных видов бентоса Саратовского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 69–84.
- Лапкина Л.Н., Жарикова Т.И., Свицкий А.М. Заражённость рыб пиявками (сем. Piscicolidae) в волжских водохранилищах // Паразитология. 2002. Т. 36. № 2. С. 132–139.
- Лапкина Л.Н., Комов В.Т. Новые данные о нахождении пиявки *Caspiobdella fadejevi* в волжских водохранилищах // Паразитология. 1983. Т. 17. № 1. С. 70–72.
- Лукьянин О.И. Современная паразитологическая ситуация на Камском водохранилище (предварительные данные) // В сб.: Биология внутренних вод. Материалы XV Школы-конф. молодых учёных. Борок, 2013. С. 250–254.
- Любарская О.Д., Лаврентьева Ю.И. Паразитофауна стерляди Средней Волги и Куйбышевского водохранилища // Паразитология. 1985. Т. 19. № 4. С. 320–323.
- Маркевич А.П. Паразитарные заболевания рыб и борьба с ними. М.; Л.: Всес. кооперативное объединённое изд-во, 1934. 100 с.
- Минеева О.В. Паразиты некоторых видов рыб-вселенцев Саратовского водохранилища // Вестник ТГУ. 2013. Т. 18, вып. 3. С. 886–890.
- Минеева О.В. Заражённость рыб Саратовского водохранилища чужеродным паразитом *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Opascoelidae) // Россий-

- ский журнал биологических инвазий. 2016а. № 2. С. 92–101.
- Минеева О.В. Паразиты налима *Lota lota* в Саратовском водохранилище // Труды ВНИРО. 2016б. Т. 162. С. 46–52.
- Мирзоева Л.М. Жизненный цикл и биология *Sinergasilus lienii* Yin, 1949 (Crustacea, Copepoda parasitica) // Паразитология. 1972. Т. 6, вып. 3. С. 252–258.
- Мирзоева Л.М. Жизненный цикл и морфология *Sinergasilus lienii* Yin, 1949 (Copepoda, Parasitica) // Труды ВНИИПРХ. 1973. Т. 22. С. 143–158.
- Морозова Е.А. Паразитофауна белого амура в хозяйствах дельты Волги // В сб.: Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Тез. докл. Борок, 2002. С. 137–138.
- Мусселиус В.А. К биологии *Dactylogyrus aristichthys* (Monogenoidea, Dactylogyridae) // Паразитология. 1968а. Т. 2. № 3. С. 227–236.
- Мусселиус В.А. Болезни растительноядных рыб при выращивании в прудах // Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб. М.: Наука, 1968б. С. 234–242.
- Мусселиус В.А. Паразиты и болезни растительноядных рыб дальневосточного комплекса в прудовых хозяйствах СССР // Тр. ВНИИПРХ. 1973. Т. 22. С. 4–129.
- Мусселиус В.А., Лаптева В.И. О специфичности кокцидий белых и пёстрых толстолобиков и карпов // Паразитология. 1967. Т. 1. № 4. С. 333–338.
- Мусселиус В.А., Пташук С.В. О развитии и специфичности *Dactylogyrus lamellatus* (Monogenoidea, Dactylogyridae) // Паразитология. 1970. Т. 4. № 2. С. 125–132.
- Наумова А.М. О паразитировании диплозоона – *Diplozoon nipponicum* Goto, 1891 на карпах // В сб.: Матер. к научн. конф. ВОГ. Ч. II. М., 1964. С. 17–18.
- Наумова А.М. Экологические основы профилактики паразитарных заболеваний разводимых рыб в водоёмах сельскохозяйственного назначения // Дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИЭВ, 1990. 336 с.
- Орлова М.И., Шадрин Н.В. Обзор чужеродных видов свободноживущих водных беспозвоночных и рыб в водоёмах европейской части России и сопредельных стран. Свободноживущие беспозвоночные // В сб.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 69–83.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Тютин А.В. О расширении ареала обитания причерноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) и ассоциированных с ним видов трематод в бассейне Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2018. № 2. С. 91–93.
- Петрушевский Г.К. О заболевании рыб Белого озера // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 278–282.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журн. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Поддубная А.В. К зоогеографии ракообразных рода *Lernaea* Linne, 1746 // Тр. ВНИИПРХ. 1978. Т. 27. С. 111–124.
- Позднякова М.Н. Паразиты рыб озёр Пестово и Велье (Новгородской области) // Изв. ВНИИОРХ. 1957. Т. 42. С. 335–336.
- Пугачёв О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1984. 156 с.
- Радченко Н.М. Паразиты рыб Белого озера. Вологда: Изд-во Вологодского ин-та развития образования, 1999. 170 с.
- Рубанова М.В. Некоторые особенности формирования фауны паразитов головешки-ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Eleotridae) в природных и антропогенно изменённых водоёмах (Саратовское водохранилище) // Бюлл. Волжского гос. университета им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». 2010. № 10. С. 54–58.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.М. Новые виды трематод для дельты Волги // В сб.: Роль российской гельминтологической школы в развитии паразитологии. Тез. докл. Всероссийск. совещ. М., 1997. С. 46–47.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.П., Иванов В.М. Паразитофауна и болезни рыб Каспийского моря. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. 557 с.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.
- Соколов С.Г. Паразиты рыб бассейна Верхней Волги (таксономическое и экологическое разнообразие, зоогеография) // Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН, 2000. 219 с.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н. Паразитофауна ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) в некоторых водоёмах Европейской части России // Поволжский экологический журнал. 2011. № 4. С. 507–522.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н., Шедько М.Б. Паразиты ротана *Percottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae), интродуцированного в водоёмы Европейской части России // Успехи современной биологии. 2012а. Т. 132, № 5. С. 477–492.
- Соколов С.Г., Решетников А.Н., Протасова Е.Н., Воропаева Е.Л. Новые данные о чужеродных видах паразитов и их хозяев в экосистеме оз. Глубокое (Московская обл., Россия) // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 118–125.
- Соколов С.Г., Шедько М.Б., Протасова Е.Н., Решетников А.Н. Первая регистрация *Henneguya alexeevi* (Muxozoa, Muxobolidae) на территории Европы // Vestnik zoologii. 2012б. 46(2): 167–172.
- 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.

- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Сренко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Редактор С. Я. Цалолыхин. Т. 6. СПб.: Наука, 2004. 528 с.
- Столяров В.П. Паразитофауна промысловых рыб Рыбинского водохранилища за первые семь лет его существования // Тр. проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 4. С. 54–56.
- Стрельбицкая И.Н. Амбифрии с молоди лососёвых // Тр. ГОСНИОРХ. 1986. Вып. 247. С. 111–114.
- Тетерюк П.М. К изучению фауны гельминтов прудовых рыб Башкирской АССР. (Сообщение первое) // В сб.: Матер. к научн. конф. ВОГ. Ч. 5. М., 1967. С. 328–332.
- Тетерюк П.М. Гельминты и гельминтозы рыб в Башкирской АССР // В сб.: Рыбоводство и болезни рыб. М.: Колос, 1969. С. 265–270.
- Тирахов А.Д., Донец З.С., Курмашова Л.В., Гаврилова Е.А., Клюканова Л.А. Паразиты рыб озера Плещеево // В сб.: Болезни рыб: Сб. научн. трудов ФГУП «ВНИИПРХ». Вып. 79. М.: Изд-во «Компания Спутник +», 2004. С. 165–170.
- Тютин А.В. Повторная находка североамериканской инфузории *Ambuophrya ameiuri* (*Peritricha*, *Scyphidiidae*) в Рыбинском водохранилище // Паразитология. 2002. Т. 36. № 2. С. 68–70.
- Тютин А.В., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцева Е.Н. Паразиты гидробионтов-вселенцев в бассейне Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 96–105.
- Тютин А.В., Жгарева Н.Н., Медянцева Е.Н. Ареалы и паразитарные системы трематод, ассоциированных с моллюсками рода *Lithoglyphus* (*Gastropoda*) в позднем голоцене // В сб.: Динамика современных экосистем в голоцене. Матер. научн. конф. М.: ТНИ КМК, 2006. С. 238–243.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала трематоды *Aphallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2 (приложение). С. 41–46.
- Чепурная А.Г. Миксоспориозы рыб дельты Волги // В сб.: Всерос. научн.-практич. конф. «Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и др. гидробионтов». Тезисы докладов. М., 2003. С. 135.
- Чепурная А.Г. Эколого-паразитологический мониторинг в прудовых хозяйствах дельты Волги // Болезни рыб: Сб. научн. трудов «ВНИИПРХ». Вып. 79. М.: Изд-во «Компания Спутник +», 2004. С. 183–189.
- Чепурная А.Г. Миксоспориозы рыб в водоёмах нижеволжского региона // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. 2009. № 1. С. 51–53.
- Чепурная А.Г. Фауна паразитов рыб в разнотипных водоёмах Нижнего Поволжья // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. 2010. № 1. С. 62–65.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А., Латыпова В.З. Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоёма // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 3. С. 77–98.
- Шигин А.А. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского заповед. 1961. Вып. 7. С. 309–362.
- Шкодин Н.В., Чепурная А.Г., Мартинес Г.В. Паразитофауна судака в дельте Волги // Вестник Астраханского гос. тех. ун-та. 1994. № 1. С. 82–84.
- Шульман Р.Е., Кулемина И.В. Обзор паразитов рыб озера Селигер // В сб.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л.: Изд-во. ЛГУ, 1969. С. 13–59.
- Эпштейн В.М. Новый вид риб'ячої п'явки *Piscicola fadejevi* n. sp. идеяки припущения щодо її походження // Доп. АН УССР. 1961. № 12. С. 1644–1648.
- Эпштейн В.М., Лапкина Л.Н. Новые сведения о биологии и географическом распространении *Caspiobdella fadejewi* (Epstein) // В сб.: IX конф. Украинского паразитолог. об-ва. Тез. докл. Ч. 5. Киев, 1980. С. 116–117.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их распределение в верхней части Куйбышевского водохранилища // Учёные записки Казанского гос. ун-та. 2009. Том 151, кн. 2. Естественные науки. С. 231–243.
- Kuchta R., Vieková R., Poddubnaya L.G., Gustinelli A., Dzika E, Scholz T. Invalidity of three Palaearctic species of *Triaenophorus* tapeworms (Cestoda: Pseudophyllidea): evidence from morphometric analysis of scolex hooks // Folia Parasitologica. 2007. 54 (1): 34–42.
- Kvach Y., Boldyrev V., Lohner R., Stepien C.A. The parasite community of gobiid fishes (Actinopterygii: Gobiidae) from the Lower Volga River region // Biologia (Section Zoology). 2015. Vol. 70(7). P. 948–957.
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Protasova E.N. Detection of a neglected introduction event of the invasive fish *Perccottus glenii* using parasitological analysis // Hydrobiologia. 2017. 788(1): 65–73.
- Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N. A checklist of parasites in non-native populations of rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) // J. Appl. Ichthyol. 2014. Vol. 30. P. 574–596.

INVASIVE SPECIES OF FISH PARASITES IN THE VOLGA RIVER BASIN: A REVIEW OF DATA ON THE SPECIES NUMBER AND DISTRIBUTION

© 2019 Zhokhov A.E.^{a,*}, Pugacheva M.N.^{a,*}, Molodozhnikova N.M.^{b,**},
Berechikidze I.A.^{b,***}

^a I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS, Borok, Yaroslavl distr., 152742, Russia.

^b I. M. Sechenov First Moscow State Medicine University, Moscow 119019, Russia.

e-mail: * aezhokhov@yandex.ru; ** nmmolod@mail.ru; *** iza.berechikidze@mail.ru.

The results of original research and literature data on the number of invasive species of fish parasites recorded in the Volga River basin are generalized. At present 42 invasive species of fish parasites are recorded in the Volga River basin. The problems of species status determination (native or non-native) are discussed using specific examples. Alien parasite fauna of fish in the Volga River basin is dominated by species of the Amur complex by origin (33 species). The Ponto-Caspian complex is represented by 8 species. The ways of introduction of alien species of parasites and possibilities of their naturalization in the Volga are considered.

Key words: invaders, fish parasites, Volga River, review, checklist.

УДК 595.763.79+574.32

ЭКСПАНСИЯ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ АРЛЕКИН *HARMONIA AXYRIDIS* PALL. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) В АРМЕНИИ

© 2019 Калашян М.Ю.*, Креджян Т.Л.***, Карагян Г.А.***

Научный центр зоологии и гидроэкологии Национальной академии наук
Республики Армения, Ереван 0014, Армения.

e-mail: * mkalashian1@gmail.com; ** tkredjyan@gmail.com; *** gaykaragyan@yahoo.com

Поступила в редакцию 23.12.2018, После доработки 18.02.2019, Принята к публикации 27.02.2019

Приведены сведения о расширении ареала в Армении инвазивного вида жука – божьей коровки-арлекина *Harmonia axyridis*. Вид был впервые найден в 2016 г. на крайнем северо-западе страны, однако в 2018 г. был обнаружен единично в ряде пунктов Центральной Армении и в бассейне оз. Севан, а на крайнем северо-востоке страны зарегистрирована его массовая вспышка. Предполагается проникновение вида из Грузии в результате как саморасселения (на СВ Армении), так и вследствие непреднамеренной интродукции с плодоовощной продукцией вдоль основных магистралей Армении.

Ключевые слова: божья коровка-арлекин *Harmonia axyridis*, инвазивный вид, Армения, новые местонахождения, экспансия.

Введение

Божья коровка арлекин *Harmonia axyridis* Pall. известна как один из наиболее опасных инвазивных видов насекомых [Hulme & DAISIE, 2009; SABI, 2016]. Естественный ареал вида занимает обширные территории в Азии от Северного Казахстана и Южной Сибири до Приморья, Сахалина, Курильских и Японских островов, Корейского полуострова, Китая (включая Тайвань) и Северного Вьетнама [Яблоков-Хнзорян, 1983; Кузнецов, 1993; SABI, 2016; и др.]. Будучи активным афидо- и кокцидофагом, вид рассматривался как эффективный инструмент биологического контроля вредных тлей и кокцид, и на протяжении почти всего XX столетия в разное время завозился в США и ряд европейских стран [Routsma et al., 2008; SABI, 2016; и др.]. Успешно натурализовавшись и проникнув в естественные экосистемы, вид в дальнейшем активно распространялся в Европе, в Европейской России и на Кавказе [Brown et al., 2008;

Украинский, 2013; Круглова и др., 2015]; его очаги обнаружены в Северной, Восточной и Южной Африке, Центральной и Южной Америке [Lombaert et al., 2010]. Продолжается и его экспансия из нативного ареала на запад, в Среднюю Азию [Orlova-Bienkowskaja, 2015]. В Армении вид был впервые обнаружен нами на крайнем северо-западе страны в 2016 г. [Калашян и др., 2017; Kalashian et al., 2017]. В горной лугостепи на окраине села Зоракерт был собран единственный экземпляр f. *succinea*, и было высказано предположение о проникновении вида в Армению из Грузии – вследствие саморасселения или непреднамеренной интродукции с плодоовощной продукцией.

В 2018 г. вид был найден в ряде других пунктов Армении, продолжая, таким образом, экспансию по территории республики. Местами были найдены единичные экземпляры, а в одном из пунктов отмечена массовая вспышка вида. При этом пути формирования соответствующих популяций могут предварительно рассматриваться как различные.

Материал. ARMENIA, Gegharkunik prov, env. Tsapatagh, N40.4001°, E45.4707°, 2025 m, 28.07.2018, T. Ghrejyan, G. Karagyan leg. (hand collection) (1 экз. f. succinea) (далее – «Цапатах»);

ARMENIA, Ararat prov., «Goravan sands» sanctuary, N39.8929°, E44.7343°, 950 m, 11.07.2018 (light collection), M. Kalashian leg. (1 экз. f. succinea) (далее – «Гораван»);

ARMENIA, Vayots Dzor prov., env. Areni, Noravank gorge, N39.6982°, E45.2101°, 1230 m, 07.07.2018 (light collection), M. Kalashian leg. (6 экз. f. succinea) (далее – «Нораванк»);

ARMENIA, Lori prov., Teghut mine, Dukanadzor gorge, N41.0910°, E44.8514°, 890 m, 29.06.–20.08.2018 (soil traps), M. Kalashian, T. Ghrejyan & G. Karagyan leg. (2 экз. f. succinea) (далее – «Тегут»);

ARMENIA, Lori prov., Teghut mine, hotel, N41.1082°, E44.8490°, 705 m, 15–16.10.2018 (массовая вспышка численности, см. ниже) (далее – «Тегут»).

Материал собран способами, описанными выше при сведениях этикеток (кроме дополнительных сведений по пункту Тегут – см. ниже).

Варианты окраски жуков (формы/расы) приняты согласно САВІ [2016].

Результаты и обсуждение

Таким образом, в 2018 г. арлекин был найден в ряде достаточно отдалённых друг от друга пунктов Армении – локалитет Тегут расположен на крайнем северо-востоке страны, Цапатах – в бассейне оз. Севан (в северо-восточной его части), пункты Гораван и Нораванк расположены в Центральной Армении (см. карту на рис. 1).

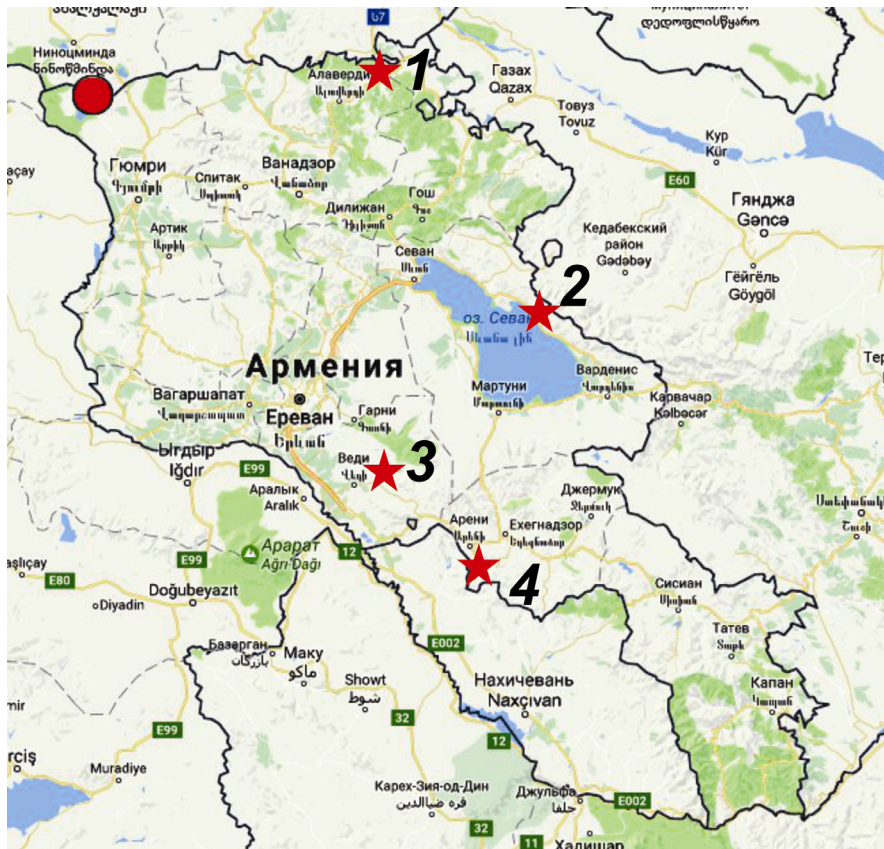


Рис. 1. Карта распространения *Harmonia axyridis* в Армении (кружком показана точка первой находки 2016 г.; звёздочками – новые точки регистрации в 2018 г.: 1 – Тегут; 2 – Цапатах; 3 – Гораван; 4 – Нораванк) (Картографическая основа: © Google maps).



Рис. 2. *Harmonia axyridis* f. *succinea*. А – Гораван; Б – Нораванк

Следует подчеркнуть, что в двух пунктах (Нораванк, Гораван) энтомологические сборы проводятся периодически, включая 2017 г., примерно в те же сроки и с применением различных методов сбора (в том числе сбором на свет), что позволяет предположить недавнее появление здесь арлекина. Здесь (как и в Цапатахе) вид представлен f. *succinea* (рис. 2).

Более того, в Тегуте, начиная с 2013 г., проводятся исследования и последующий мониторинг биологического разнообразия в зоне действия горнорудного предприятия, при этом экспедиционные работы осуществлялись ежегодно на протяжении всего сезона (апрель или май – октябрь), и здесь вид также регистрируется впервые, что опять-таки свидетельствует о недавнем его вселении. Именно здесь была зарегистрирована массовая вспышка численности арлекина. Первоначально, в августе 2018 г., единичные особи были найдены в почвенных ловушках, установленных в дубово-грабовом лесу (всего в 25 ловушках было найдено 2 экземпляра f. *succinea*). В октябре на территории бытового комплекса рудника (гостиница, ресторан, рабочая столовая и т.п.) вид был обнаружен в массе, при этом регистрировались как взрослые жуки, вероятно, готовившиеся к зимовке, так и преимагинальные стадии. Жуки были обнаружены в большом

количестве в течение 2 дней (15–16 октября). В первый день после полудня, на солнечной стороне стен гостиницы и столовой, были обнаружены скопления жуков, в частности, на окнах, у входных дверей и на подоконниках. Жуки активно передвигались вдоль стен, дверей и окон, наблюдался лёт. По словам работников комплекса, жуки массово проникают внутрь здания, где скапливаются в затенённых местах. В тот же день, после 15:00, в пасмурную погоду, в результате специальных поисков было обнаружено массовое скопление личинок разного возраста, куколки и несколько взрослых особей на альбиции ленокоранской *Albizia julibrissin* Durazz, которая высажена на территории бытового комплекса (рис. 3, Д, Е). На следующий день, утром, с 9:00 по 11:00, были обнаружены скопления жуков на здании общежития, в частности, около кондиционеров, на затенённом участке здания. Несколько жуков собрано на созревших плодах культурной хурмы *Diospyros lotus* L., высаженной приблизительно в 100 м от здания гостиницы. Всего при исследовании (без специальной выборки) было собрано 100 экземпляров имаго, из которых 97 оказались относящимися к f. *succinea* со всеми переходами развития чёрного рисунка надкрылий, от крайне тёмного варианта до практически одноцветно красного со следами

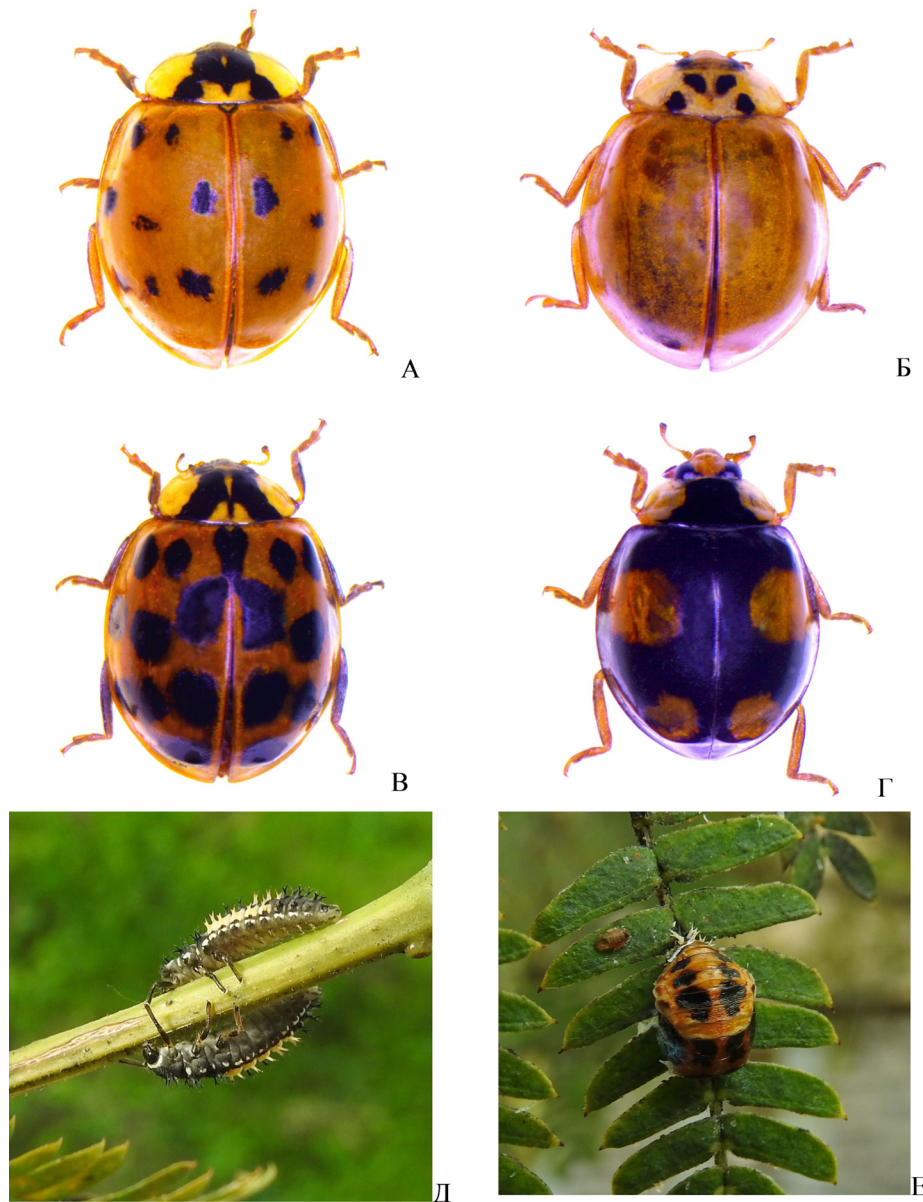


Рис. 3. *Harmonia axyridis* в Тегуте. А – f. *succinea*, типичная форма; Б – f. *succinea*, осветлённая форма; В – f. *succinea*, тёмная форма; Г – f. *spectabilis*; Д – личинки на *Albizia julibrissin*; Е – куколка на *Albizia julibrissin*.

пятен (рис. 3 А–В), а также три экземпляра f. *spectabilis* (рис. 3 Г).

Предварительный анализ собранного материала позволяет предположить, что пункты Нораванк и Гораван были заселены в результате непреднамеренной интродукции – обе местности, как и пункт в СЗ Армении, где арлекин был зарегистрирован в стране впервые, расположены вдоль основных магистралей республики, по которым происходят перевозки плодоовощной продукции. Во всех этих пунктах, как уже отмечено выше, найден фенетически однообразный материал – практически

единообразные особи f. *succinea* с умеренным развитием чёрного рисунка.

Напротив, Тегутская популяция характеризуется широким фенетическим спектром. Есть основания полагать, что жук проник сюда из сопредельной Грузии как часть уже сформированной генетически разнородной популяции. Из этого, в частности, можно предположить, что мнения В.Н. Кузнецова [1993] о безуспешности интродукции вида в Грузию, и А.С. Украинского [2013] об отсутствии арлекина в этой стране недостаточно обоснованы, а находка вида в Лагодехском заповеднике в

Восточной Грузии [Merkviladze, Kvavadze, 2002], близ северо-восточных границ Армении, является вполне вероятной.

Литература

- Калашян М.Ю., Креджян Т.Л., Карагян Г.А. Божья коровка-арлекин *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) в Армении // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 21–23.
- Круглова О.Ю., Рогинский А.С., Синчук О.В. Регистрация инвазивного вида кокциnellид *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) в Брянской области // Труды БГУ. 2015. Т. 10. Ч. 1. С. 389–392.
- Кузнецов В.Н. Жуки-кокциnellиды (Coleoptera, Coccinellidae) Дальнего Востока России. Владивосток: Даль-наука, 1993. 334 с.
- Яблоков-Хнзорян С.М. Обзор семейства жуков-кокциnellид фауны СССР (Coleoptera, Coccinellidae) // В сб.: Зоологический сборник института зоологии АН Армянской ССР. Вып. 19. Ереван: АН Арм.ССР, 1983. С. 94–161.
- Украинский А.С. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) на Северном Кавказе // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12. № 1. С. 35–38.
- Brown P.M.J., Adriaens T., Bathon H., Cuppen J., Goldarazena A., Hdgg T., Kenis M., Klausnitzer B.E.M., Kovórbreve I., Loomans A.J.M., Majerus M.E.N., Nedved O., Pedersen J., Rabitsch W., Roy H.E., Ternois V., Zakharov I.A., Roy D.B. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid // BioControl. 2008. Vol. 53. No. 1. P. 5–21.
- CABI. *Harmonia axyridis* (harlequin ladybird). Datasheet. 2016 // (<http://www.cabi.org/isc/datasheet/26515>). Проверено 20.01.2019.
- Hulme P.E. & DAISIE (eds.), Handbook of alien species in Europe. Dordrecht: Springer. 2009. 399 p.
- Kalashian M.Yu., Ghrejyan T.L., Karagyan G.H. Harlequin Ladybird *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) in Armenia // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8. No. 4. P. 313–315.
- Lombaert E., Guillemaud T., Cornuet J.-M., Malausa T., Facon B., Estoup A. Bridgehead Effect in the Worldwide Invasion of the Biocontrol Harlequin Ladybird // PLoS ONE. 2010. Vol. 5. No. 3. P. e9743.
- Merkviladze M.Sh., Kvavadze E.Sh. List of ladybirds (Coleoptera, Coccinellidae) of Georgia // Proceedings of the Institute of Zoology. 2002. Vol. 21. P. 149–155.
- Orlova-Bienkowskaja M.J. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a reexamination of the native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan / M.J. Orlova-Bienkowskaja, A.S. Ukrainsky, P.M.J. Brown // Biological Invasions. 2015. Vol. 17. P. 1941–1948.
- Poutsma J., Loomans A.J.M., Aukema B., Heijerman T. Predicting the potential geographic distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model // BioControl. 2008. Vol. 53. No. 1. P. 103–125.

EXPANSION OF HARLEQUIN LADYBIRD *HARMONIA AXYRIDIS* PALL. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) IN ARMENIA

©2019 Kalashian M.Yu.*, Ghrejyan T.L.**, Karagyan G.H.***

Scientific Center of Zoology and Hydroecology of the National Academy of Sciences of Armenia, Yerevan 0014, Armenia.

e-mail: * mkalashian1@gmail.com; ** tkredjyan@gmail.com; *** gaykaragyan@yahoo.com

Data on further expansion of the range of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* in Armenia are presented. The species was first registered in 2016 in the outmost NW part of Armenia. Recently, in 2018, the species was found in several localities of Central Armenia and in Sevan Lake basin. Besides, the mass outbreak of *Harmonia* in the outmost NE of Armenia was registered. Different ways of invasion and expansion are supposed: to the Central part of Armenia it could be carried due to unintentional introduction along the main roads of Armenia together with fruit and vegetable production, and into the NE of Armenia – due to self-spreading from the SE of Georgia.

Key words: ladybird *Harmonia axyridis*, invasive species, Armenia, new localities, further expansion.

УДК 631.529:582.736:595.768.13

НАХОДКИ НА *AMORPHA FRUTICOSA* L. (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ) ИНВАЗИОННОГО ВИДА *ACANTHOSCELIDES PALLIDIPENNIS* (MOTSCHULSKY, 1874)

© 2019 Коляда Н.А.^{а, *}, Коляда А.С.^{б, **}

^а Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159, 690022, Россия.

^б Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего профессионального образования «Дальневосточный Федеральный университет»
(филиал в г. Уссурийске), Приморский край, Уссурийск, ул. Некрасова, 35, 692500, Россия.

e-mail: * Kolyada18@rambler.ru; ** a.s.pinus@mail.ru

Поступила в редакцию 23.12.2018, После доработки 14.02.2019, Принята к публикации 26.02.2019

В Приморском крае на интродуцированном виде *Amorpha fruticosa* зарегистрирован североамериканский инвазионный вид *Acanthoscelides pallidipennis*. Из 26 исследованных населённых пунктов, где *A. fruticosa* используется в озеленении, в 19 обнаружено поражение растений зерновкой *A. pallidipennis*.

Ранее этот вид насекомых в Приморском крае не отмечался. Встречаемость зерновки ограничена районом на юго-западе Приморского края. Этот район находится в относительной близости от границы с Китаем, что говорит о возможном пути инвазии данного жука.

Ключевые слова: интродукция, инвазии чужеродных видов, семейство Fabaceae, *Amorpha fruticosa*, североамериканская зерновка *Acanthoscelides pallidipennis*.

Введение

Распространение чужеродных видов в настоящее время входит в число наиболее острых экологических проблем. Интродукция растений является одним из векторов проникновения экологически связанных с ними чужеродных видов животных в естественные экосистемы [Семенченко, 2018].

Среди представителей семейства Fabaceae Juss. (Бобовые), используемых в ландшафтном дизайне, важное место занимает североамериканский вид *Amorpha fruticosa* L. Она также широко применяется как почвоукрепляющее, медоносное и лекарственное растение [Kozuharova et al., 2017].

Сегодня этот вид является инвазионным во многих странах Евразии и Америки [Doroftei, 2009; Vladojević, 2015; и др.], а также в России [Григорьевская и др., 2013; Виноградова и др., 2014 и др.].

На территории Дальнего Востока России *A. fruticosa* появилась в начале XX в.; теперь она встречается преимущественно в южной его части, где активно используется в озеленении. В Приморском крае вид отмечен в 26 населённых пунктах [Kolyada, Kolyada, 2018]. На изученных территориях вид отсутствует в естественных фитоценозах и заселяет лишь антропогенные ландшафты. Однако проведённые исследования свидетельствуют о потенциальных возможностях этого растения для более широкого распространения путём вегетативного размножения.

Следует отметить, что вместе с *A. fruticosa* проникают и её вредители, в том числе североамериканская зерновка *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) [Мартынов, Никулина, 2016]. Этот вид широко встречается в местах интродукции *A. fruticosa* [Tuda et al., 2001].

В качестве кормовых растений *A. pallidipennis* может использовать и других представителей семейства Fabaceae – *Astragalus* sp. (астрагал), *Glycyrrhiza* sp. (солодка) и др. [Темрешев, 2017].

Вторичный ареал *A. pallidipennis* охватывает Европу [Yus-Ramos et al., 2014], Казахстан [Темрешев, Валиева, 2016], Восточную Азию – Китай, Корею, Японию [Li et al., 2014], юг европейской части России и Кавказ [Касаткин, 2000; Присный, 2013].

Весной 2018 г. первым автором при обследовании насаждений *A. fruticosa* в с. Вадимовка Черниговского района (Приморский край) был обнаружен неизвестный жук. Специалистами-энтомологами была определена его видовая принадлежность – насекомым оказалась североамериканская зерновка *Acanthoscelides pallidipennis*, широко распространённый инвазивный вид [Kurpin et al., 2018].

Настоящая работа посвящена обследованию насаждений *A. fruticosa* на наличие североамериканской зерновки *A. pallidipennis* в Приморском крае.

Материал и методика исследований

В период май – июль 2018 г. маршрутным способом было обследовано более 26 населённых пунктов Приморского края. В первую очередь были исследованы населённые пункты, где *A. fruticosa* проявляет себя как потенциально инвазионный вид [Kolyada, Kolyada, 2018].

Сбор материала проводился на растениях *A. fruticosa* с сохранившимися плодами предыдущего года. Присутствие жука определяли по наличию лётных отверстий в плодах. Отлов имаго *A. pallidipennis* осуществлялся методом ручного сбора. Плоды с лётными отверстиями и насекомые помещались в пластиковые коробки, фиксировались дата и место сбора. Определение видовой принадлежности осуществлялось специалистом-энтомологом на Горнотаёжной станции ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН. Фиксировались координаты мест сбора. Материал хранится в личной коллекции авторов.

Результаты и обсуждение

В результате проведённых исследований было выявлено 19 населённых пунктов, где *A. fruticosa* поражена североамериканской зерновкой *A. pallidipennis*. Местонахождение этих населённых пунктов представлено на рис. 1.

Анализ мест распространения жука показал, что особенно сильно поражены плоды *A. fruticosa* в населённых пунктах Черниговского района – с. Вадимовка (44°24'19"с.ш.; 132°23'03"в.д.), с. Черниговка (44°20'с.ш.; 132°34'в.д.), пгт. Сибирцево (44°12'05"с.ш.; 132°26'40"в.д.), с. Снегуровка (44°03'23"с.ш.; 132°35'15"в.д.).

Отмечена зерновка в Октябрьском районе – с. Покровка (43°57'00"с.ш.; 131°38'05"в.д.), с. Чернятино (43°58'00"с.ш.; 131°29'00"в.д.), с. Новогеоргиевка (44°01'с.ш.; 131°24'в.д.), пгт. Липовцы (44°12'с.ш.; 131°43'в.д.); Михайловском районе – с. Михайловка (43°57'с.ш.; 132°01'в.д.), с. Некруглово (43°58'44"с.ш.; 132°03'54"в.д.); Яковлевском районе – с. Яковлевка (44°25'37" с.ш.; 133°28'47" в.д.); Хорольском районе – с. Хороль (44°25'30"с.ш.; 132°04'30"в.д.); Хасанском районе – пгт. Краскино (42°42'30"с.ш.; 130°46'55"в.д.).

В таких городах, как Спасск-Дальний (44°36'с.ш.; 132°49'в.д.) и Арсеньев (44°10'с.ш.; 133°16'в.д.) посадки *A. fruticosa* немногочисленны, и зерновка на растениях обнаружена в достаточно большом количестве. В то же время в г. Уссурийске (43°48'с.ш.; 131°57'в.д.) посадки *A. fruticosa* расположены в разных частях города, но не во всех из них зерновка зарегистрирована.

Слабо поражены растения в г. Находка (42°49'с.ш.; 132°53'в.д.) и пгт. Реттиховка (Черниговский район, 44°10'с.ш.; 132°45'в.д.). Осмотр нескольких мест произрастания *A. fruticosa* в г. Находка выявил наличие одного лётного отверстия и единичного экземпляра зерновки. В пгт. Реттиховка при обследовании *A. fruticosa* лётные отверстия не были обнаружены, но зафиксированы зерновки в процессе копуляции.

Необходимо особо отметить присутствие *A. pallidipennis* в дендрарии Горнотаёж-



Рис. 1. Места поражения *A. fruticosa* североамериканской зерновкой *A. pallidipennis* в Приморском крае

ной станции ДВО РАН им. В.Л. Комарова (43°42'00"с.ш.; 132°09'00"в.д.) – одним из старейших интродукционных центров на юге Дальнего Востока. Поскольку ботанические сады и дендрарии являются одним из источников декоративных древесных растений для использования в ландшафтном дизайне, возможно распространение заражённых растений, что, в свою очередь, может способствовать более широкому распространению и *A. pallidipennis*.

Из обследованных населённых пунктов *A. pallidipennis* отсутствует в городах Партизанск, Дальнегорск, Большой Камень. Возможно, это связано с отдалением от основного «ядра» присутствия зерновки в Приморском крае.

Заключение

В Приморском крае на интродуцированном виде *A. fruticosa* зарегистрирован инвазионный вид *A. pallidipennis*. Из 26 исследованных населённых пунктов в 19, где *A. fruticosa* используется в озеленении, обнаружено поражение растений зерновкой *A. pallidipennis*.

О времени и путях появления зерновки в Приморском крае в настоящее время судить затруднительно, однако можно предположить, что вид был завезён с посадочным материалом из Китая, где *A. fruticosa* широко используется в качестве декоративного и почвоукрепляющего растения. Существуют данные, что именно из Китая *A. pallidipennis* был, вероятно, завезён в Казахстан [Темрешев, Валиева, 2016] и Японию [Tuda et al., 2001].

Встречаемость зерновки в Приморском крае ограничена достаточно компактным районом на юго-западе края. Этот район находится в относительной близости к границе с Китаем, что также говорит о возможном пути инвазии этого насекомого. Редкость использования *A. fruticosa* в озеленении, вероятно, сдерживает скорость распространения зерновки. В этой связи актуальным является изучение вероятного расширения спектра кормовых растений *A. pallidipennis* за счёт других представителей родов семейства Fabaceae. Необходимы дальнейшие исследования по поражаемости *A. pallidipennis* представителей данных родов, произрастающих в Приморском крае.

Благ одарности

Авторы выражают благодарность А.В. Куприну (к.б.н., ст.н.с. лаборатории экологии насекомых ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН) за помощь в определении материала.

Литература

- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачёва Е.В. Инвазионные виды семейства Бобовых. Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана. М.: АБФ, 2014. 304 с.
- Григорьевская А.Я., Лепёшкина Л.А., Владимиров Д.Р., Сергеев Д.Ю. К созданию Чёрной книги Воронежской области // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 8–26.
- Касаткин Д.Г. Материалы к изучению фауны жуков-зерновок (Coleoptera: Bruchidae) юга европейской части России и Северного Кавказа // Известия Харьковского энтомологического общества. 2000. 8(1): 95–106
- Мартынов В.В., Никулина Т.В. Новые инвазивные насекомые-фитофаги в лесах и искусственных лесонасаждениях Донбасса // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016. Т. 12, вып. 1. С. 41–51.
- Присный Ю.А. Вековая динамика регионального климата, микроклимат и изменение ареалов насекомых. 2. Новые и малоизвестные виды насекомых для юга Среднерусской возвышенности // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. 2013. № 3(146). Вып. 22. С. 111–120.
- Семенченко В. Чужеродные виды животных в естественных экосистемах // Наука и инновации. 2018. № 7(185). С. 20–25.
- Темрешев И.И. Адвентивные виды насекомых Сайрам-Угамского государственного национального природного парка, Казахстан // Acta Biologica Sibirica. 2017. Т. 3. № 3. С. 12–22.
- Темрешев И.И., Валиева Б.Г. Инвазия зерновки *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) в Казахстан // Евразийский энтомологический журнал. 2016. Т. 15. № 6. С. 527–529.
- Blagojević M., Konstantinović B., Samardžić N., Kurjakov A., Orlović S. Seed Bank of *Amorpha fruticosa* L. on Some Ruderal Sites in Serbia // Journal of Agricultural Science and Technology. 2015. Vol. 5 No. 2. P. 122–128.
- Doroftei M. Chorology of *Amorpha fruticosa* in the Danube Delta // Rom. J. Plant. Biol. 2009. Vol. 54. No. 1. P. 61–67.
- Kolyada N.A., Kolyada A.S. Occurrence of *Amorpha fruticosa* L. in the south of the Russian Far East // Russian Journal of Biological Invasions. 2018. Vol. 9, Issue 1. P. 53–56.
- Kozuharova E., Matkowski A., Wozniak D., Simeonova R., Naychov Z. et al. *Amorpha fruticosa* – a noxious invasive

- plant in Europe or a medicinal plant against metabolic disease? // *Frontiers in Pharmacology*. 2017. Vol. 8: 333.
- Kuprin A.V., Kolyada N.A., Kasatkin D.G. New invasive species *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874) (Coleoptera: Bruchidae) in the fauna of the Russian Far East // *Far Eastern entomologist*. 2018. No. 360. P. 25–28.
- Li Y., Wang Z., Guo J., Nápoles J.R., Ji Y., Jiang C., Zhang R. Contribution to the knowledge of seed-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) in Xinjiang, China // *ZooKeys*. 2014. No. 466. P. 13–28.
- Tuda M., Shima K., Jihson C.D., Morimoto K. Establishment of *Acanthoscelides pallidipennis* (Coleoptera: Bruchidae) feeding in seeds of the introduced legume *Amorpha fruticosa*, with a new record of its Eupelmus parasitoid in Japan // *Appl. Entomol. Zool.* 2001. Vol. 36 (3). P. 269–276.
- Yus-Ramos R., Ventura D., Behsusan K., Coello-Garcia P., Gyorgy Z., Stojanova A. Alien seed beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) in Europe // *Zootaxa*. 2014. Vol. 3826. No. 3. P. 401–448.

FINDINGS OF INVASIVE SPECIES *ACANTHOSCELIDES PALLIDIPENNIS* (MOTSCULSKY, 1874) ON *AMORPHA FRUTICOSA* L. (PRIMORSKY KRAI)

© 2019 Kolyada N.A.^{a, *}, Kolyada A.S.^{b, **}

^a Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia.

^b Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Professional Education of the Far Eastern Federal University (branch in Ussuryisk city), Primorye Territory, Ussuryisk, Nekrasova st. 35, 692500, Russia.

e-mail: * Kolyada18@rambler.ru; ** a.s.pinus@mail.ru

In the Primorsky Krai, the North American invasive species *Acanthoscelides pallidipennis* was registered on the introduced species *Amorpha fruticosa*. Of the 26 studied settlements, where *A. fruticosa* was used in gardening, 19 were found to be affected by the seed beetle *A. pallidipennis*.

Earlier this species of insects was not detected in the Primorsky Krai. The occurrence of the seed beetle is limited to the area in the south-west of Primorsky Krai. This area is located relatively close to the state border with China, which indicates a possible pathway of invasion of the beetle.

Key words: introduction, invasions of alien species, family Fabaceae, *Amorpha fruticosa*, North American seed beetle *Acanthoscelides pallidipennis*.

УДК 581.524.2

ТЛАДИАНТА СОМНИТЕЛЬНАЯ (*THLADIANTHA DUBIA*, CUCURBITACEAE) В БАШКОРТОСТАНЕ – ОПАСНЫЙ СОРНЯК С ВЫСОКИМ ИНВАЗИОННЫМ ПОТЕНЦИАЛОМ

© 2019 Кулуев Б.Р.^{a, b, *}, Швец Д.Ю.^{b, *}, Голованов Я.М.^{c, **},
Пробатова Н.С.^{d, ***}

^a Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Республика Башкортостан, г. Уфа, пр-т Октября, 71, 450054, Россия.

^b Башкирский государственный университет, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32, 450076, Россия.

^c Ботанический сад-институт Уфимского научного центра Российской академии наук, Россия, Республика Башкортостан, ул. Менделеева, д.195/3, 450080, Россия.

^d Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, пр-т Столетия Владивостока 159, Владивосток 690022, Россия.

e-mail: * kuluev@bk.ru; ** jaro1986@mail.ru; *** probatova@ibss.dvo.ru

Поступила в редакцию 30.12.2017, После доработки 12.02.2019, Принята к публикации 25.02.2019

Тладианта сомнительная (*Thladiantha dubia* Bunge) – многолетняя травянистая лазящая лиана из семейства тыквенных (Cucurbitaceae), которая в естественных условиях встречается на Дальнем Востоке России (в основном – на юге Приморского края), а за его пределами – в Северо-Восточном Китае и на полуострове Корея. *T. dubia* культивируют в декоративных целях, но из-за способности быстро размножаться подземными клубнями она часто превращается в довольно опасный сорняк. Тладианта сомнительная распространена на территории России, а также в Японии, в Европе, США и Канаде. Нами обнаружены и изучены крупные инвазионные популяции *T. dubia* в нескольких сёлах Республики Башкортостан: в этом районе она известна исключительно как злостный и трудноискоренимый сорняк; появилась здесь в 1970-х гг. и продолжает быстро распространяться кусочками клубней при механической обработке почвы. Путём искусственного размножения тладианты мелкими кусочками клубней в лабораторных условиях выявлена очень высокая способность этого растения к вегетативному размножению. Сравнительные RAPD- и ISSR-анализы образцов из естественной популяции тладианты из Приморского края РФ и её инвазионной популяции из Республики Башкортостан показали генетические различия между анализируемыми популяциями, что может быть отражением формирования агрессивной формы этого растения во вторичном ареале. Из полученных нами и литературных данных следует, что тладианту сомнительную необходимо относить к сорным видам с высоким инвазионным потенциалом, в связи с чем при его культивировании должны быть приняты все необходимые меры для исключения его распространения в естественных биоценозах и агроэкосистемах.

Ключевые слова: *Thladiantha dubia*, тладианта сомнительная, Cucurbitaceae, инвазионные растения, генетический полиморфизм, RAPD-анализ, ISSR-анализ, Республика Башкортостан, Приморский край.

Введение

В роде *Thladiantha* 15–25 видов, распространённых от Центральной до Восточной Азии, а также в тропических странах Азии. В Рос-

сии произрастает только один вид: тладианта сомнительная (*Thladiantha dubia* Bunge), или «красный огурец», – многолетняя травянистая лазящая лиана из семейства тыквенных

(Cucurbitaceae) [Пробатова, 1987; Маевский, 2006]. Это двудомное, довольно крупное растение длиной до 2 м и более, со слабым ветвящимся стеблем, густо оттопыренно опушённое, листья до 10 см длиной и до 9 см шириной, широкояйцевидно-сердцевидные, с глубокой выемкой в основании, цепкие из-за волосков с крючочками. Венчик жёлтый. Плоды продолговато-яйцевидные или овальные, 4–5 см длиной, красные или красноватые, продольно-бороздчатые, мягкие, со сладкой мякотью. Гладианта – диплоид, $2n = 18$, число хромосом необычно для этого семейства [Хромосомные..., 1969]. В России вид был исследован в кариологическом отношении на материале из Приморского края и из г. Хабаровска: число хромосом $2n = 18$ подтвердилось [Пробатова, Соколовская, 1988; Пробатова и др., 2007].

На подземных побегах *T. dubia* образует цепочки корневых клубней, весной каждый из клубней даёт новые побеги, и под землёй снова вырастают соединённые в виде цепочек клубни. Растение быстро размножается вегетативно – посредством клубней, так что в течение нескольких лет занимает довольно большую площадь (до 10–12 м²), образуя густую и быстро увеличивающуюся в объёме массу [Пробатова, Соколовская, 1988]. Вид *T. dubia* был включён в Красную книгу СССР (1984 г.) со статусом «редкий вид». Это связано с тем, что в естественных условиях в России он распространён только на Дальнем Востоке – в поймах рек среди кустарников и на рыхлых песчаных отложениях морских побережий, изредка как сорное – на пустырях и огородах, так как часто уходит из декоративной культуры. В Красной книге СССР отмечалось, что этот вид имеет значение для сохранения генофонда как единственный представитель рода *Thladiantha* в СССР [Токарев, Агеева, 2013]. Считается, что *T. dubia* – насекомопыляемое растение, процесс опыления которого тесно связан с опылителем – крохотной дикой пчелой из рода ктеноплектра (*Stenoplectra*). Имеются сведения, что *Stenoplectra* не посещает цветки бахчевых культур и, наоборот, домашние пчёлы, а также шмели и осы, опыляющие огурцы,

дыни и тыквы, обычно не замечают цветков гладианты сомнительной. Возможно, именно эта биологическая особенность совместно с двудомностью и есть причина явного преобладания у вида вегетативного размножения над семенным [Токарев, Агеева, 2013].

Естественный ареал *T. dubia* простирается до южных районов Дальнего Востока России – в Приморском крае, а на Сахалине и в Хабаровском крае это случайно интродуцированное или одичавшее из культуры растение; вне России вид встречается на северо-востоке Китая, на полуострове Корея, натурализовался в Японии [Пробатова, 1987; Кирсанова, 2010]. Вид является индигенным для Китая и впервые был описан российским ботаником Александром фон Бунге в окрестностях Пекина [Bunge, 1835]. Он представил это растение в 1833 г. в Ботаническом саду в Москве и уже в 1868 г. *T. dubia* указан в Каталоге Ботанического сада в Берлине, а в 1884 г. Ричард Бюттнер сообщил о произрастании этого вида в окрестностях Берлина, Потсдама и Пфауэнинзеля [Krausch, 2003]. Таким образом, вторую половину XIX в. можно считать началом натурализации *T. dubia* в Западной Европе. В последующие десятилетия это растение распространялось по Германии, в 1936 г. – в Моравии (часть Чешской Республики) и т.д. На сегодняшний день оно уже встречается во многих странах Центральной и Восточной Европы, например, в Австрии, Венгрии [Tutin, 1968], Словакии, Румынии, Италии [Leute, Sembach, 1984], Хорватии [Alegro et al., 2010], Украине [Двірна, 2012]. Отмечается также в 7 штатах США и 3 провинциях Канады [Santanna, 2013; *Plants Database...*, 2017].

В европейской части России *T. dubia* активно расселяется во Владимирской, Ивановской, Тверской, Ярославской областях [Борисова, 2007]. В Республике Мордовия зарегистрирована во многих районах, преимущественно в населённых пунктах [Силаева и др., 2010]. В Удмуртии также отмечены случаи проникновения вида в прибрежные сообщества, а также на картофельные участки, причём отдельно отмечается, что гладианта является одним из самых опасных и вредоносных сорняков для садов и

огородов [Пузырёв и др., 2001; Баранова, Бралгина, 2015]. *T. dubia* внесена как один из инвазионных видов в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2009]. Также она включена в «черный список» инвазионных видов растений Республики Башкортостан (РБ) [Абрамова, Голованов, 2016], как потенциально инвазионный вид. В русскоязычной литературе часто отмечается, что это агрессивный чужеродный вид, и он подлежит исключению из ассортимента культивируемых растений. Высказывается мнение, что в условиях пойм рек, оврагов тладианта может повторить инвазию вида североамериканского происхождения, также из семейства тыквенных – эхиноцистиса лопастного (*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray) [Пробатова, 1987; Токарев, Агеева, 2013]. *T. dubia* растёт не только в европейской части России. Например, в Сибири вид появился ещё в конце XX в. К настоящему времени известны местонахождения этого растения в Тюменской, Курганской [Доронькин, 1996; Науменко, 2008; Шауло и др., 2010], Омской [Бекишева, 2009], Томской [Эбель, 2007], Иркутской [Зарубин и др., 2001] областях и в Алтайском крае [Игнатов, Игнатова, 1982; Эбель, Эбель, 1997; Силантьева, 2006; Шауло и др., 2010]. В Республике Алтай оно было обнаружено в Чемальском районе [Эбель, 2008].

На территории РБ на сегодня известно о 8 местонахождениях вида в 5 административных районах [Мулдашев и др., 2017], в большинстве локалитетов вид встречается редко и не образует больших по площади популяций. При этом наиболее крупный очаг инвазии тладианты сомнительной был обнаружен нами в четырёх сёлах Нуримановского района РБ, в 60 км севернее г. Уфа (55°1'53"N, 56°29'3"E). По словам местных жителей, это растение является злостным, быстро размножающимся и трудноискоренимым сорняком, который наблюдается в местных огородах и садах уже с 1970-х гг. Таким образом, данные местонахождения являются наиболее ранними на территории РБ, а возможно и в пределах Уральского региона.

Целью нашей работы было изучение феномена биологической инвазии тладианты в

РБ, особенностей вегетативного размножения местной (инвазионной) популяции вида. Так как инвазионная (башкирская) и естественная (приморская) «формы» долгое время развивались изолированно друг от друга, то могли накопиться фенотипические и генотипические различия между ними. Поскольку фенотипические различия варьируют в достаточно широких диапазонах в зависимости от условий произрастания, они не могут служить индикаторами генетических изменений инвазионной формы, по сравнению с естественной. Поэтому была поставлена задача: определить генетический полиморфизм и различия по этому признаку между дикорастущей «формой» из Приморского края и местной (инвазионной) «формой» тладианты методами RAPD- и ISSR-анализов. Предполагалось, что почти полувековое изолированное произрастание в качестве сорного растения в условиях более сурового климата Башкирии, постоянной механической обработки почвы и ручной прополки могло способствовать отбору особо агрессивных форм, что, возможно, имело результатом появление генетической гетерогенности между естественной и инвазионной формами *T. dubia*.

Материалы и методы исследования

Поиск и исследование растений *T. dubia* проводили на территории нескольких административных районов РБ летом 2017 г. Растения тладианты нами были обнаружены в сёлах Укарлино (55°1'53"N, 56°29'3"E), Истриково (55°3'0"N, 56°29'21"E), Нимислярово (55°3'45"N, 56°34'2"E) и Большетенькашево (55°0'15"N, 56°30'30"E) Нуримановского района Республики Башкортостан, в 60 км севернее г. Уфы.

Наиболее обильное разрастание тладианты нами было обнаружено в огородах и садах села Укарлино, откуда, по представлениям местных жителей, и берёт начало инвазия *T. dubia* в Нуримановском районе. Поэтому биологический материал отбирали именно из этого села. Листья и клубни тладианты для всех опытов были собраны из трёх огородов села Укарлино, находящихся на расстоянии не менее 300 м друг от друга 15.07.2017 (собрал Б.Р. Кулуев).

Листья высушивались при комнатной температуре и хранились в бумажных пакетах в течение около одного месяца. Клубни хранили при комнатной температуре в бумажных пакетах в течение 10 дней. Для сравнения были собраны листья, клубни и плоды *T. dubia* в естественных условиях произрастания: Приморский край, Надеждинский район, окрестности ж.д. станции Надеждинская, долина р. Шмидтовка (131°98'53"N, 43°33'58"E), пойменный лес, 9.09.2017, № 13159, собрал В.А. Нечаев (ваучерные образцы сохраняются в Гербарии VLA, г. Владивосток).

Явных морфологических различий в строении листьев между естественной формой гладианты из Приморского края и инвазионной формой из РБ не обнаруживалось. Клубни, плоды и сухие листья были доставлены экспресс-почтой из Владивостока в Уфу в течение одной недели. Затем клубни от естественной популяции хранились в течение 20 дней при комнатной температуре в бумажных пакетах. Далее, эти клубни были посажены в почву целиком, однако даже через два месяца признаков прорастания не наблюдалось, притом, что один из этих же клубней, будучи посаженным в почву в домашних условиях, этой же осенью (в ноябре) успешно пророс, и в дальнейшем растения нормально развивались.

Часть клубней от инвазионной (башкирской) популяции гладианты были тщательно отмыты, нарезаны на небольшие кусочки и помещены в чашки Петри с фильтровальной бумагой, увлажнённой дистиллированной водой. Затем чашки Петри были поставлены в климатостат с температурой 25 °С и интенсивностью света 5 клк. Другую часть клубней не отмывали, делили на куски различного размера, с сохранением кожицы и без сохранения кожицы. Затем эти мелкие кусочки клубней помещали в вегетационные сосуды с универсальным почвенным грунтом на глубину 2 см и на первые 5 дней накрывали пищевой плёнкой для предотвращения потери влаги. Мелких и едва заметных невооружённым глазом почек на поверхности клубней было очень много, и при их разделении даже на самые мелкие кусочки в них всегда содержались почки.

Вегетационные сосуды с кусочками клубней держали в световой комнате при температуре 27 °С и интенсивности света 4 клк.

Сухие листья гладианты были использованы для выделения тотальной ДНК СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985]. Выборка составила по три растения из естественной (ж.д. станция Надеждинская, Приморский край) и два растения из инвазионной популяции (с. Укарлино, Башкортостан). Качество выделенной тотальной ДНК определяли при помощи электрофореза в 1%-м агарозном геле. RAPD-анализ проводили с использованием универсальных праймеров LMBD, AFK1, AFK3, DAPD171, OPAI-04, OPAI-05, OPC-06, OPAB-08, OPAC-14 (табл. 1), которые были синтезированы в ООО «Евроген» (Россия). В работе были использованы 6 ISSR-праймеров (IS1, IS3, DAC1, DAC2, HB12, HB14), синтезированные ООО «Биоскрин» (Россия), последовательности которых приведены в таблице 1.

Реакционные смеси для RAPD- и ISSR-анализов объёмом 30 мкл содержали следующие компоненты: 1 ед. Таq-полимеразы («Евроген», Россия), 3 мкл 10-кратного буфера Таq-полимеразы, 5 мМ MgCl₂, 0.25 мМ каждого dNTP, 90 пМ праймера, 0.2–0.5 мкг тотальной ДНК. Смесь покрывали 20 мкл минерального масла и оставляли для проведения реакции в термоциклере производства компании «ДНК-технология» (Россия) с использованием следующих протоколов. RAPD-анализ: начальная денатурация – 3 мин при 94 °С; 35 циклов: денатурация при 94 °С – 50 с, температура отжига 35 °С – 50 с и элонгация при 72 °С 1 мин 40 с; заключительная элонгация 7 мин при 72 °С. ISSR-анализ: начальная денатурация – 5 мин при 94 °С; 35 циклов: денатурация при 94 °С – 50 с, температура отжига 53 °С – 50 с и элонгация при 72 °С 1 мин 40 с; заключительная элонгация 7 мин при 72 °С. Полиморфизм RAPD- и ISSR-фрагментов определяли аналитическим электрофорезом в 1.7%-м агарозном геле. Агарозный гель-электрофорез проводили в приборах модели Sub-Cell GT WIDE MINI («Bio-Rad Laboratories», США). Все гели фотографировали с помощью

Таблица 1. Список использованных RAPD- и ISSR-праймеров

Название праймера	Последовательность 5'-3'
LMBD	GGGCGCTG
AFK1	ACGGTGGACG
AFK3	GCGTCCATTC
DAPD171	AAAACGCC
OPAI-04	STATCCTGCC
OPAI-05	GTCGTAGCGG
OPC-06	GAACGGACTC
OPAB-08	GTTACGGACC
OPAC-14	GTCGGTTGTC
IS1	AGAGAGAGAGAGAGAGYG
IS3	GAGAGAGAGAGAGAGAC
DAC1	CACACACACACAT
DAC2	ACACACACACACG
HB12	CACCACCACGC
HB14	CTCTCTCTCTCTCTTG

фотодокументационной системы Gel Camera System («UVP», Inc., США).

Результаты исследования

Во всех четырех обследованных сёлах Республики Башкортостан *T. dubia* наблюдалась в садах и огородах в качестве сорного растения. По словам жителей этих сёл, это самый злостный и трудноискоренимый из известных им сорняков. Нам удалось выяснить, что распространение данного растения в этих краях началось в 1970-е гг. из села Укарлино, где изначально оно выращивалось в садах в декоративных целях. Точное место происхождения посадочного материала тладианты в исследуемых сёлах выяснить не удалось, хотя некоторые местные жители отмечали его возможное происхождение из Средней Азии. Наиболее быстро сорняк распространялся в тех огородах, где при вспашке плугом случайно нарушались места его компактного произрастания, и кусочки клубней оказывались разбросанными по всему участку. Растение также распространялось из огорода в огород кусочками клубней, которые налипали вместе с почвой на плуг трактора. По наблюдениям местных жителей, даже нескольких небольших кусочков клубня было достаточно, чтобы через несколько лет весь огород зарос тладиантой сплошным зелёным ковром. Поэтому у местных жителей принято перед вспашкой

огорода тщательнейшим образом проверять плуг трактора на наличие кусочков клубней сорняка. Несмотря на постоянную борьбу с ним, около четверти огородов и садов села Укарлино были покрыты сплошным ковром из *T. dubia* (рис. 1), также это растение оплетало многие заборы и плодовые деревья. Сельские жители для борьбы с сорняками обычно используют различные агротехнические приёмы и ручную прополку, однако в случае с тладиантой такие меры приводят лишь к её дальнейшему усиленному размножению. Очевидно, что для её вегетативного размножения оказывается благоприятной обработка почвы плугом или лопатой, и даже ручная прополка только стимулирует расселение сорняка. Однако если почву не обрабатывать в течение 10 лет и более, то вид расселяется всё медленнее и в дальнейшем может вытесняться другими видами растений. Именно эта методика борьбы наиболее успешно применяется местными жителями в течение многих лет. Кроме садов и огородов, вид встречался на свалках, но в естественных и ненарушенных экосистемах в исследуемом районе нами пока он не был обнаружен.

Тладианта в условиях Башкирии обильно цвела, начиная с июля, однако плоды образовывались очень редко. Они были обнаружены лишь в нескольких точках села Укарлино. Однако по размерам они уступали плодам данного растения из Приморского края (рис. 2)



Рис. 1. Забор и огород в селе Укарлино (РБ), полностью заросшие тладиантой

и содержали мелкие, белые и явно недозрелые семена. В то же время плоды из естественной – дальневосточной популяции содержали довольно крупные коричневые зрелые семена. Это означает, что в условиях Башкирии вид размножается исключительно вегетативно, в то время как в условиях муссонного климата Приморского края с его сухой продолжительной осенью он явно может размножаться и семенами. Возможно, в Башкирии для семенного размножения *T. dubia* нет специфического опылителя, причём наши попытки искусственного опыления также не увенчались успехом. По нашим наблюдениям, медоносные пчёлы всё же посещали её цветки, поэтому небольшое количество образующихся плодов может объясняться не отсутствием опылителей, а двудомностью растения, так как его большие заросли в основном могли быть представлены единственным клоном мужского или женского растения. По нашим наблюдениям, тладианта, в отличие от других растений Башкирии, не выдерживала даже самых первых, небольших августовских заморозков. При действии ночного холода в конце августа листья у неё резко увядали, а плоды переставали расти и не дозревали даже у тех растений, которые мы искусственно опыляли кисточкой. Следует отметить, что местные растения в огороде после этих заморозков продолжали вегетировать. Можно предположить, что *T. dubia*, имея более южное происхождение и являясь теплолюбивым растением (как и многие другие тыквенные), может сталкиваться с определёнными

трудностями при вегетации в условиях Башкирии. Однако благодаря размножению клубнями она легко переживает любые заморозки и холодные зимы и возобновляет свой рост, как только позволяют условия. Отметим, что для исследованной нами территории возможны ночные заморозки вплоть до середины июня и с середины августа, а зимой столбик термометра может опускаться до -40°C . Судя по всему, *T. dubia* в виде клубней вполне выживает в этих климатических условиях.

По мнению местных жителей, для размножения тладианты достаточно даже очень небольшого кусочка клубня. Для проверки таких предположений мы разрезали клубни от инвазионной популяции (рис. 3а) на кусочки (рис. 3б) и поместили их в сосуды с почвой. В целом было использовано 30 сосудов. В 9 сосудах с почвой через одну неделю начали появляться побеги. Уже через две недели мы получили



Рис. 2. Сравнение плодов тладианты из инвазионной популяции (слева) и естественной популяции (справа). В условиях Башкирии плоды тладианты не дозревали и содержали незрелые мелкие белые семена

9 быстрорастущих растений, выросших из маленьких кусочков клубней. В остальных 21 сосуде побеги не появились, что, возможно, связано с тем, что мы проводили опыты в октябре, когда у клубней период покоя. Надо отметить, что из кусочков клубней с удалённой кожицей растения не формировались. Часть кусочков клубней мы поместили в чашки Петри (20 чашек) с увлажнённой фильтровальной бумагой и также через 2 недели в 11 чашках наблюдали начало появления побегов и корней (рис. 3г, д). Наши данные подтверждают предположение о том, что тладианта может

размножаться мельчайшими кусочками клубней. Желательно также повторить эти опыты в начале лета и в полевых условиях. Возможно, что клубни теряют способность прорасти при длительном хранении на открытом воздухе, так как ни один клубень из Приморского края у нас в почве не пророс, однако это может быть связано с подзимней посадкой, когда для прорастания могло потребоваться больше времени, или клубни пострадали при пересылке.

Исследованная нами инвазионная башкирская популяция тладианты характеризуется исключительно высокой способностью

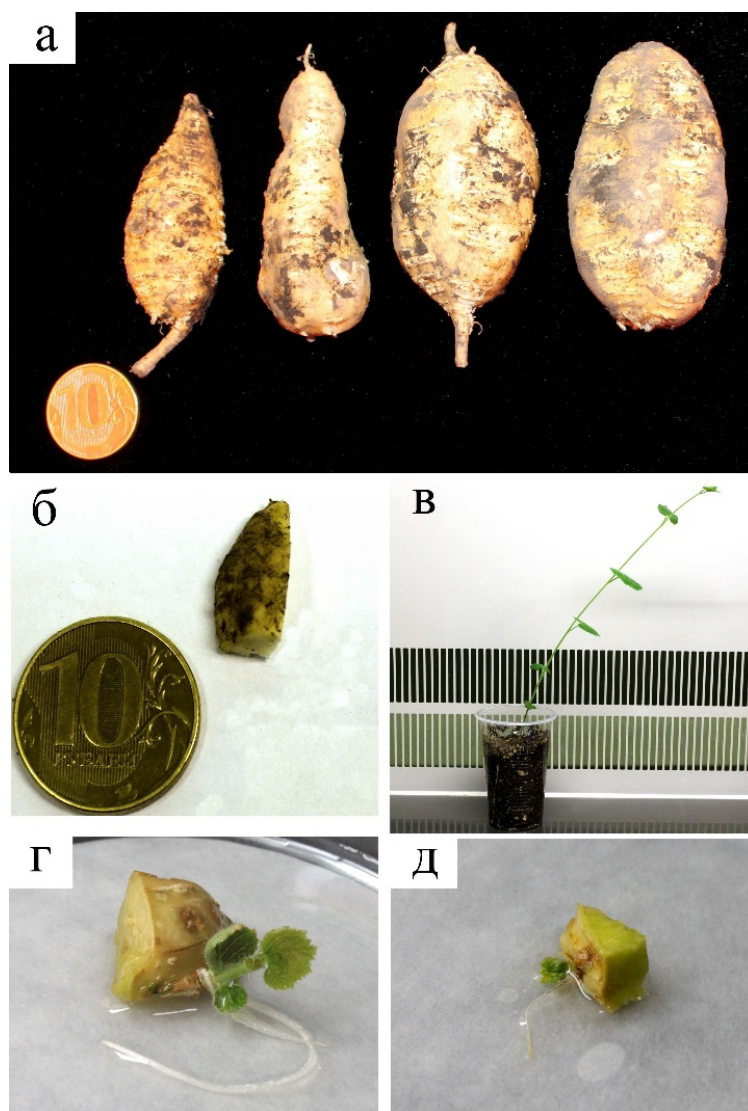


Рис. 3. Размножение *T. dubia* кусочками клубней: а – целые клубни в сравнении с 10-рублёвой монетой; б, в – кусочек клубня в сравнении с 10-рублёвой монетой и проращение растения из этого кусочка; г, д – разрастание тладианты из кусочков клубня в чашке Петри с фильтровальной бумагой, увлажнённой дистиллированной водой.

к быстрому вегетативному размножению. Исходя из этого, мы предполагаем, что продолжительное изолированное существование её в качестве сорного растения в условиях более сурового климата Башкирии и постоянной ручной прополки могло способствовать отбору особых агрессивных форм этого растения. В связи с этим представляет большой интерес определение генетической гетерогенности между двумя исследуемыми популяциями вида (из Приморского края и из села Укарлино РБ). Исходя из этого, нами была поставлена задача провести RAPD- и ISSR-анализы исследуемых растений. При RAPD-анализе с праймером LMBD в серии

экспериментов выявлялось не менее шести чётко различимых ампликонов, которые по размеру не отличались у всех анализируемых растений тладианты (рис. 4а). RAPD-анализ с праймером AFK1 приводил к амплификации пяти локусов разного размера (рис. 4б). При этом среди пяти образцов не удалось выявить ни одного полиморфного локуса. При использовании праймера AFK3 амплифицировалось шесть фрагментов ДНК и также среди всех анализируемых растений полиморфные локусы не обнаруживались (рис. 4в). RAPD-анализ с праймером DAPD171 выявил полиморфный локус как в образцах башкирской популяции, так и в приморской популяции (рис. 4г). При

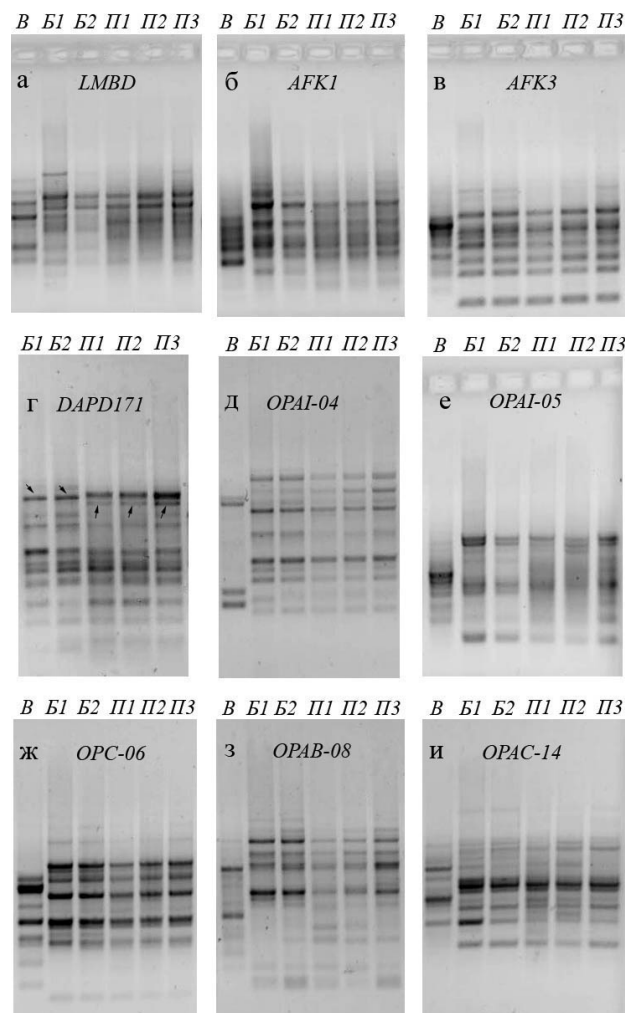


Рис. 4. Результаты RAPD-анализа *T. dubia*: с использованием праймеров LMBD (а), AFK1 (б), AFK3 (в), DAPD171 (г), OPAI-04 (д), OPAI-05 (е), OPC-06 (ж), OPAB-08 (з), OPAC-14 (и). В – контрольный образец ДНК водяного ореха, относящегося к другому семейству (Lythraceae). Б1 и Б2 – образцы ДНК тладианты из Республики Башкортостан. П1, П2 и П3 – образцы ДНК тладианты из Приморского края. Чёрными стрелками на рисунке 4г отмечены выявленные различия между образцами естественной и инвазионной популяций *T. dubia*.

использовании RAPD-праймеров ОРАI-04, ОРАI-05, ОРС-06, ОРАВ-08, ОРАС-14 полиморфизм в образцах не выявлялся (рис. 4 д–и). В качестве контроля использовалась ДНК водяного ореха *Trapa L.*, относящегося к другому семейству (*Lythraceae*). Из рис. 4 видно, что при RAPD-анализе водяного ореха амплифицировались сильно отличающиеся от тладианты фрагменты ДНК.

При ISSR-анализе образцов тладианты также во всех экспериментах выявлялись чётко различимые ампликоны, число которых в случае с праймером IS1 составило 5, IS3 – 9, DAC1 – 7, DAC2 – 6, HB12 – 4 и HB14 – 7 (рис. 5). Полиморфные ПЦР-фрагменты были обнаружены у башкирской популяции тладианты при ISSR-анализе с праймером IS3 (рис. 5а), а

также у её приморской популяции при использовании праймера HB14 (рис. 5г). При ISSR-анализе ДНК водяного ореха формировались исключительно полиморфные с тладиантой ПЦР-фрагменты. Сравнение результатов генетического анализа водяного ореха и тладианты позволяет нам делать выводы о принадлежности двух анализируемых популяций *T. dubia* к одному виду. Более детальный анализ полученных ДНК-фингерпринтов позволил нам выявить внутривидовой полиморфизм между естественной и инвазионной популяциями тладианты сомнительной. Исходя из наших данных, можно предложить использование RAPD-праймера DAPD171 и ISSR-праймеров IS3 и HB14 для генетической паспортизации естественной и инвазионной форм данного

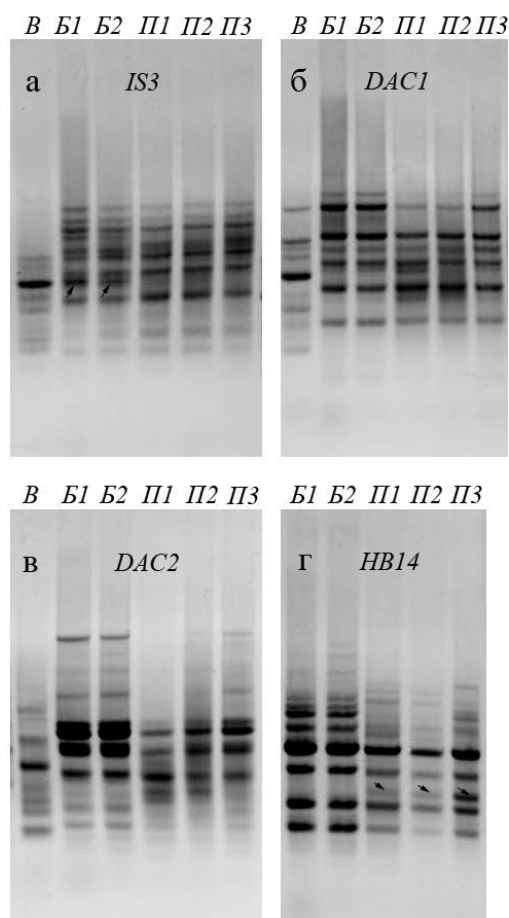


Рис. 5. Результаты ISSR-анализа *T. dubia*: с использованием праймеров IS3 (а), DAC1 (б), DAC2 (в), HB14 (г). В – контрольный образец ДНК водяного ореха. Б1 и Б2 – образцы ДНК тладианты из Республики Башкортостан. П1, П2 и П3 – образцы ДНК тладианты из Приморского края. Чёрными стрелками на рисунках 5а и г отмечены выявленные различия между образцами естественной и инвазионной популяции *T. dubia*

вида. Возможно эти же праймеры окажутся эффективными при исследовании других естественных и инвазионных популяций *T. dubia*.

Обсуждение

Впервые на территории РБ нами обнаружены и изучены наиболее крупные инвазионные популяции тладианты сомнительной. Выяснилось, что данное растение местными жителями рассматривается исключительно как злостный и трудноискоренимый сорняк, который быстро распространяется кусочками клубней при механической обработке почвы и ручной прополке. Путём искусственного размножения мелкими кусочками клубней нами была показана высокая способность этого растения к вегетативному распространению, что является основой его инвазионного потенциала в агроценозах. Согласно нашим наблюдениям, новые побеги появляются из покоящихся почек на поверхности клубней. Однако нельзя исключать того, что при поранении на клубнях образуется каллус, что могло бы объяснить столь быстрое вегетативное размножение данного вида. В связи с этим представляет большой интерес проведение микроскопических исследований геммогенеза и ризогенеза в кусочках клубней тладианты. В естественных экосистемах исследуемого района Республики Башкортостан это растение не обнаружено, судя по всему, оно распространяется только на обрабатываемых землях. В ходе молекулярно-генетического анализа нам удалось выявить различия в некоторых RAPD- и ISSR-спектрах между тладиантой из РБ и этим же видом растения, естественно распространённым в Приморском крае, где находится северная граница его первичного ареала. Полученные нами данные могут свидетельствовать о накоплении генетических различий между естественной и инвазионной популяциями *T. dubia*. Едва ли эти генотипические различия между двумя популяциями вида могут объясняться лишь длительным изолированным их произрастанием. Мы предполагаем, что определенную роль мог сыграть отбор в инвазионной популяции наиболее быстро размножающихся форм из-за постоянной механической обработки почвы и

ручной прополки в течение многих лет. Судя по всему, в исследованном районе в течение нескольких десятилетий сформировалась довольно агрессивная форма вида, которая имеет высокий инвазионный потенциал в агроценозах. В то же время, необходимо учитывать тот факт, что нам не удалось выяснить точного места первичного происхождения растительного материала инвазионных популяций тладианты в Республике Башкортостан. Поэтому выявленные нами генетические различия могут быть обусловлены историей интродукции вида, и к тому же посадочный материал мог попасть в Башкирию не из Приморского края, а из другой части природного ареала. В целом определение происхождения тладианты в Башкирии нам представляется уже невозможным ввиду широкого распространения этого растения по всей стране в последние несколько десятилетий.

На сегодняшний день *T. dubia* на территории РБ имеет статус потенциально инвазионного вида (объединяющего виды, способные к возобновлению в местах проникновения и проявившие себя в смежных регионах в качестве инвазионных видов) [Абрамова, Голованов, 2016]. В большинстве местообитаний в РБ тладианта сомнительная изредка отмечается по мусорным местам, а также дичает близ мест культивирования. Единожды (г. Мелеуз, 2012 г.) отмечен случай внедрения вида в пойменные ивняки, однако при этом число особей вида было незначительно. Не исключается, что проведённые нами исследования будут способствовать признанию за данным видом более высокого инвазионного статуса в РБ. В сопредельных регионах (Республика Удмуртия) отмечается разрастание вида на свалках мусора и в полуестественных ценозах, по склонам коренных берегов небольших рек [Баранова, Бралгина, 2015]. В Европе тладианта сомнительная до сих пор не рассматривается в негативном ключе, хотя она и является случайным чужеродным видом, введённым человеком, но, по мнению европейских исследователей, пока лишь с небольшой тенденцией к дальнейшему распространению или инвазии в природных экосистемах. Однако из данных по Австрии

известно, что сосуществование *T. dubia* и кукурузы на одних и тех же полях оказывает ощутимый вред для урожая возделываемой культуры [Leute, Sembach, 1984]. В Японии, которая намного ближе к естественной области распространения тладианты, это растение однозначно отмечается как инвазионный чужеродный вид [Mito, Uesugi, 2004], то есть рассматривается в негативном ключе. В то же время в Китае, оно считается перспективным растением для озеленения городов [Shujie, 2007]. Таким образом, однозначно негативного отношения к этому растению в мире пока ещё не сложилось.

Многолетние фенологические наблюдения за ростом и развитием растений тладианты сомнительной показывают возможность интродукции этой культуры как многолетней, то есть способной перезимовывать посредством клубней в новых условиях и отрастать с началом наступления нового вегетационного периода. Поэтому, как неприхотливое декоративное вьющееся растение, она стала выращиваться во многих регионах нашей страны ещё в XX в., в том числе в Средней России, где она во многих местах «убегает из культуры» и может активно расселяться [Кирсанова, 2010]. На поисковый запрос «тладианта семена купить» ресурс Google выдает более 6000 страниц. В Интернете мы обнаружили большое количество рекламы этого вида в качестве экзотического декоративного растения. На этих сайтах опубликованы особенности его культивирования. Многие садоводческие сайты предлагают выращивать это растение также для получения съедобных плодов, а клубни предлагается использовать в лечебных целях. В то же время ни в одном из этих сайтов не сообщается об опасности распространения тладианты и возможности превращения её в злостный сорняк. В свете наших данных по генетическому анализу нельзя исключать того, что постоянное антропогенное давление на *T. dubia* может приводить к возникновению особых агрессивных форм этого растения, которые могут распространиться в будущем и в естественных экосистемах. В то же время введение полного запрета на культивирование вида пока не представляется возможным, так как кроме декоративного значения есть

многочисленные указания (преимущественно для восточной медицины) на лекарственные свойства тладианты сомнительной [Швец, Кулуев, 2017]. Даже рекомендуется её культивирование в качестве лекарственного растения на Дальнем Востоке – плантационное разведение и клеточные технологии [Шретер, 1975; Журавлёв и др., 1992].

Заключение

Впервые выявлены наиболее крупные инвазионные популяции *Thladiantha dubia* на территории РБ. Методами RAPD- и ISSR-анализов было впервые доказано наличие генетических различий между башкирской инвазионной и естественной популяциями *T. dubia* из Приморья. Тладианта сомнительная, на сегодняшний момент, обладает достаточно высоким инвазионным потенциалом, и в будущем возможно дальнейшее расселение вида на территории Республики Башкортостан как в природных, так и антропогенно нарушенных местообитаниях. Во избежание дальнейшего распространения по территории России тладианты сомнительной должна быть ограничена в культивировании, её инвазионные популяции нуждаются в мониторинге, и информация об этом должна быть доведена до садоводов-любителей и коммерческих распространителей семян и клубней *T. dubia*.

Литература

- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Инвазивные растения Республики Башкортостан: «черный список», библиография // Известия Уфимского научного центра РАН. 2016. № 2. С. 54–61.
- Баранова О.Г., Бралгина Е.Н. Инвазионные растения во флоре Удмуртской Республики // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2015. Т. 25. № 2. С. 31–36.
- Бекишева И.В., Свириденко Б.Ф., Зарипов Р.Г., Свириденко Т.В., Самойлова Г.В., Ефремов А.Н. Флористические находки в Омской области и в Ханты-Мансийском автономном округе // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2009. Т. 114, вып. 3. С. 63–65.
- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново: Ивановский гос. университет, 2007. 187 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды

- растений в экосистемах Средней России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 512 с.
- Двірна Т.С. Знахідки видів адвентивних рослин на території Роменсько-Полтавського геоботанічного округу // Український ботанічний журнал. 2012. Т. 69. № 6. С. 847–852.
- Доронькин В.М. Семейство *Cucurbitaceae* – Тыквенные // Флора Сибири. Т. 12. Новосибирск, 1996. С. 145–147.
- Журавлёв Ю.Н., Рысева И.Н., Пробатова Н.С. Семейство *Cucurbitaceae* на советском Дальнем Востоке и в близлежащих странах: медицинское применение, перспективы интродукции в СССР и использования в биотехнологии // Растительные ресурсы. 1992. Т. 28, вып. 1. С. 125–136.
- Зарубин А.М., Чепинога В.В., Шумкин П.В., Барницкая В.А., Виньковская О.П. Новые и редкие адвентивные растения в Иркутской области // Turczaninowia. 2001. Т. 3. № 3. С. 27–34.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Новости адвентивной флоры Барнаула и его окрестностей (Алтайский край) // Ботанический журнал. 1982. Т. 67. № 10. С. 1421–1424.
- Кирсанова В.Ф. Интродукция тыквенных культур на агробиологической станции БГПУ // Краеведение Приамурья. 2010. №4 (13). С. 13–19.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 600 с.
- Мулдашев А.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Конспект адвентивных видов растений Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2017. 168 с.
- Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курганского гос. университета, 2008. 512 с.
- Пробатова Н.С. Семейство Тыквовые – *Cucurbitaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л.: Наука, 1987. С. 131–137.
- Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Кожевников А.Е., Кожевникова З.В., Прокопенко С.В., Баркалов В.Ю. Числа хромосом видов растений из Читинской области и Приморского края // Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 8. С. 1255–1273.
- Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина // Ботанический журнал. 1988. Т. 73. № 2. С. 290–293.
- Пузырёв А.Н., Фролова Е.А., Прохорова Н.Р. Об одичании Гладиянты сомнительной (*Thladiantha dubia* Bunge) в городе Ижевске // 5-я Рос. унив.-акад. науч.-практ. конф. Ч. 6. Ижевск, 2001. С. 114–116.
- Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Чугунов Г.Г. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): Монография. Саранск: Изд-во Мордовского университета, 2010. 352 с.
- Силантьева М.М. Конспект флоры Алтайского края. Барнаул: Изд-во Алтайского гос. университета. 2006. 392 с.
- Токарев Д.В., Агеева А.М. *Thladiantha dubia* Bunge (Cucurbitaceae): из Красной книги СССР в Чёрную книгу флоры (Электронный ресурс) // Огарев-online. 2013. Вып. 11 // (<http://journal.mrsu.ru/wp-content/uploads/2013/12/TOKAREV-D.V.-AGE-EVA-A.M.-THLADIANTHA.pdf>). Проверено 20.12.2017.
- Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан.А. Фёдорова. 1969. Л., Наука. 926 с.
- Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю., Драчёв Н.С., Кузьмин И.В., Доронькин В.М. Флористические находки в Западной и Средней Сибири // Turczaninowia. 2010. Т. 13. № 3. С. 69–83.
- Швец Д.Ю., Кулуев Б.Р. Гладиянты сомнительная: биология, ареал распространения и практическое применение // Доклады Башкирского университета. 2017. Т. 2. № 5. С. 725–735. [Shvets D.Yu., Kuluev B.R. *Thladiantha Dubia*: Biology, Habitat, Distribution Area and Practical Application // Reports of the Bashkir University. 2017. 2 (5): 725–735].
- Шретер А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М.: Медицина, 1975. 328 с.
- Эбель А.Л. Новые и редкие виды растений для флоры Алтайской горной страны // Turczaninowia. 2008. Т. 11. № 4. С. 77–85.
- Эбель А.Л. Новые находки адвентивных растений в Томской области // Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 5. С. 764–774.
- Эбель А.Л., Эбель Т.В. Флористические находки в Алтайском крае // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1997. Вып. 3. С. 39–41.
- Alegro A., Bogdanović S., Rešetnik I., Boršić I. *Thladiantha dubia* Bunge (Cucurbitaceae), new alien species in Croatian flora // Natura Croatica. 2010. Vol. 19. P. 281–286.
- Bunge A. Enumeratio plantarum quas in China boreali collegit Dr. Al. Bunge. Anno 1831 // Mem. Pres. Acad. Imp. Sci. St.Petersb. 1835. Т. 2. P. 75–147.
- Santanna C.V. *Thladiantha dubia* / Ed. by Bradtke J., Burnham R.J. // CLIMBERS: Censusing Lianas In Mesic Biomes of Eastern RegionS. 2013 // (<http://climbers.lsa.umich.edu/?p=268>). Проверено 20.12.2017.
- Krausch H.-D. «Kaiserkron und Päonien rot ...» Von der Entdeckung und Einführung unserer Gartenblumen. München und Hamburg: Dölling und Galitz Verlag, 2003. 535 p.
- Leute G.H., Sembach W. Die Verbreitung der Quetschgurke (*Thladiantha dubia* Bunge, Cucurbitaceae) in Kärnten und deren Auftreten als Maisunkraut // Carinthia II. 1984. Vol. 174/94. S. 37–45.
- Mito T., Uesugi T. Invasive alien species in Japan: The status quo and the new regulation for prevention of their adverse effects // Global Environmental Research. 8. 2004. P. 171–191.

- Plants Database / United States Department of Agriculture // (<https://plants.sc.egov.usda.gov>). Проверено 20.12.2017.
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant Mol. Biol.* 1985. Vol. 5. P. 69–76.
- Shujie W.Z., Jun Z. Variety characteristics and application of woody vines to vertical greening in the cities of Northern China // *Journal of Northeast Forestry University-Chinese Edition*. 2007. Vol. 35. P. 15.
- Tutin T.G. *Thladiantha* Bunge // *Flora Europaea*. Cambridge: Cambridge University Press, 1968. 297 p.

***THLADIANTHA DUBIA* (CUCURBITACEAE) IN REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN – A DANGEROUS WEED WITH HIGH INVASIVE POTENTIAL**

© 2019 Kuluev B.R.^{a, b, *}, Shvets D.Yu.^{b, *}, Golovanov Ya.M.^{c, **},
Probatova N.S.^{d, ***}

^aInstitute of Biochemistry and Genetics – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 71 Prospect Oktyabrya, Ufa, Republic of Bashkortostan, 450054, Russia.

^bBashkir State University, 32 Zaki Validi Street, Ufa, Republic of Bashkortostan, 450074, Russia.

^cBotanical garden-institute Ufa Sci. Centre of the RAS, Ufa 450080, Russia.

^dFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS, 159 Prospect Stoletya Vladivostoka, Vladivostok 690022, Russia.

e-mail: * kuluev@bk.ru; ** jaro1986@mail.ru; *** probatova@ibss.dvo.ru

Thladiantha dubia Bunge is a perennial herbaceous climbing liana from the family of Cucurbitaceae, which in natural conditions occurs in the Russian Far East (mainly in the south of Primorsky Krai), and beyond its limits - in Northeast China and on Korean Peninsula. *T. dubia* is cultivated for decorative purposes, but, due to the ability to rapidly reproduce by underground tubers, it often turns into a dangerous weed. *T. dubia* is common in the territory of Russia, as well as in Japan, in Europe, the USA and Canada as an adventive species. We discovered and studied the invasive population of *T. dubia* in several villages of the Republic of Bashkortostan, 60 kilometers north of the Ufa city. In this area, the *T. dubia* is known only as a malignant weed; it appeared here in the 70s of the last century and continues to spread rapidly in small pieces of tubers during the tillage. By artificial reproduction of the *T. dubia* with small pieces of tubers in the laboratory, we showed a very high ability of this plant to vegetative reproduction. Comparative RAPD and ISSR analyses of samples from the natural population of the *T. dubia* from the Primorsky Krai of the Russian Federation and its invasive population from the Republic of Bashkortostan were carried out. The genetic polymorphism between the analyzed populations of the *T. dubia* has been revealed, which can be a reflection of the formation of the aggressive form of the *T. dubia* in the Republic of Bashkortostan. From our and published data it follows that the *T. dubia* should be referred to a weed species with a high invasive potential, and therefore all the necessary measures must be taken during its cultivation to exclude its spread in natural biocenoses and agroecosystems.

Key words: *Thladiantha dubia*, Manchu tubergourd, invasive plants, weeds, RAPD, ISSR, genetic polymorphism, Republic of Bashkortostan, Primorsky Krai.

УДК 599.742.4

АМЕРИКАНСКАЯ НОРКА НА МАЛЫХ РЕКАХ СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2019 Олейников А.Ю.^{a, b}

^a Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,
Хабаровск, 680000, Россия.

^b Национальный парк «Бикин», Приморский край, Пожарский р-н, 692001, Россия.
e-mail: shivki@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.08.2018, После доработки 19.01.2019, Принята к публикации 27.02.2019

На трёх малых реках Сихотэ-Алиня выполнены стационарные исследования экологии американской норки (*Neovison vison* Schreb.) с 2003 по 2018 г. Плотность населения на постоянных участках колебалась от 0.4 до 2.2 особи на 1 км водотока. Выявлены циклические изменения плотности населения норки с периодом около шести лет ($r_s=0.68$, $p=0.01$). Промысел низкой интенсивности не влиял на численность и прирост популяции. Корреляционная связь между паводками, годовой суммой осадков и динамикой плотности оказалась слабой и недостоверной. В рационе хищника выделены три основные группы кормов (млекопитающие, лягушки, рыбы), соотношение которых менялось в бассейнах разных рек и по сезонам года.

Ключевые слова: норка американская, малые реки, Сихотэ-Алинь, плотность населения, питание, воздействие паводков.

Введение

Американская норка (*Neovison vison* Schreb.) – один из значимых инвазионных видов Евразии, находящийся в фокусе внимания мировой науки. Она включена в перечень 100 самых опасных инвазионных видов Европы [DAISIE, 2011] и России [Самые..., 2018]. Наибольшее число исследований норки, как инвазионного вида, выполнено в европейских странах [Bonesi, Palazon, 2007]. В настоящее время на Дальнем Востоке России вид широко распространён, но особенности его экологии изучены недостаточно.

Интродукция американской норки на Сихотэ-Алине начата в 1936 г. Через тридцать лет после первых выпусков североамериканский вид освоил все пригодные территории в регионе – заселил различные типы водотоков и морское побережье. Даже малые горные реки оказались не только пригодны, но и благоприятны для вида. Исследования американской норки в регионе начаты с момента ее интродукции [Абрамов, 1963, 1969, 1974; Васенёва,

1965, 1967; Кучеренко, 1971; Астафьев, 1984; Поддубная, 1995], но работы выполняли преимущественно на средних и крупных реках, а малым было уделено недостаточно внимания, несмотря на то, что многочисленные малые реки составляют значительную часть местобитаний норки. Кроме того, в российской части ареала американской норки практически полностью отсутствуют продолжительные наблюдения, позволяющие выявить долговременные тренды и цикличность динамики популяций вида. Для восполнения этих пробелов были проведены исследования на трёх малых реках, расположенных по обоим макросклонам хребта Сихотэ-Алинь: реки Дурмин и Таймень в бассейне р. Амур и р. Мульпа – бассейн Японского моря. Основными задачами работы были: выявить долговременную динамику плотности населения норки, оценить влияние естественных и антропогенных факторов на изменение плотности, сравнить особенности сезонной динамики доступных и потребляемых кормов с оценкой их степени значимости.

Материал и методы

В «Ресурсах поверхностных вод СССР» [1972] к малым отнесены реки с длиной от 26 до 100 км, независимо от площади водосбора. Согласно «Энциклопедическому словарю...» [1988], малая река – это река, расположенная в одной географической зоне, и имеющая длину не более 100 км и площадь бассейна обычно в пределах 1–2 тыс. км².

Исследования проводились с 2003 по 2018 г. в разных районах дальневосточной части России южнее р. Амур на территории Хабаровского и Приморского краёв. Основные работы выполнены на трёх стационарных участках малых рек с различным статусом природопользования: охотничьи угодья в верхнем течении р. Дурмин N 47°54.75', E 136°0.91' (2002–2017 гг.), заповедник «Ботчинский», р. Мульпа N 48°15.33', E 139°25.26' (2004–2010

гг.) и национальный парк «Бикин», р. Таймень N 46°44.657', E 135°51.13' (2014–2017 гг.) (рис. 1).

Плотность населения американской норки определяли по методике Д.В. Терновского [1973], основанной на выявлении индивидуальных участков обитания. Учёт проводили во второй половине ноября – начале декабря и в конце февраля – марте. В некоторые годы учёт выполняли дважды: в начале и в конце зимнего сезона. Состав рациона хищника определяли по анализу экскрементов [Новиков, 1949]. Оценивали относительную частоту встречаемости компонента пищи среди всех компонентов в процентах. Всего было собрано и обработано 469 экскрементов. Расчёт статистических показателей (коэффициент ранговой корреляции Спирмена, автокорреляция уровней временного ряда) выполнен в программе Statistica [Lehner, 1996].

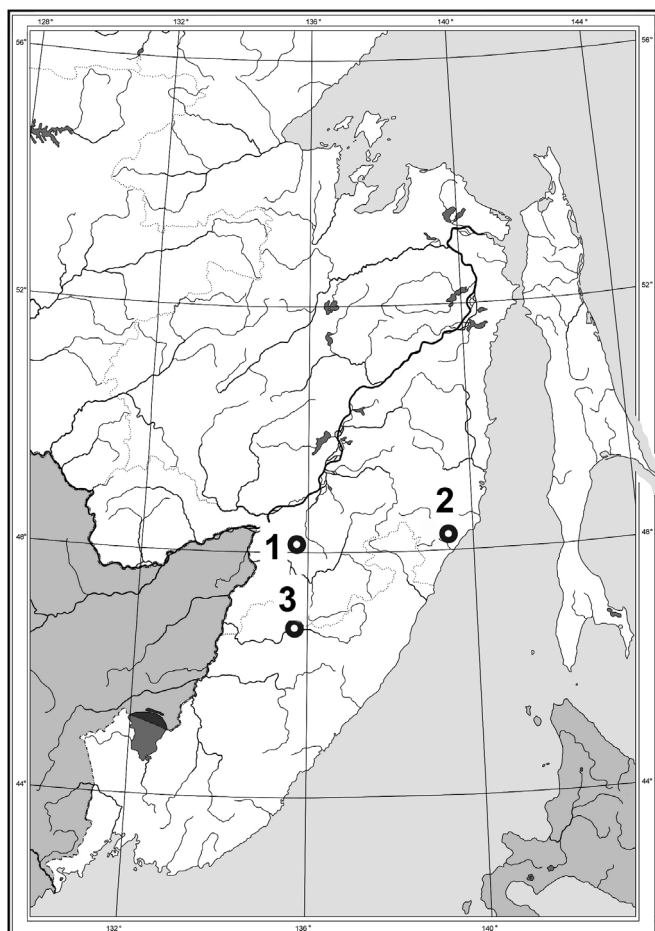


Рис. 1. Схема расположения стационарных пунктов исследования на Сихотэ-Алине. 1 – р. Дурмин; 2 – р. Мульпа; 3 – р. Таймень

Физико-географические условия

Для всех рассматриваемых рек характерна высокая лесистость берегов, наличие заломов и в целом хорошие защитные условия для обитания американской норки. Реки расположены в средне- и низкогорных районах с максимальными высотами до 1000 м над ур. м., все водотоки имеют горный характер. Вода в реках прозрачна, за исключением коротких периодов половодья. Уровень воды на реках после ледостава часто падает, благодаря чему образуются подлёдные пустоты – пустоледья. Описываемые реки по типу водного режима и характеру питания относятся к дальневосточному типу. Основой питания всех водотоков являются атмосферные осадки. Максимум осадков приходится на вторую половину лета (июль – август). Минимальный сток наблюдается в зимнюю межень. Водность летнего и зимнего сезонов различаются значительно (90–98% годового стока приходится на тёплый период) [Ресурсы поверхностных вод..., 1972; Водные ресурсы..., 1990; Петров и др., 2000]. В пределах стационарных участков реки относятся к олиготрофным водоёмам.

Река Дурмин является притоком четвёртого порядка, впадает в р. Обор. Длина реки 70 км, площадь водосбора 495 км². Скорость течения водотока 1.0–1.8 м/с. Ширина в среднем течении около 8 м. На реке имеется множество перекатов и ям глубиной до 2 м. Русло реки во многих местах разбито на мелкие протоки и перекрыто завалами упавшего древостоя. Режим реки не постоянен, летом мелкие ручьи часто пересыхают, а после обильных дождей превращаются в бурные потоки. Питание реки атмосферно-грунтовое. На стационаре в верхнем течении р. Дурмин лёд устанавливается в первой половине ноября, а разрушается во второй половине апреля (продолжительность ледового периода около 5 месяцев). Растительность долины реки представлена участками кедрово-широколиственных и широколиственных лесов, пройденных рубками, вторичными мелколиственными лесами.

Река Мульпа является притоком второго порядка и впадает с левой стороны в р. Ботчи. Общая длина водотока составляет 49 км. Дно

реки галечное, каменистое, берега сравнительно устойчивые. Глубина незначительная, русло порожистое, средняя скорость течения 1.1–2.5 м/с. Характерен ступенчатообразный продольный профиль, обусловленный чередованием плёсов и перекатов. Средний коэффициент густоты речной сети составляет 0.73 км/км² [Васьковский, 1972]. Атмосферные осадки обеспечивают 60% годового стока. Ледостав на водотоках обычно происходит во второй половине ноября. Сходит лёд в конце апреля – начале мая. В зимнее время на реке распространены наледные явления. Интенсивность появления наледей зависит от глубины снежного покрова, срока его выпадения и от температурного режима. Некоторые мелкие ключи промерзают до дна и покрываются сплошными наледями. Другой особенностью бассейна р. Мульпа является наличие незамерзающих участков, не покрываются льдом и некоторые притоки (ключи Солончаковый, Моховой, Теряющийся и др.). Современный растительный покров бассейна реки представляет собой мозаичное сочетание вторичных березняков, лиственничников, участков открытых гарей, островов темнохвойных лесов.

Река Таймень имеет протяжённость 15 км, площадь водосбора около 110 км². Впадает с правой стороны в р. Бикин в среднем течении, является притоком четвёртого порядка. Ширина реки в среднем течении 3–4 м. Скорость течения реки 1.0–1.8 м/с. Рельеф территории участка низкогорный, расчленённый (высоты от 190 до 640 м над ур. м.). Речная сеть бассейна хорошо развита, её густота – 0.64 км/км². Питание реки атмосферно-грунтовое. Освобождение реки ото льда обычно начинается в первой декаде апреля, а замерзает она в середине ноября. Продолжительность периода ледостава в среднем 138 дней. На некоторых участках река может промерзнуть до дна. В отдельные годы отмечаются наледные явления. Растительность по берегам представлена преимущественно комплексом кедрово-широколиственных лесов, не изменённых деятельностью человека. В незначительной доле присутствуют елово-пихтовые и елово-кедровые

леса, смешанные леса долинного комплекса, лиственные леса, дубовые леса.

Результаты и обсуждение

Размещение, миграции

Норки круглый год населяют даже самые короткие водотоки длиной менее 10 км в случае, если в зимний период реки не промерзают. Уровень воды на дальневосточных реках после ледостава часто падает, благодаря чему образуются подлёдные пустоты – пустоледья. Они используются норкой для передвижения и в качестве укрытий. На Сихотэ-Алине продолжительность подлёдного периода жизни составляет от 4 до 6 месяцев. В декабре-январе с установлением глубокого снежного покрова и понижением температуры до $-25...-35$ °С норка ведёт преимущественно подлёдный образ жизни. Некоторые особи могут 8–10 дней не покидать убежища или перемещаться исключительно подо льдом в пустоледьях с благоприятным микроклиматом [Данилов, Туманов, 1976; Олейников, 2014]. Перечисленные особенности характерны для исследуемых рек. В зимний период концентрация зверьков наблюдается на участках с зимовальными ямами рыб и дальневосточных лягушек и с доступом к открытой воде. В случае промерзания водотока зимой или пересыхания летом норки используют русло только для переходов, кормятся в долине и на склонах, уходя от водотоков до 500 м и добывая преимущественно мелких млекопитающих. Таким образом, на малых реках в зимний период плотности населения вида на разных участках реки могут различаться значительно. И если на р. Дурмин в благоприятные годы с высокой плотностью населения распространение норки более или менее равномерно (за исключением истоков), то для р. Мульпа характерны чередование мест с высокой и низкой плотностью населения вида.

Участки обитания на малых реках, как правило, узкие, вытянутые вдоль долины. В конце сентября – октябре в некоторые годы наблюдаются перемещения зверьков вниз по притокам и основной реке вслед за рыбой,

которая скатывается на зимовку в среднее и нижнее течение рек с более глубокими плёсами с зимовальными ямами. Кроме того, в конце августа – октябре происходит расселение молодых особей норки. Протяжённость пригодных местообитаний зимой на трёх малых реках варьировала в зависимости от ледовых условий, а именно развития наледей, промерзания рек и ключей, наличия промоин и пустоледий. Так, для р. Дурмин этот показатель в разные годы составлял от 35 до 41 км (в среднем 39.7 км) реки и её притоков.

Плотность населения

В лучших биотопах в бассейнах рек Анюй, Хор, Бикин, Большая Уссурка, Горная в первой половине 1960-х гг. плотность населения американской норки достигала 8 и даже 15 особей на 1 км русла реки [Абрамов, 1969; Васенёва, 1965; Кучеренко, 1971]. Средние плотности в угодьях разного типа колебались от 0.5 до 4–5 особей на 1 км русла [Кучеренко, 1971]. В 1970-х гг. в Сихотэ-Алинском заповеднике плотность населения вида в лучших местообитаниях составляла 2–3 особи на 1 км, в удовлетворительных 1–2, в плохих – менее одной особи [Астафьев, 1984]. На участках стационарных наблюдений плотность за годы наблюдений колебалась: для верхнего течения р. Дурмин от 1.2 до 2.2 особи на 1 км русла, для бассейна р. Мульпа от 0.5 до 1.1 особи. В нижнем течении р. Дурмин плотность населения была примерно вдвое ниже (0.8–1.0 особь на 1 км русла), чем в верхнем и среднем течении реки [Олейников, 2013]. В сравнении с другими районами интродукции американской норки в России и в сопредельных странах, реки Сихотэ-Алиния оказались одними из наиболее благоприятных местообитаний. Так, плотность населения вида на реках Алтая составляла 0.1–1.8 особи на 1 км русла [Терновский, 1958]; на малых реках севера Дальнего Востока России 0.15–0.22 особи [Дубинин, 1996]. Плотность населения вида в Южной Якутии варьирует в широких пределах – от 0.13 до 1.23 особи на 1 км береговой линии [Седалищев, Однокурцев, 2012]; в бассейнах рек Республики Коми – 0.03–0.25

на 1 км русла [Тюрнин, 2009]; в Саратовской обл. на р. Волга – 0.2–0.35 на 1 км, в бассейне р. Дон (р. Медведица) – 0.45–0.5 особи на 1 км русла [Савонин, Шляхтин, 2017]; на малых реках Беларуси – 0.2–1.4 на 1 км русла [Сидорович, 1997]; в Польше на р. Нарев – 0.9 на 1 км русла, на р. Драва – 0.25 особи на 1 км русла [Niemyczynowicz et al., 2011]. В Испании на северо-востоке Пиренейского полуострова (Каталония) для крупных рек плотность населения норки оценена в 3.0 особи на 1 км реки, для малых рек и ключей – 1.5 особи [Melero et al., 2008a]. В Ирландии максимальная плотность населения на реках составила 2.3 особи на 1 км русла реки, а наибольшая средняя – 1.4 особи [Smal, 1991]. В районах естественного распространения вида на реках Северной Америки его плотность населения колеблется от 1 до 8 особей на 1 км² [Larivière, 1999; Nowak, 2005].

Динамика плотности населения

На стационаре «Дурмин» учёт численности американской норки проведен в течение 16 зимних сезонов (рис. 2). Выявлены циклические изменения плотности населения вида с периодом около 6 лет ($r_s=0.68$, $p=0.01$). Коле-

бания, вероятно, носят естественный характер. На реках Мульпа и Таймень продолжительность наблюдений составила 7 лет и 4 года, соответственно. На всех участках максимальные значения колебаний примерно совпадали (45–55% плотности населения). Отсутствовали резкие спады и подъёмы. Продолжительный спад плотности населения (50%) наблюдался в 2006–2010 гг. и совпал на реках Дурмин и Мульпа. Спад 2015–2016 гг. совпал на реках Дурмин и Таймень.

На р. Дурмин промысел норки низкой интенсивности велся с 2005 по 2013 г. Промысловое изъятие не влияло на численность и прирост популяции ($r_s=0.23$, $p\leq 0.05$; $r_s=0.11$, $p\leq 0.05$). Максимальное промысловое изъятие за годы наблюдений составило чуть более 20% (рис. 3). Поскольку американская норка отличается высокой плодовитостью [Туманов, 1983; Sidorovich, 1993], такой уровень изъятия мало влиял на плотность населения вида. Максимальный прирост был отмечен в 2011 г., несмотря на промысел, и составил 46%. Отрицательный прирост (ниже 20%) отмечен в 2016 г. Для рациональной эксплуатации запасов вида на Дальнем Востоке А.Я. Васенёва [1967] предлагала изымать из популяции до

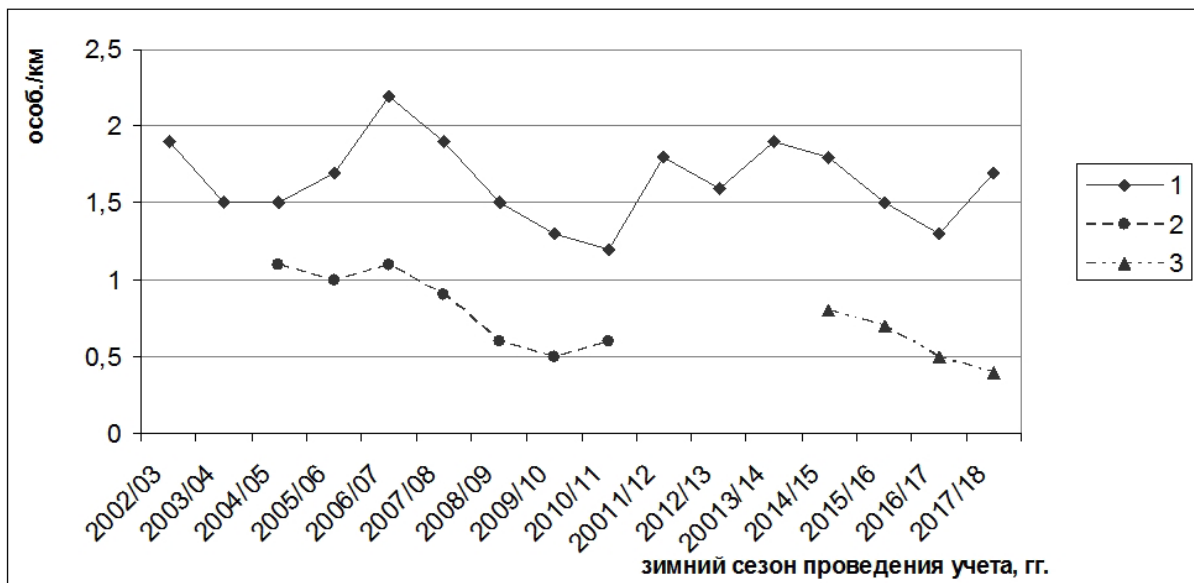


Рис. 2. Динамика плотности населения норки на трёх малых реках.

1 – р. Дурмин; 2 – р. Мульпа; 3 – р. Таймень.

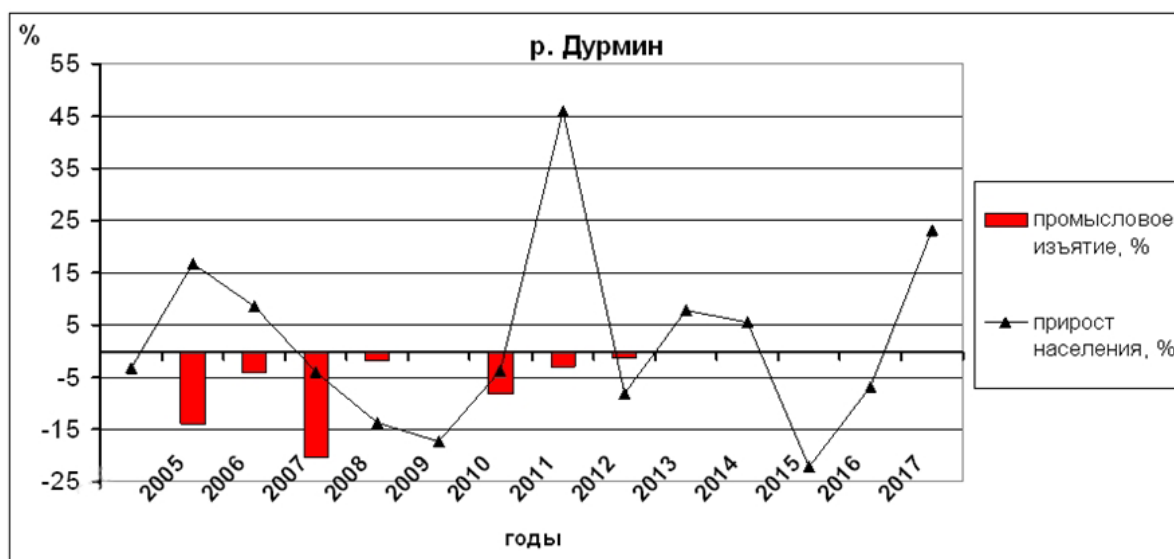


Рис. 3. Прирост населения и уровень промышленного изъятия норки на р. Дурмин.

50% осенней численности. Изъятие 60–80% запаса приводило к нарушению уровня воспроизводства популяции.

Влияние паводков

По данным А.А. Синицына [1990], в Среднем Приобье высота и продолжительность весенне-летнего половодья оказывает решающее негативное воздействие на успех размножения и кормовые условия для американской норки. Мы оценили воздействие осадков и паводков на прирост населения вида на р. Дурмин, где получены результаты продолжительного ряда наблюдений. Используются гидрометеорологические данные по бассейну соседней р. Хор (сумма осадков – метеостанция п. Среднехорский; уровень воды – гидропост п. Хор). Оценивали влияние годовой суммы осадков на прирост населения норки на следующий год учёта ($r_s = 0.06$, $p > 0.05$), максимального уровня паводка за год ($r_s = -0.208$, $p > 0.05$) и максимального уровня весеннего (май) паводка ($r_s = -0.263$, $p > 0.05$). Во всех случаях связь слабая, для паводков – обратная. На юге Дальнего Востока весенние паводки, к которым чувствительна американская норка, слабо выражены. Основные паводки наблюдаются во второй половине лета из-за ливневых дождей. В этот период

уровень воды подвержен резким колебаниям, многократным и быстрым подъёмам и более медленным спадам. Кроме того, в отличие от Западной Сибири, рельеф исследуемой территории горный и в случае высоких весенних паводков самка способна переносить щенков в безопасные не затапливаемые места, что неоднократно наблюдали на р. Дурмин (устное сообщение А.С. Баталова).

Питание

Сравнение состава доступных и используемых кормов на трёх малых реках позволяет лучше оценить их качество для американской норки и потенциальную экологическую ёмкость местообитаний, оценить значение этого важного фактора для формирования различных плотностей населения. В целом для малых рек Сихотэ-Алиня рацион норки включает 8 групп кормов: рыбы, млекопитающие, земноводные и пресмыкающиеся, насекомые, птицы, ракообразные, моллюски, растения. Анализ разнообразия объектов питания зверька на трёх реках показал, что наибольшее число видов потребляется на р. Дурмин (34), а наименьшее – на р. Мульпа (13). Это можно объяснить как более богатой фауной р. Дурмин, так и лучшей степенью изученности данного участка. Косвенно эти данные подтверждают более

высокую кормовую ёмкость местообитаний на р. Дурмин для норки.

В питании хищника на трёх реках исследуемого региона во все сезоны года доминируют три группы основных кормов – рыбы, млекопитающие и земноводные (лягушки). Схожий рацион характерен и для других регионов, например, для различных биотопов Нижнего Поволжья [Савонин, Филипьев, 2012]. Но в некоторых районах интродукции вида основные компоненты его питания представлены иначе. На горных реках и ручьях Южного Урала основу питания составляют три группы жертв: млекопитающие (грызуны и бурозубки), насекомые и рыба [Киселёва, 2009]. К основным группам кормов вселенца на малых реках Беларуси относятся рыбы, мелкие млекопитающие, амфибии и ракообразные, а особенностью малых рек с быстрым течением является высокая доля травяных лягушек [Сидорович, 1997]. В центральной Каталонии (Испания) рацион включает в основном мелких млекопитающих, птиц, рыб и раков, с сезонными различиями в пропорции каждого элемента [Melero et al., 2008b]. Высокая доля птиц в рационе отмечена и другими исследова-

телями [Ferrerias, Macdonald, 1999; Ibarra et al., 2009; Magnusdottir et al., 2012; Krawczyk et al., 2013]. Группа основных кормов на малых реках Сихотэ-Алиня составляет до 92% от доли всех жертв (р. Дурмин). К второстепенным пищевым группам относятся ракообразные, птицы, моллюски, змеи, растения. Соотношение основных групп кормов на разных малых водотоках в рационе норки отличается (рис. 4). Земноводные в питании преобладают на р. Дурмин, тогда как млекопитающие занимают меньшую долю. Для р. Таймень характерна равная высокая доля в структуре кормов рыбы и млекопитающих. В бассейне р. Мульпа преобладающий компонент в питании – рыбы, а земноводные занимают невысокую долю, так же, как и птицы. Среди сравниваемых водотоков в наибольшей степени олиготрофным по ряду признаков можно признать р. Мульпа. Эта горная река имеет высокую скорость течения, прозрачную воду с низкой температурой и высоким насыщением кислородом. Другим отличительным признаком р. Мульпа является наличие проходных лососёвых рыб (горбуша, сима, мальма, краснопёрка), которые увеличивают трофическую значимость водоёма

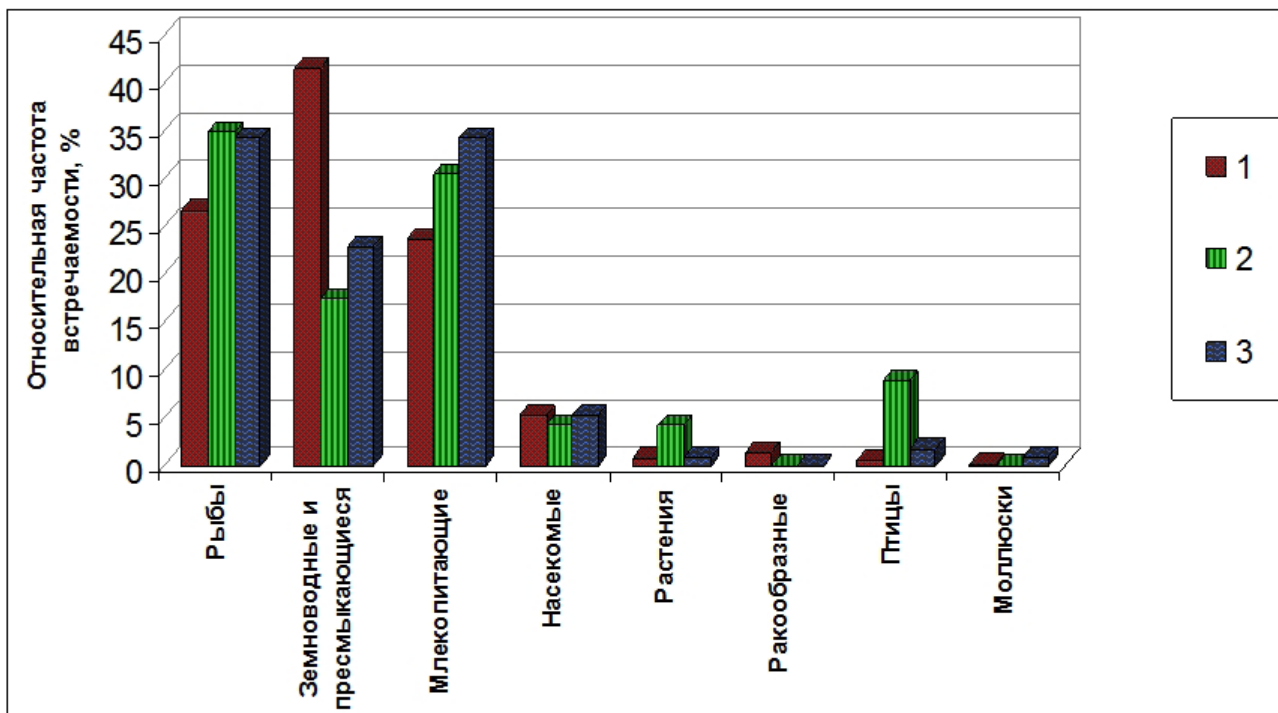


Рис. 4. Доля разных кормов на трёх малых реках. 1 – р. Дурмин (n=316); 2 – р. Мульпа (n=60); 3 – р. Таймень (n=93).

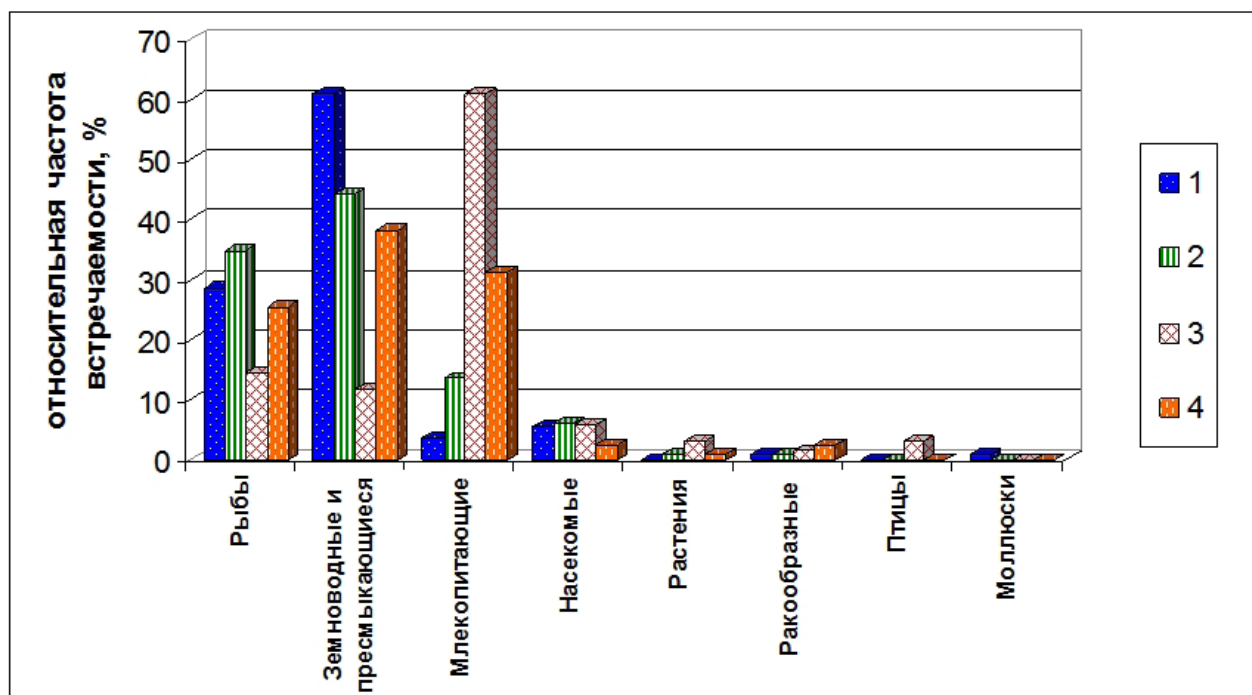


Рис. 5. Питание норки на р. Дурмин по сезонам года. 1 – весна (n=81); 2 – лето (n=55); 3 – осень (n=92); 4 – зима (n=88).

для норки и для других консументов высшего порядка. Река Таймень отличается от р. Дурмин меньшей протяжённостью (в 5 раз) и, соответственно, более низким разнообразием потенциальных жертв для норки.

Различия в сезонном составе кормов мы проанализировали на примере р. Дурмин (рис. 5). Зимой основным кормом оказались дальневосточные лягушки, скапливающиеся на зимовку в ямах на малых горных реках Сихотэ-Алиня [Костенко, Белова, 1972]. На втором месте – рыба, которая покидает верхние участки рек и концентрируется в зимовальных ямах. Весной начинает расти доля млекопитающих и соответственно снижается доля земноводных и пресмыкающихся. В летний период в рационе норки преобладают мелкие млекопитающие (лесные полевки), биомасса которых велика, а рыбы, земноводные и пресмыкающиеся составляют около 25% рациона. Летом доля насекомых достигает 6%, но они могут попадать в желудок хищника и с желудками других жертв (рыбы, лягушки). Осенью растёт и значение земноводных (лягушек) и рыб.

Выводы

Малые горные реки восточного и западного макросклонов Сихотэ-Алиня оказались благоприятными местообитаниями для американской норки в сравнении с другими районами её интродукции в России и прилегающих странах. Для разных рек выявлены сходные особенности распространения вида в зимний период года, связанные с гидрологическими и климатическими условиями (уровень воды, ледовые условия, температура), обеспеченностью кормами. Средняя многолетняя плотность населения норки составляет 0.8–1.6 особи на 1 км русла, что сравнимо с показателями, характерными для лучших местообитаний вида в Европе и Северной Америке. Для бассейна р. Дурмин характерны естественные циклические изменения плотности населения с 6-летним периодом. При низкой интенсивности промысла его влияние на численность и прирост популяции вида не отмечено. Статистически значимых связей плотности населения с весенними и летними паводками и годовой суммой осадков выявить не удалось. На трёх реках доля основных групп

кормов в питании норки различается. Везде велико значение дальневосточных лягушек, которые зимуют в малых реках. По количеству потенциальных видов-жертв реки расположены в порядке убывания следующим образом: Дурмин – Мульпа – Таймень.

Важными направлениями дальнейших исследований экологии американской норки на Сихотэ-Алине будут оценка воздействия интродуцента на жертв и конкуренция с близкими по экологическим нишам нативными видами (выдра, колонок), а также оценка биомассы доступных кормов норки в разные периоды года на водоёмах региона.

Благодарности

Выражаю искреннюю признательность директору охотничьего хозяйства «Дурминское» А.С. Баталову за возможность проведения исследований на р. Дурмин и П.В. Лесику за предоставленные данные о добыче норки.

Литература

- Абрамов В.К. Предварительные данные по результатам акклиматизации пушных зверей в Приморском крае // Акклиматизация животных в СССР: Мат-лы конф. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С. 41–43.
- Абрамов В.К. Экология и результаты акклиматизации ондатры, американской норки и соболя в Приморском крае: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1969. 20 с.
- Абрамов В.К. Методы учёта численности американской норки в Приморском крае // Таёжное природопользование. Иркутск, 1974. С. 11–15.
- Астафьев А.А. Суточный ход и индивидуальный участок американской норки на реках Сихотэ-Алинского заповедника // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 4. С. 63–70.
- Васенёва А.Я. Акклиматизация норки в Приморском и Хабаровском краях // В сб.: Вопросы географии Дальнего Востока. Владивосток, 1965. № 7. С. 220–235.
- Васенёва А.Я. Пути и возможности бонитировки угодий норки на Дальнем Востоке // Сборник НТИ: Охота, пушнина, дичь. М.: Экономика, 1967. № 15. С. 31–40.
- Васьковский М.Г. Гидрологическое районирование, основные черты режима рек и водный баланс Приморья // Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 3. Приморье. Л.: Гидрометеиздат, 1972. С. 90–102.
- Водные ресурсы Хабаровского края / Под ред. Б.А. Воронова. Хабаровск: ДВО АН СССР, 1990. 173 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.
- Дубинин Е.А. Американская норка (*Mustela vison* Schlireber, 1777) севера Дальнего Востока России (акклиматизация, экология и промысловое значение): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Магадан. 1996. 22 с.
- Киселёва Н.В. Особенности питания американской норки (*Neovison vison*) на Южном Урале // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. №4. С. 480–484.
- Костенко В.А., Белова В.Т. Состав зимующих популяций дальневосточной лягушки (*Rana semiplicata*) на юге Приморья // Зоологический журнал. 1972. Т. 51, вып. 10. С. 1588–1590.
- Кучеренко С.П. Состояние популяции американской норки на Сихотэ-Алине // Биологические и медицинские исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1971. С. 47–54.
- Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Л.: Советская наука, 1949. 602 с.
- Олейников А.Ю. Размещение аборигенных и интродуцированных полуводных млекопитающих на Сихотэ-Алине // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 2. С. 35–50.
- Олейников А.Ю. Микроклимат пустоледий как фактор успешной зимовки полуводных млекопитающих // Млекопитающие северной Евразии: жизнь в северных широтах. Сургут: ИЦ СурГУ, 2014. С. 103–104.
- Петров Е.С., Новороцкий П.В., Леншин В.Т. Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 2000. 173 с.
- Поддубная Н.Я. Насекомоядные, зайцеобразные, грызуны и трофически связанные с ними хищные млекопитающие лесов восточных склонов Южного Сихотэ-Алиня. Череповец: Изд-во ЧГПИ им. А.В. Луначарского, 1995. 121 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 18. Дальний Восток. Выпуск 3. Приморье. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 627 с.
- Савонин, А.А., Филиппечев А.О. Особенности питания, основные и замещающие корма в рационе американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на территории Приволжских венцов // Известия Саратовского университета. Серия Химия. Биология. Экология. 2012. Т. 12. № 4. С. 81–85.
- Савонин А.А., Шляхтин Г.В. Типология местообитаний американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на примере севера Нижнего Поволжья // Известия Саратовского университета. Сер. Химия. Биология. Экология, 2017. Т. 17. Вып. 1. С. 93–97.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Седалищев В.Т., Однокурцев В.А. К экологии американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) Южной Якутии // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. С. 302–310.
- Сидорович В.Е. Куньи Беларуси. Минск: Золотой улей, 1997. 263 с.

- Синицын А.А. Факторы динамики численности и промысел норки в Среднем Приобье // Экологическое нормирование промысла пушных зверей. Киров, 1990. С. 32–39.
- Синицын А.А. Особенности питания американской норки (*Mustela vison* Schreber), акклиматизированной в равнинной части Западной Сибири // Экология. 1992. № 5. С. 55–60.
- Терновский Д.В. Биология и акклиматизация американской норки на Алтае. Новосибирск: Наука, 1958. 138 с.
- Терновский Д.В. Количественный учёт норки и выдры // В сб.: Труды Окского государственного заповедника. М.: Россельхозиздат, 1973. Вып. 9. С. 144–161.
- Туманов И.Л. Возрастные изменения соотношения полов у американской норки // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо Запада СССР. Петрозаводск: Изд-во Карельск. фил. АН СССР, 1983. С. 126–132.
- Тюрнин Б.Н. Европейская норка (*Mustela lutreola* L., 1761) и американская норка (*Mustela vison* Schreder, 1777) в республике Коми // Сборник материалов научно-практ. конференции профессорско-преподавательского состава Сыктывкарского лесного института по итогам научно-исследовательской работы в 2008 году. Сыктывкар, 2009. С. 374–385.
- Энциклопедический словарь географических терминов. М.: Советская энциклопедия, 1988. 432с.
- Bonesi L., Palazon S. The American mink in Europe: Status, impacts, and control // Biological Conservation. 2007. No. 134. P. 470–483.
- DAISIE. Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. 2011 // (www.europe-aliens.org). 100 of the worst. Проверено 20.12.2018.
- Ferreras P., Macdonald D.W. Impact of American mink *Mustela vison* on water birds in the upper Thames // Journal of Applied Ecology. 1999. Vol. 36. No. 5. P. 701–708.
- Ibarra J.T., Fasola L., Macdonald D.W., Rozzi R., Bonacic C. Invasive American mink *Mustela vison* in wetlands of the Cape Horn Biosphere Reserve, southern Chile: what are they eating? // Oryx. 2009. No. 43. P. 87–90.
- Krawczyk A.J., Bogdziewicz M., Czyz M.J. Diet of the American mink *Neovison vison* in an agricultural landscape in western Poland // Folia Zool. 2013. No. 62 (4). P. 303–309.
- Larivière S. *Mustela vison*. Mammalian Species. 1999. No. 608. P. 1–9.
- Lehner P.N. Handbook of Ethological Methods. 2nd Edition. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 1996. P. 403.
- Magnusdottir R., Stefansson R.A., Schmalensee M., Macdonald D.W., Hersteinsson P. Habitat and sex-related differences in a small carnivore's diet in a competitor-free environment // European Journal of Wildlife Research. 2012. No. 58. P. 669–676.
- Melero Y., Palazon S., Revilla E., Martelo J., Gosalbez J. Space use and habitat preferences of the invasive American mink (*Mustela vison*) in a Mediterranean area // European Journal Wildlife Research. 2008a. No. 54. P. 609–617.
- Melero Y., Palazon S., Bonesi L., Gosalbez J. Feeding habits of three sympatric mammals in NE Spain: the American mink, the spotted genet, and the Eurasian otter // Acta Theriologica. 2008b. No. 53 (3). P. 263–273.
- Niemczynowicz A., Brzeziński M., Zalewski A. Aliens attack – population dynamics and density control of American mink (*Neovison vison*) in four national parks in Poland. 8th European Vertebrate Pest Management Conference. Humboldt University, Berlin, Germany. 2011. Vol. 432. P. 26.
- Nowak R.M. Walker's carnivores of the world. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 2005. P. 313.
- Sidorovich V.E. Reproductive plasticity of the American mink (*Mustela vison*) in Belarus // Acta Theriologica. 1993. Vol. 38. No. 2. P. 175–183.
- Smal C.M. Population studies on feral American mink *Mustela vison* in Ireland // Journal of Zoology (London). 1991. No. 224. P. 233–249.

AMERICAN MINK ON THE SMALL RIVERS OF THE SIKHOTE-ALIN AREA

© 2019 Oleynikov A.Yu.^{a, b}

^aInstitute of Water and Ecological Problems, FEB RAS,
Khabarovsk 680000, Russia

^bNational Park «Bikin», Primorsky Krai, Pozharsky district, 692001, Russia.
e-mail: shivki@yandex.ru

We conducted stationary studies of the ecology of the American mink on three small rivers of Sikhote-Alin region from 2003 to 2018. The density of population in the stationary areas ranged from 0.4 to 2.2 individuals per 1 km of watercourse. Cyclic changes in the density of mink population with a period of about six years ($r_s = 0.68$, $p = 0.01$) were revealed. Hunting of low intensity did not affect the number and growth of the mink population. The correlation between floods, annual precipitation and dynamics of density was weak and unreliable. In the predator's diet, three main forage groups (mammals, frogs, fish) were singled out, the ratio of which varied in the basins of different rivers and according to the seasons of the year.

Key words: American mink, small rivers, Sikhote-Alin area, *Neovison vison*, population density, diet, flood impact.

УДК 576.89: 597(571.16)

ЗАРАЖЁННОСТЬ ТРЕМАТОДАМИ *OPISTHORCHIS FELINEUS* RIVOLTA, 1884 ЧУЖЕРОДНЫХ КАРПОВЫХ РЫБ В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕЙ ОБИ

© 2019 Симакова А.В.^{а, *}, Бабкина И.Б.^{а, b}, Ходкевич Н.Е.^а,
Бабкин А.М.^{а, b}, Интересова Е.А.^{а, b}

^а ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Томский государственный университет»,
Томск, пр-т Ленина 36, 634050, Россия.

^б Новосибирский филиал ФГБНУ «ВНИРО» (ЗапСибНИРО),
Новосибирск, ул. Писарева, 1, 630091, Россия.
e-mail: * omikronlab@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.03.2018, После доработки 19.12.2018, Принята к публикации 27.02.2019

Представлены данные о заражённости метацеркариями трематод *Opisthorchis felineus* Rivolta, 1884 мышц чужеродных видов рыб в бассейне Средней Оби. Показано, что уклейка и лещ восприимчивы к заражению личинками кошачьей двуустки, однако показатели заражённости низкие, даже в напряжённом очаге описторхоза.

Ключевые слова: метацеркарии, *Opisthorchis felineus*, карповые рыбы, чужеродные виды, экстенсивность инвазии, интенсивность инвазии, бассейн Средней Оби.

Введение

Известно, что чужеродные виды могут включаться в паразитарные системы реципиентных сообществ [Daszak, 2000; Gozlan et al., 2005, 2006; Минеева, 2016; и др.]. Одной из наиболее эпидемиологически значимых проблем Западной Сибири являются природно-очаговые заболевания, в частности, описторхоз. Носителями метацеркарий *Opisthorchis felineus* Rivolta, 1884 в регионе традиционно считаются аборигенные карповые виды рыб: язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758), елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), озёрный голянь *Phoxinus phoxinus* (Pallas, 1814), пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), серебряный *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) и золотой *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) караси [Мосевич, 1948; Беэр и др., 1974; Фаттахов, 2002; Соусь, Ростовцев, 2006; Бочарова, 2007; Бочарова и др., 2007; Карпенко и др., 2008; Пельгунов, 2012; Yurlova et al., 2017].

Однако, с середины прошлого века в Обь-Иртышском бассейне в результате преднамеренной или случайной интродукции состав карповых видов рыб существенно расширился [Интересова, 2016], часть из них имеет большое значение в промысле [Интересова и др., 2017]. К настоящему времени известно, что некоторые из чужеродных карповых видов рыб, в частности верховка *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) [Карпенко и др., 2008; Бонина и др., 2009] и лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) [Карпенко и др., 2008; Бонина и др., 2009; Бонина, Сербина, 2011; Пельгунов, 2012; Бонина, 2017; Либерман, Воропаева, 2018] расширили круг промежуточных хозяев *O. felineus* в регионе. Так, установлена высокая заражённость леща кошачьей двуусткой (36.2–55.5%) в нижнем течении Иртыша [Пельгунов, 2012; Либерман, Воропаева, 2018], в то время как в Новосибирском водохранилище показатели экстенсивности инвазии леща были значительно ниже и не превышали 3.4 % [Бонина и др., 2009].

Паразитологические исследования в бассейне Средней Оби не выявили заражения леща метацеркариями *O. felineus*. Все исследованные особи оказались свободными от инвазии [Соусь, Ростовцев, 2006; Бочарова, 2007]. Необходимость подобных исследований обусловлена высокой промысловой значимостью этого вида-вселенца в регионе, а также потенциальной способностью служить вторым промежуточным хозяином кошачьей двуустки. В бассейне Средней Оби численность леща стремительно возрастает, о чем свидетельствует постоянное увеличение объёмов его добычи от 3 т в 1971 г. (год первого появления в промысловых уловах) до 430 т в настоящий период (18% общей добычи рыб) [Интересова, Ростовцев, 2017].

В конце XX века в водоёмах и водотоках юга Западной Сибири был зарегистрирован ещё один чужеродный, представитель сем. Сургинидае – уклея *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) [Петлина, Вербовская, 2006; Бабкина и др., 2013; Интересова, Хакимов, 2015]. Известно, что данный вид не только может являться промежуточным хозяином описторхид, но и характеризуется высокими показателями заражённости данным паразитом в нативном ареале [Ромашова, 2015]. В ходе первых паразитологических исследований данного вселенца в бассейне Верхней и Средней Оби метацеркарии *O. felineus* не обнаружены [Соусь, Ростовцев, 2006; Бочарова, 2007]. Однако возрастающая численность уклеи в притоках р. Оби, увеличение её роли в качестве объекта любительского рыболовства [Романов и др., 2012; Интересова и др., 2017; Romanov et al., 2017] определили необходимость изучения возможности её заражения личинками кошачьей двуустки в приобретённом ареале.

Для оценки уровня заражённости рыб в бассейне Оби в качестве объектов настоящего исследования были выбраны два чужеродных вида: уклея и лещ, и два аборигенных вида: елец и язь.

Материал и методы исследования

На заражённость метацеркариями *O. felineus* проанализировано 198 экз. уклеи

и 104 экз. леща. Для контроля эпизоотической ситуации одновременно с чужеродными видами был проведён сбор и анализ 360 экз. ельца и 42 экз. язя, чья высокая заражённость в регионе была показана ранее [Бочарова, 2007; Бочарова и др., 2007]. Общий объём исследованного материала, собранного в период с февраля 2016 г. по октябрь 2018 г., составил 704 экз. рыб четырёх видов. Уклея и елец были отловлены в р. Томь (56°46'37" с. ш., 84°93'15" в. д.), лещ и язь – в р. Обь (56°32'50" с. ш., 84°09'36" в. д.).

Исследования проводили общепринятым компрессорным методом, мышцы рыб просматривали полностью [Бауер и др., 1981; Беэр и др., 1987; Беэр, 2005]. Идентификацию трематод проводили с помощью «Определителя паразитов пресноводных рыб...» [1987]. Оценивали экстенсивность инвазии (ЭИ) – процент заражённых рыб от числа исследованных; интенсивность инвазии (ИИ) – количество паразитов, обнаруженных у заражённых рыб (минимальная, максимальная); а также индекс обилия (ИО) – число личинок, в среднем приходящееся на одну исследованную рыбу, вычисляли путём деления общего числа выявленных личинок на количество обследованных рыб.

Результаты и обсуждение

В результате работы выявлено, что в районе исследования сохраняется напряжённый очаг описторхоза. Основными носителями метацеркарий кошачьей двуустки по-прежнему остаются елец и язь. Так, по нашим данным, в р. Томь экстенсивность инвазии ельца личинками *O. felineus* в целом за период исследования составила более 90% при высоких значениях интенсивности инвазии и индекса обилия. Показатели заражённости язя р. Оби были ещё выше, и достигали максимальных значений. ЭИ составляла – 100%, ИИ и ИО – 48.9 экз.

На фоне столь значительной заражённости аборигенных видов рыб, инвазированными метацеркариями *O. felineus* оказались только 5 особей уклеи (1 самка, 4 самца) и 3 экземпляра леща (все самцы), в которых найдено по 1–2 личинки (таблица).

Таблица. Экстенсивность (ЭИ) и интенсивность инвазии (ИИ) мышц карповых рыб личинками *Opistorchis felineus*

Вид	ЭИ±m _{эи} , %	ИИ, экз. M±s.e. / (min–max)	ИО, экз.	Кол-во заражённых	Всего исследовано
<i>Leuciscus leuciscus</i>	91.9±1.4	14.45±1.5 / (1–302)	13.29±1.39	331	360
<i>Leuciscus idus</i>	100.0	48.9±4.3 / (4–120)	48.9±4.34	42	42
<i>Abramis brama</i>	2.9±1.6	1.3±0.3 / (1–2)	0.04±0.02	3	104
<i>Alburnus alburnus</i>	2.5±1.1	1	0.03±0.01	5	198

Примечание: m_{эи} – ((ЭИ·(100–ЭИ))/n)^{0.5}, M±s.e. – среднее арифметическое ± стандартная ошибка, min–max – минимум – максимум.

Таким образом, согласно нашим исследованиям, чужеродные карповые виды рыб уклейка и лещ участвуют в поддержании и распространении очага описторхоза в бассейне Средней Оби. Однако при этом данные виды рыб в настоящее время характеризуются низкими показателями заражённости метацеркариями *Opistorchis felineus*, даже в напряжённом очаге описторхоза, который постоянно поддерживается аборигенными видами (ельцом и язем). Роль ельца и язя в поддержании очага описторхоза связана не только с их высокой инвазивностью, но и высокой численностью этих видов рыб в бассейне Оби.

Впервые для исследованного региона чужеродные виды карповых рыб – уклейка *Alburnus alburnus* и лещ *Abramis brama* отмечены как носители метацеркарий кошачьей двуустки и включены в список видов, участвующих в поддержании очага описторхоза в бассейне Средней Оби.

Благодарности

Результаты были получены в рамках выполнения государственного задания Минобрнауки России, проект № 6.7525.2017/8.9.

Литература

Бабкина И.Б., Петлина А.П., Шестакова А.С. Морфо-экологические особенности уклейки (*Alburnus alburnus* (L.)) Нижней Томи // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2013. № 8 (136). С. 61–68.

- Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А. Болезни прудовых рыб. М.: Лёгкая и пищевая пром-сть, 1981. 320 с.
- Безр С.А. Биология возбудителя описторхоза. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 336 с.
- Безр С.А., Белякова Ю.В., Сидоров Е.Г. Методы изучения промежуточных хозяев возбудителя описторхоза. Алма-Ата: Наука, 1987. 88 с.
- Безр С.А., Бочарова Т.А., Завойкин В.Д., Цейтлин Д.Г. Инвазия метацеркариями описторхисов карповых рыб Оби на севере Томской области // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 1974. № 1. С. 190–194.
- Бонина О.М. Роль леща *Abramis brama* (L.) в заболеваемости людей описторхозом в Новосибирской области // Актуальные проблемы сельского хозяйства горных территорий. 2017. С. 210–213.
- Бонина О. М., Сербина Е.А. Выявление локальных очагов описторхидозов в пойме реки Обь и в Новосибирском водохранилище. Сообщение 1. Заражённость карповых рыб метацеркариями описторхид // Российский паразитологический журнал. 2011. № 2. С. 24–30.
- Бонина О.М., Федоров К.П., Ростовцев А.А. Заражённость карповых рыб описторхидами в Новосибирском водохранилище // Рыбоводство. 2009. № 9. С. 55.
- Бочарова Т.А. Возбудитель описторхоза и другие мышечные паразиты карповых рыб бассейна нижней Томи. Томск: Изд-во Томского государственного университета, 2007. 66 с.
- Бочарова Т.А., Шихин А.В., Полторацкая Т.Н. и др. Описторхоз, меры борьбы и профилактика. Томск: Изд-во Томского государственного университета, 2007. 48 с.
- Интересова Е.А. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9. № 1. С. 83–100.
- Интересова Е.А., Ростовцев А.А. Современное состояние промыслового стада леща *Abramis brama* (L.) Средней Оби (в пределах Томской области) //

- Вестник рыбохозяйственной науки. 2017. Т. 4. № 3 (15). С. 12–19.
- Интересова Е.А., Ростовцев А.А., Егоров Е.В., Зайцев В.Ф., Визер А.М. Промысловое значение чужеродных видов рыб в водоёмах юга Западной Сибири // Вестник рыбохозяйственной науки. 2017. Т. 4. № 2 (14). С. 36–44.
- Интересова Е.А., Хакимов Р.М. К биологии уклейки *Alburnus alburnus* (Cyprinidae) реки Иня (юг Западной Сибири) // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55. № 2. С. 225.
- Карпенко С.В., Чечулин А.И., Юрлова Н.И. и др. Характеристика очагов описторхоза юга Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2008. № 5. С. 675–680.
- Либерман Е.Л. Воропаева Е.Л. Новые данные о паразитофауне леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) Нижнего Иртыша (приобретённая часть ареала) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 2. С. 35–41.
- Минева О.В. Заражённость рыб Саратовского водохранилища чужеродным паразитом *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Opascoelidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 2. С. 92–101.
- Мосевич М.В. О паразитофауне рыб озёр Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 177–185.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные / Под ред. О.Н. Бауера. Л.: Наука, 1987. Т. 3. Ч. 2. 583 с.
- Пельгунов А.Н. Проблемы описторхоза и дифиллоботриоза в нижнем течении Иртыша // Российский паразитологический журнал. 2012. № 3. С. 68–73.
- Петлина А.П., Вербовская А.А. Первые данные об уклейке бассейна нижней Томи // Современное состояние рыбоводства Сибири: Тез. докл. межрегион. науч.-практ. конф. Новосибирск, 2006. С. 36–37.
- Романов В.И., Бабкина И.Б., Карманова О.Г., Петлина А.П., Скалон Н.В., Юракова Т.В. Динамика биологических показателей туводных и рыб-вселенцев бассейна нижней Томи // Сибирский экологический журнал. 2012. № 1. С. 71–80.
- Ромашова Е.Н. Карповые рыбы как источник заражения человека и домашних животных описторхозом в Воронежской области // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2015. № 3. С. 81–88.
- Соусь С.М., Ростовцев А.А. Описторхоз, меторхоз, дифиллоботриоз. Профилактика. // В кн.: Паразиты рыб Новосибирской области: в 2 ч. Тюмень: Госрыбцентр, 2006. Ч. 2. 165 с.
- Фаттахов Р.Г. Заражённость рыб личинками возбудителя описторхоза на территории России и некоторых сопредельных стран // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2002. № 1. С. 62.
- Daszak P. Emerging infectious diseases of wildlife – threats to biodiversity and human health // Science. 2000. No. 287. P. 1756.
- Gozlan R.E., St-Hilaire S., Feist S.W., et al. Biodiversity disease threat to European fish // Nature. 2005. No. 435. P. 1046.
- Gozlan R.E., Peeler E.J., Longshaw M., et al. Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe // Microbes and Infection. 2006. No. 8. P. 1358–1364.
- Romanov V.I., Interesova E.A., Dyldin Y.V., et al. An annotated list and current state of ichthyofauna of the Middle Ob River basin // International Journal of Environmental Studies. 2017. Vol. 74. Is. 5. P. 818–830.
- Yurlova, N.I., Yadrenkina, E.N., Rastyazhenko, N.M., et al. Opisthorchiasis in Western Siberia: Epidemiology and distribution in human, fish, snail, and animal populations // Parasitology international. 2017. Vol. 66. No. 4. P. 355–364.

THE INFECTION OF THE TREMOTODES *OPISTORCHIS FELINEUS* RIVOLTA, 1884 IN ALIEN SPECIES OF FISH FAMILY CYPRINIDAE IN THE MIDDLE OB RIVER BASIN

© 2019 Simakova A.V.^{a,*}, Babkina I.B.^{a,b}, Khodkevich N.E.^a, Babkin A.M.^{a,b},
Interesova E.A.^{a,b}

^aNational Research Tomsk State University, 36, Lenin Avenue, Tomsk 634050, Russia.

^bNovosibirsk branch of the State Scientific-and-Production Centre of Fisheries, 1, Pisareva Street, Novosibirsk 630091, Russia.

e-mail: * omikronlab@yandex.ru

According to our research, alien cyprinid fishes such as bleak and bream are susceptible to infestation by the larvae of the *Opisthorchis felineus* and are involved in maintaining and spreading the source of opisthorchiasis in the Middle Ob River basin. However, at the same time, these fish species are currently characterized by low rates of infection with *O. felineus*, even in the intense center of opisthorchiasis, which is constantly maintained by native species (dace and ide). The role of dace and ide in maintaining the center of opisthorchiasis is associated not only with their high invasion, but also with the high abundance of these species of fish in the Ob River basin.

For the first time for the studied region, an alien species of cyprinid fish – the bleak of *Alburnus alburnus* and the bream *Abramis brama* are noted as a carrier of *O. felineus* metacercaria and are included in the list of species involved in maintaining the source of opisthorchiasis in the Middle Ob river basin.

Keywords: metacercariae *Opisthorchis felineus*, carp fish, alien species, extent of invasion, intensity of invasion, Middle Ob River basin.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АКТИВНОСТИ СОЛОНЦЕВАНИЯ БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ (*CERVUS ELAPHUS* L., 1758, CERVIDAE, ARTIODACTYLA) ЯКУТИИ В НАТИВНОМ И ИНВАЗИОННОМ УЧАСТКАХ АРЕАЛА

© 2019 Степанова В.В.*, Аргунов А.В.**, Охлопков И.М.***

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН. Якутск 677890, Россия.
e-mail: * valstep@yandex.ru, ** argal2@yandex.ru, *** imokhlopkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.11.2017, После доработки 14.12.2018, Принята к публикации 27.02.2019

Регистрация литофагии благородных оленей посредством фотоловушек проведена на 5 природных солонцах Якутии, в том числе в нативной части ареала – 2 и на участке его расширения – 3. Путём химического анализа выявлено, что содержанием большинства химических элементов богаче почвы зверовых солонцов нативной части ареала, чем почвы инвазионного участка. В общей сложности проведено 295 фотоловушко-суток. За этот период зарегистрировано 238 одиночных и групповых посещений солонцов. Зафиксировано пребывание на солонцах 300 благородных оленей, включая повторные заходы одних и тех же индивидов. При идентификации особей по половозрастному признаку выявлено всего 55 индивидов: 28 самцов и 27 самок. Максимальное количество солонцевавших одновременно оленей достигало 5 особей. Продолжительность литофагии благородных оленей в среднем ($M \pm m$) составила 13.8 ± 1.4 мин. (limit 1–98; $n = 232$). На инвазионном участке ареала олени тратят на солонцевание в полтора раза больше времени, чем в нативном. Активное посещение солонцов животными зарегистрировано в самое тёмное время суток – с 24 ч ночи до 4 ч утра, а наименьшее количество посещений наблюдалось на закате – с 20 ч до 24 ч. Посещаемость солонцов по месяцам выше в мае-июне, с июля она идёт на убыль. Половое соотношение особей, посетивших солонцы, составило: самцы – 50.9%, самки – 49.1%.

Ключевые слова: литофагия, солонцы, благородные олени, Якутия, временное распределение, поведение.

Введение

Благородный олень (*Cervus elaphus* L., 1758), за последние полвека расширяет свой ареал в пределах Якутии в северо-восточном направлении: с юго-западной части Якутии (нативный участок ареала) в центральную часть (инвазионный участок ареала) по долине р. Лена и её крупных притоков Буотама, Амга и Алдан. Северная граница современного ареала благородного оленя в Якутии проходит по 63° с. ш., поэтому северную часть ареала можно приравнять к приполярным областям, которые относятся к регионам, где литофагия животных наиболее выражена [Паничев, Гульков, 2001]. Подробно инвазия вида описана нами

ранее [Степанова, 2004; 2009; Степанова, Охлопков, 2010; Степанова, Аргунов, 2016].

При инвазии животных в период адаптации к новым условиям существования обычны стрессовые ситуации, во время которых происходят поведенческие и физиологические перестройки организма. К числу наглядных примеров таких перестроек относится литофагиальное пристрастие животных. Ярче всего оно отражает приспособление диких копытных к сезонным изменениям, которые в районе исследований протекают резко: быстрая смена фенологических явлений в вегетационный период, ускоренная сезонная перестройка жизни самих животных и поедаемых ими кормовых

растений, быстрая физиологическая перестройка организма копытных при смене одних видов кормов другими. По мнению многих биологов, дикие копытные в такой период перестройки испытывают потребность в дополнительном минеральном питании, которую удовлетворяют путём литофагии солонцовых почв. Благородному оленю присуща резкая смена кормов с грубых на сочные в отличие от лосей и диких северных оленей, в питании которых в течение года преобладают определённые специфические корма. Это ещё одна предпосылка к изучению литофагии на примере данного вида.

При объяснении литофагиальных пристрастий некоторых животных популярной становится «детоксикантно-антидиарейная» гипотеза, или гипотеза нормализации работы пищеварительной системы через употребление глинистых минералов, таких как смектит, иллит и каолинит [Бгатов, Паничев, Собанский, 1988]. По мнению А.М. Паничева и Л.С. Голохваста [2009], главный механизм взаимодействия минералов с живыми системами пока только начинает приоткрываться в сфере энергоинформационных взаимодействий.

Кроме того, к основным механизмам эволюционного возникновения способности животных приспосабливаться к жёстким условиям окружающей среды относят механизмы, контролирующие осмотический гомеостаз. В его поддержании ведущую роль играют ионы натрия, на долю которого приходится более 90% внеклеточных катионов. Для поддержания нормального осмотического давления даже небольшой дефицит натрия не может быть заменён никакими другими катионами, так как такая замена выражалась бы в резком увеличении концентрации этих катионов во внеклеточной жидкости, следствием чего неизбежно явились бы грубые расстройства жизнедеятельности организма. Этот вывод подтверждается опытами с гормоном – альдостероном, который усиливает выведение калия из клеток и поступление в них натрия. В этих условиях натриевый аппетит повышается, а калиевый – снижается [Уголев, 1967]. По данным А.М. Паничева [1987], максимальный скачок химизма растений наблюдается при

появлении зелёной растительной молодки, так как концентрация калия в молодых листьях может быть в два-три раза выше, чем в листьях последующих фаз вегетации. В этот период, возможно, наблюдается значительное снижение соотношения натрия к калию в организме жвачных животных.

Между тем эта немаловажная часть экологии диких копытных слабо освещается в литературе. Углублённым изучением литофагии животных в северо-восточной части Сибири до настоящего времени никто не занимался. Геолого-геохимические исследования солонцов в России проводили на Кавказе, в Приморье и Горном Алтае. Литофагиальное поведение диких копытных исследовалось в природном заповеднике «Хакасский». Относительно этих регионов территория Якутии лежит севернее и характеризуется суровыми климатическими условиями, которые требуют адаптационных пертурбаций в организме животных и в их поведении. Целенаправленные исследования особенностей солонцевания диких копытных в различных регионах их обитания могли бы восполнить пробелы в изучении этой стороны популяционной экологии крупных млекопитающих. Некоторые аспекты литофагиальных особенностей диких копытных Якутии освещены нами в предыдущих работах [Степанова, 2003; Степанова, Кривошапкин, 2008; Степанова, Охлопков, 2009; Аргунов и др., 2015; Степанова и др., 2016; Stepanova et al., 2017 и др.].

Проведение последующего сравнительного анализа полученных результатов с другими регионами и странами даст возможность определить место литофагии в адаптационных возможностях организма для выживания в северных условиях.

Цель работы – изучение адаптационных эволюционных процессов при функциональных и морфологических изменениях в организме диких копытных в криогенных условиях Севера, проявляющихся в литофагиальном пристрастии, сравнение особенностей литофагии благородных оленей в нативных и инвазионных участках ареала в Якутии, выявление отличительных черт в литофагиальной этиологии

благородных оленей в условиях расширения ареала вида на север.

Материал и методика

Регистрация литофагии благородных оленей посредством фотоловушек Bushnell проведена на 5 природных солонцах в нативной и инвазионной частях ареала (рис. 1) в бесснежное время года с мая по октябрь. Фотоловушки устанавливались в мае, так как доступ к солонцам был возможен только водным путём, который в северных условиях очищается от льда в начале мая. К тому же в условиях Якутии снег под лесным покровом полностью оттаивает только в конце апреля, и вегетация растений начинается в начале мая.

Использованные фотоловушки реагируют на движения животных и предназначены

для фотографирования средних и крупных животных. Фотокамеры оснащены пассивным инфракрасным датчиком движения и инфракрасным светильником, что позволяет получать чёрно-белое изображение в тёмное время суток и цветное в светлое время. Фотоловушки с установленной датой и временем размещали на деревьях на высоте около 1–2 м на расстоянии 5–6 м от солонцов. Фотографирование движущихся объектов происходило с промежутками 5 секунд.

Зверовые солонцы по морфологическим признакам делят на гидроморфные, литоморфные и солонцы переходного (смешанного) типа. Все гидроморфные разновидности солонцов приурочены к выходам на поверхность источников минерализованных вод. Литоморфные солонцы разнообразны как по внешнему виду, так и по расположению на местности.

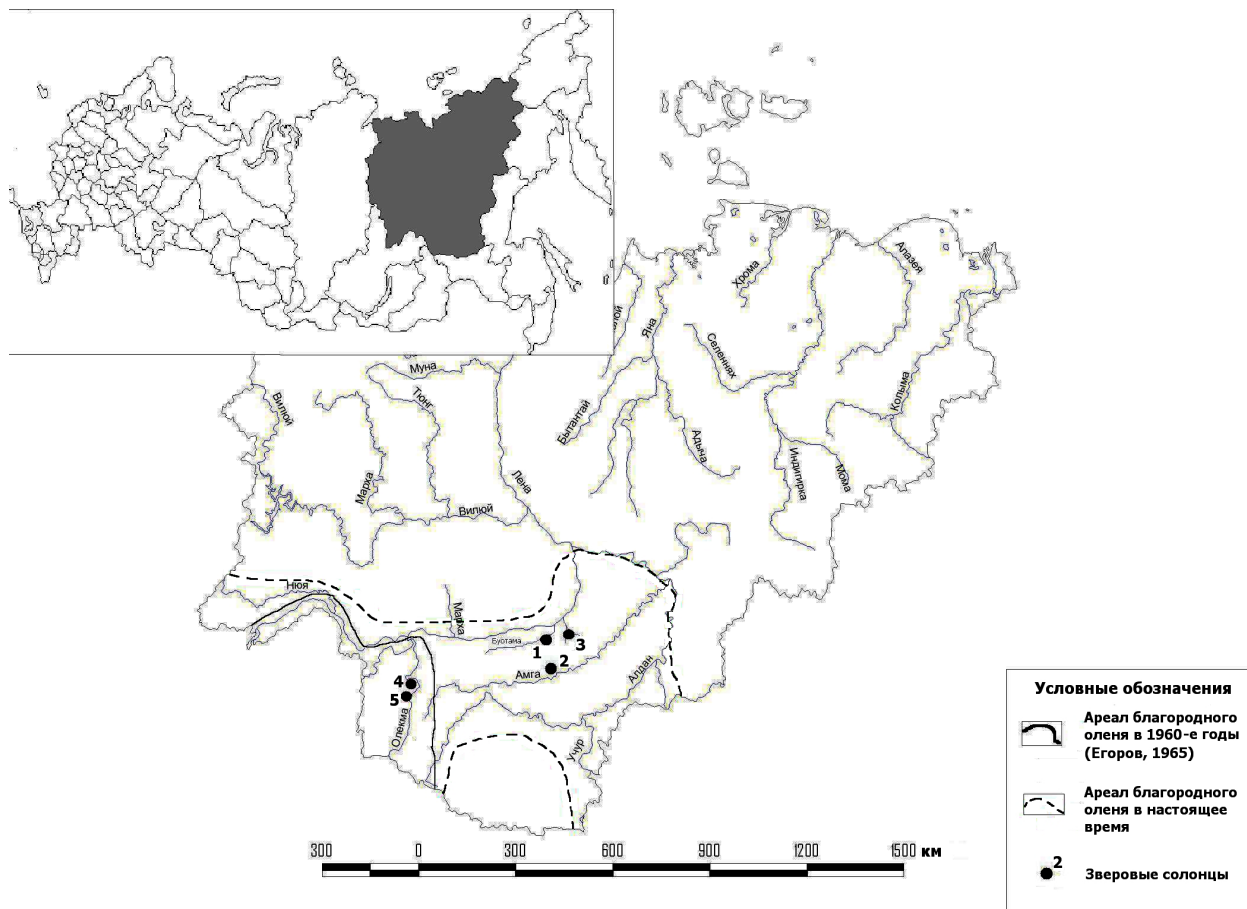


Рис. 1. Карта-схема ареала благородного оленя в Якутии и мест расположения исследованных солонцов: 1 – «Буотамы»; 2 – «Лютенга»; 3 – «Курум-Кюнкю»; 4 – «Сордонноох»; 5 – «Урааных».

Их основой могут быть различные по масштабам и генезису обнажения горных пород. Солонцы смешанного типа (лугово-степные) формируются на первой и второй надпойменной террасах.

В нативной части ареала благородного оленя наблюдения были проведены на территории заповедника «Олёкминский» в долине р. Олёкма (правый приток р. Лена) на двух солонцах: на оз. Сордонноох (пойма реки, гидроморфный солонец, $59^{\circ}05'$ с. ш., $121^{\circ}48'$ в. д., рис. 2) с 19 мая по 31 мая 2013 г., с 1 по 13 июня 2013 г., с 19 по 26 сентября 2013 г., с 4 июня по 26 июля 2014 г. и в местности Ураанах (берег реки, литоморфный солонец, $58^{\circ}54'$ с. ш., $121^{\circ}36'$ в. д.) с 20 июня по 7 июля 2015 г.

В инвазионной части ареала исследования проводились на двух литоморфных и одном смешанном солонцах: в бассейнах р. Буотама (правый приток р. Лена, территория Природного парка «Ленские столбы», $61^{\circ}01'$ с. ш., $128^{\circ}34'$ в. д., рис. 3) с 16 июня по 17 октября

2016 г., р. Лютенга (правый приток р. Лена, $61^{\circ}03'$ с. ш., $128^{\circ}54'$ в. д.) с 29 июня по 12 августа 2016 г. и р. Курум-Кюнью (левый приток р. Амга, $60^{\circ}01'$ с. ш., $127^{\circ}17'$ в. д.) с 25 мая по 23 июня 2017 г.

В общей сложности проведено 295 фотоловушко-суток, в том числе в инвазионном участке ареала – 196, в нативном – 99 (табл. 1). Разница в количестве отработанных фотоловушко-суток возникла по техническим причинам: не все ловушки функционировали в рабочем режиме весь период исследований. Всего получено и проанализировано 8830 фотографий, в том числе: солонцов в инвазионных участках – 4911, солонцов в нативных участках – 3919.

По полученным с фотоловушек данным рассчитано количество посещений солонца животными и общее количество посетивших солонцы благородных оленей. Малое количество животных, одновременно посещающих солонец, позволило идентифи-



Рис. 2. Гидроморфный солонец на оз. Сордонноох (нативная часть ареала)



Рис. 3. Литоморфный солонец на р. Буотама (инвазионный участок ареала)

Таблица 1. Объём наблюдений (фотоловушка-суток) на разных солонцах

	Название солонца	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Всего
1	«Буотама»	0	15	31	31	30	16	123
2	«Лютенга»	0	3	31	11	0	0	45
3	«Курум-Кюнкю»	6	22	0	0	0	0	28
Всего в инвазионных участках		6	40	62	42	30	16	196
4	«Сордонноох»	12	38	25	0	7	0	82
5	«Ураанах»	0	10	7	0	0	0	17
Всего в нативных участках		12	48	32	0	7	0	99
Всего		18	88	94	42	37	16	295

цировать отдельных особей и определить предполагаемое количество индивидов в том или ином участке. За период исследований зарегистрировано 238 одиночных и групповых посещений солонцов. Всего на солонцах за период исследований зафиксировано 55 индивидов: 28 самцов и 27 самок. Максимальное количество солонцевавших одновременно оленей – 5 особей. Всего зафиксировано 300

посещений солонцов благородными оленями, что включает повторные заходы одних и тех же индивидов.

Анализ проб почвы с солонцов и глинистых экскрементов благородного оленя, собранных в середине июня возле солонцов, проводился по методике анализа водной вытяжки [Аринушкина, 1970]. Всего проанализировано 15 проб почвы и 6 глинистых фекалий.

Статистическая обработка материала проводилась по общепринятой статистико-вариационной методике с применением программы Excel.

Характеристика условий обитания оленей в нативном и инвазионном участках ареала в Якутии

Отличие факторов, которые определяют на территории Якутии стрессовые ситуации и последующую тягу к солонцеванию жвачных животных, в нативном и инвазионном участках ареала благородного оленя сводится к следующему:

а) Климатические факторы. Якутия расположена в полосе поперечного влияния арктического и континентального воздуха умеренных широт. Климат Якутии суровый, резко континентальный. Годовая максимальная амплитуда может достигать до 102.8 °С.

Нативный участок ареала в Якутии заметно отличается от инвазионного сравнительно мягкой зимой, зато прохладным и дождливым летом. Как видим из табл. 2, среднегодовая температура в нативном участке выше на 4.3 °С, чем в инвазионном. Среднемесячная

температура января здесь также выше на 8.9 °С, а среднемесячная температура июля, наоборот, ниже на 1.1 °С. Имеются и различия в годовом количестве осадков: в нативном участке оно намного выше, чем в инвазионном, что определяет на последнем участке относительно неглубокий снежный покров и засушливое лето.

Переход от зимы к лету в нативной части ареала благородного оленя относительно растянутый и занимает примерно два месяца, тогда как в зоне расширения ареала весна протекает стремительно: зимние морозы, которые отступают в конце апреля, сменяются резким приходом жары. Здесь в течение одного месяца температура поднимается в среднем до +25 °С. Весной плюсовые температуры в нативной части отмечаются раньше – в начале апреля, в инвазионной части чуть позже – в конце апреля. Последние заморозки в инвазионной части наблюдаются в конце мая, тогда как в нативной части могут продержаться до середины июня [Атлас..., 1989]. В нативной части первые заморозки в воздухе случаются, как правило, в конце августа. В зоне экспансии вида наступление заморозков запаздывает до

Таблица 2. Климатические характеристики нативного и инвазионного участков ареала

Климатические характеристики	Нативный участок	Инвазионный участок
Среднегодовая температура, °С	-5.9	-10.2
Среднемесячная температура января, °С	-30.7	-39.6
Среднемесячная температура июля, °С	+18.0	+19.1
Годовое количество осадков, мм/год	326	238
Весенний переход 0 °С, дата	1.04.–10.04.	20.04.–30.04.
Последние заморозки, дата	5.06.–15.06.	20.05.–30.05
Наступление первых заморозков, дата	20.08.–30.08.	10.09.–15.09.
Осенний переход 0 °С, дата	20.09.–30.09.	20.09.–30.09.
Световой день (декабрь, часов)	6.5	5.0
Световой день (июль, часов)	18.5	20.0
Средняя высота снежного покрова, см	73	56

середины сентября, и за такой же короткий отрезок времени жара резко сменяется морозом. В конце сентября воздух быстро остывает до минусовых температур, и в начале октября земля покрывается первым слоем снежного покрова. Наличие в инвазионной части ареала открытых с севера меридионально вытянутых равнинных понижений, окаймлённых горными системами, обуславливает застаивание холодного воздуха зимой. В условиях равнинного рельефа и удалённости от океанов для этой области региона характерны резкие как сезонные, так и суточные перепады температур, которые могут создавать стрессовые ситуации для недавно расселившихся по этой территории оленей.

Зона расширения ареала благородного оленя в Якутии находится ближе к Полярному кругу, по этой причине в начале июля световой день длится на полтора часа дольше, чем в нативной части, – около 20 часов, в конце декабря на полтора часа меньше – около 5 часов.

Высота снежного покрова в инвазионной части ниже из-за менее выраженной расчленённости рельефа и малого количества осадков, что создаёт благоприятные условия для передвижения и тебеневки в снежное время года. В нативной же части глубокоснежье в отдельных участках ареала подталкивает благородных оленей к миграциям в места, где высота снега меньше.

б) Пищевые факторы. По нашим наблюдениям, в инвазионной части массовое появление первоцветов на первых проталинах на склонах сопок приурочено к началу мая, а в нативной – к концу апреля [Летопись природы..., 2012]. Начало массовой вегетации основного веточного кормового объекта благородного оленя – ивы, по нашим наблюдениям, в инвазионной части происходит в середине-конце мая, а в нативной части – в начале мая [Летопись природы..., 2012]. В инвазионной части ареала почвы в основном палево-осолоделые и относятся к Центральной якутской таёжно-аласной почвенной провинции, в нативной – дерново-карбонатные и относятся к Якутской Восточно-Сибирской таёжно-мелкодолинной провинции [Атлас..., 1989]. Это отличие в

почвообразовании мест обитания оленя создаёт предпосылки для изучения литофагии.

в) Защитные факторы. В нативной части ареала широко распространены темнохвойные леса, в инвазионной части – в основном светлохвойная тайга, что уменьшает защитные функции лесов для животных. Защитные свойства местообитаний благородных оленей определяются не только составом лесов, но и рельефом местности. Изрезанность рельефа нативной части ареала улучшает качество угодий, обуславливая образование «отстоев» – выходы скал, где олень может укрыться от хищников. Использование таких защитных участков животными отражается и на распространении последних. Наличие «отстоев» в инвазионной части ареала менее выражено, что определяется более равнинным рельефом. Этот фактор также создает стрессовые ситуации в новых условиях существования.

г) Антропогенные факторы. Зона экспансии благородного оленя находится близко от г. Якутска, то есть населена людьми больше, чем другие районы Якутии. Наличие в этом участке Федеральной автотрассы А360 и Амуро-Якутской железнодорожной магистрали также создаёт техногенные факторы беспокойства. Это обстоятельство служит дополнительным фактором беспокойства для расселяющегося вида.

Результаты и обсуждение

Посещение солонцов разных типов. Сухие солонцы характеризуются наличием лизунцов – углублений в породах и почвах, образовавшихся из-за выедания грунта животными. Размеры и конфигурация лизунцов могут быть самыми разнообразными. В основном они достигают глубины до 10–20 см, изометричны или вытянуты вдоль напластования. На грунте бывают отчётливо видны следы выгрызания пород с отпечатками зубов.

По нашим данным, для самцов более предпочтительны литоморфные солонцы в отличие от самок, для которых более привлекательны гидроморфные. Например, на двух литоморфных солонцах посещаемость самками была ниже, чем самцами, на 42.0 и 58.5%,

а в гидроморфном солонце этот показатель был ниже лишь на 12.0%. Но данная гипотеза требует дальнейших подтверждений, так как этот факт может быть обусловлен тем, что на литоморфных солонцах наблюдения велись в местах концентрации самцов.

С приближением к солонцам ощущается сильный запах животных и их экскрементов. Со всех сторон к солонцам радиально сходятся хорошо натоптанные тропы, среди которых различаются ярко выраженные – магистральные, и отходящие от них – подходные. На тропках попадаются экскременты животных, полностью состоящие из глинистого материала. Иногда солонцы расположены в 2–3 км один от другого, и все вместе образуют солонцовое урочище. В таких местах плотность населения копытных бывает наиболее высокой, что может указывать на пространственную связь между численностью животных и наличием на этих участках солонцов, а также на важность солонцов, как компонентов природной среды, повышающих её качество для оленей.

Содержание микроэлементов. Зверовые солонцы несколько различаются по содержанию тех или иных микроэлементов в зависимости от участка залегания. Нами выявлено, что по содержанию большинства химических элементов богаче почвы зверовых солонцов нативной части ареала благородного оленя в Якутии, чем почвы инвазионной части ареала

(табл. 3). Исключение составляют лишь сера и гидрокарбонат.

Как видим из таблицы 3 в глинистых экскрементах из солонцов нативной части ареала относительно солонцовых почвенных проб уменьшается содержание хлора, магния и натрия, а содержание остальных элементов увеличивается. В отличие от этого в фекалиях из солонцов инвазионной части ареала уменьшается количество только единственного элемента – натрия. Содержание всех остальных элементов увеличивается.

Сравнение средних статистических показателей содержания химических элементов на солонцах нативной и инвазионной частей ареала благородного оленя по критерию достоверности Стьюдента показало, что различие достоверно по хлору при доверительной вероятности 0.9, по кальцию при вероятности 0.85 и магнию при вероятности 0.75. По гидрокарбонату и натрию различия не достоверны. Возможно, это обусловлено малым количеством выборки. Для точного определения различий необходимо провести анализ большего количества солонцов.

А.М. Паничев считает [1987], что в начале вегетации растений на фоне резкого увеличения в пищеварительном тракте калия может нарушаться всасывание ряда щелочных и щёлочноземельных элементов, прежде всего, натрия, кальция и магния. Этим обстоятель-

Таблица 3. Результаты анализов водной вытяжки солонцов в нативном и инвазионном участках ареала благородного оленя в Якутии (мг-экв на 100 г)

Хим. элемент или соединение	Нативный участок				Инвазионный участок				Сравнение почв солонцов
	солонец (n=7)		фекалии (n=3)		солонец (n=5)		фекалии (n=3)		
	M±m	Limit	M	Limit	M±m	Limit	M	Limit	Критерий Стьюдента t
HCO ₂	1.33±0.19	0.3–2.2	4.97	3.0–7.0	1.36±0.29	0.7–2.0	4.46	3.21–5.71	0.08
Cl	1.92±0.78	0.1–5.4	1.70	0.1–2.7	0.26±0.13	0.1–0.55	1.03	0.36–1.71	1.88
SO ₂	0.64	–	1.88	–	2.38±0.38	1.2–5.96	4.21	2.89–5.54	–
Ca	2.6±1.06	0.3–10.7	3.6	1.05–7.2	0.87±0.33	0.3–2.35	3.69	2.68–4.71	1.55
Mg	3.1±0.29	0.5–14.2	2.73	1.0–3.9	2.47±0.41	0.8–7.43	5.50	3.57–7.43	1.26
Na	2.14±0.24	0.26–6.3	0.75	0.07–1.52	1.15±0.27	0.65–2.17	0.4	0.15–0.65	0.36
K	0.09	0.03–0.15	0.56	–	0.06±0.06	0.03–0.17	0.11	0.06–0.17	–

Таблица 4. Разовая продолжительность литофагии (мин)

Название солонца	Самцы			Самки			Оба пола		
	M±m	Limit	n	M±m	Limit	n	M±m	Limit	n
Инвазионная часть	16.7±2.7	1–89	62	21.8±4.6	1–78	30	18.4±2.3	1–89	92
Критерий Стьюдента, t	1.75	–	–	1.99	–	–	2.66	–	–
Нативная часть	10.6±2.2	1–97	79	11.1±2.8	1–98	61	10.8±1.7	1–98	140
Общее	13.3±1.7	1–97	141	14.6±2.4	1–98	91	13.8±1.4	1–98	232

ством, видимо, обусловлена концентрация ионов калия в фекалиях благородного оленя, так как для нейтрализации его содержания неусвоенная часть калия выводится из организма. По утверждениям исследователей [Бгатов и др., 1988], в экскрементах животных Верхоянского хребта наблюдается увеличение концентрации магния и калия и уменьшение кальция и натрия, что объясняется совокупными процессами растворения и ионного обмена в пищеварительном тракте.

Продолжительность литофагии. По результатам исследований, разовая продолжительность литофагии благородных оленей отличается на разных участках ареала (табл. 4).

По сведению И.Л. Майманаквой [2013], продолжительность солонцевания зависит от степени тревожности животных. Но данная версия нами не подтвердилась: в юго-западной Якутии все наблюдения проводились в заповеднике, и литофагия длилась почти вдвое быстрее, чем в зоне расширения ареала, где два солонца были вне заповедника и лишь один – в пределах охраняемой территории, но в условиях нестроого ограничения присутствия людей.

Если сравнивать оленей разного пола, то самки солонцуют дольше, чем самцы. В инвазионной части ареала это выражено отчетливо – на 23.4%, в нативной части менее выражено – на 4.5%, что, скорее всего, связано с гидроморфным состоянием солонца, что более предпочтительно для самок.

В общей сложности разовое солонцевание благородных оленей продолжалось от 1 до 98 мин, в среднем (M±m) 13.8±1.4 мин (n=232). В зоне расширения ареала вида солонцевание

длится на 41.3% медленнее, чем в основном очаге обитания. По данным других источников, у благородных оленей предел солонцевания до 40 мин [Свиридов, 1978] или до 110 мин [Майманакова, 2013]. По данным зарубежных авторов, продолжительность солонцевания достигает 164 мин [Ayotte et al., 2006].

Сравнение средних статистических показателей разовой продолжительности литофагии в нативной и инвазионной частях ареала благородного оленя по критерию достоверности Стьюдента показало, что различие достоверно при доверительной вероятности 0.90–0.99.

Динамика посещения солонцов с бесснежный период. Динамика среднесуточной посещаемости солонцов по месяцам представлена в таблице 5. Как видно из таблицы, наиболее продолжительное солонцевание, вплоть до октября, наблюдали в инвазионной части ареала. Здесь же наибольшая активность солонцевания самцов приходится на июнь-июль, в то время как в нативной части – на май и июнь. Такие различия, возможно, объясняются относительно поздней вегетацией растений в центральной Якутии по сравнению с юго-западной, а также могут быть обусловлены относительно более поздним развитием рогов у благородных оленей в зоне расширения ареала из-за климатических и трофических факторов. Однако по данным О.В. Егорова [1965], в юго-западной Якутии наиболее интенсивно солонцы посещаются в июне и июле. Это, скорее всего, было связано с тем, что наблюдения в мае месяце им не проводились из-за труднодоступности угодий во время ледохода.

Динамика посещения солонцов самками оленей немного иная. В инвазионном участке

Таблица 5. Динамика посещаемости солонцов по месяцам (количество посещений солонцов на 1 фотоловушко-сутки)

Участок ареала	Май	Июнь	Июль		Сентябрь	Октябрь	Весь период	n*
Самцы								
Инвазионный	0.17	0.42	0.85	0.17	0.10	0.06	0.42	82
Нативный	1.83	1.48	0.16	–**	0	–	0.99	98
Оба	1.28	1.00	0.62	0.17	0.08	0.06	0.61	180
Самки								
Инвазионный	0.67	0.40	0.22	0	0	0	0.17	34
Нативный	0.50	1.44	0.28	–	0.28	–	0.87	86
Оба	0.55	0.97	0.24	0	0.05	0	0.41	120
Оба пола								
Инвазионный	0.83	0.82	1.08	0.17	0.10	0.06	0.54	116
Нативный	2.33	2.92	0.44	–	0.28	–	1.86	184
Оба	1.83	1.97	0.86	0.17	0.13	0.06	1.02	300

* – количество посещений солонцов за весь период;

** – не было наблюдений.

пик их солонцевания приходился на май, а с августа они перестали посещать солонцы. Южноякутские самки посещали солонцы интенсивней в июне и посещение ими солонцов продолжалось до сентября включительно. Возможно, что отёл у северной границы ареала происходит чуть позже (в июне), чем в основном очаге ареала, а в мае беременные самки нуждались в потреблении микроэлементов.

По показателям за весь период (табл. 5), в нативном участке – солонцевание благородных оленей наблюдалось чаще, чем в инвазионном, что связано с относительно высокой плотностью населения вида в юго-западной части ареала. Кроме того, в инвазионном участке самки посещали солонцы вдвое реже ($n=34$), чем самцы ($n=82$), что, скорее всего, связано с низкой численностью и долей самок на периферии ареала, или же с концентрацией самцов в районе исследования в этот период года.

В нативной части ареала по 14 модельным животным (9 самцов и 5 самок) нам удалось рассчитать, что самцы в среднем посещали солонцы – 3.6 раза в месяц ($\text{limit}=1-7$), а самки – 3.0 раза ($\text{limit}=1-7$). В общей сложности

в месяц они посещают солонец в среднем 3.4 раза ($\text{limit}=1-7$) через 8–9 суток.

Суммарно по всем наблюдениям: с июля посещаемость солонцов резко снижается – на 56.3% относительно июня. В последующие месяцы она сокращается относительно предыдущих месяцев: в августе – на 80.2%, в сентябре – 23.5%, в октябре – на 53.8%.

В Хакасии отмечают массовое посещение солонцов благородными оленями также в мае-июне [Майманакова, 2013]. Это первый пик активности за год. Второй пик активности, по данным некоторых исследователей [Бгатов, Паничев, Собанский, 1988], в Сибири приходится на август месяц, перед гоном. По нашим данным, в августе на периферии ареала солонцы посещали только самцы, но активность была не такой высокой, как в июне-июле.

Сроки прекращения посещения благородными оленями солонцов меняются по годам. По утверждению Б.Г. Водопьянова и Н.С. Свиридова [1976], посещение искусственных и естественных солонцов этими оленями прекращается в дни с температурой воздуха ниже $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$. Местные охотники связывают окончание посещения солонцов с урожаем

грибов [Егоров, 1965]. Зимние посещения солонцов редки, ограничиваются непродолжительным лизанием мёрзлой земли [Бгатов, Паничев, Собанский, 1988]. В снежное время года (декабрь – март) мы периодически ($n=12$) наблюдали погрызы благородными оленями обнажённых прибрежных грунтов в долинах рек и ручьёв.

За весь период исследований частота посещений солонцов самцами и самками большой разницы не имеет: самцы 50.9%, самки – 49.1% (рис. 4). В нативной части ареала преобладают самки (54.9%), в инвазионной части, наоборот, самцы (58.3%). Это, скорее всего, связано с тем, что на периферию ареала отгоняются молодые самцы, а возможно, и с тем, что большинство наблюдений фотоловушками проведено на солонце по р. Буотама, где концентрируются в летнее время самцы.

В июне самки удаляются телиться в глухие места, и в это время самцы собираются вместе. Возможно, что участок р. Буотама и Лютенга более привлекателен для самцов благородного оленя, и в этот период года они концентрируются на этом участке, а самки переходят на отёл в сторону р. Амга, где есть

благоприятные для этого условия. На солонце по р. Курум-Кюнью, которая является притоком р. Амга, преобладают самки.

Суточная динамика посещения солонцов. Нами отмечено, что посещаемость оленями солонцов зависит и от времени суток. Мы подсчитали, что с 8 ч утра до 20 ч вечера (далее – день) активность солонцевания невысокая. Для детализации период с 20 ч до 8 ч разделили на три части: закат (вечер) – с 20 ч до 24.00 ч; самое тёмное время суток (ночь) – с 24.00 до 4.00 ч и рассвет (утро) – с 4.00 ч до 8.00 ч (табл. 6). Следует отметить, что относительно других регионов и стран, где проводились подобные исследования, световой день в летний период (особенно в конце с 24 ч ночи до 4 ч утра (33.7%). Наименьшая посещаемость солонцов в зоне расширения ареала наблюдалась днём с 8 ч до 20 ч (16.8%). Это объясняется повышенной населённостью людьми центральной части Якутии и влиянием фактора беспокойства. В отличие от этого в нативной части ареала благородные олени в дневное время чаще всего посещали солонцы (32.6%). Этот факт можно объяснить тем, что в той части ареала наблюдения проводились в заповеднике со

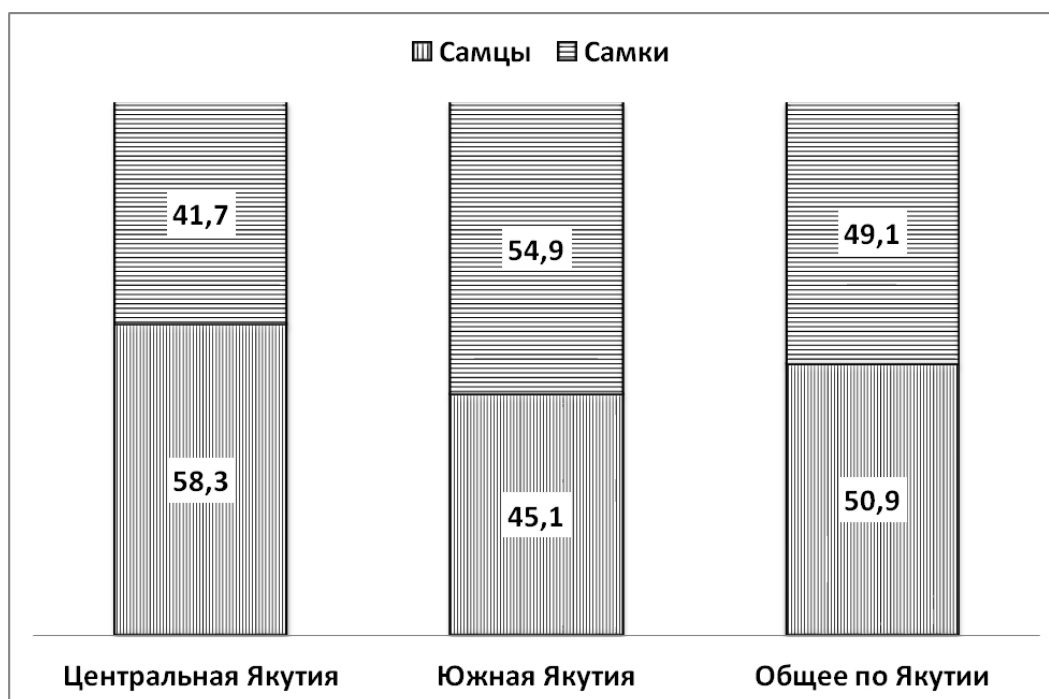


Рис. 4. Соотношение полов среди благородных оленей, посетивших солонцы (%)

Таблица 6. Суточная динамика посещаемости солонцов (%)

Участок ареала	Самцы					n	Самки					n	Оба пола					n
	день	вечер	ночь	утро	день		вечер	ночь	утро	день	вечер		ночь	утро				
Инвазионный	8.9	20.9	43.3	26.9	67	32.3	20.6	14.8	32.3	34	16.8	20.8	33.7	28.7	101			
Нативный	28.4	14.8	39.2	17.6	74	37.0	19.2	21.9	21.9	73	32.6	17.0	30.7	19.7	147			
Обе части	19.1	17.7	41.2	22.0	141	35.5	19.6	19.6	25.3	107	26.2	18.5	31.8	23.4	248			

строгим режимом охраны, действующим уже в течение 33 лет.

В целом по Якутии, интенсивное посещение солонцов оленями зарегистрировано в самое тёмное время суток – с 24 ч до 4 ч утра (31.8%), а наименьшее количество посещений – на закате, с 20 ч до 24 ч (18.5%).

Отмечены половые различия в суточной динамике посещения солонцов оленями. Самцы большей частью заходят на солонец с 24 ч до 4 ч утра. Самки часто посещают его в светлое время суток, что, скорее всего, обусловлено иерархией: присутствие самцов в ночное время суток на солонцах отпугивает самок. А.К. Федосенко [1980], он же и Р.Ж. Байдавлетов [1989] отмечали заходы маралов Алтая на солонец в вечернее и утреннее время, а маралов Тянь-Шаня весной – в дневное время.

Поведение на солонце. благородные олени ведут себя на солонцах, в отличие от лосей, очень настороженно. Через каждые 3–5 мин они поднимают голову и долго прислушиваются. Самцы ведут себя осторожнее, чем самки и молодняк. Хотя другие авторы [Майманакова, 2013] отмечают обратное. При постороннем шуме или запахе самцы какое-то время настораживаются и, если опасность не предвидится, то продолжают солонцевать, или, издавая грубый лай, пытаются напугать. Во время визуальных наблюдений за самцами было отмечено их иерархическое поведение. Чтобы напугать и отогнать, находящегося на солонце взрослого оленя, молодой самец вначале пытался в скрытой от солонца стороне подпрыгивать. Взрослый самец насторожился, но не ушёл. Когда молодой самец всё-таки подошёл солонцевать, взрослый отгонял молодого с солонца,

делая прыжки в его сторону, выпады рогами и передними копытами. При этом молодой отбегал в сторону, но возвращался солонцевать.

Осторожное поведение благородных оленей на солонцах и посещение их в тёмное время суток, скорее всего, обусловлено охотой на солонцах. Например, по наблюдениям Г.Г. Собанского [1980], при отстреле зверя на постоянных местах кормёжки количество зверей, выходящих кормиться, уменьшается в 2–3 раза, а пик активности смещается на тёмные часы – с 22–23 до 4–5 ч. Такое же поведение оленей отмечено в охотничьих хозяйствах Алтая [Соколов, Кузнецов, 1978].

Заключение

По результатам проведённых исследований, в Якутии в почвах зверовых солонцов нативной части ареала благородного оленя содержание большинства химических элементов выше, чем в почвах инвазионной части ареала. В глинистых экскрементах оленей из нативной части ареала уменьшается относительно солонцовых почвенных проб содержание магния, натрия и хлора, а в фекалиях оленей из инвазионной части – только содержание натрия.

На юго-западе Якутии благородные олени охотно посещают солонцы различных типов, находящиеся в поймах крупных рек и верховьях речек, а на севере ареала предпочитают литоморфные солонцы, находящиеся на склонах сопков, возвышенностей. Частота посещений солонцов на вновь осваиваемых территориях на 53.6% ниже, чем на обжитых.

В нативной зоне олени солонцуют на 41.3% быстрее, чем в зоне расширения ареала, что

объясняется низким содержанием микроэлементов в почвах центральнокутских солонцов, а также гидроморфным состоянием солонца на юго-западе Якутии. В нативной части ареала самки солонцуют лишь на 4.5% дольше самцов, что связано с гидроморфностью солонца в оз. Сордонноох, который более охотно посещался самками. В инвазионной части самки солонцевали на 23.4% дольше, чем самцы.

В нативной части ареала преобладают самки (54.9%), а в инвазионной, наоборот, самцы (58.3%). Это, скорее всего, связано с тем, что на периферию ареала отгоняются молодые самцы. Как следствие, солонцы на вновь осваиваемой территории самки посещают вдвое реже ($n=34$), чем самцы ($n=82$).

В нативной части ареала солонцевание оленей наблюдали с мая по сентябрь, а его пик у самцов приходился на май-июнь, а в инвазионной – с мая по октябрь с пиком у самцов в июле. Растянутый период литофагии и смещение его пика в инвазионной части, возможно, связаны с относительно поздней вегетацией растений на этом участке, что обусловлено его северным расположением. В нативной части интенсивное посещение солонцов самками наблюдается в июне после отёла во время усиленной лактации, и именно у самок солонцевание продолжается до сентября. В инвазионной части ареала интенсивная литофагия самок наблюдается в мае у беременных самок, а с августа не зафиксировано ни одного посещения ими солонца.

Суточная динамика посещаемости солонцов изменилась таким образом: в нативной части ареала благородные олени чаще посещали солонцы в дневное время (32.6%), а в инвазионной – в самое тёмное время суток (с 24 ч до 4 ч утра, 33.7%). Наименьшая посещаемость солонцов юго-западной Якутии приходилась на вечер – с 20 до 24 ч (17.0%), что связано с заповедным режимом на солонцах, а центральнокутских – на светлое время суток (с 8 до 20 ч, 16.8%). В обоих исследованных участках самцы обычно заходят на солонец с 24 до 4 ч утра, а самки – в светлое время суток, что обусловлено иерархией полов.

Таким образом, в зоне расширения ареала в Якутии выявлены следующие эколого-поведенческие изменения солонцевания благородного оленя: а) предпочтение литоморфных солонцов и увеличение разовой продолжительности солонцевания, что диктуется низким содержанием почвенных микроэлементов в палевых почвах Центральной Якутии; б) увеличение периода литофагиальной активности (до 5 месяцев), что связано с относительно поздней вегетацией растений, поздним началом морфолого-физиологических пертурбаций в организме оленей, а также климатическими факторами; в) смещение пика суточной посещаемости солонцов на самое тёмное время из-за густонаселённости человеком центральной части Якутии.

Благодарности

Авторы выражают свою благодарность администрации заповедника «Олёкминский» за любезно предоставленные материалы фотоловушек с солонца «Сордонноох» и солонца «Ураанах».

Исследование выполнено при финансовой поддержке базового проекта VI.51.1.11. «Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение» (рег. номер АААА-А17-117020110058-4).

Литература

- Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
- Аргунов А.В., Кривошапкин А.А., Боескоров Г.Г. Косуля Центральной Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2015. 123 с.
- Атлас сельского хозяйства Якутской АССР. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, 1989. 115 с.
- Бгатов В.И., Паничев А.М., Собанский Г.Г. Зверовые солонцы в горах Сибири // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1988. Т. 93, вып. 2. С. 42–53.
- Водопьянов Б.Г., Свиридов Н.С. Учёт охотничьих животных. Иркутск: Изд-во Иркутск. с.-х. ин-та, 1976. 38 с.
- Егоров О.В. Дикие копытные Якутии. М.: Наука, 1965. 259 с.

- Летопись природы Олёкминского заповедника. Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса Олёкминского заповедника. Книга 25. 2011 год. Олёкминск, 2012. 138 с.
- Майманакова И.Л. Особенности поведения маралов (*Cervus elaphus sibiricus* Severtzov, 1873) на солонцах в условиях горно-таёжного участка «Малый Абакан» заповедника «Хакасский» // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2013. Т. 22. № 4. С. 49–54.
- Паничев А.М. Зверовые солонцы Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. 206 с.
- Паничев А.М., Голохваст Л.С. О причинах и следствиях литофагального инстинкта // Успехи наук о жизни. 2009. № 1. С. 70–81.
- Паничев А.М., Гульков А.Н. Природные минералы и причинная медицина будущего. Владивосток: Изд-во ДВГТУ, 2001. 210 с.
- Свиридов Н.С. Марал // Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесная пром-сть, 1978. С.129–159.
- Собанский Г.Г. Лоси и маралы на горном озере северо-восточного Алтая // В сб.: Копытные фауны СССР: экология, морфология, исполъз. и охрана. Тез. докл. (Совещ., 24–26 дек. 1979 г.) / Отв. ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1980. С. 309–311.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В. Суточные ритмы активности млекопитающих. М.: Наука, 1978. 263 с.
- Степанова В.В. Суточная активность и питание *Cervus elaphus* (*Artiodactyla*, *Cervidae*) в условиях Якутии // Зоологический журнал. 2003. Том 82. № 6. С. 724–730.
- Степанова В.В. Расширение северо-восточной границы ареала благородного оленя (*Cervus elaphus* L., 1758) в Якутии // Зоологический журнал. 2004. Том 83. № 12. С. 1495–1498.
- Степанова В.В. Расширение ареала благородного оленя в Якутии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 49–59 // (http://sevin.ru/invasjour/issues/2009_2/stepanova...2.pdf). Проверено 15.11.2017.
- Степанова В.В., Аргунов А.В. Пространственно-временная динамика ареалов благородного оленя (*Cervus elaphus*, *Cervidae*) и сибирской косули (*Capreolus pygargus*, *Cervidae*) в Якутии // Экология. 2016. № 1. С. 51–55.
- Степанова В.В., Аргунов А.В., Охлопков И.М., Кириллин Р.А. Литофагальная активность лося (*Alces alces* L., 1758, *Cervidae*, *Artiodactyla*) в Центральной Якутии // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 6 // (<http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=25778>). Проверено 15.11.2017.
- Степанова В.В., Кривошапкин А.А. Солонцевание диких копытных в Якутии // Охота и охотничье хозяйство. 2008. № 7. С. 6–8.
- Степанова В.В., Охлопков И.М. Экология благородного оленя Якутии. Новосибирск: Наука, 2009. 135 с.
- Степанова В.В., Охлопков И.М. Ареал и численность благородного оленя (*Cervus elaphus* L.) в Якутии // География и природные ресурсы. 2010. № 4. С. 95–100.
- Уголев А.М. Физиология и патология пристеночного (контрактного) пищеварения. Л.: Наука, 1967. 230 с.
- Федосенко А.К. Марал. Алма-Ата: Наука, 1980. 198 с.
- Федосенко А.К., Байдавлетов Р.Ж. Маралы. Лоси. Алма-Ата: Кайнар, 1989. 300 с.
- Ayotte J.B., Parker K.L., Arocena J.M., Gillingham M.P. Chemical composition of lick soils: functions of soil ingestion by four ungulate species // Journal of Mammalogy. 2006. Vol. 87. No. 5. P. 878–888.
- Stepanova V.V., Argunov A.V., Kirillin R.A., Okhlopov I.M. Time-study of moose (*Alces alces* L., 1758) geophagia activity in the Central Yakutia // Russian journal of theriology. No. 2. 2017. P. 185–190 // (<http://zmmu.msu.ru/rjt/rus/articles/article.php?volume=16&issue=2&pages=185-190>). Проверено 25.01.2018.

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF GEOPHAGIA ACTIVITY OF RED DEER (*CERVUS ELAPHUS L., 1758,* *CERVIDAE, ARTIODACTYLA*) OF YAKUTIA IN NATIVE AND INVASIVE PARTS OF THE RANGE

© 20197 Stepanova V.V.*, Argunov A.V.**, Okhlopkov I.M.***

Institute of Cryolithozone Biological Problems, Siberian Division of the Russian Academy of Sciences,
Yakutsk 677891, Russia.

e-mail: * valstep@yandex.ru, ** argal2@yandex.ru, *** imokhlopkov@yandex.ru

Registration of deer geophagia by the means of photo-traps was carried out at 5 natural salt licks of Yakutia, including the native part of the range (2) and the expansion zone of the species range (3). In chemical analysis we revealed that the content of most chemical elements is richer in the soils of animal solonetz of the native part of the range than in soils of the invasive part. In total, 295 of photo-trap days were conducted. During this period 238 single and group visits of salt licks were recorded. The stay of 300 deer on the salt licks was noted, including repeated visits by the same individuals. The identification of individuals by age and sex revealed only 55 deer: 28 males and 27 females. The maximum number of deer in simultaneous geophagia was 5 individuals. The duration of deer geophagia on average ($M \pm m$) constituted 13.8 ± 1.4 min [limit 1–98; $n=232$]. The duration of geophagia in invasive part of the range was one and a half time longer than in the native part of the range. Intensive visiting the salt licks by deer was registered in the darkest time of a day – since 24 hours midnight to 4 a.m., and the lowest number of visits was observed at a sunset: from 20 p.m. to midnight. Attendance of the salt licks by months is higher in May and June, since July it decreases. The sex ratio of individuals that visited the salt licks was as follows: males – 50.9% and females – 49.1 %.

Key words: geophagia, salt licks, red deer, Yakutia, the temporal distribution, behavior.

УДК 595.384.1(262.5+262.54)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ВОСТОЧНОЙ КРЕВЕТКИ *PALAEEMON MACRODACTYLUS* RATHBUN, 1902 (CRUSTACEA DECAPODA PALAEMONIDAE) В ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ВОДАХ РОССИИ В ЧЕРНОМОРСКО-АЗОВСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2019 Тимофеев В.А.^{а, *}, Симакова У.В.^{б, **},
Спиридонов В.А.^{б, ***}

^а Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
пр-т Нахимова, 2, Севастополь 299011, Россия.

^б Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Нахимовский пр-т, 36, Москва
117997, Россия.

e-mail: * tamplier74@mail.ru, ** yankazeisig@gmail.com, *** vspiridonov@ocean.ru

Поступила в редакцию 28.11.2018, После доработки 20.02.2019, Принята к публикации 27.02.2019

В июле 2018 г. в районе Керченского пролива (Азовское море, побережье косы Чушка, Краснодарский край) впервые для вод европейской части России была обнаружена восточная креветка *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 г. Её природный ареал располагается в северо-западной Пацифике, а инвазионный охватывает прибрежные воды атлантического побережья Европы, тихоокеанского и атлантического побережья США и побережья Аргентины. Пойманная яйценосная самка обнаруживает некоторые морфологические отличия в вооружении и относительной длине рострума от особей из краевой части природного ареала (залив Петра Великого). Будучи обнаружен в Чёрном море у побережья Румынии в 2002 г., *P. macrodactylus* значительно расширил область распространения в этом бассейне. Наиболее вероятный путь распространения этого вида – балластные воды, но нельзя исключить вариант колонизации из существующих районов вселения путём переноса личинок креветок с морскими течениями. В этом случае можно ожидать наличия уже сложившихся популяций восточной креветки в водах Турции и Грузии. *P. macrodactylus* активный вид-вселенец, заселяющий переходные воды между морем и континентальными водоёмами. В связи с этим, важно отслеживать распространение данной креветки с целью прогноза последствий для местных видов и экосистем.

Ключевые слова: чужеродный вид, морфологическая изменчивость, судоходство, переходные воды, возможное воздействие, Чёрное море, Керченский пролив.

Введение

В связи с огромными издержками, связанными с последствиями биологических инвазий, интерес к проблеме видов-вселенцев и их воздействия на морское биоразнообразие и экосистемы, особенно прибрежных зон морей и пресноводных водоёмов, в последние годы резко возрос. Биологические инвазии часто затрагивают эстуарные экосистемы [Rikke et al., 2008]. Чужеродные виды являются одной из наиболее серьёзных угроз для сохранения естественного биоразнообразия [Coblentz, 1990; Mooney, Cleland, 2001; Shea, Chesson,

2002; Grosholz, 2002]. Инвазия новых видов, по значимости влияния на биологическое разнообразие, занимает вторую позицию после разрушения естественных местообитаний организмов в результате антропогенной деятельности [Wilcove et al., 1998].

Восточная креветка (англ. oriental prawn) *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 происходит из прибрежных вод северо-западной части Тихого океана, встречаясь у берегов Японии, Кореи, южной части российского Приморья, северного Китая и Тайваня [Rathbun, 1902; Кобякова, 1936, 1967; Kubo, 1942; d'Udekem

d'Acoz et al., 2005; Марин, 2013; Ashelby et al., 2013]. За пределами природного ареала этот вид был зарегистрирован в водах США [Newman 1963; Jensen, 1995; Ruiz et al., 2000; Elder, 2009], в Австралии [Buckworth, 1979; Holthuis, 1980; Pollard, Hutchings, 1990; Bruce, Coombes, 1997; Davie, 2002, Walker, Poore 2003, Poore, 2004], в Аргентине [Spivak et al., 2006], у атлантического побережья Европы [Cuesta et al., 2004, González-Ortegón, Cuesta, 2006; Béguer et al., 2007; Chicharo et al., 2009], в южной части Северного моря [Ashelby et al., 2004; d'Udekem d'Acoz et al., 2005; González-Ortegón et al., 2007; Worsfold, Ashelby 2008], в западной части Средиземного моря [Torres et al., 2012; Cuesta et al., 2014], а также в западной части Чёрного моря [Micu, Niță, 2009; Raykov et al., 2010]. Всего известно не менее шести географических регионов, в которых этот вид был обнаружен в период 1957–2012 гг. (рис. 1) [Ashelby et al., 2013].

P. macrodactylus – эвригалинный вид. Чаще всего он встречается в эстуариях и устьях рек,

в распреснённых морских акваториях на илистых и песчаных грунтах. Именно в устьях рек отмечена самая высокая плотность населения вида [Newman, 1963; Born, 1968; Micu, Niță, 2009]. Наиболее благоприятные условия для его обитания – при солёности 5–10‰, но он также может встречаться в воде с солёностью до 35‰. [Ogawa et al, 1983; González-Ortegón, Cuesta, 2006]. В частности, в водах залива Петра Великого восточная креветка обитает при солёности более 30‰ [Кобякова, 1967; данные авторов]. Кроме способности выносить значительные колебания солёности, вид толерантен к изменениям таких физико-химических свойств воды как температура и содержание растворённого кислорода [Chicharo et al., 2009; González-Ortegón et al., 2010]. Благодаря этим эколого-физиологическим особенностям [Newman, 1963; Omori, Chida, 1988; Ashelby et al., 2013], высокой способности к саморасселению и высокому генетическому разнообразию инвазивных популяций [Lejeusne et al., 2014], вселенец легко адаптируется к условиям среды

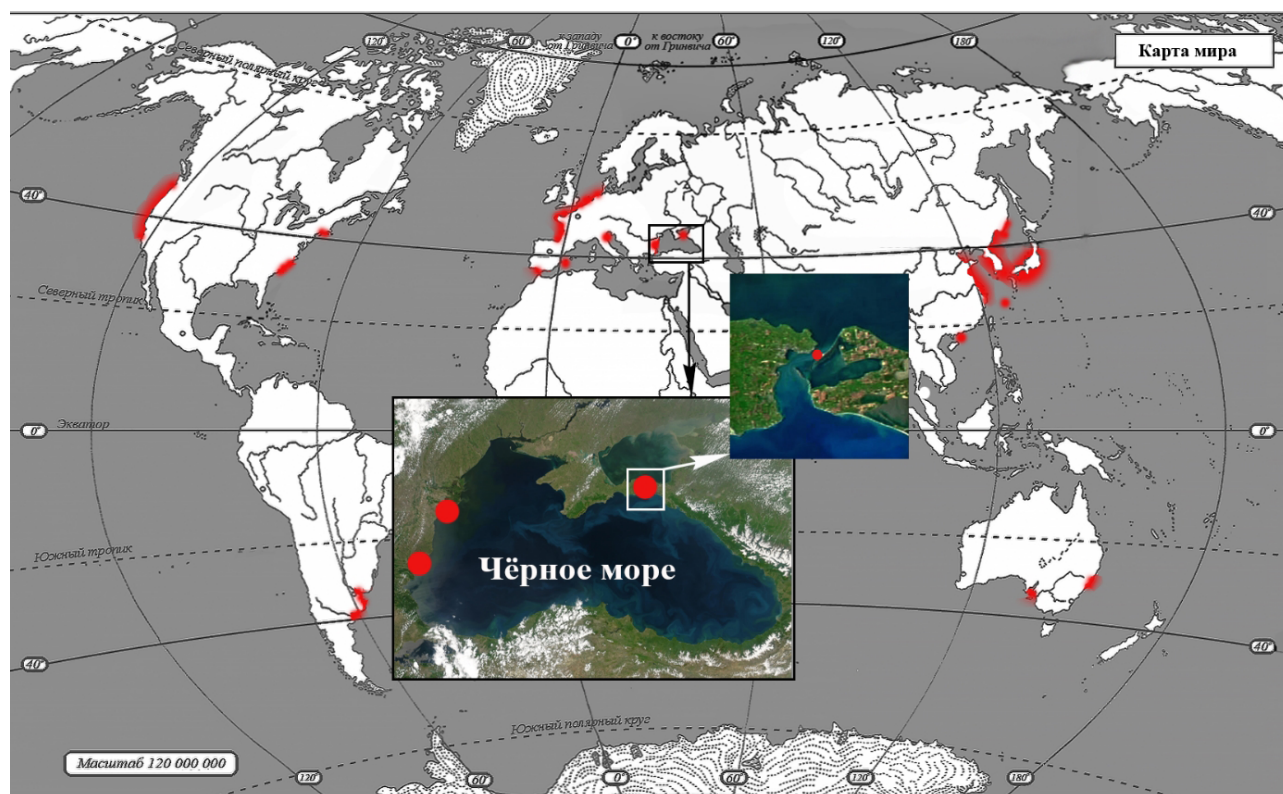


Рис. 1. Современное распространение *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902. По Ashelby et al. [2013], Lejeusne et al. [2014] и нашей находке в Керченском проливе Азовского моря (врезка в центре картосхемы).

в новых местах обитания, что, в свою очередь, позволяет ему колонизировать обширные акватории за пределами естественного географического ареала.

Ни в восточной части Черноморско-Азовского бассейна, ни в водах европейской части России в целом восточная креветка ранее не была встречена. В данном исследовании сообщается и обсуждается первая находка взрослого экземпляра *P. macrodactylus* в территориальных водах европейской части Российской Федерации (Керченский пролив, Азовское море).

Материал и методика

Palaemon macrodactylus был обнаружен в июле 2018 г. во время полевых работ по изучению биологического разнообразия и чужеродных видов, проводящихся с 2008 г. в прибрежной зоне Керченского пролива, Таманского залива и черноморского побережья Краснодарского края специалистами Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН) Южного научного центра РАН, Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН (ИМБИ РАН) и ФГБУ «Государственный природный заповедник Утриш» [см. Zalota et al., 2016; Симакова, Смирнов, 2017; Колючкина и др., 2018; Kolyuchkina et al., 2018]. Материал собран в центральной части Керченского пролива, у побережья косы Чушка (Краснодарский край) (рис. 1), на глубине 1–1.5 м. Креветка поймана у затопленного каната с обрастаниями, лежавшего на песчаном (с небольшим содержанием ракуши) дне. На момент лова солёность воды в среднем составляла 16‰, а температура – 22 °С. Массовые виды донной макрофауны включали *Anadara kagoshimensis*, *Palaemon adspersus* и *Diogenes pugilator*.

Для сравнения использован материал из нативного ареала *P. macrodactylus*, собранный в заливе Петра Великого (Японское море) в июне – октябре 2017 г. Все креветки были сфотографированы для документирования естественной окраски. Собранные экземпляры депонированы в Зоологическом музее Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (ЗММУ). Образцы их

тканей для анализа ДНК хранятся в 96%-м этаноле в коллекции генетических образцов Лаборатории экологии прибрежных донных сообществ ИО РАН.

Экземпляры *P. macrodactylus* были идентифицированы по характерным морфологическим признакам вида [Smaldon, 1979; Ashelby et al., 2004; d’Udekem d’Acoz et al., 2005; González-Ortegón, Cuesta, 2006].

У исследованных особей были измерены: длина карапакса (ДК) от середины края орбиты глаза до середины заднего дорсального края, длина рострума, высота рострума и расстояние от конца рострума до основания первого после субапикального дорсального зубчика, подсчитано число дорсальных (не считая трёх пост-ростральных) и вентральных зубчиков рострума. Пойманная в Керченском проливе самка и отделённая от неё кладка были взвешены на лабораторных электронных весах ACCULAB с точностью до 0.5 мг. От кладки была взята навеска, взвешена, после чего содержащиеся в ней развивающиеся яйца были сфотографированы с использованием бинокля Leitz и камеры Leica. Подсчёт и измерения размеров яиц были выполнены по фотографии. Общее количество яиц в кладке оценено с помощью решения пропорции «масса навески/ масса кладки = число яиц в навеске / число яиц в кладке».

Результаты и обсуждение

Таксономическая, морфологическая и экологическая характеристика

Класс Crustacea Brünnich, 1772
Отряд Decapoda Latreille, 1802
Инфраотряд Caridea Dana, 1852
Семейство Palaemonidae Rafinesque, 1815
Palaemon macrodactylus Rathbun, 1902
Рис. 2. А – В.

Материал. 1 самка с кладкой на плеоподах (ЗММУ Ма 3617; ДК (длина карапакса) 10.5 мм), Азовское море, Керченский пролив, коса Чушка, 45°20'52.7" с. ш., 36°41'01.7" в. д., 1–1.5 м, песок, у лежащего на дне каната, под-

водный ручной сбор, сборщик У.В. Симакова, 04.07.2018 г.

3 самки (ЗММУ Ма 3623; ДК 6.8–7.4 мм), Японское море, залив Петра Великого, Амурский залив, г. Владивосток, у яхт-клуба, 43°06'0" с. ш. 131°51'38" в. д. сачок, сборщик С.Е. Аносов, 24.06.2017 г.

3 самки (ДК 7.9–9.2 мм), 2 самца (ДК 4.7–5.4 мм) (ЗММУ Ма 3619) Японское море, залив Петра Великого, о. Русский, лагуна у о. Ахлестышева, 42°59'55" с. ш. 131°55'52" в. д., 0.5–0.7 м, песок, заросли морской травы (*Zostera* sp.), сачок, сборщик В.А. Спиридонов, 03.10.2017 г.

Морфологические особенности и изменчивость. Следующие диагностические призна-

ки позволяют надёжно отличить восточную креветку от обитающих в Керченском проливе видов Palaemonidae (*Palaemon adspersus* Rathke, 1837 и *Palaemon elegans* Rathke, 1837): 1) количество зубчиков на дорсальном крае рострума и вдоль средней линии карапакса, которое составило 9 у найденного у побережья косы Чушка *P. macrodactylus* (рис. 2 А; не считая субапикальный зубчик), в отличие от 7–9 у *P. elegans* и 5–6 у *P. adspersus*; 2) наличие у *P. macrodactylus* двойного ряда плёнчатых щетинок на вентральном крае рострума (рис. 2 Б) против единственного ряда у *P. elegans* и *P. adspersus* (рис. 2 Г); 3) более короткая ветвь внешнего жгутика антеннулы, которая сращена на 20% от длины более

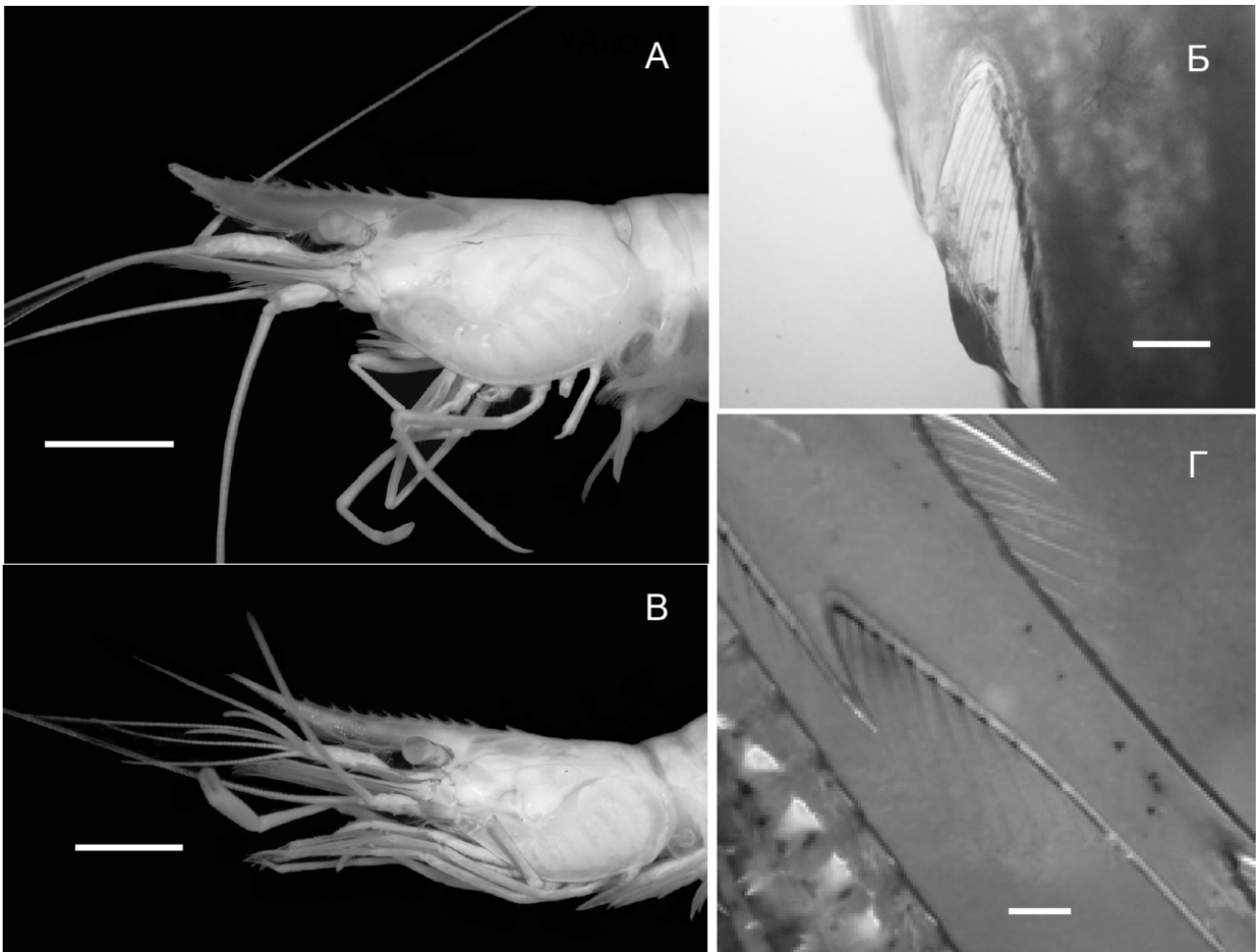


Рис. 2. Характерные признаки *Palaemon macrodactylus* (А – В) и *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Г). А: *P. macrodactylus*, самка, Керченский пролив (ЗММУ Ма 3617), цефалоторакс и рострум; Б: тот же экземпляр, щетинки на нижнем крае рострума; В: *P. macrodactylus*, самка, залив Петра Великого (ЗММУ Ма 3619), цефалоторакс и рострум; Г: *P. elegans*, экземпляр, собранный в Керченском проливе, щетинки на нижнем крае рострума. Масштабная линейка 5 мм (А, В), 0.55 мм (Б, Г).

длинной ветви у *P. macrodactylus*, около 50% у *P. elegans* и около одной трети у *P. adspersus*; 4) длина пальцев клешней 2-й пары переопод у *P. macrodactylus* составляет около 0.7 длины ладони.

Между экземплярами из Азовского моря и особями из залива Петра Великого имеются следующие отличия. Особь из Керченского пролива (рис. 2 А) имеет относительно более короткий (даже с учётом обломанного кончика) рострум, составляющий около 0.9 ДК против 1.043–1.196 (в среднем 1.09 ± 0.027 , $n=6$) для самок и 1.106–1.185 для самцов из залива Петра Великого. Самка из инвазионного ареала имеет меньшее число зубчиков на дорсальном крае рострума (6 – не считая субапикального) и 3 постростральных зубца, расположенных позади от уровня орбиты (рис. 2 А), что соответствует нижней границе нормы [d'Udekem d'Acoz et al., 2005]. Дальневосточные особи характеризуются обычными для вида 7–8 зубчиками у самок (в среднем 8.7 ± 0.21 , $n=6$) и 7 – у самцов ($n=2$) (рис. 2 В).

Окраска. Карапакс, абдомен и наиболее массивные переоподы самки из Керченского пролива (сфотографированной несколько часов спустя после поимки и к тому времени погибшей) палево-коричневатые, с размытым светло-коричневатым мраморным узором, со светло-зеленоватой полосой вдоль оси тела дорсально; менее массивные конечности и рострум полупрозрачные; на переоподах присутствуют следы жёлтых поперечных полосок. Особи из залива Петра Великого сфотографированы живыми и окрашены ярче: карапакс, плевры абдомена, тельсон и уроподы мраморно-коричневатые, абдомен в мелкую коричневатую точку, беловато-коричневатая размытая полоса вдоль оси тела дорсально, по бокам карапакса и абдомена перламутровые пятнышки; переоподы с чередующимися беловатыми и коричневатыми полосками и жёлтыми полосами в дистальной части меро-, карпо- и проподитов. Такая окраска соответствует документированной для особей из других участков, как природного (залив Восток, Приморье) [Марин, 2013: табл. 40, 4], так инвазионного (Бельгия) ареалов [d'Udekem d'Acoz et al., 2005: fig. 1 b, c].

Репродуктивные характеристики. Яйценосная самка из Керченского пролива имела кладку из 1950 яиц на ранней стадии эмбрионального развития серо-голубого цвета. Они имеют овальную форму и средние размеры $521.2 \pm 16.18 \times 413.5 \pm 9.87$ мкм.

Возможные пути расселения в Черноморско-Азовском бассейне

В Чёрном море *P. macrodactylus* имеет хорошо развитые популяции у румынского [Mіcu, Niță, 2009] и болгарского побережий [Raykov et al., 2010]. Принимая во внимание потенцию этого вида к саморасселению, можно предположить два варианта его появления в Керченском проливе:

1. *Естественное расширение ареала с морскими течениями.* Этот вариант менее вероятен в связи с особенностями макроциркуляции вод Чёрного моря, которая представляет собой циклонический круговорот [Книпович, 1932; Залогин, Косарев, 1999]. Это препятствует пассивному расселению взрослых особей или пелагических личинок на восток вдоль северного побережья моря. Распространение вида от западного побережья с течениями более вероятно на юг к турецкому побережью и далее вдоль прибрежной полосы на восток в сторону вод Грузии и юго-восточной части побережья Краснодарского края России. Пока информация об этом отсутствует.

2. *Вселение вида с балластными водами судов из районов с ранее сформировавшимися популяциями.* *P. macrodactylus* с момента его первой находки в 2002 г. расселился вдоль западного побережья Чёрного моря. Вид уже имеет весьма протяжённую область обитания у побережья Румынии и Болгарии [Mіcu, Niță, 2009; Raykov et al., 2010]. Большинство районов, в которых он был зарегистрирован, расположены вблизи крупных международных портов и районов активного судоходства. Считается, что наиболее вероятным способом распространения *P. macrodactylus* (как пелагических личинок, так и взрослых особей) является забор, дальнейшая транспортировка и сброс балластных вод судов [Carlton, 1985; Ashelby et

al., 2004; Cuesta et al., 2004; d'Udekem d'Acoz et al., 2005; Spivak et al., 2006; Béguyer et al., 2007; González-Ortegón et al., 2007; Micu, Niță, 2009; Ashelby et al., 2013; Lejeusne et al., 2014]. Появление вселенца в Керченском проливе, вероятнее всего, связано с транспортным потоком, поскольку точка сбора расположена вблизи стоянки крупнотоннажных судов и находится в районе активного судоходства. Морское движение в проливе весьма интенсивно: более 2 тыс. крупнотоннажных (до 100 тыс. т) и малотоннажных (до 5 тыс. т) судов в год, не считая постоянного скопления судов на перегрузочном рейде у входа в пролив [Фашук, Петренко, 2008].

Во время мониторинговых исследований, проводимых здесь ранее [Фашук и др., 2012], а также обследований авторами района Керченского пролива и Таманского залива, начиная с 2008 г. [см. Zalota et al., 2016], *P. macrodactylus* ранее не был отмечен, что может указывать на его недавнее вселение в данный регион.

Наличие самки с кладкой в июле соответствует литературным данным, указывающим на период размножения восточной креветки с середины апреля по октябрь в природном ареале [Omori, Chida, 1988]. Это говорит о формировании популяции вида в Керченском проливе. В то же время доказательством того, что она уже сформирована, может служить только регулярное обнаружение всех основных возрастных групп вида и свидетельства успеха размножения в этом районе.

Различия между особями региона-донора и региона-реципиента

Крупномасштабное филогеографическое исследование на базе гена субъединицы I митохондриальной цитохромоксидазы показало, что вселение восточной креветки в европейские воды происходило из разных источников (в частности из Японии) и разнообразие гаплотипов в интродуцированных популяциях зачастую выше, чем разнообразие нативных популяций [Lejeusne et al., 2014]. Районы наших исследований представляют значительный интерес, поскольку являются

краевыми участками как природного (залив Петра Великого), так и инвазионного (Керченский пролив) ареалов *Palaemon macrodactylus*.

Возможные эффекты вселения

Результаты вторжения восточной креветки в экосистемы европейских вод (включая черноморский регион), пока неизвестны [Worsfold, Ashelby, 2008; Micu, Niță, 2009; González-Ortegón et al., 2010]. Для их обнаружения необходим долгосрочный мониторинг её поселений, поскольку эти последствия обычно проявляются после завершения адаптационного периода и возрастания численности вида-вселенца в новом месте обитания [Herborg et al., 2005]. Появление нового вида *Palaemonidae* может оказаться экономически ценным для рыбаков и стать источником пищи для многих рыб, но при этом возможно подавление численности местных видов креветок. Так, инвазия *P. macrodactylus* в Калифорнии послужила причиной резкого снижения численности вида *Crangon franciscorum* [Ricketts et al., 1968; Sitts, Knight, 1979; Siegfried, 1982]. Существует и опасность заражения местных видов десятиногих ракообразных привнесёнными извне грибковыми заболеваниями [Gil-Turnes et al., 1989].

P. macrodactylus обладает определённым конкурентным преимуществом по сравнению с такими видами как *P. elegans*, *P. adspersus*, *P. serratus* и *Crangon crangon* благодаря своей высокой репродуктивной активности и длительному нерестовому сезону (апрель – октябрь) [Omori, Chida 1988; Ashelby et al., 2004; Béguyer et al., 2007; Micu, Niță, 2009]. Помимо этого, как упоминалось ранее, *P. macrodactylus* способен выдерживать условия дефицита кислорода и значительные колебания солёности по сравнению с местными видами [Chícharo et al., 2009]. Восточные креветки в основном плотоядны и могут стать пищевыми конкурентами местным видам [González-Ortegón et al., 2010]. Возможно также, что наличие достаточных пищевых ресурсов для этих видов креветок могут приводить к расхождению их спектров питания с таковыми других

десятиногих ракообразных [Micu, Niță, 2009]. *P. acrodactylus*, скорее всего, уже колонизовал большую часть европейского побережья, но не ясно, станет ли этот вид там столь же распространённым, как в умеренной климатической зоне восточной части Тихого океана. В отличие от США, прибрежные воды Европы населяют несколько широко распространённых местных представителей сем. Palaemonidae, в связи с чем *P. macrodactylus* придётся разделить пространство и пищу с местными конкурентами [d'Udekem d'Acoz et al., 2005].

Благодарность

Авторы благодарны В.Л. Семину, С.Е. Аносову и А.А. Майссу за помощь в проведении полевых исследований, А.К. Залоте за методические рекомендации по подсчёту яиц в кладке креветки и А.А. Ковалевскому за помощь в обработке фотографий. Мы чрезвычайно признательны Р.Н. Буруковскому за рецензирование статьи и сделанные замечания.

Полевые работы в Керченском проливе в 2018 г. проводились в рамках государственных заданий ИО РАН № 0149-2019-0008 «Морские и океанские экосистемы в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия: структура и биологическая продуктивность экосистемы Арктического бассейна и морей России, экосистемы и потенциальные биологические ресурсы открытого океана» и ИМБИ РАН № 0828-2018-0002 «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана». Работы в заливе Петра Великого и подготовка статьи поддержаны проектом РФФИ 16-04-01526 «Масштабы и особенности эндемизма фауны Crustacea Decapoda в морях России».

Литература

Залогин Б.С., Косарев А.Н. Моря. М.: Мысль, 1999. 400 с.
Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Чёрном море // Труды Азово-Черноморской Экспедиции. Т. 10. М.: ЦНИИРХ, 1932. 274 с.
Кобякова З.И. Зоогеографический обзор фауны Decapoda Охотского и Японского морей // Труды Ленинград-

ского общества естествоиспытателей. 1936. Т. 55, вып. 2. С. 186–228.
Кобякова З.И. Десятиногие раки залива Посыет (Crustacea, Decapoda) // Биоценозы залива Посыет. Гидробиологические исследования с помощью акваланга. Исследования фауны морей. Вып. 5 (8). Л.: Наука, 1967. С. 230–247.
Колочкина Г.А., Чикина М.В., Бирюкова С.В., Булышева Н.И., Басин А.Б., Любимов И.В., Коваленко Е.П. Долговременные изменения популяции двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis* на северо-восточном побережье Чёрного моря // Труды ВНИРО. 2018. Т. 170. С. 7–25.
Марин И.Н. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2013. 145 с.
Симакова У.В., Смирнов И.А. Распространение и экология инвазивного вида *Bonnemaisonia hamifera* Harlot в Чёрном море // Труды VI Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2017)», Москва, 30 октября – 2 ноября 2017 г. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС», 2017. С. 419–423.
Фашук Д.Я., Петренко О.А. Керченский пролив – важнейшая транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-Черноморского бассейна // Юг России: экология, развитие. 2008. № 1. С. 15–22.
Фашук Д.Я., Флинт М.В., Кучерук Н.В. и др. География макрозообентоса Керченского пролива: динамика распределения, структуры и показателей развития. // Изв. РАН. Сер. геогр. 2012. № 3. С. 99–112.
Ashelby C.W., Worsfold T.M., Fransen C.H.J.M. First records of the oriental prawn *Palaemon macrodactylus* (Decapoda: Caridea), an alien species in European waters, with a revised key to British Palaemonidae // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2004. Vol. 84. P. 1041–1050.
Ashelby C.W., De Grave S., Johnson M.L. The global invader *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Palaemonidae): an interrogation of records and a synthesis of data // Crustaceana. 2013. Vol. 86. P. 594–624.
Béguer M., Girardin M., Boët P. First record of the invasive oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in France (Gironde Estuary) // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. P. 132–136.
Born J.W. Osmoregulatory capacities of two caridean shrimps, *Syncaris pacifica* (Atyidae) and *Palaemon macrodactylus* (Palaemonidae) // Biological Bulletin. 1968. 134. P. 235–244.
Bruce A.J., Coombes K.E. An annotated check-list of the caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of Darwin Harbour, with descriptions of three new species of *Periclimenes* (Palaemonidae: Pontoniinae) // In: Hanley J.R. (ed). Proceedings of the Sixth International Marine Biological Workshop. 1997. P. 301–337.
Buckworth R. Aspects of the population dynamics of *Palaemon macrodactylus* (Decapoda: Palaemonidae) in Lake Mannering, N.S.W. and in the laboratory // M.Sc.

- thesis, University of New South Wales, Sydney, Australia. 1979. P. 162.
- Carlton J.T. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water // *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 1985. Vol. 23. P. 313–371.
- Chicharo M.A., Leitao T., Range P., Gutierrez C., Morales J., Morais P., Chicharo L. Alien species in the Guadiana Estuary (SE–Portugal/SW–Spain): *Blackfordia virginica* (Cnidaria, Hydrozoa) and *Palaemon macrodactylus* (Crustacea, Decapoda): potential impacts and mitigation measures // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4. P. 501–506.
- Coblentz B.E. Exotic organisms: a dilemma for conservation biology // *Conservation Biology*. 1990. Vol. 4. P. 261–265.
- Cuesta J.A., Bettoso N., Comisso G., Froglija C., Mazza G., Rinaldi A., Rodriguez A., Scovacricchi T. Record of an established population of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) in the Mediterranean Sea: confirming a prediction // *Mediterranean Marine Science*. 2014. Vol. 15. P. 569–573.
- Cuesta J.A., González-Ortegón E., Drake P., Rodriguez A. First records of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from European waters // *Crustaceana*. 2004. Vol. 77. P. 337–380.
- Davie P.J.F. Crustacea: Malacostraca: Phyllocarida, Hoplocarida, Eucarida (part I) // In: Wells A., Houston W.K. (eds), *Zoological Catalogue of Australia*, 19.3A. Melbourne: CSIRO Publishing, Australia, 2002. P. 551
- Elder N. *Palaemon macrodactylus* (Электронный документ) // USGS Non-indigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. – 2009. // (<http://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.asp?speciesID=1206>). Проверено 07.02.2019.
- Gil-Turnes M.S., Hay M.E., Fenical W. Symbiotic marine bacteria chemically defend crustacean embryos from pathogenic fungus // *Science*. 1989. 246 (4926). P. 116–118.
- González-Ortegón E., Cuesta J.A. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustace: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus* // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2006. Vol. 86. P. 93–102.
- González-Ortegón E., Cuesta J.A., Pascual E., Drake P. Assessment of the interaction between the white shrimp, *Palaemon longirostris*, and the exotic oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus*, in a European estuary (SW Spain) // *Biological Invasions*. 2010. Vol. 12. P. 1731–1745.
- González-Ortegón E., Cuesta J., Schubart C. First report of the oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from German waters // *Helgoland Marine Research*. 2007. Vol. 61. P. 67–69.
- Grosholz E. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. Vol. 17. P. 22–27.
- Herborg L.M., Rushton S.P., Clare A.S., Bentley M.G. The invasion of the Chinese mitten crab (*Eriocheirsinensis*) in the United Kingdom and its comparison to continental Europe // *Biological Invasions*. 2005. Vol. 7. P. 959–968.
- Holthuis L.B. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of the species of interest to fisheries // *FAO species catalogue*. 1980. Vol. 1. No. 125. P. 270.
- Jensen G.C. Pacific Coast Crabs and Shrimps. Sea Challengers, Monterey, California. 1995. 85 p.
- Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Simakova U.V., Mokievsky V.O. Presentability of the Utrish Nature reserve's benthic communities for the North Caucasian Black Sea Coast // *Nature Conservation Research*. 2018. Vol. 3(4). P. 1–16.
- Kubo I. Studies on the Japanese Palaemonoid Shrimps, III. Leander // *Journal of the Imperial Fisheries Institute*. 1942. Vol. 35. P. 17–85.
- Lejeusne C., Saunier A., Petit N., Béguer M., Otani M., Carlton J.T., Rico C., Green A.J. High genetic diversity and absence of founder effects in a worldwide aquatic invader // *Scientific Reports*. 2014. Vol. 4. P. 5808.
- Micu D., Niță V. First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Caridea: Palaemonoidea: Palaemonidae) from the Black Sea // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4(4). P. 597–604.
- Mooney H.A., Cleland E.E. The evolutionary impact of invasive species // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2001. Vol. 98. P. 5446–5451.
- Newman W.A. On the introduction of an edible oriental shrimp (Caridea, Palaemonidae) to San Francisco Bay // *Crustaceana*. 1963. Vol. 5. P. 119–132.
- Ogawa Y., Kakuda S., Takahashi M. On the shrimp fauna of Kozima Bay in the Seto Inland Sea // *Journal of the Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University*. 1983. Vol. 22. P.235–240.
- Omori M., Chida Y. Life history of a caridean shrimp *Palaemon macrodactylus*, with special reference to the difference in reproductive features among ages // *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1988. Vol. 54 (3). P. 365–375.
- Pollard D.A., Hutchings P.A. A review of exotic marine organisms introduced to the Australian region. II. Invertebrates and algae // *Asian Fisheries Science*. 1990. Vol. 3. P. 223–250.
- Poore G.C.B. Marine decapod Crustacea of southern Australia. A guide to identification (with chapter on Stomatopoda by Shane Ahyong). CSIRO publishing, Melbourne. 2004. 574 p.
- Rathbun M.J. Japanese stalk-eyed crustaceans // *Proceedings of the United States National Museum*. 1902. Vol. 26. P. 23–55.
- Raykov V.S., Lepage M., Pérez-Domínguez R. First record of oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in Varna Lake, Bulgaria // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. P. 91–95.
- Ricketts E.F., Calvin J., Hedgpeth J.W. Between Pacific tides. Stanford University Press, California. 1968. 614 p.
- Rikke K., Preisler K., Wasson W., Wolff J., Megan C., Tyrrell D. Invasions of estuaries vs the adjacent open

- coast: a global perspective // Rilov G., Crooks J.A. (eds), *Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological Studies*. 2008. 204. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 587–617.
- Ruiz G.M., Fofonoff P.W., Carlton J.T., Wonham M.J., Hines A.H. Invasion of coastal marine communities in North America: Apparent patterns, processes and biases // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2000. Vol. 31. P. 481–531.
- Shea K., Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. Vol. 17. P. 170–176.
- Siegfried C.A. Trophic relations of *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun: predation on the opossum shrimp *Neomysis mercedis* Holmes // *Hydrobiologia*. 1982. Vol. 89. P. 129–139.
- Sitts R.M., Knight A.W. Predation by the estuarine shrimps *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun // *Biological Bulletin*. 1979. Vol. 156. P. 356–368.
- Smaldon G. British Coastal Shrimps and Prawns // *Synopses of the British Fauna (New Series)* (edited by Doris M. Kermeack and R. S. K. Barnes). 1979. Vol. 15. P. 1–126.
- Spivak E.D., Boschi E.E., Martorelli S.R. Presence of *Palaemon macrodactylus* Rathbun 1902 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in Mar del Plata harbor, Argentina: first record from southwestern Atlantic waters // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8. P. 673–676.
- Torres A.P., Dos Santos A., Cuesta A., Carbonell A., Massuti E., Alemany F., Reglero P. First record of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) in the western Mediterranean // *Mediterranean Marine Science*. 2012. Vol. 13. P. 278–282.
- d’Udekem d’Acoz C., Faasse M., Dumoulin E., De Blauwe H. Occurrence of the Asian shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902, in the Southern Bight of the North Sea, with a key to the Palaemonidae of North-West Europe (Crustacea, Decapoda, Caridea) // *Nederlandse Faunistische Mededelingen*. 2005. Vol. 22. P. 95–111.
- Walker T.M., Poore G.C.B. Rediagnosis of *Palaemon* and differentiation of Southern Australian species (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) // *Memoirs of Museum Victoria*. 2003. Vol. 60. P. 243–256.
- Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A., Losos E. Assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, over-exploitation, and disease // *BioScience*. 1998. Vol. 48. P. 607–616.
- Worsfold T.M., Ashelby C.W. Additional UK records of the non-native prawn *Palaemon macrodactylus* (Crustacea: Decapoda) // *Marine Biodiversity Records*. 2008. Vol. 1. (e48). P. 1–3 [originally published as: Worsfold T.M., Ashelby C.W. (2006) Additional UK records of the nonnative prawn *Palaemon macrodactylus* (Crustacea: Decapoda). *JMBA2 Biodiversity Records* 5547: 1–3].
- Zalota A.K., Spiridonov V.A., Kolyuchkina G.A. In situ observations and census of invasive mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea: Decapoda: Panopeidae) applied in the Black Sea and the Sea of Azov // *Arthropoda Selecta*. 2016. Vol. 25. P. 39–62.

**FIRST RECORD OF THE ORIENTAL PRAWN *PALAEMON
MACRODACTYLUS* (CRUSTACEA DECAPODA
PALAEMONIDAE)
IN THE TERRITORIAL WATERS OF RUSSIA
IN THE BLACK SEA – AZOV BASIN**

© 2019 Timofeev V.A.^{a, *}, Simakova U.V.^{b, **}, Spiridonov V.A.^{b, ***}

^a Kowalevsky Institute of Marine Biological Research of the Russian Academy of Sciences, Nakhimov Prospekt, 2, Sevastopol 299011, Russia.

^b Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Nakhimovskiy Prospekt, 36, Moscow 117997, Russia.

e-mail: * tamplier74@mail.ru, ** yankazeisig@gmail.com, *** vspiridonov@ocean.ru

Oriental prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 was recorded for the first time in the waters of European part of Russia in the Kerch Strait (the Sea of Azov, Chushka Spit coast, Krasnodarskiy Region) in July 2018. The species natural distribution range is located in the North-West Pacific while invasion range includes Atlantic coastal waters of Europe, Pacific and Atlantic coasts of the USA, and the coast of Argentina. A caught ovigerous female shows some morphological differences in the armature and relative length of rostrum from the specimens collected in the marginal population of the natural distribution range (Peter the Great Bay). Since *P. macrodactylus* was discovered at the Romanian coast of the Black Sea in 2002, its occurrence in the region increased significantly. Most probable vector is the invasion with ballast waters although the dispersal of larvae with currents can't be excluded. In this case established but still hidden populations in the coastal waters of Turkey and Georgia are expected to be discovered. *P. macrodactylus* is an active invader, colonizing transitional waters where it should be monitored in order to forecast consequences for local species and ecosystems.

Key words: alien species, morphological variation, shipping, transitional waters, possible impact, Black Sea, Kerch Strait.