

INSS 1996–1499

2010 №2



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В., Помазкина Г.В., Белых О.И.</i>	2
Натурализация <i>Elodea canadensis</i> Mich. в озере Байкал	
<hr/>	
<i>Lusk S., Lusková V., Hanel L.</i>	18
The list of alien species in the ichthyofauna of the Czech Republic	
<hr/>	
<i>Lusková V., Lusk S., Halačka K., Vetešník L.</i>	24
<i>Carassius auratus gibelio</i> – the most successful invasive fish in waters of the Czech Republic	
<hr/>	
<i>Мамилев Н.Ш., Балабиева Г.К., Койшыбаева Г.С.</i>	29
Распространение чужеродных видов рыб в малых водоемах Балхашского бассейна	
<hr/>	
<i>Мартемьянов В.И., Борисовская Е.А.</i>	37
Показатели водно-солевого обмена у вселившейся в Рыбинское водохранилище тюльки <i>Clupeonella cultriventris</i> (Clupeiformes, Clupeidae) в сравнении с аборигенными и морскими видами рыб	
<hr/>	
<i>Морозова О.В., Борисов М.М.</i>	47
ВЕБ-ориентированная геоинформационная система по чужеродным видам растений Европейской России	
<hr/>	
<i>Райский А.К.</i>	56
О педоморфном формообразовании у морских пауков (Pseudoscorpionida), связанном с вселением в Арктический бассейн	
<hr/>	
<i>Семенченко В.П., Разлуцкий В.И., Фенева И.Ю.</i>	65
Влияние трофических условий на биотические взаимодействия при вселении новых видов в сообщества ветвистоусых ракообразных (Cladocera)	
<hr/>	
<i>Четырбоцкий А.Н., Звягинцев А.Ю., Кафанов А.И.</i>	74
Математическое моделирование и оценка состояния биоинвазии усоногих раков на шельфе Японии	
<hr/>	
<i>Эрдэнэбат Манчин, Дгебуадзе Ю.Ю.</i>	89
Чужеродные виды рыб в Монгольской части бассейна реки Селенги	
<hr/>	
<i>Яковлева А.В., Яковлев В.А.</i>	97
Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища	

НАТУРАЛИЗАЦИЯ *ELODEA CANADENSIS* MICH. В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

© 2010 Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В.,
Помазкина Г.В., Белых О.И.

Лимнологический институт СО РАН; lk@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 29.12.2009

В 2006–2009 гг. исследовано пространственное распределение *Elodea canadensis* Mich. в южной и средней котловинах оз. Байкал. Отмечено, что *Elodea canadensis* натурализовалась в экосистеме озера, где она сосуществует с коренной растительностью под ее пологом или образует разреженные заросли, или отдельные мономорфные пятна. Установлено, что внедрение *Elodea canadensis* в Байкал привело к перестройке структуры фитоценозов коренной высшей водной растительности в некоторых бухтах Малого моря. В настоящее время в бух. Хужир-Нуго распространен фитоценоз с доминированием адвентивного вида *Elodea canadensis*, а в бух. Куркутская – *Myriophyllum spicatum* L. Отмечена общая закономерность, характерная как для Байкала, так и для других водоемов: в период спада в развитии элодеи наблюдается массовое развитие *Myriophyllum spicatum*. Исследована биота, ассоциированная с высшей водной растительностью, и ее распределение. Установлено, что на элодее формируется сообщество фитоэпифитона, отличное по структурным характеристикам от такового на коренной растительности Байкала. Низкий показатель видового разнообразия Шеннона, высокая концентрация доминирования одного вида (*Cocconeis placentula* var. *placentula*) и низкая выравненность свидетельствуют об уязвимости сообщества и неблагоприятных условиях его обитания на *Elodea canadensis*. Поэтому, при формировании мощных зарослей *Elodea canadensis* можно констатировать обеднение флористического состава фитоэпифитона и массовое развитие представителей рода *Cocconeis*. Изменения в структурной организации фитоценозов отражаются на обилии беспозвоночных животных. Зоофитос *Elodea canadensis* по количественным показателям отличается от населения зарослей *Myriophyllum spicatum* и донных отложений, что подтверждают результаты анализа данных методом главных компонент, ANOVA.

Ключевые слова: натурализация, элодея, высшая водная растительность, водоросли, беспозвоночные животные, Байкал.

Высшая водная растительность широко распространена в пресноводных и морских экосистемах, играет важную роль в их функционировании [Зимбалевская, 1981; Быковский, 1989; Boylen, Eichler, 1996; Jones et al., 1996; Królikowska, 1997; Marklund et al., 2001; Albay, Akçaan, 2008; и др.]. Она предохраняет берега от эрозии и волнового воздействия, уменьшает скорость прибрежных течений, служит мощным биоаккумулятором химических элементов, определяет насыщенность воды кислородом, влияет на уровень биогенов и продукционный потенциал водоемов [Madsen, Warncke, 1983; Nichols, Shaw, 1986; Madsen et al., 2001; Riis, Hawes, 2003; Baldantoni et al., 2005; и др.].

Очевидно, что роль высшей водной растительности в водных экосистемах многогранна. Инвазии чужеродных организмов приводят порой к нарушению сбалансированности природных комплексов и катастрофическим последствиям. Способность адвентивных видов трансформировать нативное видовое разнообразие, и даже вызывать необратимые изменения в экосистеме, заставляет уделять все большее внимание этой проблеме [Madsen et al., 1991; Биологические..., 2004 и др.]. Это также актуально для Байкала. *Elodea canadensis* Mich. проникла в озеро в 1970-е гг. [Кожова, Паутова, 1985]. Представляет интерес, что произошло с фитоценозами и их населением

спустя 30 лет с момента обнаружения *Eloдея canadensis* в Байкале.

Цель работы – оценить современное состояние *Eloдея canadensis* и ассоциированной с ней биоты в оз. Байкал.

Материал и методика исследований

Картирование элодеи в южной и средней котловинах оз. Байкал проводилось с использованием драги и легководолазной техники в разные месяцы 2006–2009 гг.

В 2008 г. исследованы беспозвоночные животные зарослей высшей водной растительности на двух станциях, расположенных в южной части Малого Моря оз. Байкал. В начальный период вегетации растительности (июнь) пробы отбирали в бухтах Хужир-Нуго (Е 53°04'560; N 106°48'421) и Куркутская (Е 53°01'427; N 106°52'497), а во время ее максимального развития (август) – только в бух. Куркутская. Количественные пробы собраны аквалангистами на глубинах от 1.8 м до 3 м с использованием колокола из мельничного сита № 35 и учетной рамки площадью 50x50 см. Колокол опускали на дно, растения срезали ножом у основания, после чего его затягивали веревкой и доставляли на берег. Растения отмывали в емкостях с большим количеством воды, сортировали по видам, измеряли высоту и упаковывали в бумажные пакеты. Эндобентос из учетной рамки собирали водолазным совком. Все пробы промывали через сачок из мельничного сита № 35 и фиксировали 4% формалином. Всего была отобрана 31 проба беспозвоночных животных и 30 проб растений.

В этих же районах исследовали фитоэпифитон высшей водной растительности: *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Potamogeton* sp., *Sparganium gramineum* Georgi, *Ceratophyllum demersum* L., *Eloдея canadensis* (по 2–3 представителя каждого вида). Всего отобрано 39 проб. В лабораторных условиях эпифиты с каждого растения отмывали кисточкой в соответствующем объеме фиксатора (не более 15 мл). Подсчет числа клеток микроводорослей осуществляли в камере 0.1 мл в двухкратной повторности. Для

каждого растения определяли воздушно-сырой и сухой вес.

При определении сухого веса растения предварительно высушивали в термостате при температуре 105 °С в течение трех дней. Взвешивание проводили на электронных весах AND (Япония) с точностью до 0.1 мг при температуре воздуха 20–22 °С.

Всего проанализировано 137 проб.

Фитоценозы выделяли по принципу доминирования видов высшей водной растительности по фитомассе (воздушно-сырой вес растений) без количественной оценки водорослей и лишайников, учтенных при характеристике флористического состава. Разнообразие эпифитов и их сообществ на видах-эдификаторах выявленных фитоценозов характеризовали по показателю Шеннона (H), индексу доминирования по Симпсону (C) и выравненности по Пиелу (e) [Odum, 1971]. Для расчетов использовали численность эпифитонтов, пересчитанных на 1 г сухого веса растений (СВР). Обнаруженные в большом количестве крупные (>2000 мкм) колонии *Gloeothrichia pisum* (Ag.) Thur. в расчет не принимались.

В населении беспозвоночных исследованных фитоценозов выделяли топические группировки: зоофитос – обитатели зарослей (верхний ярус); эндобентос – беспозвоночные, обитающие в донных отложениях (нижний ярус). Количественные показатели беспозвоночных животных зоофитоса и эндобентоса пересчитывали на 1 м². Достоверность различий значений их численности и биомассы в разных фитоценозах, с учетом ярусной дифференциации, оценивали по однофакторному дисперсионному анализу (ANOVA). Анализ пространственного распределения беспозвоночных животных в фитоценозах проводили с использованием метода главных компонент.

Результаты исследований

Распространение *Eloдея canadensis* в оз. Байкал по оригинальным и литературным данным показано на рисунке 1. В настоящее время элодея встречается в южной, средней и северной котловинах озера. В южной котловине в бух. Б. Коты, например, она

обитает не только на участках дна, защищенных пирсом биостанции Иркутского университета, но и за его пределами на глубинах 15–50 м. Недавно она обнаружена на глубине 2 м на песчаном грунте в районе построенного в 2008 г. пирса напротив пади Жилище, ранее здесь элодея не росла. В районе Култука она отмечена на глубинах 11–27 м. В средней котловине в Посольском соре у материкового берега на глубинах более 1.5 м элодея встречается редко, иногда в виде мономорфных пятен. В проливе Ольхонские Ворота на разрезе бух. Базарная – зал. Загли она обнаружена на глубинах 37–38 м. В ряде бухт и заливов Малого моря: Шидэ, Хужир-Нуго, Куркутская, Базарная, Тутайская, как и в 1980-е гг., элодея входит в состав фитоценозов коренной растительности.

В бух. Хужир-Нуго выявлен фитоценоз с доминированием *Elodea canadensis*, включающий субдоминантов *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca* L. и *Potamogeton perfoliatus*. В бух. Куркутская зарегистрирован фитоценоз с доминированием *Myriophyllum spicatum*, в котором элодея занимает 5-е место в ряду высших растений, ранжированных в порядке убыли фитомассы: *Potamogeton compressus*, *Lemna trisulca*, *Ceratophyllum demersum*, *Sparganium gramineum*, *Elodea canadensis*. Всего в исследованных фитоценозах отмечено 40 видов, среди них высших растений – 12, лишайников – 1, водорослей – 27.

Средние показатели общей фитомассы высшей водной растительности и доля доминирующих видов фитоценозов *Elodea canadensis* и *Myriophyllum spicatum* показаны на рисунке 2. На видах-эдификаторах отмечено соответственно 18 и 25 таксонов эпифитных микроводорослей (табл.). В составе фитоэпифитона исследованной высшей водной растительности обнаружены представители

отделов Bacillariophyta, Cyanobacteria и Chlorophyta.

Показатель видовой разнообразия (H) сообществ фитоэпифитона на *Elodea canadensis* (H=0.1 бит/экз.) и *Myriophyllum spicatum* (H=1.2 бит/экз.) различается на порядки, при этом средние значения общей численности эпифитов близки и составляют соответственно 27.9×10^6 кл./г СВР и 29.9×10^6 кл./г СВР. Сообщество эпифитона на *Elodea canadensis* характеризуется высокой концентрацией доминирования одного вида (C=0.97) и низкой выравненностью (e=0.06), тогда как на *Myriophyllum spicatum* наоборот, значения показателя доминирования были ниже (C=0.48), а выравненности выше (e=0.26).

В исследованных фитоценозах в зарослях (зоофитос) среди мейобеспозвоночных найдены дафнии, ветвистоусые рачки (*Sida crystallina*), циклопы, гидры, мшанки, гарпактициды, рабдоцелиды, единично остракоды. Макробеспозвоночные были представлены небайкальскими губками, турбелляриями, пиявками, олигохетами, полихетами, амфиподами, хирономидами, моллюсками. В донных отложениях, т. е. во втором ярусе фитоценозов (эндобентос) встречаются мейобеспозвоночные: рабдоцелиды, нематоды и макробеспозвоночные: небайкальские губки, турбеллярии, олигохеты, пиявки, полихеты, амфиподы, хирономиды, личинки жуков (*Chrysomelidae*), брюхоногие и двустворчатые моллюски.

Зообентос в целом в рассматриваемых фитоценозах количественно представлен поразному. В фитоценозе с доминированием *Elodea canadensis* биомасса и численность беспозвоночных верхнего яруса (зоофитос) выше, чем нижнего (эндобентос). По дисперсионному однофакторному анализу эти различия статистически достоверны (F=67.2; p=0.001 – по биомассе и F=29.9; p=0.005 – по численности).

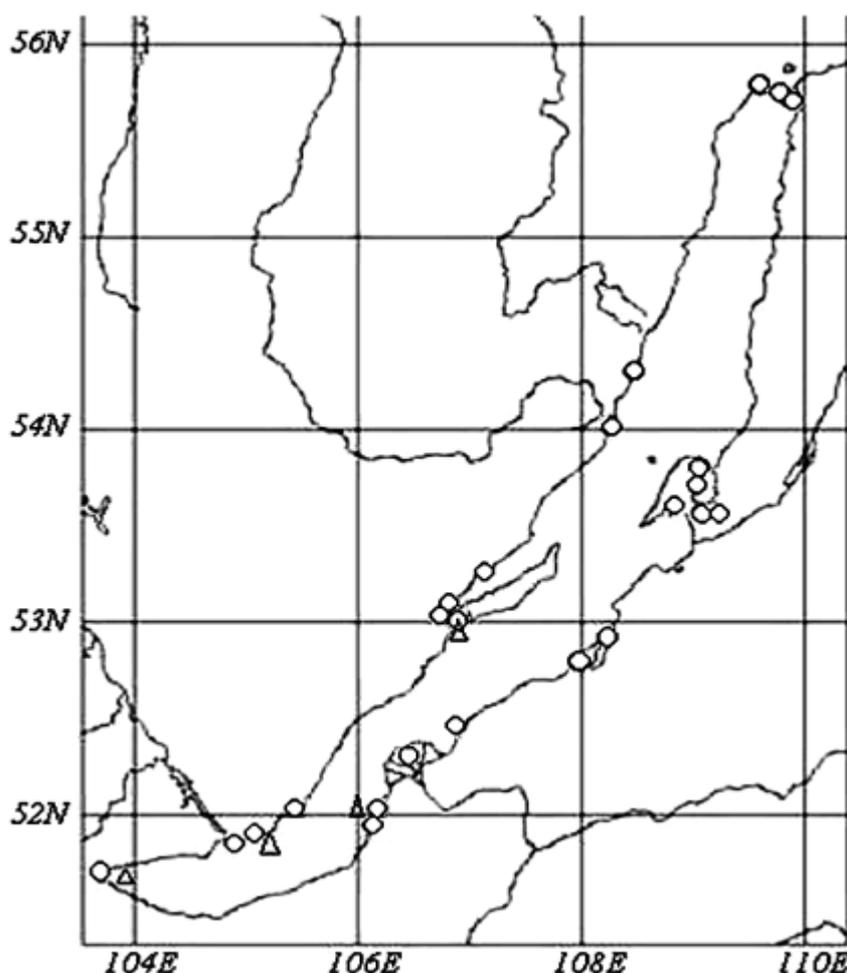


Рис.1. Карта-схема распространения *Elodea canadensis* в оз. Байкал.

△ – по ориг. данным 2006–2009 гг.

○ – по: Ижболдина, 1990; Кожова, Ижболдина, 1992; Азовский, Чепинога, 2007

Таблица. Состав растительности фитоценозов в бухтах Хужир-Нуго и Куркутская (оз. Байкал, 2008 г.)

ФИТОЦЕНОЗ <i>Elodea canadensis</i> Микроводоросли – эпифиты вида эдификатора	ФИТОЦЕНОЗ <i>Myriophyllum spicatum</i> Микроводоросли – эпифиты вида эдификатора
<i>Achnanthes lanceolata</i> var. <i>rostrata</i> (Østr.) Hust.	<i>Anabaena inaequalis</i> (Kütz.) Born. et Flah.
<i>Anabaena inaequalis</i> (Kütz.) Born. et Flah.	<i>Heteroleibleinia rigidula</i> (Kütz. et Hansg.) Hoff.
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr. var. <i>placentula</i>	<i>Leibleinia</i> sp.
<i>C. placentula</i> Ehr. var. <i>lineata</i> (Ehr.) Cl.	<i>Anabaena spiroides</i> Kleb. f. <i>spiroides</i>
<i>Cymbella ventricosa</i> Kütz.	<i>Clastidium setigerum</i> Kirchn. <i>setigerum</i>
<i>Epithemia zebra</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>zebra</i>	<i>Cocconeis placentula</i> Ehr. var. <i>lineata</i> (Ehr.) Cl.
<i>Gomphonema ventricosum</i> Greg.	<i>Cocconeis placentula</i> Ehr. var. <i>placentula</i>
<i>Gyrosigma spenceri</i> (W. Sm.) Cl.	<i>Cymbella tumida</i> (Bréb.) V. H. var. <i>tumida</i>
<i>Leibleinia</i> sp.	<i>C. turgidula</i> Grun.
<i>Neidium iridis</i> (Ehr.) Cleve	<i>Diatoma vulgare</i> Bory var. <i>vulgare</i>
<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz.	<i>Eunotia cleve</i> var. <i>hispida</i> Skv.
<i>N. radiosa</i> Kütz.	<i>Epithemia zebra</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>zebra</i>
<i>Nitzschia amphibia</i> Grun.	<i>E. zebra</i> var. <i>saxonica</i> (Kütz.) Grun.

<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	<i>E. sorex</i> Kütz. var. <i>sorex</i>
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	<i>Gomphonema ventricosum</i> Greg.
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun. var. <i>curvata</i>	<i>G. quadripunctatum</i> (Østr.) Wisl.
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Müll. var. <i>gibba</i>	<i>G. intricatum</i> Kütz. var. <i>intricatum</i>
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr. <i>ulna</i>	<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz.
Высшие растения	<i>N. radiosa</i> Kütz.
<i>Lemna trisulca</i> L.	<i>N. tripunctata</i> (O. Müll.) Bory
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun. var. <i>curvata</i>
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Müll. var. <i>gibba</i>
Мейо-, макроводоросли	<i>Scenedesmus communis</i> Hegew.
<i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Peters. et Geitl.	<i>Achnanthes lanceolata</i> var. <i>rostrata</i> (Østr.) Hust.
<i>Calothrix</i> sp.	<i>A. minutissima</i> Kütz. Grun.
<i>Chaetonema irregulare</i> Nowak.	Высшие растения
<i>Chaetophora elegans</i> (Roth) Ag.	<i>Batrachium</i> sp.
<i>Cladophora kusnetzowii</i> C. Meyer	<i>Callitriche hermafroditica</i> L.
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schmidt.	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.
<i>Gloeothrichia natans</i> (Hedw.) Rabenh.	<i>Elodea canadensis</i> Mich.
<i>Gloeothrichia pisum</i> (Ag.) Thur.	<i>Lemna trisulca</i> L.
<i>Microcoleus baicalensis</i> Izhb.	<i>Potamogeton compressus</i> L.
<i>Microcystis muscicola</i> (Menegh.) Elenk.	<i>P. heterophyllus</i> Schreb.
<i>Sphaeronostoc pruniforme</i> (Ag.) Elenk.	<i>P. pectinatus</i> L.
<i>Sphaeronostoc zetterstedtii</i> (Aresch.) Elenk.	<i>P. perfoliatus</i> L.
<i>Stratonostoc verrucosum</i> (Vauch.) Elenk.	<i>Sparganium gramineum</i> Georgi
<i>Tetraspora cylindrica</i> var. <i>bullosa</i> C. Meyer	Мейо-, макроводоросли
<i>Tetraspora cylindrica</i> (Wahl.) Ag.	<i>Anabaena</i> sp.
<i>Tolypothrix distorta</i> f. <i>distorta</i> (Fl. Dan.) Kütz.	<i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Peters. et Geitl.
	<i>Calothrix</i> sp.
	<i>Chaetophora elegans</i> (Roth) Ag.
	<i>Chara</i> sp.
	<i>Cladophora compacta</i> (C. Meyer) C. Meyer.
	<i>Cladophora kusnetzowii</i> C. Meyer.
	<i>Draparnaldioides vilosa</i> C. Meyer et Skabitsch.
	<i>Gloeothrichia natans</i> (Hedw.) Rabenh.
	<i>Gloeothrichia pisum</i> (Ag.) Thur.
	<i>Lyngbia</i> sp.
	<i>Microcoleus baicalensis</i> Izhb.
	<i>Microcystis muscicola</i> (Menegh.) Elenk.
	<i>Mougeotia</i> sp.
	<i>Nitella</i> sp.
	<i>Oedogonium</i> sp.
	<i>Sphaeronostoc pruniforme</i> (Ag.) Elenk.
	<i>Spirogyra</i> sp.
	<i>Stigeoclonium farctum</i> Berth.
	<i>Stratonostoc verrucosum</i> (Vauch.) Elenk.
	<i>Tetraspora cylindrica</i> var. <i>bullosa</i> C. Meyer
	<i>Tetraspora cylindrica</i> (Wahl.) Ag.
	<i>Tolypothrix distorta</i> f. <i>distorta</i> (Fl. Dan.) Kütz.

В фитоценозе *Myriophyllum spicatum*, наоборот, население зоофитоса количественно более обеднено по сравнению с эндобентосом. Дисперсионный однофакторный анализ количественных показателей беспозвоночных животных разных ярусов этого фитоценоза показал статистически достоверные различия по биомассе ($F=8.5$; $p=0.031$) и их отсутствие по численности ($F=2.8$; $p=0.139$).

Если сравнить население беспозвоночных разных фитоценозов с учетом ярусной дифференциации, то очевидно, что значения его биомассы в фитоценозе *Elodea canadensis* достоверно ($p<0.05$) отличаются от таковых фитоценоза *Myriophyllum spicatum* в обоих ярусах (см. рис. 2). По численности же достоверные ($p<0.05$) различия наблюдаются только в верхнем ярусе сравниваемых фитоценозов – зоофитосе и отсутствуют в эндобентосе ($p>0.05$).

Результаты анализа данных методом главных компонент подтверждают различия в плотности населения зарослей *Elodea canadensis* и *Myriophyllum spicatum*. Все множество точек в плоскости двух первых главных компонент (рис. 3), учитывающих 54% общей вариабельности, образуют два подмножества I (EZ) и II (MZ, MG, EG). Подмножество I характеризует количественное развитие беспозвоночных в зарослях с доминированием *Elodea canadensis*, а подмножество II – их обилие в зарослях с доминированием *Myriophyllum spicatum* и в эндобентосе обоих исследованных фитоценозов.

Обсуждение результатов

В настоящее время *Elodea canadensis* встречается во всех трех котловинах Байкала (см. рис. 1). Расселилась элодея не только в заливах и прибрежно-соровой зоне, но и на участках открытых побережий озера, защищенных от волнения, в местах стоянки судов. Спустя более 30 лет с момента первого обнаружения *Elodea canadensis* в Байкале можно констатировать различные пути ее натурализации в экосистеме озера.

В одних районах она формирует сомкнутые ассоциации, вытесняя аборигенов, в других, наоборот, сосуществует с коренной растительностью под ее пологом, в третьих образует разреженные заросли или мономорфные пятна. В первые годы ее появления в Байкале (1974–1977 гг.) выдвигалось предположение о смене коренной растительности прибрежно-соровой зоны и, что массовое развитие элодеи в байкальском регионе по срокам вряд ли будет короче, чем в водоемах Европы [Кожова и др., 1985; Кожова, Ижболдина, 1992]. Учитывая продолжительный период колонизации, можно сказать, что крупномасштабной смены коренной растительности Байкала в местах обитания элодеи не произошло. По крайней мере, по данным М.Г. Азовского и В.В. Чепиного [2007], в составе высшей водной растительности озера на сегодняшний день отмечено 86 видов из трех отделов: Мохообразные (19 видов), Плауновидные (1 вид), Покрытосеменные (66 видов). Причем, как и ранее, юг Малого Моря, Чивыркуйский залив, Посольский сор характеризуются высоким разнообразием и относятся к 3-му – 5-му классам видового богатства. Если где-то и произошло вытеснение коренной растительности, то это носит локальный характер, т. е. на определенных участках дна некоторых заливов, например, Чивыркуйского [Базарова, Пронин, 2006].

Об особенностях вертикального распространения элодеи в Байкале можно сказать следующее. Известно, что в прибрежной зоне вблизи уреза на глубинах до 1.5 м элодея не растет [Кожова, Ижболдина, 1992] из-за интенсивного гидро-, литодинамического воздействия. Взаимосвязь этих факторов среды с пространственным распределением растительности прослеживается в других пресноводных водоемах и водотоках, а также в морях [Keddy, 1982; Madsen, Warncke, 1983; Ackerman, Okubo, 1993; French, Chambers, 1996; Riis, Hawes, 2003].

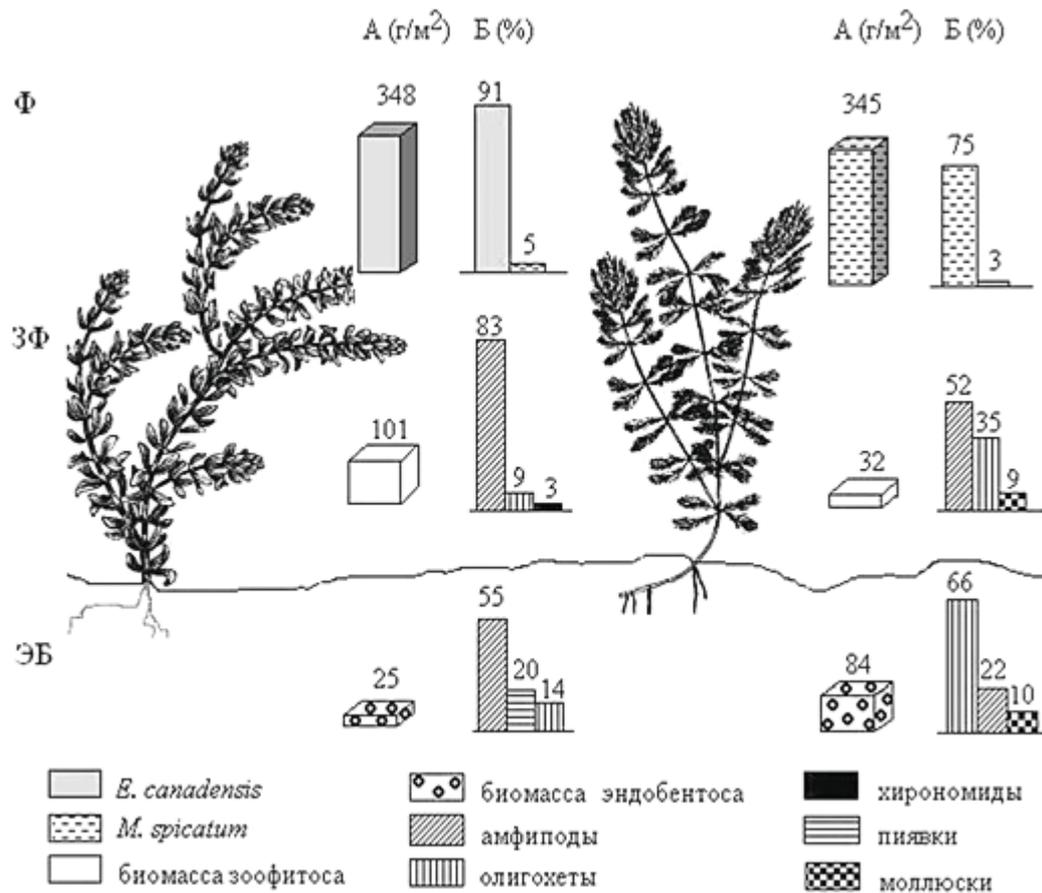


Рис. 2. Структура фитоценозов и их населения в бухтах Малого моря Хужир-Нуго, Куркутская (июнь, 2008).

Общая фитомасса растений и биомасса беспозвоночных животных (А); соотношение (%) видов высшей водной растительности и таксономических групп беспозвоночных (Б); Ф – фитоценозы, ЗФ – зоофитос, ЭБ – эндобентос.

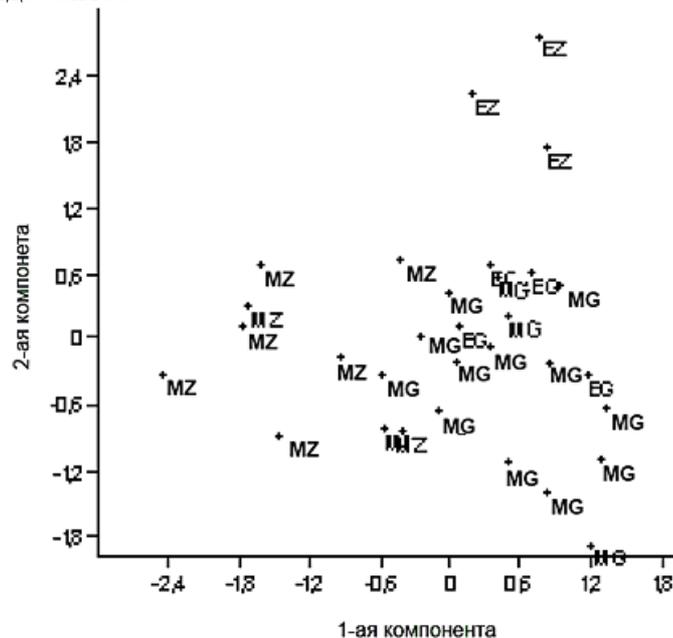


Рис. 3. Расположение проб разных ярусов фитоценозов в плоскости двух первых главных компонент.

Численность беспозвоночных животных в фитоценозах *Elodea canadensis* (EZ – зоофитос, EG – эндобентос) и *Myriophyllum spicatum* (MZ – зоофитос, MG – эндобентос).

Но современное распространение *Elodea canadensis* в открытом Байкале не ограничивается изобатой 5 м, где в силу хорошей освещенности, прогрева и насыщенности воды кислородом происходит массовое развитие водорослей, отдельных представителей высшей водной растительности. Сейчас элодею можно обнаружить как в зоне литорали на глубинах до 20 м, так и в сублиторали на глубинах 30–50 м. Лимитирующими факторами в ее расселении является не только гидро-, литодинамика, но и освещенность. Элодея способна развиваться на глубинах, соответствующих двойной прозрачности по диску Секки [Мишин, Грибовская, 1960; Кожова, Ижболдина, 1992]. Иногда *Elodea canadensis* встречается в супраабиссали на глубинах 300–500 м [Тахтеев, Механикова, 1996], но если она и попадает в глубоководные зоны Байкала за счет транзита осадков по склонам (или крипа – обвала песчано-илистых отложений, аккумулярованных на склонах), то при отсутствии освещения вряд ли будет жизнеспособна.

Что же происходило с фитоценозами коренной растительности Байкала с появлением элодеи, рассмотрим на примере Малого Моря. В 1972–1973 гг. до ее внедрения в озеро на глубинах 2.5–3 м, как в слабо врезанных бухтах Малого Моря, так и в защищенных от волнения заливах, были распространены рдестовые фитоценозы, иногда со 100% покрытием. В их составе доминировал *Potamogeton perfoliatus*, с разным обилием встречались и другие виды: *Potamogeton pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum* sp., *Vetulus* sp. [Паутова, 1974]. Через 10 лет (1981 г.) *Elodea canadensis* образовала сомкнутые поселения со 100% покрытием в заливах Мухор, Семисосенный, бух. Хужир-Нуго. В 1982–1983 гг. она расселилась в бухтах Куркутская, Базарная, Тутайская; фитомасса (воздушно-сырой вес) элодеи в отдельных заливах достигала 2–5 кг/м² [Кожова, Ижболдина, 1992]. В это время в районах ее массового распространения наблюдалось подавление рдестовых сообществ [Кожова, Тимофеева, 1986]. Но уже в 1984 г. был отмечен спад в развитии

элодеи не только в Малом Море (средневзвешенная фитомасса составляла 280–300 г/м²), но и в Посольском соре – 40 г/м² [Кожова, Ижболдина, 1992].

В 2008 г. в Малом Море по нашим данным фитомасса *Elodea canadensis* (317.3 г/м²) в бух. Хужир-Нуго остается на уровне 1984 г., а в бух. Куркутская снизилась, к тому же здесь с течением времени произошли структурные изменения в фитоценозах. В бух. Куркутская 24 года назад был распространен фитоценоз с доминированием водорослей *Sphaeromonas prunifera* (197.5 г/м²). В его составе присутствовали виды *Potamogeton perfoliatus* (43.2 г/м²), *Elodea canadensis* (42 г/м²) и *Potamogeton pumilus* L. (35.4 г/м²), а также *Myriophyllum spicatum* (5 г/м²). В настоящее время в бух. Куркутская отмечен фитоценоз с доминированием последнего вида. Средняя фитомасса *Myriophyllum spicatum* (227 г/м²) стала в 45 раз выше, а *Elodea canadensis* (16 г/м²) в 2.6 раза ниже, чем в 1984 г. В бух. Куркутская *Elodea canadensis* утратила лидирующее положение и стала играть здесь второстепенную роль в силу ряда причин. Одной из них могут быть межвидовые взаимодействия в фитоценозах. Некоторые исследователи считают, что *Elodea canadensis* и *Myriophyllum spicatum* имеют сходные жизненные стратегии, обладают высокой конкурентоспособностью, толерантностью к внешним воздействиям, обеспечивающими быструю колонизацию других водоемов и широкое их распространение [Nichols, Shaw, 1986; Madsen et al., 1991; Boylen et al., 1996]. В связи с чем у них могут возникать конкурентные отношения за ресурсы. Известно, что элодея канадская – кальцефил [Кожова и др., 1985; Биологические..., 2004 и др.]. По-видимому, в первые годы инвазии, аккумулируя кальций в растениях, она дает мощные заросли, а выбрав его из донных отложений, прекращает рост и начинает отмирать при отсутствии поступления его извне. Отмирая в массе, она вновь обогащает донные отложения кальцием и, находясь в ослабленном состоянии, уступает свою нишу представителям коренной растительности. Вероятно, в бух. Хужир-Нуго элодея по-прежнему

процветает благодаря дополнительному источнику кальция из вод р. Сарма, тогда как в бух. Куркутская речной сток отсутствует, здесь *Elodea canadensis* стала играть соподчиненную роль. Немаловажное значение для элодеи имеет не только кальций, но и другие элементы [Кожова и др., 1993], а также азот, который в большей мере, чем фосфор, ограничивает рост элодеи [Best et al., 1996]. При элиминации элодеи

вода, окружающая растения, обогащается растворенным органическим углеродом, углеводами, азотом [Massachiro, Takuo, 1994]. Возможно, это и спровоцировало в бух. Куркутская массовое развитие *Myriophyllum spicatum*, встречающегося ранее спорадически. В оз. Глубокое в период спада в развитии элодеи, *Myriophyllum spicatum* развивается в массе [Решетникова, Купцов, 2002].

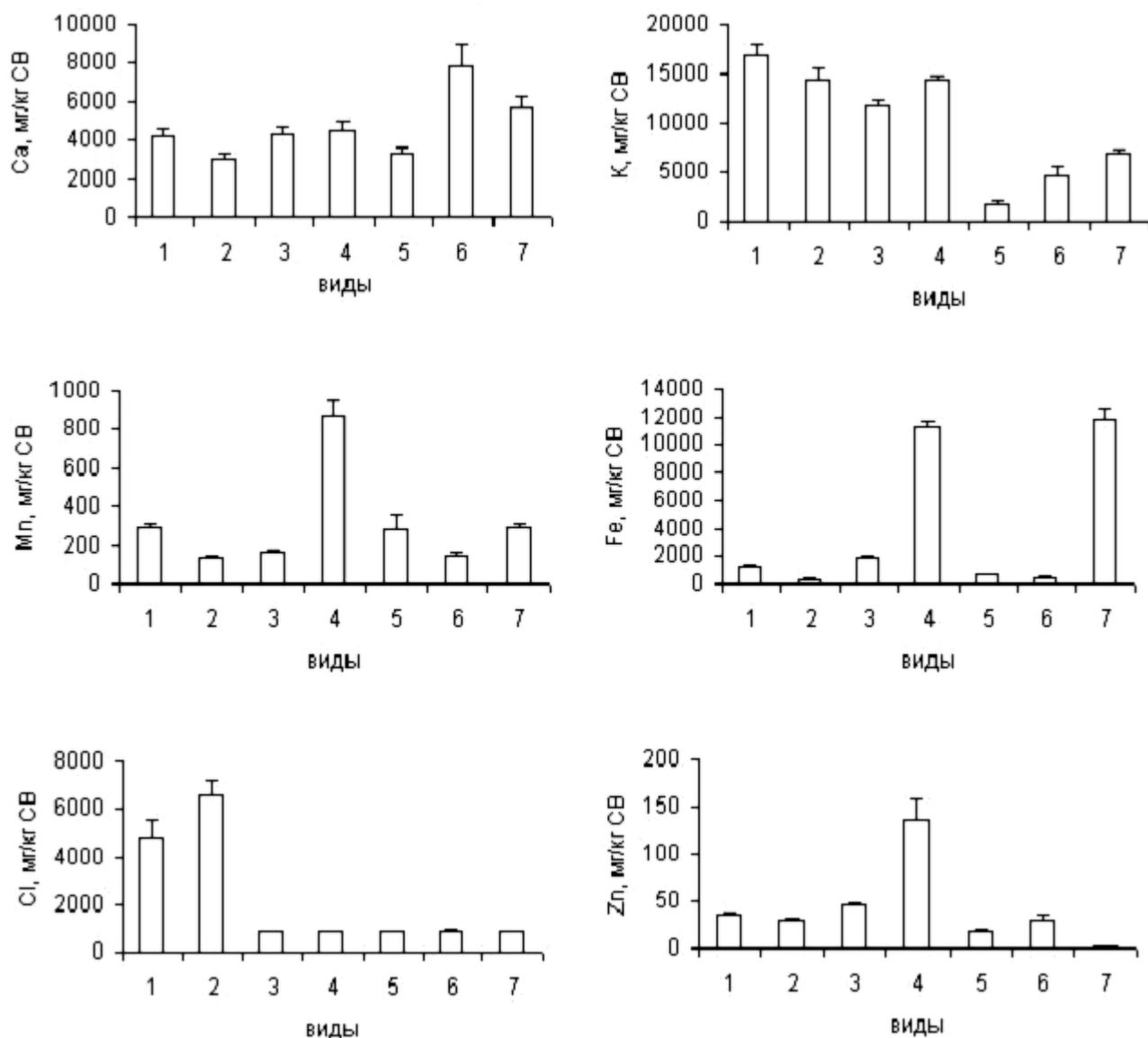


Рис. 4. Содержание некоторых макро- и микроэлементов в растительности Байкала [по данным Кожовой и др., 1994].

1 – *Elodea canadensis*, 2 – *Myriophyllum spicatum*, 3 – *Cladophora compacta*, 4 – *Cladophora kusnetzovii*, 5 – *Sphaeronostoc pruniforme*, 6 – *Stratonostoc verrucosum*, 7 – *Tolypothrix distorta* f. *distorta*.

О сходных требованиях к среде не только высших растений, но и водорослей в какой-то мере можно судить по содержанию в них макро-, и микроэлементов (рис. 4). Интенсивное развитие высшей водной растительности, по всей видимости, также формирует зону пониженного ресурсообеспечения и для водорослей. Поэтому в бух. Куркутская наблюдается снижение разнообразия водорослей при увеличении разнообразия высшей водной растительности (рис. 5).

Интерес представляет биота, ассоциированная непосредственно с высшей водной растительностью. Фитоэпифитон высших растений Байкала, как впрочем, и других водоемов [Таращук, 2008], разнообразен по составу – 70 видов [Помазкина и др., 2009]. Максимальное видовое разнообразие эпифитной альгофлоры зарегистрировано на представителях родов *Potamogeton* и *Sparganium*. Обилие фитоэпифитона зависит от формы и контактной поверхности листьев, а также от высоты растений. Причем, количество эпифитонтов на верхних частях растений выше, чем на нижних [Помазкина и др., 2009], что можно объяснить уплотнением зарослей и ухудшением освещенности у дна, как показали исследования на других водоемах [Рябушко, 1993; Таращук, 2006]. Обращает на себя внимание, что условия обитания байкальских эпифитонтов на поверхности листьев *Elodea canadensis* неблагоприятны. Низкий показатель видового разнообразия по Шеннону и высокая концентрация доминирования одного вида (*Cocconeis placentula* var. *placentula*) в сообществе фитоэпифитона на элодее свидетельствуют о его уязвимости, в отличие от таковых на других растениях, в том числе и на *Myriophyllum spicatum*. Хотя виды рода *Cocconeis* широко распространены на каменистых грунтах литорали открытого Байкала [Помазкина, Родионова, 2004], такой их плотности, как на элодее, ранее не наблюдалось. Массовое развитие *Cocconeis placentula* var. *placentula* на поверхности листьев *Elodea canadensis* в Байкале, возможно, объясняется его устойчивостью к высокой пероксидазной активности элодеи

[Кожова и др., 1985] или же характеризует аллелопатические взаимодействия, стимулирующие развитие одних видов эпифитонтов и лимитирующие других. Проблеме аллелопатии первичных продуцентов посвящено достаточно много работ [Pflugmacher, 2002; Gross, 2003; и др.]. Наблюдения Д.М. Патерсона, С.Ж.Л. Райта [Paterson, Wright, 1986] выявили микросукцессии в фитоэпифитоне с увеличением возраста элодеи и влияние ее метаболитов на процесс колонизации листьев эпифитонтами. Экспериментальные работы на *Lemna gibba* из оз. Констанция показали, что микроцистин-LR (группы вторичных метаболитов Cyanobacteria) ингибирует рост макрофитов и уменьшает содержание хлорофилла в растениях до 60–70% [Sagrane et al., 2007]. В настоящее время установлено, что *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis* и некоторые другие виды способны поглощать цианобактериальные метаболиты, причем элодея оказалась более чувствительна к микроцистину-LR (при концентрациях 0.5 мг/л), чем *Myriophyllum spicatum* [Pflugmacher, 2002]. Вероятно, обилие Cyanobacteria также могло послужить одной из причин спада в развитии элодеи и снижения ее роли в фитоценозе бух. Куркутская. Cyanobacteria часто встречаются среди эпифитонтов высшей водной растительности как Байкала [Помазкина и др., 2009], так и других водоемов [Aboal et al., 1996; Kiss et al., 2003]. Микроцистины – одна из важных групп вторичных метаболитов, выделяемых Cyanobacteria, они могут аккумулироваться широким кругом организмов, включая не только растения, водоросли, но и беспозвоночных животных, рыб.

Влияние высшей водной растительности на беспозвоночных животных неоднозначно. В водоемах листья и стебли высших водных растений формируют многоярусность биотопа в местах их произрастания, что в свою очередь создает благоприятные условия для поддержания высокой плотности поселения беспозвоночных. Чаще всего беспозвоночные используют растительность в качестве субстрата для откладки яиц, или строительного материала,

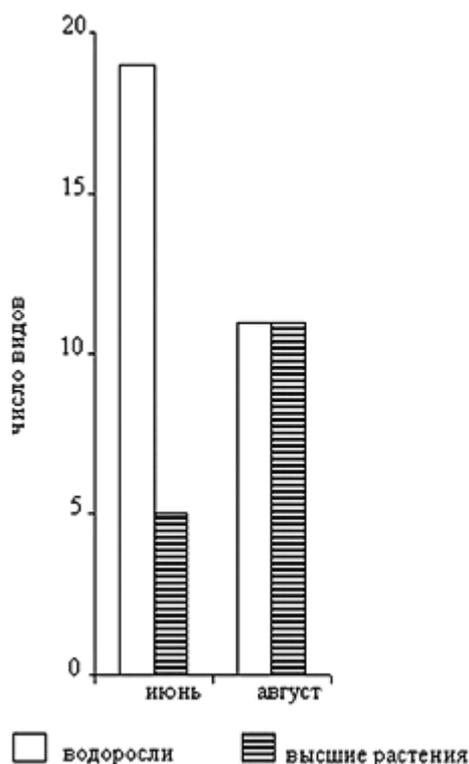


Рис. 5. Число видов водорослей и высших растений в разные месяцы в бух. Куркутская (Малое Море, 2008 г.).

или как убежище от хищников, и в меньшей мере как пищу. В некоторых случаях высшая водная растительность оказывает негативное воздействие на живые организмы. В частности, *Myriophyllum spicatum*, выделяя полифенолы, не только ингибирует фотосинтетическую активность и транспорт электронов у первичных продуцентов, но может служить причиной высокой смертности мизид, личинок колюшки и снижать их плавательную активность [Linden, Lehtiniemi, 2005]. Исследования в водоемах Северной Америки показали, что биомасса беспозвоночных, населяющих заросли *Myriophyllum spicatum* ниже, чем в бентосе, а также в зарослях элодеи [Nichols, Shaw, 1986]. Аналогичные закономерности прослеживаются в Байкале (см. рис. 2).

Как же отразились изменения, происходящие в фитоценозах с появлением элодеи, на количественных показателях беспозвоночных животных? В заливе Мухор (1973–1975 гг.) на глубине 3 м в фитоценозе *Potamogeton perfoliatus*, распространенном на алевритовых илах, биомасса зоофитоса составляла 4.5 г/м², а эндобентоса – 35.4 г/м²

[Бекман и др., 1977]. При смене в фитоценозе вида-эдификатора на *Elodea canadensis* (в 2008 г.) изменились и количественные показатели животного населения зарослей. Биомасса беспозвоночных зоофитоса (100 г/м²) стала в 25 раз выше, чем прежде, а эндобентоса (25 г/м²) почти не изменилась. В сообществах беспозвоночных животных зоофитоса и эндобентоса доминировали амфиподы. Вероятно, заросли элодеи служат хорошим укрытием для амфипод и защищают их от выедания рыбами. Поэтому, здесь мы наблюдаем необычайно высокую биомассу беспозвоночных. Л.Н. Зимбалевская [1981], исследуя зоофитос водоемов Днепра, отмечала, что в его составе в большинстве водохранилищ доминируют личинки насекомых и лишь в Каховском водохранилище возрастает роль ракообразных. Причем, зоофитос в видовом отношении является обедненной группировкой по сравнению с бентосом.

В бух. Куркутская, где *Elodea canadensis* играет второстепенную роль в фитоценозе *Myriophyllum spicatum*, количественное соотношение населения зоофитоса

(биомасса беспозвоночных 31.8 г/м^2) и эндобентоса (84.3 г/м^2) аналогично наблюдаемому ранее в фитоценозе с доминированием *Potamogeton perfoliatus*, но с несколько отличной структурой сообщества беспозвоночных. Основу биомассы зоофитоса формируют амфиподы, а эндобентоса – олигохеты (см. рис. 2). На противоположном берегу Байкала в Чивыркуйском заливе с появлением *Elodea canadensis* изменения в населении беспозвоночных животных менее ярко выражены, чем в флористическом составе. Биомасса их в зарослях *Elodea canadensis* в разных бухтах залива в последние годы варьирует от 2.4 г/м^2 до 64.5 г/м^2 [Левашкевич и др., 2006; Матафонов и др., 2008], тогда как раньше (1932 г.) при ее отсутствии она составляла от 7.1 г/м^2 до 16.8 г/м^2 на илах и до 33 г/м^2 на мелкозернистых песках [Кожов, 1962]. Во все годы исследований среди беспозвоночных доминировали амфиподы, в составе субдоминантов были либо моллюски, либо олигохеты, иногда пиявки. Говорить об изменениях обилия зообентоса с появлением *Elodea canadensis* в Чивыркуйском заливе сложно, так как дифференцировано (зоофитос, эндобентос) пробы не отбирались. Дночерпательные пробы, собранные в Чивыркуйском заливе, позволяют дать характеристику смешанного состава населения зарослей и донных отложений. В данном случае, количественные показатели на уровне таксономических групп вряд ли могут быть использованы для оценки состояния сообществ беспозвоночных при смене флористического состава высшей водной растительности. Показано, что в водоемах Европы и Северной Америки [Зимбалевская, 1981; Johnson et al., 1998; Marklund et al., 2001; и др.] наиболее изменчива биота, ассоциированная непосредственно с зарослями высших водных растений, что также подтверждают исследования, проведенные нами в бухтах Малого Моря.

Заключение

Состав высшей водной растительности в оз. Байкал в настоящее время довольно разнообразен. *Elodea canadensis*

натурализовалась в экосистеме озера, где сосуществует с аборигенной растительностью. Коренные изменения в фитоценозах, связанные с появлением в Байкале этого чужеродного вида, можно констатировать в локальных местообитаниях некоторых заливов. Основными лимитирующими факторами в распространении *Elodea canadensis* в глубоководном озере являются гидродинамика, освещенность и слабая минерализация вод, содержание кальция в донных отложениях. Учитывая новые находки элодеи вдоль открытых побережий, можно предположить, что в случае потепления климата и нарастания процессов эвтрофикации в прибрежной зоне произойдет ее интенсивное развитие на илистых песках на глубинах до 70 м (т. е. до нижней границы проникновения света), где отсутствует волновое воздействие. Массовое развитие элодеи может привести к формированию обедненного сообщества фитоэпифитона, состоящего преимущественно из видов рода *Cocconeis*. Кроме того, она может спровоцировать развитие *Myriophyllum spicatum*, что мы наблюдаем сейчас в бух. Куркутская пролива Малое Море, и как следствие, изменение структуры сообщества беспозвоночных животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта № 08-04-98041 p_сибирь_a, частично РФФИ 09-04-90420.

Литература

- [1] Азовский, М.Г., Чепинога, В.В. Высшие водные растения озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2007. 157 с.
- [2] Базарова Б.Б., Пронин Н.М. Элодея канадская в Чивыркуйском заливе озера Байкал // География и природные ресурсы. 2006. Т. 1. С. 59–62.
- [3] Бекман М.Ю., Левковская Л.А., Снимщикова Л.Н. Фитофильные сообщества беспозвоночных в мелководных заливах // В кн.: Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала. Новосибирск: Наука, 1977. С. 216–222.

- [4] Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под. ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богущкой. М.; Спб.: Товарищество науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- [5] Быковский В.И. Запасание солнечной энергии зарослями рдеста и элодеи // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 6. С. 70–77.
- [6] Зимбалева Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1981. 214 с.
- [7] Ижболдина Л.А. Мейо- и макрофитобентос озера Байкал (водоросли). Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1990. 176 с.
- [8] Кожов М.М. Биология озера Байкал. М.: Наука, 1962. 315 с.
- [9] Кожова О.М., Ижболдина Л.А. Элодея канадская в Байкале // В сб.: Экологические исследования Байкала и байкальского региона / Ред. О.М. Кожова. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. С. 187–165.
- [10] Кожова О.М., Ижболдина Л.А., Резчиков В.И. и др. Элементный состав массовых видов макрофитов озера Байкал. Иркутск, 1993. Рук. деп. в ВИНТИ 3.08.94. № 2108-В94. 22 с.
- [11] Кожова О.М., Паутова В.Н., Тимофеева С.С. Элодея канадская в оз. Байкал // Гидробиол. журн. 1985. Т. 20. № 1. С. 82–84.
- [12] Кожова О.М., Тимофеева С.С. Роль и место элодеи канадской в экосистеме Байкала // Водные ресурсы. 1986. № 1. С. 177–178.
- [13] Левашкевич А.М., Пронин Н.М., Тахтеев В.В. Особенности распределения макрозообентоса в бухтах Чивыркуйского залива оз. Байкал // В сб.: Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири. Иркутск, 2006. С. 37–51.
- [14] Матафонов Д.В., Базова Н.В., Левашкевич А.М. и др. Оценка влияния вселения элодеи канадской (*Elodea canadensis* Mich.) на макрозообентос Чивыркуйского залива // Вестн. Бурятского гос. ун-та. 2008. Т. 4. С. 117–123.
- [15] Мишин Г.М., Грибовская И.Ф. Экология канадской элодеи (*Elodea canadensis*) в водоемах Среднего Урала // Биол. науки. 1960. № 8. С. 72–76.
- [16] Паутова В.Н. Высшая водная растительность оз. Байкал // В сб.: Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы / Ред. О.М. Кожова. Иркутск, 1974. С. 17–25.
- [17] Помазкина Г.В., Кравцова Л.С., Сороковикова Е.Г. Эпифитон высшей водной растительности бухты Куркутская озера Байкал // В сб.: Актуальные проблемы альгологии, микологии и гидробиологии. Ташкент, 2009. С. 260–261.
- [18] Помазкина Г.В., Родионова Е.В. Бентосные Bacillariophyta в Южном Байкале (Россия) // Альгология. 2004. Т. 14. С. 62–72.
- [19] Решетникова Н.М., Купцов С.В. Анализ изменения флоры сосудистых растений озера Глубокое за столетие // Тр. гидробиологической станции на Глубоком озере им. Н.Ю. Зографа / Ред. Н.М. Коровчинский, Н.Н. Смирнова. Тула, 2002. Т. 8. С. 36–59.
- [20] Рябушко Л.И. Структура сообществ Bacillariophyta эпифитона *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. из Черного моря // Альгология. 1993. Т. 3. С. 42–49.
- [21] Таращук О.С. Видовой состав и экологические характеристики фитоэпифитона речного участка Каневского водохранилища (Украина) // Альгология. 2008. Т. 18. С. 393–406.
- [22] Таращук О.С. Эпифитные группировки водорослей рдеста курчавого (*Potamogeton crispus* L.) на речном участке Каневского водохранилища // Гидробиол. журн. 2006. Т. 42. С. 40–47.
- [23] Тахтеев В.В., Механикова И.В. Распределение эндемичных нектобентических бокоплавов в озере Байкал // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1996. Т. 101, № 4. С. 39–48.
- [24] Aboal M., Prefasi M., Asencio A.D. The aquatic microphytes and macrophytes of the Transvase Tajo-Segura irrigation

- system, southeastern Spain // *Hydrobiologia*. 1996. 340. P. 101–107.
- [25] Ackerman J.D., Okubo A. Reduced mixing in a marine macrophyte canopy // *Funct. Ecol.* 1993. 7. P. 305–309.
- [26] Albay M., Akçaan R. Effect of water quality and hydrologic drivers on periphyton colonization on *Sparganium erectum* in two Turkish lakes with different mixing regimes // *Environ. Monit. Asses.* 2008. 146. P. 171–181.
- [27] Baldantoni D., Maisto G., Bartoli G. et al. Analyses of three native aquatic plant species to assess spatial gradients of lake trace element contamination // *Aquat. Bot.* 2005. 83. P. 48–60.
- [28] Best E.P.H., Woltman H., Jacobs F.H.H. Sediment-related growth limitation of *Elodea nuttallii* as indicated by a fertilization experiment // *Freshwat. Biol.* 1996. 36. P. 33–44.
- [29] Boylen C.W., Eichler L.W., Sutherland J.W. Physical control of Eurasian watermilfoil in an oligotrophic lake // *Hydrobiologia*. 1996. 340. P. 213–218.
- [30] French T.D., Chambers P.A. Habitat partitioning in riverine macrophyte communities // *Freshwat. Biol.* 1996. 36. P. 509–520.
- [31] Gross, E.M. Allelopathy of aquatic autotrophs. // *Crit. Rev. Plant Sci.* 2003. 22. P. 313–339.
- [32] Johnson R.L., Gross E.M., Hairston N.G. Decline of invasive submersed macrophyte *Myriophyllum spicatum* (Haloragaceae) associated with herbivory by larvae of *Acentria ephemerella* (Lepidoptera) // *Aquatic Ecol.* 1998. 31. P. 273–282.
- [33] Jones J.I., Hardwick K., Eaton J.W. Diurnal carbon restrictions on the photosynthesis of dense stands of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. // *Hydrobiologia*. 1996. 340. P. 11–16.
- [34] Keddy P.A. Quantifying a within-lake gradients of wave energy: interrelationships of wave energy, substrate particle size and shoreline plants in Axe Lake Ontario // *Aquat. Bot.* 1982. 14. P. 41–58.
- [35] Kiss M.K., Lakatos G., Borics G. et al. Littoral macrophyte-periphyton complexes in two Hungarian shallow waters // *Hydrobiologia*. 2003. 506–509. P. 541–548.
- [36] Królikowska J. Eutrophication processes in a shallow, macrophyte-dominated lake-species differentiation, biomass and the distribution of submerged macrophytes in Lake Łuknajno (Poland) // *Hydrobiologia*. 1997. 342–343. P. 411–416.
- [37] Linden E., Lehtiniemi M. The lethal and sublethal effects of the aquatic macrophyte *Myriophyllum spicatum* on Baltic littoral planktivores // *Limnology and oceanography*. 2005. 50. P. 405–411.
- [38] Madsen J.D., Chambers P.A., James W.F. et al. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes // *Hydrobiologia*. 2001. 444. P. 71–84.
- [39] Madsen J.D., Sutherland J.W., Bloomfield J.A. et al. The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies // *J. Aquat. Plant Mgmt.* 1991. 29. P. 94–99.
- [40] Madsen T.V., Warncke E. Velocities of currents around and within submerged aquatic vegetation // *Arch. Hydrobiol.* 1983. 97. P. 389–394.
- [41] Marklund O., Blindow I., Hargeby A. Distribution and diel migration of macroinvertebrates within dense submerged vegetation // *Freshwater Biol.* 2001. 46. P. 913–924.
- [42] Massachiro O., Takuo N. Decomposition of aquatic plant *Elodea nutallii* from Lake Biwa // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1994. 25. P. 2276–2278.
- [43] Nichols S.A., Shaw B.H. Ecological life histories of three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis* // *Hydrobiologia*. 1986. 131. P. 3–21.
- [44] Odum E. P. *Fundamentals of ecology*. 3rd edition. Saunders, Philadelphia, 1971. 574 p.
- [45] Paterson D.M., Wright S.J.L. The epiphyllous algal colonization of *Elodea canadensis* Mich.: community structure and development // *New Phytol.* 1986. 103. P. 809–819.
- [46] Pflugmacher S. Possible allelopathic effects of Cyanotoxins, with reference to Microcystin-LR, in aquatic ecosystems //

- Effects of allelopathic cyanotoxins in lakes. Wiley Periodicals. Inc. Environ Toxicol. 2002. 17. P. 407–413.
- [47] Riis T., Hawes I. Effect of wave exposure on vegetation abundance, richness and depth distribution of shallow water plants in a New Zealand lake // Freshwat. Biol. 2003. 48. P. 75–87.
- [48] Sagrane S., Ghazali I., Ouahid Y. et al. Phytotoxic effects of cyanobacteria extract on the aquatic plant *Lemna gibba*: Microcystin accumulation, detoxication and oxidative stress induction // Aquat. Toxicol. 2007. 83. P. 284–294.

NATURALIZATION OF *ELODEA CANADENSIS* MICH. IN BAIKAL LAKE

© 2010 Kravtsova L.S., Izboldina L.A., Mekhanikova I.V.,
Pomazkina G.V., Belykh O.I.

Limnological Institute of the Siberian Branch of the RAS, e-mail: lk@lin.irk.ru

In 2006–2009 a spatial distribution of *Elodea canadensis* Mich. in the southern and middle depressions of Baikal Lake was studied. It has been noted that *Elodea canadensis* naturalized in the lake ecosystem, where it coexists with aboriginal vegetation under its canopy or forms rarefied undergrowth, or separate monomorphic spots. It is established that introduction of *Elodea canadensis* into Baikal led to reconstruction of the structure of phytocenoses of aboriginal higher water vegetation in several bays of the Maloe Sea. At present in the bay Huzhir-Nugo a phytocenosis with domination of adventive species *Elodea canadensis* is spread, and in the bay Kurkutsкая – the species *Myriophyllum spicatum* L. A general pattern characteristic for Baikal as well as otherwaterbodies is noted: in the period of recession in elodea development a mass growth of *Myriophyllum spicatum* is observed. A biota associated with the higher water vegetation and its distribution is studied. It is established that elodea is a place of phytoepiphyton community formation, which is different in structure characteristics from that on aboriginal Baikal vegetation. Low index of specific diversity of Shannon, high concentration of one species domination (*Cocconeis placentula* var. *placentula*), and low uniformity evidence to vulnerability of the community and unfavorable conditions of its habitation on *Elodea canadensis*. Therefore, at formation of thick tangles of *Elodea canadensis* one can establish pauperization of floristic composition of phytoepiphyton and mass development of representatives of the genus *Cocconeis*. The changes in the structure organization of phytocenoses have an effect on the abundance of invertebrate animals. Zoophytos *Elodea canadensis* in quantitative indices differs from population of the bushes of *Myriophyllum spicatum* and bottom sediments, which is confirmed by the results of data analysis by the method of main components, ANOVA.

Key words: naturalization, elodea, higher water vegetation, algae, invertebrate animals, Baikal.

THE LIST OF ALIEN SPECIES IN THE ICHTHYOFAUNA OF THE CZECH REPUBLIC

© 2010 Lusk S.¹, Lusková V.¹, Hanel L.²

¹Institute of Vertebrate Biology AS CR, v.v.i., Kvetna 8, 603 65 Brno, Czech Republic; e-mail: lusk@ivb.cz

²Management of the Blaník Protected Landscape Area, 257 06 Louňovice pod Blaníkem, Czech Republic; e-mail: lubomirhanel@seznam.cz

Received 26.08.2009

In this paper, we record the introduction or invasion of 41 non-indigenous fish species into natural ecosystems of the Czech Republic over the past two centuries. Of these, only 12 species have survived to the present day. Fully naturalised species that have established natural populations include *Ameiurus nebulosus*, *Carassius auratus gibelio*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pseudorasbora parva* and *Neogobius melanostomus*. *Oncorhynchus mykiss* and *Salvelinus fontinalis* form occasional and locally stable populations. The occurrence of the remaining species (*Coregonus maraena*, *Coregonus peled*, *Ctenopharyngodon idella*, *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*) is reliant upon aquaculture, including hand-stripping. The six-year annual average of total production of alien species in the Czech Republic for 2001–2006 reached 2,054 tonnes. Of these alien species, only *C. auratus gibelio* has been shown to have a significantly negative impact upon native ichthyofauna. At present, apart from *Mylopharyngodon piceus*, no further officially sanctioned imports of alien species are under consideration.

Key words: allochthonous fish species, production, negative impact, significance.

Introductions of alien fish species have a long-standing tradition, both worldwide and in Europe. Both local and continental reviews of introduction activities contain, in addition to lists of alien fish species, examples of either the risk or confirmed influence of such species on local ichthyofauna, and their potential for devastating populations [Welcomme, 1988; Allendorf, 1991; Holčík, 1991; Efford et al., 1997; Bogutskaya, Naseka, 2002; Copp et al., 2005; Riberio et al., 2008; among others]. In recent years, there has been increased attention paid to so-called invasive alien species; particularly as regards the negative influence such non-native species may have on native biodiversity [Lusk, Lusková, 2005]. In view of the present connections existing between European hydrological systems, the time has come to consider the potential for incidental introductions and their possible risks, based upon unified pan-European criteria. A review of the present situation as regards occurrence, significance, and influence of alien species in individual countries should form an essential part of European endeavours to protect native ichthyofauna.

In the Czech Republic, the transfer of certain fish species (*e.g.* *Cyprinus carpio*, *Sander lucioperca*, *Salvelinus alpinus*, *Coregonus maraena*) has been performed for centuries in connection with fishpond aquaculture [Heinrich, 1856; Teplý, 1937]. Such transfers tend to take place over short distances, from one drainage area to another and, as such, they can be denoted as "translocations". In the 19th and 20th centuries, attempts at introductions in Central Europe had already led to their inadvertent release into neighbouring countries [Holčík, 1991].

As a continuation to our earlier preliminary reports [Lusk, 1988; Lusk et al., 1998], we present here a complete review of attempts at introduction and of the occurrence of non-native fish species in waters of the Czech Republic. We evaluate both the positive assets to fish production and the negative impacts on aquaculture and natural ecosystems connected with the acclimatisation and naturalisation of non-native species.

Material and Methods

The hydrological system of the Czech Republic consists of the headwaters of a

number of major European rivers (i.e. the Labe, Vltava, and Ohře – draining into the North Sea; the Morava and Dyje – draining into the Black Sea; and the Odra – draining into the Baltic Sea). Aside from *Carassius auratus* and *Neogobius melanostomus*, therefore, the occurrence of alien species is the result of human introductions. At this time, there is no central register of introduced fish species in the Czech Republic. In compiling the present review, therefore, we have mainly based our results on our own investigations on non-native species carried out over the past 30 years and on historical literary data. In addition, data were obtained from several non-specific studies focussed on the problems of non-native species [Čihař, 1968; Kálal, 1987; Adámek, Kouřil, 1996; Lusk et al., 1998) and on personal

information provided by persons engaged in practical fisheries and ichthyological research.

Results and Discussion

Within the borders of the present Czech Republic, both *C. carpio* and *S. lucioperca* have been introduced from the drainage area of the Danube into that of the Labe (where the species are not native) and attempts to introduce *Salvelinus alpinus* are known to have occurred as early as the Middle Ages [Frič, 1859; Teplý, 1937; Andreska, 1987]. Subsequent introduction attempts took place in periodic waves. For example, fish species of North American origin were introduced in the late 19th century. A further wave of experimental introductions took place after 1950, connected with introduction activities in the then Soviet Union (Table 1).

Table 1. List of species introduced into the Czech Republic. Actual occurrence (Y=yes, N=no, E-experimental, Ar-artificial reproduction, Nr-natural reproduction). Importance (P-production, F-sport fishing, Bi-bioamelioration, Np-natural population, I-invasive species), *unintentional introduction, ** spontaneous immigration.

Species	Year of 1st introduction	Actual occurrence	Importance
ACIPENSERIDAE			
<i>Acipenser nudiiventris</i> Lovetzky, 1828	1994	Y, E	
<i>Acipenser gueldenstaedti</i> Brant, 1833	1996	Y, E	
<i>Acipenser stellatus</i> Pallas, 1771	1994	Y, E	
<i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869	1982	Y, E	
POLYODONTIDAE			
<i>Polyodon spathula</i> (Walbaum, 1792)	1995	Y, E	
CYPRINIDAE			
<i>Ctenopharyngodon idellus</i> (Valenciennes, 1844)	1961	Y, Ar	P, F, Bi,
<i>Pseudorasbora parva</i> /Schlegel, 1842)	1981, 1982*	Y, Nr	Np, I
<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	1975-76**	Y, Nr	F, P, Np, I
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	1964	Y, Ar	P
<i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1845)	1964	Y, Ar	P
<i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1845)	1999, 2000	Y, E	
CATOSTOMIDAE			
<i>Ictiobus cyprinellus</i> (Valenciennes, 1844)	1985	Y, E	
<i>Ictiobus niger</i> (Rafinesque, 1920)	1985	Y, E	
CLARIIDAE			
<i>Clarias gariepinus</i> (Burchell, 1822)	1986	Y	
ICTALURIDAE			
<i>Ameiurus nebulosus</i> (LeSueur, 1819)	1890	Y, Nr	F, Np, I
<i>Ameiurus melas</i> (Rafinesque, 1818)	2003*	Y	
<i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	1985	N	

SALMONIDAE			
<i>Salmo dentex</i> (Heckel, 1851)	1901?	N	
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	1888	Y, Ar, Nr	P, F, Np?
<i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill, 1814)	1885	Y, Ar, Nr	P, F, Np?
<i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758)	1579, 1883	N	
<i>Salvelinus namaycush</i> (Walbaum, 1792)	1972, 1976	N	
<i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758)	1892?, 1951	N	
<i>Coregonus autumnalis</i> (Georgi, 1775)	1959	N	
<i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1788)	1970	Y, Ar	P
<i>Coregonus maraena</i> (Bloch, 1779)	1882	Y, Ar	P
<i>Coregonus wartmanni</i> (Bloch, 1784)	?	N	
<i>Coregonus fera</i> Jurina, 1825	?	N	
THYMALLIDAE			
<i>Thymallus arcticus</i> (Dybowski, 1874)	1959, 1960	N	
GASTEROSTEIDAE			
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	?	Y, Nr	Np
OPHICEPHALIDAE			
<i>Channa argus</i> (Cantor, 1842)	1956, 1960	N	
CENTRARCHIDAE			
<i>Micropterus dolomieu</i> (Lacépede, 1802)	1889	N	
<i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	1929	N	
<i>Lepomis auritus</i> (Linnaeus, 1758)	1913	N	
<i>Ambloplites rupestris</i> (Rafinesque, 1758)	1892?, 1911	N	
CICHLIDAE			
<i>Oreochromis aureus</i> (Steindachner, 1864)	?	E, N	
<i>Oreochromis mossambicus</i> (Peters, 1852)	?	E, N	
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	1985	Y, Ar	
<i>Oreochromis urolepis hornorum</i> (Trewavas, 1966)	?	E, N	
GOBIIDAE			
<i>Neogobius melanostomus</i> Pallas, 1814	2008**	Y	Np

Though introductions of around 41 fish species can be considered as proven in the Czech Republic (see Table 1), positive identification of some species is doubtful in some cases, such as where a few individuals of a species were imported just once over a century ago or were only mentioned in magazine articles (e.g. *Salmo dentex*, *Coregonus fera*, *C. wartmanni*). Two non-native species, *Carassius auratus gibelio* and *Neogobius melanostomus*, invaded waters of the Czech Republic from the River Danube via their own migration activity. *C. a. gibelio* continued to expand its distribution, aided by man, and has now become naturalised [Lusk, 1986; Lusk et al., 1998b; Lusková et al., 2004]. Over the last two years, *N. melanostomus* has occupied the area around the confluence of the Rivers Morava and Dyje and is presently

successfully reproducing there [Lusk et al., 2008; unpublished data). Of all the experimental introductions of alien fish species, positive results have only been obtained for *Ctenopharyngodon idella*, *Pseudorasbora parva*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Aristichthys nobilis*, *Ameirus nebulosus*, *Oncorhynchus mykiss*, *Salvelinus fontinalis*, *Coregonus peled*, *C. maraena*, and *Gasterosteus aculeatus*. Of these, only *C. a. gibelio*, *P. parva* and *A. nebulosus*, and localised populations of *G. aculeatus*, have produced stable populations in natural habitats, maintaining themselves by natural reproduction. The occurrence and aquaculture of *C. idella*, *H. molitrix* and *A. nobilis* depends exclusively on artificial reproduction. The remaining species occur primarily in connection with fishery activities, both natural reproduction and/or

populations in natural conditions tending to be unstable and non-permanent.

In recent years (2001–2006), alien fish species accounted for only a small part (8.36%) of annual total fish production in the Czech Republic (24,570 tonnes). Of this *H. molitrix* and *A. nobilis* accounted for 742 tonnes, *C. idella* 384 t, *O. mykiss* 695 t, *S. fontinalis* 116 t, *C. maraena* and *C. peled* 33 t, and *C. a. gibelio* 84 t. Most of this production comes from fishponds and intensive aquaculture, with only a small part being obtained from natural habitats by angling, e.g. *C. auratus* (50%), *C. idella* (23%) and *O. mykiss* (7%). The above data are based on annual statistics compiled by the Ministry of Agriculture [Ženíšková, Gall, 2007].

Alien species characterised as "invasive" represent the greatest risk to native fish species. In the Czech Republic, *C. auratus* forma *gibelio* displays all the signs of a typical invasive fish [Lusk, Lusková, 2005]. Around 1975, it migrated from the Danube into the drainage area of the Rivers Morava and Dyje [Lusk et al., 1977]. Subsequently, helped by humans, it invaded all suitable water bodies, producing numerous stable populations. The original monosexual populations, consisting of triploid females, have been transforming over the past decade into so-called mixed type populations. Besides triploid and diploid females, these also contain diploid and, occasionally, even triploid males. These populations show both sexual and asexual forms of reproduction [Halačka et al., 2003; Lusková et al., 2004]. In a number of habitats in the floodplains of major rivers (the Morava, Dyje, Labe and Odra), *C. auratus* has become the dominant species, strongly competing for food and space with native species and, consequently, strongly limiting the numbers of their populations. A further negative effect caused by the presence of *C. auratus* in natural habitats is its sexual parasitism and hybridisation, especially with *Cyprinus carpio* and *Carassius carassius*. *C. auratus* has significantly suppressed and limited the occurrence of native *C. carassius* and *Tinca tinca* [Lusk et al., 1998; 1998a; Lusková et al., 2002; Papoušek et al., 2008; unpublished observations]. *C. auratus* is a serious problem in fishponds that specialise in carp production

as it markedly limits carp production and its own production is of distinctly lower value (Lusk 1986, unpublished data). Certain less distinct characteristics of invasive species can also be observed in *A. nebulosus* and, to a certain extent, also in *P. parva*.

With the exception of *Mylopharyngodon piceus*, no further introductions of alien species are under consideration in this country. The risk remains, however, of undesirable alien species being introduced with imported fish stocks from abroad. A classic example is the dispersal of *Perccottus glenii* over Eastern and Central Europe [Koščo et al., 2003]. Also of importance is the phenomenon of "non-native populations" that present a serious risk for native genetic (intraspecific) diversity [Lusk et al., 2002]. This occurs in the case of transfers of stocking material of "native species" from different drainage areas, or even different sea basins that seriously endanger the indigenous intraspecific (population and intrapopulation) genetic diversity.

Acknowledgement: The results presented here were obtained within research project SPIId1/9/07 of the Ministry of Environment of the Czech Republic.

Literature

- [1] Adámek, Z., Kouřil, J. Recent non-native fishes in the Czech Republic with respect to their impact upon original species // Biodiversity of fishes in the Czech Republic. 1996. I. P. 34–41.
- [2] Allendorf, F.W. Ecological and genetic effects of fish introductions: synthesis and recommendations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. 48 (Suppl. 1). P. 178–181.
- [3] Andreska, J. Fisheries and its traditions. SZN Praha. 208 Ps.
- [4] Bogutskaya, N.G., Naseka, A.M. An overview of non-indigenous fishes in inland waters of Russia // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2002. 296. P. 21–30.
- [5] Copp, G.H., Bianco, P.G., Bogutskay, N.G., Erős, T., Falka, I., Ferreira, M.T., Fox, M.G., Freyhof, J., Gozlan, R.E., Grabowska, J., Kováč, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A.M., Peňáz, M., Povž, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I.C.,

- Stakenas, S., Šumer, S., Vila-Gispert, A., Wiesner, C. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? // J. Appl. Ichthyol. 2005. 21. P. 242–262.
- [6] Čihař, J. Acclimatization of fish in Czechoslovakia // Bulletin VÚRH Vodňany. 1968. 2. P. 6–14 (in Czech with English summary).
- [7] Efford, I.E., Garcia, C.M., Williams, J.D. Facing the challenges of invasive alien species in North America // Global Biodiversity. 1997. 7. P. 25–30.
- [8] Frič, A. Czech fishes. Prag.: Živa, 1859. P. 1–56.
- [9] Halačka, K., Lusková, V., Lusk, S. *Carassius "gibelio"* in the fish communities of the Czech Republic // Ecohydrology and Hydrobiology. 2003. 3. P. 133–138.
- [10] Heinrich, A. Mährens und k.k. Schlesiens Fische, Reptilien und Vögel. Commission bei Nitch und Grosse. Brün. 1856. 200 Ps.
- [11] Holčík, J. Fish introductions in Europe with particular reference to its central and eastern part // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. 48 (Suppl. 1). P. 178–181.
- [12] Kálal, L. Introduction of salmonid fishes in Czechoslovakia. Proc. Perpektivní druhy ryb pro ČSSR. 1987. P. 40–47 (in Czech).
- [13] Koščo, J., Lusk, S., Halačka, K., Lusková, V. The expansion and occurrence of the Amur sleeper (*Perccottus glenii*) in eastern Slovakia // Folia Zool. 2003. 52. P. 329–336.
- [14] Lusk, S. The areas of occurrence of Giebel carp (*Carassius auratus*) under Czechoslovak conditions // Živoč. Vyr. 1986. 31. P. 945–951.
- [15] Lusk, S. The state and prospects of fish introduction in Czechoslovakia. Report ÚSEB. Brno. 1988. P. 71–74.
- [16] Lusk, S., Baruš, V., Veselý, V. On the occurrence of *Carassius auratus* in the Morava River drainage area // Folia Zool. 1977. 26. P. 377–381.
- [17] Lusk, S., Koščo, J., Lusková, V., Halačka, K., Košuth P. Alien fish species in the floodplains of the Dyje and the Bodrog rivers // Ecohydrology & Hydrobiology. 2004. 4. P. 199–205.
- [18] Lusk, S., Lusková, V. Invasive fish species in the Czech Republic // Procc. Int. 8. Czech Ichthyol. conf. Brno. 2005. P. 116–121.
- [19] Lusk, S., Lusková, V., Halačka, K. Introduced fish species in the ichthyofauna of the Czech Republic // Bulletin Lampetra. 1998. 3. P. 119–133.
- [20] Lusk, S., Lusková, V., Halačka, K. The status of tench (*Tinca tinca* (L.)) in aquatic habitats of the floodplain along the lower reaches of the River Dyje (Czech Republic) // Pol. Arch. Hydrobiol. 1998a. 45. P. 407–414.
- [21] Lusk, S., Lusková, V., Halačka, K. Prussian carp – 25 years since its natural introduction // Procc. Int. 3. Czech ichthyol. conf. Vodňany. 1998b. P. 135–140.
- [22] Lusk, S., Lusková, V., Halačka, K., Šlechta V., Šlechtová, V. Status and protection of species and intraspecific diversity of the ichthyofauna in the Czech Republic // In: Conservation of freshwater fishes: Options for the future. Eds. Collares-Pereira, M.J., Cowx, I.G., Coelho, M.M. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science Ltd, 2002. P. 23–33.
- [23] Lusk, S., Vetešník, L., Halačka, K., Lusková, V., Pekárik, L., Tomeček, J. Roudn goby *Neogobius (Apollonia) melanostomus* recorded for the first time in the confluence area of the Morava and Dyje rivers (Czech Republic) // Biodiversity of fishes of the Czech Republic. 2008. 7. P. 114–118.
- [24] Lusková, L., Halacka, K., Vetešnik, L., Lusk, S. Goldfish (*Carassius auratus*) in fish communities inhabiting the lower reaches of the River Dyje // Biodiversity of fishes in the Czech Republic. 2002. 4. P. 127–132.
- [25] Lusková, L., Halacka, K., Vetešnik, L., Lusk, S. Changes of ploidy and sexuality status of "*Carassius auratus*" populations in the drainage area of the River Dyje (Czech Republic) // Ecohydrology & Hydrobiology. 2004. 4. P. 165–171.
- [26] Papoušek I., Vetešník, L., Halačka, K., Lusková, V., Humpl, M., Mendel, J. Identification of natural hybrids of gibel carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch)

- and crucian carp *Carassius carassius* (L.) from the lower Dyje River floodplain (Czech Republic) // J. Fish Biol. 2008. 72. P. 1230–1235.
- [27] Riberio, F., Elvira, B., Collares-Pereira, M.J., Moyle, P.B. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach // Biol. Invasions. 2008. 10. P. 89–102.
- [28] Teplý, F. Contributions to history of Czech fish pond culture / Publ. Min. zemědělství. Praha. 1937. 96. 243 Ps.
- [29] Ženíšková, H., Gall, V. (eds). Situation and future report – Fishes / Ministerstvo zemědělství České republiky. Praha. 2007. 41 Ps. (in Czech).
- [30] Welcomme, R.L. International introductions of inland aquatic species. FAO Rome. 1988. 318 p.

CARASSIUS AURATUS GIBELIO – THE MOST SUCCESSFUL INVASIVE FISH IN WATERS OF THE CZECH REPUBLIC

© 2010 Lusková V., Lusk S., Halačka K., Vetešník L.

Institute of Vertebrate Biology AS CR, v.v.i., Května 8, 603 65 Brno, Czech Republic;

e-mail: luskova@ivb.cz

Received 26.08.2009

Carassius auratus gibelio is considered an alien fish species in the hydrographic system of the Czech Republic. Around 1976, this form immigrated from the River Danube into the confluence of the Morava and Dyje rivers and gradually spread over the hydrographic network over the course of the next 15 to 20 years. Helped by man, this species overcame the boundaries between particular drainage areas, expanding its range and colonising suitable habitats. *C. a. gibelio* has become fully naturalised and has produced numerous stable populations. This is the only non-indigenous fish species in the Czech Republic showing distinct characteristics of an invasive taxon. Initial populations of *C. a. gibelio* colonising the new area consisted solely of triploid females. The occurrence of males after 1990 started a process of transformation of the originally monosexual female (triploid) population into a mixed population containing both females and males. At present, males are predominantly diploid, with occasional triploid individuals. Females are predominantly triploid and less frequently diploid. Tetraploid individuals are quite rare. At the Morava-Dyje confluence, the population reproduces both gynogenetically and sexually. *C. a. gibelio* exerts important competitive, as well as destructive, effects upon the indigenous ichthyofauna. Native species of *Carassius carassius* and *Tinca tinca*, previously abundant, have vanished from those localities dominated by *C. a. gibelio*. *C. a. gibelio* is fished for on hook and line in natural habitats in the Czech Republic, with an annual recorded catch of 25–50 tonnes. Annual production in fishponds varies between 15 and 70 tonnes, yet its marketable utilisation is problematic.

Key words: invasive alien fish, *Carassius auratus gibelio*, sex ratio, ploidy status, impact.

As a rule, the occurrence of non-native fish species is generally considered to be negative as regards protecting the biodiversity of native ichthyofauna. The greatest risk factor is seen, above all, in taxa with wide ecological tolerance and exhibiting the properties of so-called invasive species [Allendorf, 1991; Moyle, Light, 1996; Cowx, 1997; and others]. The various forms of *Carassius auratus* can be considered as the most successful alien fish in Europe, being found in waters of almost all European countries [Szczerbowski, 2002] apart from Scandinavia. While it can be considered the most widespread fish over Europe and Asia, however, its taxonomic status remains equivocal. [Vasil'eva, Vasil'ev, 2000]. *C. auratus auratus* and *C. auratus gibelio*, the two forms most widely distributed over Europe, are considered as two subspecies by some authors [Bănărescu, 1964; Pelz, 1987; Szczerbowski,

2002], whereas others have treated them as two separate species [Kottelat, Freyhof, 2007]. In the present study, we put forward the opinion that *Carassius auratus* represents a complex comprising a number of forms of different taxonomic status. The results presented in this paper pertain exclusively to the form *C. auratus gibelio*. Occasionally, we also obtained individuals of *C. auratus auratus*, a decorative form that occurs under natural conditions in the Czech Republic as a result of having been released from aquarium cultures and/or reared for decorative purposes. In addition, individuals of the Japanese form *C. auratus langsdorfii* were ascertained at one locality, the population comprising females only [Vetešník et al., 2007; Kalous et al., 2007].

In the Czech Republic, investigations on *C. a. gibelio* have been carried out ever since its immigration in 1975 [Lusk et al., 1977; Lusk, 1986; Lusk et al., 1998; etc.]. In recent years,

intense investigations have been implemented under natural conditions, concerned with the biological characteristics of this fish and changes in ploidy and sex status of its populations [Lusková et al., 2002, 2004; Halačka et al., 2003; Vetešník et al., 2004]. The present paper gives both an overview and presents recent unpublished research results obtained on *C. a. gibelio* around the confluence of the Morava and Dyje rivers (Danube river system). Starting in 1976, *C. a. gibelio* produced numerous and stable populations in this region. At present, the local ichthyofauna is dominated by *C. a. gibelio*. The main aim of the present paper is to present a review of the changes in the sexual and ploidy status of *C. a. gibelio* in the hydrological region indicated.

Material and Methods

Samples of *C. a. gibelio* for the analysis of the sexual and ploidy status were collected from the lower section of the Dyje River (r. km 0.0 – 27) and the adjacent floodplain (about 3,500 hectares in area). The samples were obtained by electro-fishing or netting. Quantitative data were obtained by fishing up the whole fish stock in the habitat, using electro-fishing and netting, or by the mark-and-recapture method [Lusková et al., 2002]. The fish were sexed according to visual or microscopic examination of the sexual products in killed specimens. Ploidy was determined according to nucleus size in erythrocytes, either through optic analysis using an Olympus MicroImage 4.0 analyser, or by means of a continuous-flow cytometer (Partec CCA 1 cytometer – Partec GmbH, Germany) on the basis of relative DNA content in the erythrocyte nuclei [Vindelov, Christensen, 1994; Flajšhans, 1997; Halačka, Lusková, 2000]. Karyological analysis was also used to a limited extent in ploidy determination.

Results and Discussion

Distribution: *C. a. gibelio* immigrated into the river network of the Czech Republic from the River Danube via the River Morava. The first finds, around the confluence of the Morava and Dyje rivers, date from 1976 [Lusk et al., 1977]. Over subsequent years, *C. a. gibelio* gradually invaded streams within drainage areas through auto-migration, overcoming

boundaries due to both the intentional and unintentional help of man, predominantly as an admixture to carp (*Cyprinus carpio*) stocking material. Within 15 years, *C. a. gibelio* had occupied all suitable habitats in the Czech Republic [Lusk et al., 1998; Lusková et al., 2004]. In 2005–2008, the occurrence of *C. a. gibelio* was confirmed in 387 mapping quadrats (11.1 by 12 km in size, the territory of the Czech Republic being covered by 675 mapping quadrats) (our own results).

Sex and Ploidy Status: The form of *C. a. gibelio* that immigrated into the Morava River drainage area from the Danube is of eastern Asian origin. From its original range in the Danube river system (Bulgaria, Romania, Hungary), the form connected with introductions in the then Soviet Union after 1950 and began gradually invading waters of the lower and middle stretch of the Danube basin [Holčík, Žitňan, 1978; Holčík, 1980]. During its period of invasive occupation, the *C. a. gibelio* population consisted exclusively of females. They reproduced gynogenetically, utilising the males of other cyprinid species (e.g. *C. carpio*, *Carassius carassius*, *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, *Abramis bjoerkna*, *Leuciscus idus*, etc.). After 1990, small numbers of males began occurring in populations in the area of the Dyje-Morava confluence, starting a transformation process from single-sex to a mixed population type. At the same time, the ploidy status of these populations also changed. These developments are documented by data collected at the Morava and Dyje confluence (Table 1), i.e. the area of first occurrence of this fish form in the Czech Republic [Lusk et al., 1977].

A total of 2,092 individuals between 2 and 8 years of age were analysed between 2001 and 2007, with ploidy being diagnosed in parallel with sex determination. Males made up 20.75 % of the population, with the greater proportion being diploid. Only 24 males were triploid and 4 tetraploid. Females (79.25 %) were primarily triploid (74.25 %) and diploid (24.79 %), with only 16 females being tetraploid. Of the total material examined, 60 % were triploid (most of the females). Diploids made up 39 %, with equal representation of males (49.69 %) and females. The share of tetraploids was very low,

Table 1. Sex ratio and ploidy status in samples of *Carassius auratus gibelio* from the lower reaches of the River Dyje; 2n – diploid, 3n – triploid, 4n – tetraploid

Year	Total (N)	Males (N) Total-2n-3n-4n	Males (%)	Females (N) Total-2n-3n-4n
1976 – 1990	5840	0	0	5840
1995	78	5	6.41	73
1976	185	7	3.78	181
1997	342	15	4.39	327
1998	485	34	7.01	451
1999	359	64	17.83	295
2000	183	16	8.74	167
2001	210	17-15-2-0	8.09	193-10-178-5
2002	185	22-19-3-0	11.89	163-14-147-2
2003	369	82-68-10-4	22.22	287-52-227-8
2004	476	137-136-1-0	28.78	339-133-206-0
2005	342	94-90-4-0	27.49	248-73-174-1
2006	184	37-33-4-0	20.11	147-56-91-0
2007	326	45-45-0-0	13.80	281-73-208-0

and higher in females (16 ind.) than males (4 ind.). The percentages of males to females and their ploidy status in consecutive years are given in Table 1. Using the present data, it is not possible to conclude unequivocally whether the transformation into a mixed population type has already reached a stable level or whether it will continue, with the number of diploid individuals increasing. The high percentage of triploid females strongly suggests that, in the area under study, the asexual form of reproduction (gynogenesis) may be of decisive importance in maintaining local populations of *C. a. gibelio*.

There is no unequivocal explanation of the cause or causes of the transformation from a monosexual population with gynogenetic reproduction into a mixed bisexual type with sexual as well as gynogenetic reproduction. One possible cause is the inclusion (whether natural or artificial) of diploid males and females, or an unobserved occurrence of a small number of diploid individuals in the mass

of triploid females. Another possible cause is a natural inversion of the ploidy and sexual status within gynogenesis, i.e. occurrence of males and diploid individuals. The change in ploidy status, or the occurrence of males, may also result from a change in environmental conditions [Goryunova, 1962]. In the latter case, of natural transformation of ploidy and sexual status into a mixed population type, a possible impulse may be seen in the stabilisation of *C. auratus* populations after the occupation of a new range. Such changes occur approximately 15-20 years after the invasion of the first wave of triploid females, as indicated by observations in central and southern Europe [Lusková et al., 2004]. Abramenko et al., [1997] described a continually increasing percentage of diploids in the *C. a. gibelio* in the lower Don basin. It remains to be seen in what way the development of the mixed populations will continue (ploidy 2n – males and females, ploidy 3n – females).

Importance: At present, *C. a. gibelio* is the dominant fish in the major rivers (Dyje, Morava, Labe) and their floodplains in the Czech Republic. It is the object of sport angling, with an annual catch ranging between 25 and 50 tonnes. In fishponds, it is an unwelcome competitor with cultures of the major reared species. The occurrence of numerous populations of *C. a. gibelio* in fishponds causes considerable economic loss as there is no market for the species in the Czech Republic. Even when it can be sold, it reaches a considerably lower price. There are no published data on the production of this fish in fishponds; however, on the basis of partial data, the annual catch is estimated to vary between 15 and 70 tonnes, the occurrence and production of *C. a. gibelio* in ponds being on the increase in recent years. In the "Lednické rybníky" fishpond system, 550 ha in area, lying in the region of the lower reaches of the Dyje river, the 2009 production of *C. a. gibelio* amounted to 120 tonnes as against 35 tonnes of *Cyprinus carpio*. From the fishponds this non-native, invasive fish can even invade natural ecosystems, which is quite undesirable in view of the ensuing negative impact on the local native fish populations.

According to our investigations implemented in 2004–2008 in the floodplain of the lower section of the Dyje River, the numbers and biomass of *C. a. gibelio* found in various habitat types (river branch, pool, small lake, pit, canal) attained 3,400–7,650 exx.ha⁻¹ and 265–1,358 kg.ha⁻¹ at the age of 2–9 years. In some habitat types, the numbers of individuals 0+ of age (35–50 mm in standard length) attained as much as 45–84 fish per 1 metre of shoreline (unpublished data). The presence of *C. a. gibelio* in natural ecosystems is an important negative factor as regards native fish species. Above all, it competes for space and food with most native cyprinids. One must also highlight the so-called sexual parasitism of this fish, which can utilise males of a number of cyprinid species through gynogenesis. The ability of *C. a. gibelio* to hybridise, especially with *C. carassius* and even *C. carpio*, exerts a destructive impact on populations of these species [Papoušek et al., 2008]. Numerous populations of *C. a. gibelio* have totally eliminated the previously dominant indigenous

species *C. carassius* and *Tinca tinca* from alluvial habitats such as pools, dead oxbows, and woodland lakes [Lusk et al., 1998; Lusková et al., 2002].

Conclusion: The specific biological characteristics of *C. a. gibelio* (its diploid and polyploid forms, sexual and gynogenetic reproduction, transformation of the sexual and ploidy status of its population), its immense ecological tolerance (including its resistance to anoxia and its aggressiveness in enlarging and occupying new areas) have resulted in *C. a. gibelio* becoming the most successful non-native, invasive fish form in the waters of Central and Eastern Europe.

Acknowledgement: This study was supported through grant reg. no. SP/2d4/55/07 from the Ministry of Environment of the Czech Republic.

Literature

- [1] Abramenko, M.I., Kravchenko, O.V., Velikoivanenko, A.E. Genetic structure of populations in the diploid-triploid complex of *Carassius auratus gibelio* in the lower Don basin // *Voprosy Ikhtiologii*. 1997. 37. (1). P. 62–71. (in Russian).
- [2] Allendorf, F.W. Ecological and genetic effects of fish introduction – synthesis and recommendations // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. 48 (Suppl. 1). P. 178–181.
- [3] Bănărescu, P. *Pisces- Osteichthyes // Fauna Republicii Populare Romine*. Bucuresti: Editura Academiei Republicii Populare Romine, 1964. Vol XIII. 959 p.
- [4] Cowx, I.G. Introduction of fish species into European fresh waters: Economic successes or ecological disasters? // *Bull. Francois Pêche Pisciculture*. 1997. 344–345. P. 57–77.
- [5] Flajšhans, M. A model approach to distinguish diploid and triploid fish means of computer-assisted image analysis // *Acta Veterinaria Brno*. 1997. 66. P. 101–110.
- [6] Goryunova, A.I. Periodic changes of ichthyofauna in lakes and rivers of virgin land region // *Voprosy Ikhtiologii*. 1962. 2. (25). P. 577–580. (in Russian).

- [7] Halačka, K., Lusková, V. Polyploidy in *Carassius auratus* in the lower reaches of the River Dyje – determination using the size of erythrocyte nuclei // Proc. 4th Czech conference of ichthyology. Vodňany. 2000. P. 106–109.
- [8] Halačka, J., Lusková, V., Lusk, S. *Carassius "gibelio"* in fish communities of the Czech Republic // Ecohydrobiology & Hydrobiology. 2003. 3 (1). P. 133–138.
- [9] Holčík J. *Carassius auratus* (Pisces) in the Danube River // Acta Sc. Nat. Brno. 1980. 14 (11). P. 1–43.
- [10] Holčík, J., Žitňan, R. On the expansion and origin of *Carassius auratus* in Czechoslovakia // Folia Zoologica. 1978. 27. P. 279–288.
- [11] Kalous, L., Šlechtová, V., Jr., Bohlen, J., Petrtýl, M., Švátora, M. First European record of *Carassius langsdorfii* from the Elbe basin // J. Fish Biol. 2007. 70 (Supp.A). P. 132–138.
- [12] Kottelat, M., Freyhof, J. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Formol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany, 2007. 646 p.
- [13] Lusk, S. The areas of occurrence of Giebel Carp (*Carassius auratus*) under Czechoslovak conditions // Živočišná výroba. 1986. 31. P. 945–951.
- [14] Lusk, S., Baruš, V., Kirka, A. Current spreading and importance of the giebel (*Carassius auratus gibelio* Bloch) in Czechoslovakia // Živočišná výroba. 1980. 25. P. 871–878.
- [15] Lusk, S., Baruš, V., Veselý, V. On the question of the occurrence of *Carassius auratus* L. in the Morava River watershed // Folia Zoologica. 1977. 26. P. 377–381.
- [16] Lusk, S., Lusková, V., Halačka, K. The status of tench (*Tinca tinca* (L.)) in aquatic habitats of the floodplain along the lower reaches of the River Dyje (Czech Republic) // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1998. 45. P. 407–414.
- [17] Lusk, S., Lusková, V., Halačka, K. Prussian carp – 25 years since its natural introduction // Proc. 3th Czech conference of ichthyology. 1998. Vodňany. P. 135–140.
- [18] Lusková, V., Halačka, K., Vetešník, L., Lusk, S. Goldfish (*Carassius auratus*) in fish communities inhabiting the lower reaches of the River Dyje // Biodiversity of fishes in the Czech Republic. 2002. IV. P. 127–132.
- [19] Lusková, V., Halačka, K., Vetešník, L., Lusk, S. Changes of ploidy and sexuality status of „*Carassius auratus*“ populations in the drainage area of the River Dyje (Czech Republic) // Ecohydrobiology & Hydrobiology. 2004. 4 (2). P. 165–171.
- [20] Moyle P.B., Light T. Fish invasions in California: Do abiotic factors determine success? // Ecology. 1996. 77. P. 1666–1670.
- [21] Szczerbowski J. A. *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) // In: The freshwater Fishes of Europe. Eds. Banarescu, P.M., Paepke, H.-J. Vol. 5/III. Cyprinidae 2. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2002. P. 5–41.
- [22] Papoušek, I., Vetešník, L., Halačka, K., Lusková, V., Humpl, M., Mendel, J. Identification of natural hybrids of gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) and crucian carp (*C. carassius*) from lower Dyje River floodplain // J. Fish Biol. 2008. 72. P. 1230–1235.
- [23] Pelz, G.R. Der Giebel: *Carassius auratus gibelio* oder *Carassius auratus auratus*? // Natur und Museum Frankfurt a.M. 1987. 117 (4). P. 118–129.
- [24] Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P. On the problem of origin and taxonomic state of the triploid form of the goldfish *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Voprosy Ikhtiologii. 2000. 40. P. 581–591 (in Russian).
- [25] Vetešník, L., Lusk, S., Halačka, K., Spurný, P. Morphometric characteristics and growth of *Carassius auratus* in the lower part of the River Dyje (Czech Republic) // Ecohydrology & Hydrobiology. 2004. 4(2). P. 215–221.
- [26] Vetešník L., Papoušek I., Halačka K., Lusková V., Mendel J. Morphometric and genetic analysis of *Carassius auratus* complex from artificial wetland in Morava River floodplain, Czech Republic // Fisheries Science. 2007. 73. P. 817–822.
- [27] Vindelov, L.L., Christensen, I.J. Detergent and proteolytic enzyme-based techniques for nuclear isolation and DNA content analysis // Methods in Cell Biology. 1994. 41. P. 219–229.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ В МАЛЫХ ВОДОЕМАХ БАЛХАШСКОГО БАССЕЙНА

© 2010 Мамилов Н.Ш., Балабиева Г.К., Койшыбаева Г.С.

ДГП «Научно-исследовательский институт проблем биологии и биотехнологии»
РГП «Казахский национальный университет имени аль-Фараби»,
г. Алматы, Республика Казахстан; mamilov@nursat.kz
Поступила в редакцию 16.08.2009

В 1998–2009 гг. были проведены исследования ихтиофауны на 36 станциях Балхашского бассейна. В настоящее время в ихтиофауне малых водоемов этого бассейна представлены 11 аборигенных и 16 чужеродных видов рыб. Большое видовое разнообразие чужеродных видов отмечено в водоемах с большим уровнем антропогенного воздействия.

Ключевые слова: аборигенный, чужеродный, интродукция, ихтиофауна, инвазия.

Своеобразие аборигенного рыбного населения бассейна оз. Балхаш позволило выделить его в отдельный Балхашский округ в составе одноименной ихтиогеографической провинции, входящей в Нагорно-Азиатскую подобласть [Берг, 1962; Митрофанов, 1986]. Во второй половине XX века в результате интродукции чужеродных видов рыб в самом озере Балхаш и р. Или сложились новые ихтиоценозы, в которых аборигенным видам рыб места не нашлось [Митрофанов, Дукравец, 1992]. Инвазии чужеродных организмов в настоящее время признаются одним из ведущих факторов преобразования природных экосистем [Биологические инвазии..., 2004]. Закономерности формирования ихтиофауны крупных водоемов Средней Азии являются объектом интенсивных исследований, что нашло отражение в опубликованных обзорах [Митрофанов, Дукравец, 1992; Терещенко, Стрельников, 1995]. Изменениям ихтиоценозов малых водоемов уделяется меньше внимания [Тимирханов, 2000]. Задачами проведенной нами работы являлось выяснение современного состава ихтиофауны малых водоемов бассейна оз. Балхаш.

Материал и методики

Основой для настоящей публикации послужили сборы рыб, проведенные в 1998–2009 гг. Всего было обследовано 36 станций (рисунок). Для отлова рыб использовали мелкоячеистый бредень длиной 15 м с ячейей 3 мм, прямоугольный сачок 500 x 700 мм с ячейей 3 мм, ставные сети с размером ячеей 14, 20, 30, 40 и 50 мм длиной по 25 м каждая и крючковую снасть. Часть материалов была любезно предоставлена нам коллегами: сборы 2005 г. из р. Борохудзир – старшим научным сотрудником И.Н. Магдой (Институт зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан), сборы разных лет из рек Лепсы и Баскан – старшими научными сотрудниками М.А. Абдильдаевым и Н.А. Губайдуллиным (Институт зоологии МОН РК), материалы по ихтиофауне оз. Иссык (1998 и 2005 гг.) и прудов, связанных с р. Малая Алматинка (2005–2007 гг.), – заведующим лабораторией биопродуктивности водоемов Г.М. Дукравцом (Казахский национальный университет), сборы разных лет из прудов Казахской производственно-акклиматизационной станции и Чиликского прудового хозяйства (2006–2008 гг.) – С.С. Галушаком (КазНУ).

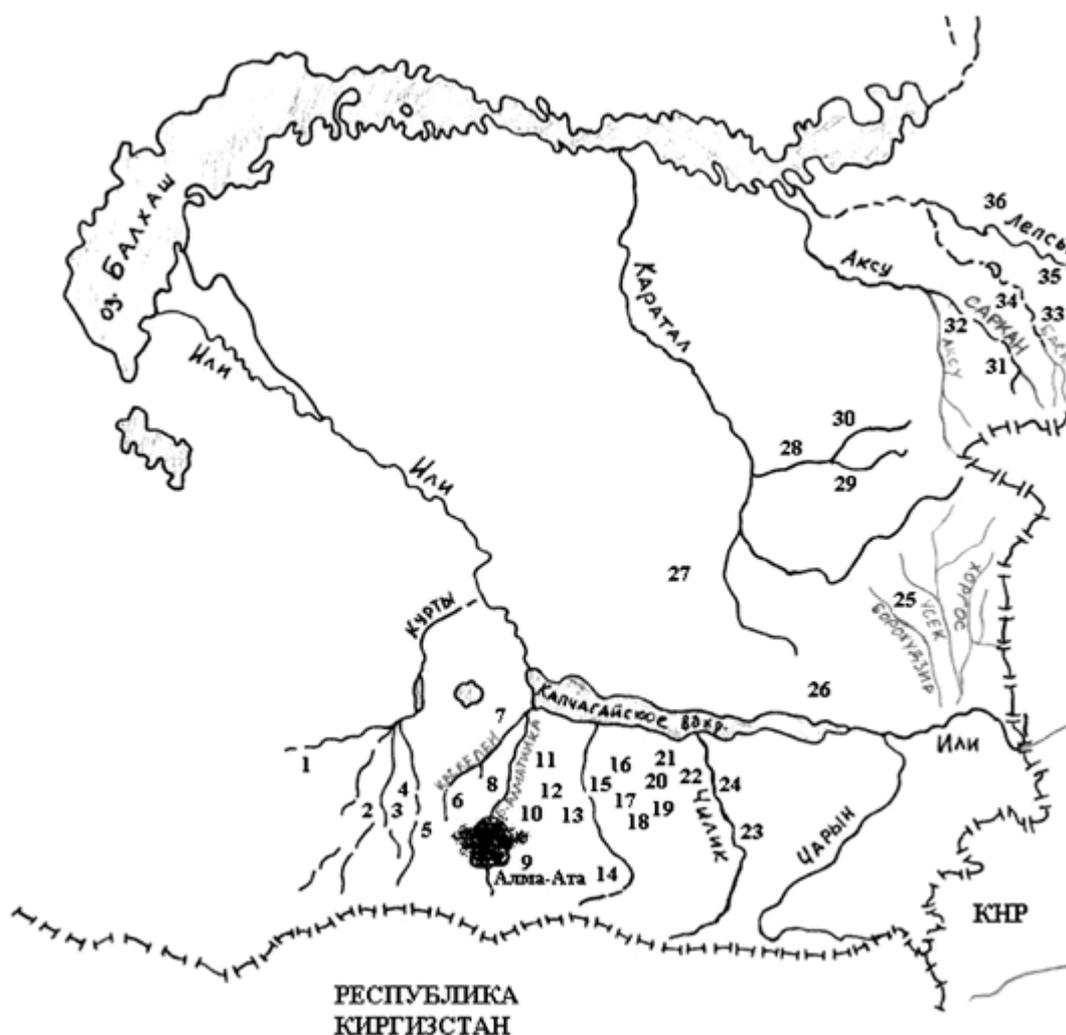


Рисунок. Карта-схема района исследований. Цифрами обозначены места взятия проб: 1 – р. Самсы; 2 – р. Карасу; 3 – р. Шолак-Каргалы; 4 – пруд, связанный с р. Шолак-Каргалы; 5 – р. Чемолган; 6 – р. Каскелен (предгорный участок); 7 – нижний участок р. Каскелен; 8 – правый приток р. Каскелен в предгорной зоне; 9 – участок р. Большая Алматинка выше водохр. Сайран (в черте г. Алматы); 10 – равнинный участок р. Большая Алматинка (4–5 км ниже по течению северной границы города); 11 – пруды Казахстанской производственно-акклиматизационной станции (КазПАС), расположенные на рукаве р. Малая Алматинка; 12 – участок р. Малая Алматинка ниже КазПАС; 13 – Саз-Талгарская система прудов; 14 – горное оз. Иссык; 15 – система прудов на равнинном участке р. Иссык; 16 – пруды на р. Лавар; 17, 18, 19 – горные и предгорные участки притоков р. Тургенъ (ущелья Кузнецовское, Бель-Шабдар, Киик-Бай); 20 – предгорный участок р. Лавар; 21 – пруды Чиликского прудхоза (вблизи г. Чилик); 22 – левые притоки р. Чилик, не связанные с прудхозом; 23 и 24 – предгорные участки р. Чилик; 25 – горный участок р. Борохудзир; 26 – р. Уенкили (правый приток р. Или); 27 – р. Биже; 28 и 30 – р. Балыкты (приток р. Каратал); 29 – р. Алмалы; 31 и 32 – р. Саркан (2 км выше и 5 км ниже г. Сарканд; 33 – р. Баскан (предгорный участок); 34 – система озер («Алтайские» озера), связанных с р. Баскан; 35 – горный участок р. Лепсы; 36 – равнинный участок р. Лепсы.

Большинство исследованных рек по классификации Зайкова [1946] относится к рекам, так называемого, Тянь-Шаньского типа с весенне-летним половодьем, обусловленным таянием снегов и ледников и выпадением дождей; значительную долю в питании этих рек играют также грунтовые воды. Реки Малая Алматинка и Большая

Алматинка проходят через город Алматы (Алма-Ата) и резко отличаются от других рек бассейна повышенным содержанием загрязняющих веществ [Олин, Баишев, 2001].

Поскольку численность каждого вида рыб в конкретных водоемах может меняться в зависимости от сезона и по годам

исследований, для описания их доли в сообществах использовали следующие обозначения: редкий вид (Р) – встречается в единичных экземплярах; фоновый вид (Ф) – встречается постоянно, численность может меняться; доминантный вид (Д) – встречается постоянно и в больших количествах. Относительная доля некоторых видов может меняться в зависимости от типа водоема – для таких видов возможно сочетание обозначений.

Полученные результаты и их обсуждение

В исследованных водоемах было обнаружено 27 видов рыб (таблица). Из них 11 являются аборигенными: голян семиреченский, голян балхашский, балхашская маринка, осман чешуйчатый, осман голый, тибетский голец, голец Северцова, серый голец, пятнистый губач, одноцветный губач, балхашский окунь. Состав чужеродных видов, населяющих в настоящее время малые водоемы Балхашского бассейна, значительно превосходит по разнообразию аборигенную ихтиофауну. Он состоит из 16 видов, представляющих 4 отряда. Из чужеродных видов, успешно натурализовавшихся в самом оз. Балхаш и р. Или [Дукравец, Митрофанов, 1992], в малых водоемах нами не были обнаружены шип *Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828, жерех *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758), линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), аральский усач *Barbus brachycephalus* Kessler, 1872, обыкновенный сом *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 и берш *Sander volgensis* (Gmelin, 1789). По полученным от рыбаков-любителей сведениям, на нижнем участке р. Курты могут встречаться аральский усач и шип. Возможно также, что шип встречается в дельтовой и предгорной зонах р. Каратал. Дельтовая зона этой реки не была охвачена нашими исследованиями, а в предгорной зоне шип нам не попадался.

В список видов современной ихтиофауны малых водоемов Балхашского бассейна нами не была включена гуппи *Poecilia reticulata*, представляющая отряд карпозубообразных *Cyprinodontiformes*. Этот вид постоянно населяет пруды станции биологической очистки воды, расположенные на северной окраине города

Алматы, однако его натурализации в естественных водоемах до сих пор не отмечалось. В ходе полевых сборов 1998–2009 гг. не была обнаружена и другая представительница этого отряда – гамбузия *Gambusia affinis holdbrookii* (Girard, 1859), которая ранее указывалась как натурализовавшийся в Балхашском бассейне вид [Глуховцев и др., 1988; Глуховцев, 1992].

Вопрос о происхождении в бассейне оз. Балхаш популяции сибирского ельца *Leuciscus leuciscus baicalensis* является спорным [Митрофанов и др., 1987]. В обследованных нами водоемах этот вид обнаружен не был.

В реках Кегень, Текес, Тентек, Каратал, Сарканд, Ащису, Балыкты, Шинжилы, Биже и предгорном участке р. Лепсы отмечено наибольшее разнообразие, состоящее в основном из аборигенных видов (гольцы, голый осман, маринка, голяны, балхашский окунь), иногда с включением чужеродных видов (амурский чебачок, абботтина, бычок). Однако чужеродные виды здесь не являются доминирующими. Напротив, в реках Большая Алматинка, Малая Алматинка, низовьях р. Каскелен, Чилик, Лепсы и Тентек доминируют чужеродные виды; из аборигенных видов здесь могут встречаться только голый осман, пятнистый губач, серый голец.

На основании результатов проведенного исследования водоемы можно разделить на три группы:

1) горные и предгорные участки малых рек, не имеющих конечного стока, и связанные с ними озера – в этих водоемах чужеродные виды редки или отсутствуют вовсе. Кроме исследованных нами, к таким водоемам следует отнести реки Хоргос, Усек, Биже, Кызылагач, Биен, Ак-Екши [Тимирханов, 2000];

2) искусственные водоемы, созданные на малых реках, и реки, имеющие прямую связь с оз. Балхаш или р. Или – в них, как правило, встречаются и аборигенные, и чужеродные виды, при этом доминируют чужеродные виды, но в отдельных водоемах балхашский окунь и усатые гольцы могут являться фоновыми или даже доминантными видами. К этому типу водоемов также следует отнести р. Аксу [Тимирханов, Щербаков, 1999];

Таблица. Видовой состав ихтиофауны малых водоемов Балхашского бассейна

№	Вид	Распространение	Происхождение	Относительная численность
Отряд лососеобразные Salmoniformes, семейство лососевые Salmonidae				
1	Радужная форель – <i>Parasalmo mikiss irideus</i> (Gibbons, 1855)	локально	чужеродный	Р
Отряд карпообразные Cypriniformes, семейство карповые Cyprinidae				
2	Гольян семиреченский – <i>Phoxinus brachyurus</i> Berg, 1912	локально	аборигенный	Р, Ф
3	Гольян балхашский – <i>Lagowskiella poljakowii</i> (Kessler, 1879)	локально	аборигенный	Ф
4	Балхашская маринка – <i>Schizothorax argentatus argentatus</i> Kessler, 1874	локально	аборигенный	Р
5	Осман чешуйчатый – <i>Diptychus maculatus</i> Steindachner, 1866	локально	аборигенный	Ф
6	Осман голый – <i>Diptychus dybowskii</i> Kessler, 1874	широко	аборигенный	Ф, Д
7	Плотва – <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	локально	чужеродный	Ф, Д
8	Лещ – <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	локально	чужеродный	Р, Ф
9	Серебряный карась – <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	широко	чужеродный	Ф, Д
10	Сазан – <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	локально	чужеродный	Р, Д
11	Белый амур – <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	локально	чужеродный	Р, Ф
12	Амурский чебачок – <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	широко	чужеродный	Ф, Д
13	Абботтина – <i>Abbottina rivularis</i> (Basilewsky, 1855)	широко	чужеродный	Ф
14	Востробрюшка – <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1835)	локально	чужеродный	Р, Ф
15	Белый толстолобик – <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	локально	чужеродный	Ф
16	Горчак – <i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776)	локально	чужеродный	Ф
семейство балиториевые – Balitoridae				
17	Тибетский голец – <i>Triplophysa stoliczkai</i> (Steindachner, 1866)	локально	аборигенный	Р, Ф
18	Гонец Северцова – <i>Nemacheilus sewerzowii</i> G.Nikolsky, 1938	локально	аборигенный	Р
19	Серый голец – <i>Triplophysa dorsalis</i> (Kessler, 1872)	широко	аборигенный	Ф
20	Пятнистый губач – <i>Triplophysa strauchii</i> (Kessler, 1874)	широко	аборигенный	Ф, Д
21	Одноцветный губач – <i>Triplophysa labiata</i> (Kessler, 1874)	широко	аборигенный	Ф
Отряд сарганообразные Beloniformes, семейство оризиевые Adrianichthyidae				
22	Японская медака – <i>Oryzias latipes</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	локально	чужеродный	Ф
Отряд окунеобразные Perciformes, семейство окуневые – Percidae				
23	Балхашский окунь – <i>Perca shrenkii</i> Kessler, 1874	локально	аборигенный	Р, Ф, Д
24	Обыкновенный судак – <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	локально	чужеродный	Р, Д
семейство элеотровые – Eleotridae				
25	Элеотрис – <i>Micropercops (Hypseleotris) cinctus</i> (Dabry et Thiersant, 1872)	локально	чужеродный	Ф, Д

семейство бычковые – Gobiidae				
26	Амурский бычок – <i>Rhinogobius (Stenogobius) similes</i> Gill, 1859	локально	чужеродный	Ф
семейство змееголовые – Channidae				
27	Амурский змееголов – <i>Channa argus warpachowskii</i> (Berg, 1909)	локально	чужеродный	Р

3) реки Большая Алматинка и Малая Алматинка, проходящие через город Алматы (Алма-Ата), – состав ихтиофауны испытывает постоянные и резкие колебания и различается не только по годам, но и по сезонам. В разные моменты отлова рыб на конкретных участках возможно самое разное соотношение аборигенных и чужеродных видов. Очевидно, на состав рыбного населения этих рек большое влияние оказывает характер производимого антропогенного воздействия: предприятия и организации, периодически сбрасывают сточные воды непосредственно в реки; временами в реках наблюдается повышенное содержание нефтепродуктов; в связи со строительством в водоохранной зоне, реконструкцией и перепланировкой русла уровень воды в реках испытывает резкие колебания; на берегах образуются свалки бытового и строительного мусора [Олин, Баишев, 2001].

В целом, чужеродные виды рыб широко распространились в малых водоемах Балхашского бассейна. Они не встречаются только в предгорных и горных участках рек Самсы, Аксу, Шолак-Каргалы, Чемолган, Чарын, Кегень, Текес, Борохудзир. Во всех остальных реках и прудах они встречаются постоянно, эпизодически или единичными экземплярами. Среди чужеродных видов амурский чебачок и абботтина являются наиболее широко распространенными видами, в меньшей степени расселились востробрюшка и медака. Амурский чебачок встречается во всех типах биотопов: основных руслах малых рек от горных участков до устья, заиленных рукавах, родниках, прудах и пойменных озерах.

История акклиматизации чужеродных видов рыб в Балхашский бассейн до 1990 г. подробно описана в монографии «Рыбы Казахстана» [Дукравец, Митрофанов, 1992]. В последующий период официально зарегистрированных пересадок рыб не производилось, однако проникновение

чужеродных видов в водоемы Балхашского бассейна продолжается – здесь были отмечены змееголов [Дукравец, 2003; Мамилов и др., 2004], горчак (*Rhodeus sericeus*) и горчак с невыясненным систематическим положением [Карпов, Калдаев, 2005]. Постоянный мониторинг ихтиофауны казахстанской части р. Или позволил выявить проникновение с территории КНР в конце XX столетия 4-х новых видов рыб: 2 вида горчаков (*Rhodeus sp.*), вьюна *Misgurnus bipartitus* и черного леща *Megalobrama sp.* [Тимирханов и др., 2001]. Позднее для р. Или указывается попадание китайского вьюна, предположительно, *Misgurnus mohoity* [Карпов, 2005]. Поскольку в работах С.Р. Тимирханова и др. [2001] и В.Е. Карпова [2005] подробное описание отловленных вьюнов не приводится, не ясна, идет ли речь о разных видах или один и тот же вид был определен по-разному. В 2005–2006 гг. вьюн, определенный как *Misgurnus mohoity*, неоднократно и в больших количествах отмечался в р. Или [Исмуханов, Скакун, 2008]. Итого, за последние 14 лет в самой р. Или было отмечено не менее 5 новых чужеродных видов: змееголов был завезен из бассейна р. Чу [Дукравец, 2003], а черный лещ, горчаки и вьюн проникли из верхней части реки, расположенной на территории КНР [Исмуханов, Скакун, 2008]. Из них черный лещ и вьюн пока не были отмечены в малых водоемах.

В 2006 г. в прудах Капшагайского нересто-выростного хозяйства были проведены опыты по товарному выращиванию представителей осетрообразных: русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, севрюги *Asipenser stellatus* и белуги *Huso huso*. В прудах Чиликского прудового хозяйства выращиваются молодь и производители североамериканского представителя этого же отряда – веслоноса *Polyodon spathula*. Нельзя исключать, что через некоторое время состав ихтиофауны

малых водоемов может пополниться этими или другими видами: существующая практика позволяет выращивать в фермерских хозяйствах любые виды рыб. Условия для естественного воспроизводства осетрообразных в большинстве малых водоемов отсутствуют, однако за счет постоянного пополнения заводской молодь, выпускаемой в пруды, и раннего перехода на хищное питание (исключая веслоноса) эти виды могут нанести существенный урон аборигенной ихтиофауне.

Вселение чужеродных видов в Балхашский бассейн, как правило, не приводило к полному исчезновению аборигенных рыб в большинстве исследованных водоемов. Исключение представляет вселение судака – через короткое время после своего появления в водоеме этот хищник полностью уничтожает аборигенные виды [Дукравец, 1989]. Проведенные нами в 1998–2004 гг. исследования выявили сокращение ареалов и уменьшение численности балхашского окуня, балхашской маринки, гольца Северцова и тибетского гольца [Мамилев и др., 2004]. В связи с повышением коммерческого интереса к судаку участились случаи его пересадок в малые водоемы бассейна: в 2006 г. он был обнаружен в водохранилище на р. Каскелен и прудах на р. Жарсу, в 2007–2008 гг. – в водохранилищах и прудах в среднем течении р. Малая Алматинка. Поскольку все перечисленные водоемы образованы дамбами без специальных рыбоходов, вода на водовыпуске падает со значительной высоты или стремительно стекает по бетонным желобам или металлическим трубам, не возникает сомнений в искусственном вселении судака.

Расширение ареала судака и появление новых видов рыб (змееголова, горчаков и др.) свидетельствуют о продолжающейся интродукции, которая в настоящее время проводится частными лицами и представляет серьезную угрозу сохранению разнообразия аборигенной ихтиофауны.

Выводы

1. В 1998–2009 гг. в составе ихтиофауны малых водоемов Балхашского бассейна было 11 аборигенных и 16 чужеродных видов рыб.

2. Чужеродные виды широко распространены в малых водоемах Балхашского бассейна, их расселение и инвазии новых видов продолжают, о чем свидетельствуют находки последнего десятилетия.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность за помощь в проведении исследований и определении отдельных видов рыб Е.Д. Васильевой (Зоологический музей МГУ, г. Москва), Н.Г. Богуцкой и А.М. Насека (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург) и за предоставленный материал – Г.М. Дукравцу и С.С. Галуцаку (Казахский национальный университет, г. Алматы), М.А. Абдильдаеву, Н.А. Губайдуллину, И.Н. Магде (Институт зоологии, г. Алматы).

Искреннюю признательность авторы выражают анонимному рецензенту за внимательное прочтение рукописи и ряд ценных замечаний по существу ее содержания.

Исследования выполнены при поддержке Министерства образования и науки Республики Казахстан – грант на проведение фундаментальных исследований 97Н №4.6.2/680 ФИ.

Литература

- [1] Берг Л.С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избранные труды. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1962. Т. 5. С. 320–363.
- [2] Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.

- [3] Глуховцев И.В. Род *Gambusia* Poye, 1855 – Гамбузия // В кн.: Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Гылым. 1992. Т. 5. С. 241–250.
- [4] Глуховцев И.В., Дукравец Г.М., Карпов В.Е., Митрофанов В.П. Состав и современное состояние ихтиофауны // В кн.: Позвоночные животные Алма-Аты (фауна, размещение, охрана). Алма-Ата: Наука, 1988. С. 187–198.
- [5] Дукравец Г.М. *Stizostedion lucioperca* (Linné) – обыкновенный судак // Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1989. Т. 4. С. 203–265.
- [6] Дукравец Г.М. О появлении амурского змееголова *Channa argus warrpachowskii* Berg в Балхаш-Илийском бассейне // *Selevinia – Almaty: Tethys*. 2003. С. 195–196.
- [7] Дукравец Г.М., Митрофанов В.П. История акклиматизации рыб в Казахстане // В кн.: Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Гылым. 1992. Т. 5. С. 6–44.
- [8] Зайков Б.Д. Средний сток и его распределение в году на территории СССР // Труды научно-исслед. учрежд. Гидромет. Службы. М.; Л., 1946. Серия 4. Вып. 24. 46 с.
- [9] Исмуханов Х.К., Скакун В.А. Современное состояние биоразнообразия трансграничной реки Или и Капшагайского водохранилища, влияние мигрирующих чужеродных видов на их экосистему // В кн.: Экология и гидрофауна водоемов трансграничных бассейнов Казахстана. Алматы: Бастау. 2008. С. 273–280.
- [10] Карпов В.Е. Список видов рыб и рыбообразных Казахстана // В кн.: Рыбохозяйственные исследования в Республике Казахстан: история и современное состояние. Алматы: Бастау. 2005. С. 152–168.
- [11] Карпов В.Е., Калдаев С.С. Морфобиологическая характеристика горчача (семейство *Syringidae*, *Rhodeus* sp.) Капшагайского водохранилища и р. Или // Там же. С. 168–173.
- [12] Мамилов Н.Ш., Линник А.С., Ибрагимов Н.А., Мамилов А.Ш., Хабибулин Ф.Х. Динамика рыбного населения малых рек бассейна реки Или // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Тезисы докладов 2 Всероссийской конференции. Борок, 16–19 ноября 2004 г. Борок: Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 2004. С. 57–58.
- [13] Митрофанов В.П. Формирование современной ихтиофауны Казахстана и ихтиогеографическое районирование // В кн.: Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1986. Т. 1. С. 6–40.
- [14] Митрофанов В.П., Дукравец Г.М. Некоторые теоретические и практические аспекты акклиматизации рыб в Казахстане // Там же. Алма-Ата: Гылым, 1992. Т. 5. С. 329–371.
- [15] Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Митрофанов И.В., Солонинова Л.Н. *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski) – сибирский елец // Там же. Алма-Ата: Наука, 1987. Т. 2. С. 80–92.
- [16] Олин Ю.А., Баишев К.С. Состояние малых рек, являющихся источниками питьевого водоснабжения и здоровье населения г. Алматы // Вестник КазГУ, серия экологическая. 2001. №1. С. 80–85.
- [17] Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Анализ перестроек в рыбной части сообщества озера Балхаш в результате интродукции новых видов рыб // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 1. С. 71–77.
- [18] Тимирханов С.Р. Ихтиофауна малых рек Балхаш-Алакольского бассейна // Вестник КазГУ, серия биологическая. 2000. №4. С. 60–66.
- [19] Тимирханов С.Р., Щербаков О.В. Ихтиофауна бассейна реки Аксу (бассейн оз. Балхаш) и значение этой реки в сохранении биоразнообразия аборигенной ихтиофауны Казахстана // Там же. 1999. №7. С. 73–80.
- [20] Тимирханов С.Р., Карпов В.Е., Терещенко А.М. Сохранение биоразнообразия ихтиофауны Казахстана: трансграничный аспект // Материалы международной конференции «Проблемы гидрометеорологии и экологии». Алматы. 2001. С. 314–316.

DISTRIBUTION OF ALIEN FISH SPECIES IN SMALL WATREBODIES OF BALKHASH BASIN

© 2010 Mamilov N.Sh., Balabieva G.K., Koishybaeva G.S.

Research Institute of Biology and Biotechnology
Al-Farabi Kazakh National University,
Almaty, Kazakhstan Republic; mamilov@nursat.kz

36 sampling sites of the Balkhash lake watershed had been investigated in 1998–2009. Nowadays 11 indigenous and 16 alien species of fishes have been found there. Larger diversity of alien species had been observed in the water bodies with bigger human impact.

Key words: indigenous, alien, introduction, ichthyofauna, invasion.

УДК: 597.553.1-111.05+597-115.2

ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА У ВСЕЛИВШЕЙСЯ В РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (CLUPEIFORMES, CLUPEIDAE) В СРАВНЕНИИ С АБОРИГЕННЫМИ И МОРСКИМИ ВИДАМИ РЫБ

© 2010 Мартемьянов В.И., Борисовская Е.А.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок, Ярославская область, Россия; martem@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 15.01.2010

Показатели водно-солевого обмена и верхний предел солёности распространения тюльки в природных условиях соответствуют таковым, которые характерны для стеногалинных пресноводных рыб. Эти результаты указывают на вероятность пресноводного происхождения тюльки. Вселившаяся в Рыбинское водохранилище тюлька отличается от аборигенных видов более высоким уровнем калия в плазме, низким содержанием воды и калия в мышцах, кальция в эритроцитах, магния в плазме, эритроцитах и мышечной ткани. Высокие уровни натрия в эритроцитах тюльки отражают повышенную кислород-несущую емкость крови, свидетельствуя об увеличенных потребностях этого вида в кислороде. Содержание магния в эритроцитах тюльки в 2–3.7 раза ниже, чем у аборигенных видов, что указывает на более низкое сродство гемоглобина к кислороду. Установлено, что резкие воздействия очень быстро сопровождаются существенным обессоливанием крови тюльки, обуславливая повышенную уязвимость к неблагоприятным факторам среды.

Ключевые слова: тюлька, плазма, эритроциты, мышцы, печень, натрий, калий, кальций, магний.

Черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Normann, 1840) из отряда сельдеобразных Clupeiformes, семейства сельдевых Clupeidae, встречается в бассейнах Черного, Азовского и Каспийского морей. Каспийская тюлька обитает в море повсеместно, заходит в низовья рек Волги, Терека и Урала. За последние 50 лет тюлька Каспийского моря проникла в Волго-Донской канал, заселила Цимлянское водохранилище и, постепенно двигаясь вверх по Волге, вселилась в Куйбышевское, Воткинское, Камское, Горьковское, Рыбинское, Угличское водохранилища [Дорофеева, 2002]. В Рыбинском водохранилище тюлька стала массовым видом [Кияшко, Слынько, 2003]. К настоящему времени северная граница ареала тюльки проходит по Шекснинскому, Иваньковскому водохранилищам, а также по верхнему участку Моложского плеса

Рыбинского водохранилища [Экологические проблемы ..., 2001]. Многочисленные исследования показали, что новые виды, вступая в контакты с аборигенными видами, могут существенно преобразовывать структуру биоценозов, и их появление имеет экологические и экономические последствия [Алимов и др., 2000, 2004; Дгебуадзе, 2002, 2003; Стерлигова, Ильмаст, 2009].

До сих пор остаются непонятными происхождение этого вида и физиологические механизмы, лежащие в основе высокой способности к расширению ареала. Известно [Мартемьянов, Запруднова, 1982; Мартемьянов, 1982; 1983; 1989; 1990; 1994а; 2009; Запруднова, Мартемьянов, 1990; Запруднова, 1991; 1999; 2008], что показатели водно-солевого обмена гидробионтов являются надежными индикаторами физиологического состояния, помогая определять происхождение вида,

степень его устойчивости и способности адаптироваться к факторам среды.

В этой работе впервые были изучены показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище тюльки с целью определения ее происхождения, стрессоустойчивости и способности адаптироваться к факторам среды.

Материал и методика

Материал собран с 10.09 по 15.09.05 г. во время экспедиции по Рыбинскому водохранилищу. В местах траления температура воды колебалась в пределах 14.2–16°C, а содержание ионов (в ммоль/л, $n=7$) для натрия 0.15–0.2, калия 0.032–0.086, кальция 0.51–0.7, магния 0.32–0.5. Ранее нами [Мартемьянов, 1982] было показано, что при взятии проб от рыб сразу после кратковременного (не более 10 мин) отлова, исследуемые параметры не успевают существенно измениться, отражая состояние показателей, характерное для животных в природной среде. При увеличении продолжительности отлова показатели водно-солевого обмена изменяются из-за реализации стресс-реакции в ответ на попадание животного в орудие лова. В связи с этим, пробы от тюльки брали сразу после 5 мин отлова пелагическим тралом для определения исходных уровней показателей водно-солевого обмена, характерных для рыб в природной среде, в других случаях – после 15 мин траления для оценки проявления стресс-реакции. Всего было обработано 53 особи массой 7.6 ± 0.35 г. Способ взятия проб, их обработка и аналитические процедуры были аналогичны тем, которые описаны нами ранее [Мартемьянов, 1992]. Концентрация электролитов в плазме и эритроцитах выражена в ммоль/л, в мышцах и печени – в ммоль/кг сырой массы ткани, вода – в процентах. Общее содержание солей в плазме крови тюльки определяли кондуктометрическим методом [Хлебович, 1974]. Результаты представлены средними и их ошибками. Достоверность различий оценивали с помощью коэффициента Стьюдента с доверительной вероятностью $P \leq 0.05$.

Результаты и обсуждение

Получено, что содержание воды в организме и мышцах тюльки (табл.) меньше, по сравнению с таковыми у объекта прудового выращивания – карпа *Cyprinus carpio* L. $76.3 \pm 0.22\%$ и $81.5 \pm 0.22\%$ [Мартемьянов, 1990] и аборигенных видов Рыбинского водохранилища – плотвы $76.4 \pm 0.36\%$ и $80.2 \pm 0.79\%$, леща $78.3 \pm 0.20\%$ и $81.1 \pm 0.30\%$, а также их гибридов $77.9 \pm 0.38\%$ и $80.4 \pm 0.30\%$ [Мартемьянов, 1994б]. У остальных изученных 15 аборигенных видов рыб Рыбинского водохранилища количество влаги в мышцах также было выше [Мартемьянов, 1992], чем у тюльки. Уровень воды в тканях рыб связан обратной зависимостью с содержанием жира [Лав, 1976]. Низкая концентрация воды в мышцах тюльки свидетельствует о высокой жирности этого вида по сравнению с аборигенными видами рыб. Содержание воды в печени тюльки (табл.) было сходным с таковым карпа [Мартемьянов, 1990] и окуня [Lutz, 1972].

На протяжении всего ареала черноморско-каспийская тюлька генетически и морфологически является однотипной [Карабанов, 2009]. Это обстоятельство затрудняет точно установить происхождение этого вида. На основе некоторых генетических особенностей, полагают [Карабанов, 2009], что наиболее вероятно, волжские популяции тюльки происходят от жилой пресноводной формы, обитавшей в затонах и ильменях у г. Саратов.

Данные по распределению тюльки в природных условиях также указывают на вероятность ее пресноводного происхождения. Соленость Каспия имеет градиент с севера на юг, возрастая от 0.1–0.2‰ вблизи устьев Волги и Урала до 13–13.2‰ у восточных берегов южной части моря [Косарев, Леонтьев, 1969; Каспийское море, 1986]. В Азовском море и опресненных участках Черного моря тюлька обитает в солоноватой воде с содержанием солей до 13‰ [Световидов, 1964]. В более осолоненных частях Черного моря тюльку не встречали. Эти данные свидетельствуют, что верхний предел солености, при которой встречается как каспийская, так и азовско-черноморская тюлька составляет 13‰.

Таблица. Показатели водно-солевого обмена тюльки

Исследуемые показатели	n	трал 5 мин	n	трал 15 мин
Вода тела, %	10	74.3±0.32	8	74.0±0.25
Вода мышц, %	6	75.1±0.65	13	75.2±0.61
Вода печени, %	6	77.4±0.73	13	77.8±0.56
Общая концентрация солей в плазме, мосм/л	23	266.7±5.5	12	222.4±4.6*
Натрий плазмы, ммоль/л	23	131.8±3.3	12	114.2±4.8*
Калий плазмы, ммоль/л	23	12.9±0.79	12	15.4±0.80
Кальций плазмы, ммоль/л	23	2.7±0.12	12	2.6±0.08
Магний плазмы, ммоль/л	23	0.61±0.09	12	0.7±0.01
Натрий эритроцитов, ммоль/л	23	60.9±1.8	12	63.5±1.5
Калий эритроцитов, ммоль/л	23	91.6±1.2	12	87.4±3.6
Кальций эритроцитов, ммоль/л	23	следы	12	следы
Магний эритроцитов, ммоль/л	23	2.5±0.46	12	2.6±0.26
Натрий мышц, ммоль/кг сырой массы	6	17.5±2.4	13	18.0±1.8
Калий мышц, ммоль/кг сырой массы	6	60.9±7.3	13	65.5±8.7
Кальций мышц, ммоль/кг сырой массы	6	6.7±1.0	13	7.0±1.7
Магний мышц, ммоль/кг сырой массы	6	4.4±0.9	13	5.1±0.9
Натрий печени, ммоль/кг сырой массы	6	41.7±1.8	13	44.6±3.5
Калий печени, ммоль/кг сырой массы	6	69.9±6.4	13	71.3±7.4
Кальций печени, ммоль/кг сырой массы	6	4.7±2.0	13	3.2±0.5
Магний печени, ммоль/кг сырой массы	6	3.0±1.0	13	4.9±1.0

* – достоверные различия ($p < 0.05$).

Многие стеногалинные пресноводные виды рыб (сазан, жерех, лещ, плотва, рыбец, чехонь, щука, судак, окунь и др.) обитают в Каспийском, Балтийском, Азовском морях и опресненных участках других морей [Oikari, 1975a,b; Казанчеев, 1981; Naux et al., 1985; Мартемьянов, 1989] при соленостях не выше 13‰. Растительноядные рыбы – белый амур *Stenopharyngodon idella* (Val.), белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) и пестрый толстолобик *Aristichthys nobilis* (Rich.) заселили участки водоемов в Азовском бассейне с соленостью до 11‰ [Бизяев, 1966] в Каспийском районе с соленостью до 12‰ [Абдусаматов, 1986]. Азовский рыбец *Vimba vimba carinata* (Pall.) переносит осолонение воды до 12.5‰ [Логвинович, Семячко, 1962]. В опытах, проведенных в лабораторных условиях, стеногалинные виды пресноводных рыб карп *Cyprinus carpio* L. [Hegab, Hanke, 1982; Мартемьянов, 1989], карась *Carassius auratus* L. [Lahlou et al., 1969], окунь *Perca fluviatilis* L. [Lutz, 1972], канальный сомик *Ictalurus punctatus* [Norton, Davis, 1977] выдерживали соленость воды до 11–12‰. Сравнительный анализ показывает, что ареал тюльки в природных условиях совпадает с диапазоном

солености, который является совместимым для жизнедеятельности стеногалинных видов пресноводных рыб.

В солоноватой воде Каспийского, Азовского и Балтийского морей, где обитают стеногалинные пресноводные рыбы, встречаются также и морские виды. Сравнение показателей ионного обмена у морских и пресноводных видов рыб показывает, что первые отличаются от вторых только более высоким содержанием натрия в плазме крови. У морских видов (треска, европейский и четырехрогий керчак), обитающих в солоноватой воде Балтики и при океанической солености, концентрация натрия в плазме крови поддерживается в пределах 165–200 ммоль/л [Sutton, 1968; Oikari, 1975a, b; Лаврова, Наточин, 1978; Лаврова, Наточин, 1985], а у стеногалинных пресноводных рыб – в диапазоне 113–150 ммоль/л [Мартемьянов, 1992].

Близкородственный к тюльке вид из рода сельдей сероспинка *Alosa pseudoharengus* вселилась из Атлантического океана в пресноводные водоемы Северной Америки. При этом

сохранила способность поддерживать высокую концентрацию натрия во внутренней среде. У рыб, находящихся в морской воде, водопроводной и озере Мичиган, содержание натрия в плазме регулировалось, соответственно, на уровне 167 ± 2 ; 170 ± 1.1 ; 171 ± 1.4 ммоль/л [Stanley, Colby, 1971]. Эти результаты показывают, что морские виды рыб, осваивая пресные (сероспинка) или солоноватые водоемы (керчаки, треска), регулируют концентрацию натрия во внутренней среде на высоком уровне. То есть, клетки организма морских видов рыб приспособлены функционировать при высоких уровнях натрия в окружающей их межклеточной жидкости.

Полученные данные (табл.) свидетельствуют, что концентрация натрия в плазме крови тюльки существенно ниже (на 40 ммоль/л), чем у близкородственного морского по происхождению вида сероспинки и типична для представителей стеногалинной пресноводной ихтиофауны. Если тюлька была бы по происхождению морским видом, тогда концентрация натрия в ее крови поддерживалась бы на высоком уровне, как у морских рыб. Если тюлька была бы по происхождению эвригалинным видом, тогда бы она встречалась в природных условиях при океанической солености. Приведенные результаты показывают, что показатели водно-солевого обмена и верхний предел солености распространения тюльки в природных условиях соответствуют таковым, которые характерны для стеногалинных пресноводных рыб, указывая на вероятность пресноводного происхождения тюльки.

Ранее нами [Мартемьянов, 1982] было показано, что при взятии проб от леща и плотвы сразу после 10–15 мин отлова, концентрация электролитов в плазме крови не успевает существенно измениться. У тюльки увеличение продолжительности траления от 5 до 15 мин сопровождалось резким обессоливанием крови за счет усиленной утечки ионов натрия из плазмы во внешнюю среду (табл.). Увеличение продолжительности траления на 10 мин вызвало снижение общего содержания солей на 44.3 мосм/л, а уровня натрия на 17.6 ммоль/л. Снижение общей концентрации солей в плазме крови тюльки было больше по

сравнению с натрием. Это указывает на то, что при стрессе кроме натрия из крови терялись также другие ионы. Показано, что в начальный период стресса происходит также преобладание выхода по концентрационному градиенту из организма рыб в пресную воду ионов хлора [Meyer, 1948, Postlethwaite, McDonald, 1995], сопровождаясь снижением концентрации этого электролита во внутренней среде [Postlethwaite, McDonald, 1995].

Сравнительный анализ показывает, что по сравнению с аборигенными видами рыб Рыбинского водохранилища, тюлька является более чувствительной к резким воздействиям, которые вызывают у нее очень быстрое обессоливание крови за счет существенной потери хлористого натрия во внешнюю среду, обуславливая снижение устойчивости организма. Вскоре после отлова тюлька погибает, из-за чего невозможно проведение каких-либо опытов с этим видом. Быстрое и чрезмерное обессоливание крови в начальный период стресса делает тюльку очень уязвимой в природных условиях к резким изменениям факторов среды.

Содержание натрия в воде Рыбинского водохранилища составляло в среднем 0.2 ммоль/л во время проведения исследований. Расчеты показывают, что градиент концентрации натрия между кровью тюльки и внешней средой составляет 659. Известно, что по мере продвижения на север концентрация натрия в пресноводных водоемах снижается. В силу этого будет увеличиваться концентрационный градиент натрия между организмом рыб и средой. Так, при содержании натрия в воде 0.1 ммоль/л, градиент концентрации натрия между кровью тюльки и средой составит 1318. Для обслуживания такого высокого градиента необходимо более напряженное функционирование физиологических систем, обеспечивающих натриевый гомеостаз. Кроме того, чем выше градиент, тем больше будет увеличение скорости обессоливания крови в ответ на резкие изменения среды.

Показано также [Виноградов, 2000], что скорость обессоливания организма пресноводных рыб, как в нормальных, так и неблагоприятных условиях, увеличивается по мере снижения концентрации ионов кальция в воде. То есть, с уменьшением концентрации, как натрия, так и кальция в воде, напряженность систем, обеспечивающих натриевый гомеостаз, и степень его уязвимости при резких изменениях среды будут возрастать у тюльки. Вероятно, это обстоятельство препятствует распространению тюльки на север в пресноводные водоемы с более низким содержанием ионов натрия и кальция в воде.

Ранее [Мартемьянов, 1989] были обобщены данные, показывающие, что повышение солености до 6‰ сопровождается уменьшением осмотического и концентрационного градиента по хлористому натрию между организмом пресноводных рыб и средой. В результате этого снижаются энергетические затраты на осуществление осмотической и ионной регуляции, а также степень обессоливания организма при неблагоприятных воздействиях, способствуя тем самым повышению устойчивости рыб к таким воздействиям. В связи с этим становится понятным более высокая устойчивость и продуктивность тюльки в солоноватой воде Каспийского, Азовского и Черного морей по сравнению с пресноводными водоемами, где этот вид находится в более напряженном состоянии.

Высокие уровни натрия, зарегистрированные в эритроцитах тюльки (табл.), сопоставимы с таковыми, полученными ранее для окуня (56.3 ± 2.7 ммоль/л), судака (56.3 ± 0.8 ммоль/л) и щуки (53 ± 2.0 ммоль/л). Минимальные концентрации натрия в эритроцитах обнаружены у обитателей стоячих вод – карася (28.8 ± 2.1 ммоль/л) и линя (26.1 ммоль/л). Остальные 15 аборигенных видов рыб Рыбинского водохранилища поддерживали содержание натрия в эритроцитах между значениями, полученными для этих двух групп [Мартемьянов, 1992; 1994б].

В опытах *in vitro* установлено, что поступление натрия в эритроциты радужной форели вызывает их разбухание [Cossins,

Richardson, 1985; Borgese et al., 1986; 1987; Wang et al., 1999] и усиление поглощения O_2 [Wang et al., 1999], приводящее к увеличению кислород-несущей емкости эритроцитов [Cossins, Richardson, 1985]. Нами показано [Мартемьянов, 2009], что эти процессы наблюдаются у рыб на уровне целого организма в природных и экспериментальных условиях. Следовательно, наиболее высокий уровень ионов натрия в эритроцитах тюльки обуславливает повышенную кислород-несущую емкость крови, свидетельствуя об увеличенных потребностях этого вида в кислороде. На это же указывает тот факт, что после икрометания тюлька покидает Северный Каспий и до будущей весны остается в незамерзающей части моря [Казанчеев, 1981], где происходит обогащение воды кислородом из атмосферы. В зимний период скопления тюльки наблюдаются у плотины Рыбинской ГЭС, где также происходит обогащение воды кислородом. Высокая потребность тюльки в кислороде делает рыб уязвимыми к снижению концентрации этого элемента в воде, способствуя заморам. Анализ результатов по распространению тюльки показывает, что этот вид не встречается в пресноводных водоемах, где отсутствуют гидростанции или незамерзающие открытые пространства.

Содержание натрия в мышечной ткани тюльки (табл.) не отличается от таковой, полученной для ряда аборигенных видов: густеры (19.7 ± 0.7 ммоль/кг сырой массы), карася (19.8 ± 1.6 ммоль/кг сырой массы), линя (17.4 ммоль/кг сырой массы), судака (18.5 ± 0.6 ммоль/кг сырой массы), щуки (19.7 ± 0.9 ммоль/кг сырой массы).

Концентрация ионов калия в плазме крови 18 аборигенных видов рыб Рыбинского водохранилища, как правило, не превышает 5 ммоль/л [Мартемьянов, 1992] По отношению к этому значению, уровень ионов калия в плазме крови тюльки поддерживается в 2.5 раза выше (табл.). Такие высокие значения калия во внутренней среде зарегистрированы у морских хрящевых рыб [Bernard et al., 1966], а также костистых пресноводных

рыб в начальный период острого стресса [Мартемьянов, 1982; 1983; Мартемьянов, Запруднова, 1982; Запруднова, Мартемьянов, 1990]. Содержание калия в эритроцитах тюльки (табл.) не отличается от такового, полученного ранее [Мартемьянов, 1992] для леща (90.2 ± 0.7 ммоль/л), синца (90.1 ± 0.8 ммоль/л), густеры (88.0 ± 1.1 ммоль/л), язя (90.4 ± 1.2 ммоль/л), чехони (88.9 ± 1.3 ммоль/л), окуня (87.3 ± 1.0 ммоль/л), судака (92.6 ± 0.9 ммоль/л), сома (90.0 ± 4.4 ммоль/л) и налима (91.7 ± 8.3 ммоль/л). Уровень калия в мышечной ткани различных видов рыб в нормальном состоянии поддерживается, как правило, выше 82 ммоль/кг сырой массы [Мартемьянов, 1992]. Концентрация калия в мышцах тюльки существенно ниже (табл.). Такие низкие значения содержания калия в мышцах зарегистрированы у налима в летний период, когда этот вид ведет малоактивный образ жизни, и у различных видов рыб через 4–6 часов от начала стрессорных воздействий [Мартемьянов, Запруднова, 1982; Мартемьянов, 1983] и перед гибелью при хроническом стрессе [Запруднова, 1991]. Можно полагать, что высокий уровень калия в плазме и очень низкий в мышцах тюльки указывают на то, что в период исследований этот вид находился в природных условиях в неблагополучном состоянии.

Содержание кальция в плазме и мышцах тюльки не отличалось от аборигенных видов, тогда как в эритроцитах было очень низким, на уровне чувствительности прибора. Известно, что уменьшение концентрации ионов кальция внутри клеток усиливает активность ферментов гликолитического пути [Vygrave, 1967] и ведет к стабилизации цитоскелета [Болдырев, 1986]. Вероятно, поддержание очень низкого уровня ионов кальция в эритроцитах тюльки направлено на усиление анаэробного дыхания и обеспечение устойчивости цитоскелета.

По сравнению с аборигенными видами рыб Рыбинского водохранилища [Мартемьянов, 1992; 1994б] у тюльки (табл.) содержание магния в плазме, эритроцитах и мышцах было ниже, соответственно, в 1.3 – 2.6 , 1.8 – 3.7 , 1.8 – 4 раза. В опытах *in vitro* показано [Bunn et al., 1971; Weber, 1978], что ионы магния, вступая в комплекс с АТФ и ГТФ, регулируют сродство между кислородом и

гемоглобином. Чем ниже уровень магния в эритроцитах, тем меньше сродство между гемоглобином и кислородом.

Несмотря на то, что печень является очень важным органом, обеспечивающим пищеварение, детоксикацию вредных веществ и ряд других функций, показатели ионного обмена этой ткани у разных видов рыб фактически не изучены. У окуня, акклиматизированного в лабораторных условиях к пресной воде, концентрация натрия, калия, кальция, магния в печени составила, соответственно, 44.2 ± 0.96 , 125.9 ± 2.0 , 1.79 ± 0.35 , 13.9 ± 0.47 ммоль/кг сырой массы [Lutz, 1972]. Сравнение показывает, что в печени тюльки (табл.) существенно ниже концентрация ионов калия и магния, а выше кальция. Похоже, что по сравнению с другими пресноводными рыбами, у тюльки поддерживается низкий уровень калия и магния не только в мышцах, как было представлено выше, но и в печени.

Заключение

Генетические данные [Карабанов, 2009], сведения о распространении тюльки в природных условиях от пресных водоемов до солоноватых вод Каспийского, Азовского и Черного морей соленостью до 13% [Световидов, 1964], а также полученные нами данные по показателям водно-солевого обмена указывают на вероятность пресноводного происхождения этого вида.

Резкие воздействия очень быстро сопровождаются существенным обессоливанием крови тюльки. Скорость обессоливания организма пресноводных рыб, как в нормальных, так и неблагоприятных условиях, увеличивается по мере снижения концентрации, как натрия, так и кальция в воде. Уменьшение содержания этих ионов в среде будет усиливать у тюльки напряженность физиологических систем, обеспечивающих водно-солевой обмен, и повышать их уязвимость на неблагоприятные воздействия.

Высокий уровень ионов натрия в эритроцитах тюльки обуславливает повышенную кислород-несущую емкость

эритроцитов, свидетельствуя об увеличенных потребностях этого вида в кислороде, что делает рыб уязвимыми к снижению концентрации этого элемента в воде и способствует заморам. Вселившаяся в Рыбинское водохранилище тюлька отличается от аборигенных видов также более высоким уровнем калия в плазме, низким содержанием воды и калия в мышцах, кальций – в эритроцитах, магний – в плазме, эритроцитах и мышечной ткани.

Работа выполнена по плану федеральной целевой научно-технической программы «Создание технологий прогнозирования воздействия на биосферу чужеродных видов и генетически измененных организмов» Государственного контракта №02.435.11.4003 от 15 мая 2005 г.

Литература

- [1] Абдусаматов А.А. Биология белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.), белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) и пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis* (Rich.), акклиматизированных в Терском районе Каспийского бассейна // *Вопр. ихтиологии*. 1986. Т. 26. № 3. С. 425–433.
- [2] Алимов А.Ф., Богущкая Н.Г., Орлова М.И., Паевский В.А., Резник С.Я., Кравченко О.Е., Гельтман Д.В. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределами их исторического ареала: процесс и результат. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; Спб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 16–43.
- [3] Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукции чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по ее предотвращению // *Виды-вселенцы в Европейских морях России. Сборник научных трудов*. Апатиты, 2000, С. 12–23.
- [4] Бизяев И.Н. Результаты вселения амуров и толстолобиков в открытые водоемы азовско-кубанского района // *Рыбохозяйственное освоение растительных рыб*. М.: Наука, 1966. С. 49–59.
- [5] Болдырев А.А. Введение в биохимию мембран. М.: Высшая школа, 1986. 112 с.
- [6] Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.
- [7] Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // *Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам*. Борок: ИБВВ, ИПЭЭ РАН, 2003. С. 26–34.
- [8] Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов. Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов // *Сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности*. М.: ИПЭЭ РАН, МСОП, 2002. С. 13–16.
- [9] Дорофеева Е.А. *Clupeonella cultriventris* (Normann, 1840) – черноморско-каспийская тюлька // *Атлас пресноводных рыб России*. М.: Наука, 2002. Т. 1. С. 71–73.
- [10] Запруднова Р.А. Изменения поведения и ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе // *Успехи современной биологии*. 1999. Т. 119. № 3. С. 265–270.
- [11] Запруднова Р.А. Концентрация ионов в плазме крови и мышцах у пресноводных рыб перед гибелью // *Вопр. ихтиологии*. 1991. Т. 31. № 3. С. 520–524.
- [12] Запруднова Р.А. Оценка стрессоустойчивости леща *Abramis brama* по обмену ионами натрия и калия между организмом и водой // *Вопросы рыболовства*. 2008. Т. 9. № 3. С. 697–710.
- [13] Запруднова Р.А., Мартемьянов В.И. Использование параметров ионного обмена для оценки внутривидовой разнокачественности и устойчивости рыб к внешним воздействиям //

- Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С. 170–186.
- [14] Казанчев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. 168 с.
- [15] Карабанов Д.П. Генетико-биохимические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) при расширении ареала // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2009. 26 с.
- [16] Каспийское море: Гидрология и Гидрохимия. М: Наука, 1986. 262 с.
- [17] Кияшко В.И., Слынько Ю.В. Структура пелагических скоплений рыб и современная трофологическая ситуация в открытых плесах Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской тюльки // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам. Борок, Ярославской обл., Россия, 27–31 августа 2001 г., 2003 г. С. 247–258.
- [18] Косарев А.Н., Леонтьев О.К. Основные физико-географические сведения // Каспийское море. М.: Изд-во МГУ, 1969. С. 5–17.
- [19] Лав М. Химическая биология рыб. М.: Пищ. пром-ть, 1976. 150 с.
- [20] Лаврова Е.А., Наточин Ю.В. Изучение роли почек керчака *Muohocerphalus scorpius* (L.) (Cottidae) в регуляции ионного состава и объема жидкостей внутренней среды // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25. № 3. С. 505–512.
- [21] Лаврова Е.А., Наточин Ю.В. Концентрация натрия и магния в среде обитания и водно-солевой обмен рыб // Экология. 1978. № 2. С. 49–54.
- [22] Логвинович Д.Н., Семячко Г.Я. Выживание и рост молоди рыба в воде различной солености // Тр. АзНИОРХ. М.: Пищепромиздат, 1962. Т. 5. С. 60–64.
- [23] Мартемьянов В.И. Влияние солености на пресноводных рыб // Зоологический журнал. 1989. Т. 68. № 5. С. 72–81.
- [24] Мартемьянов В.И. Динамика концентрации электролитов у пресноводных рыб при стрессе // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983. С. 237–248.
- [25] Мартемьянов В.И. Закономерности изменений уровня ионов натрия в эритроцитах рыб при адаптации к температуре // Известия РАН. 2009. № 4. С. 491–495.
- [26] Мартемьянов В.И. Показатели водно-солевого обмена у леща, плотвы и их гибридов // Ж. эвол. биохим. и физиол. 1994б. Т. 30. № 4. С. 614–616.
- [27] Мартемьянов В.И. Содержание воды в организме, мышцах и печени карпа в зависимости от солености среды // Информ. бюл.: Биология внутренних вод. 1990. № 87. С. 62–64.
- [28] Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышечной ткани рыб Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Ж. эвол. биохим. и физиол. 1992. Т. 28. № 5. С. 576–581.
- [29] Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышцах леща *Abramis brama*, отловленного в различных участках Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1994а. Т. 34. № 5. С. 727–731.
- [30] Мартемьянов В.И. Стресс как источник ошибок при эколого-физиологических и биохимических исследованиях рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982. С. 124–134.
- [31] Мартемьянов В.И., Запруднова Р.А. Динамика концентрации электролитов в плазме крови, эритроцитах и мышечной ткани пресноводных рыб при стрессе // Биол. науки. 1982. № 10. С. 44–49.
- [32] Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука, 1964. 552 с.
- [33] Стерлигова О.П., Ильмаст Н. В. Виды-вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 372–379.
- [34] Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.

- [35] Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- [36] Bernard G.R., Wynn R.A., Wynn G.G. Chemical anatomy of the pericardial and perivisceral fluids of the stingray, *Dasyatis americana* // *Biol. Bull.* 1966. V. 130. № 1. P. 18–27.
- [37] Borgese F., Garcia-Romeu F., Motais R. Catecholamine-induced transport systems in trout erythrocyte. Na^+/H^+ countertransport or NaCl cotransport? // *J. Gen. Physiol.* 1986. V. 87. № 4. P. 551–566.
- [38] Borgese F., Garcia-Romeu F., Motais R. Ion movements and volume changes induced by catecholamines in erythrocytes of rainbow trout: effect of pH // *J. Physiol.* 1987. V. 382. P. 145–157.
- [39] Bunn H.F., Ransil E.J., Chao A. The interaction between erythrocyte organic phosphates, magnesium ion, and hemoglobin // *J. Biol. Chem.* 1971. V. 246. P. 5273–5279.
- [40] Bygrave F.L. The ionic environment and metabolic control // *Nature.* 1967. V. 214. № 5089. P. 667–671.
- [41] Cossins A.R., Richardson P. Adrenaline-induced Na^+/H^+ exchange in trout erythrocytes and its effects upon oxygen carrying capacity // *J. Exp. Biol.* 1985. V. 118. P. 229–246.
- [42] Haux C., Sjobeck M-L., Larsson A. Physiological stress responses in a wild fish population of perch (*Perca fluviatilis*) after capture and during subsequent recovery // *Mar. Environ. Res.* 1985. V. 15. № 2. P. 77–95.
- [43] Hegab S., Hanke W. Electrolyte changes and volume regulatory processes in the carp (*Cyprinus carpio*) during osmotic stress // *Comp. Biochem. Physiol.* 1982. V. 71A. № 2. P. 157–164.
- [44] Lahlou B., Henderson I.W., Sawyer W.H. Sodium exchanges in goldfish (*Carassius auratus* L.) adapted to a hypertonic saline solution // *Comp. Biochem. Physiol.* 1969. V. 28. № 3. P. 1427–1433.
- [45] Lutz P.L. Ionic and body compartment responses to increasing salinity in the perch *Perca fluviatilis* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1972. V. 42A. № 3. P. 711–717.
- [46] Meyer D.K. Physiological adjustments in chloride balance of goldfish // *Science.* 1948. V. 108. № 2803. P. 305–307.
- [47] Norton V.M., Davis K.B. Effect of abrupt change in the salinity of the environment on plasma electrolytes urine volume, and electrolyte excretion in channel catfish, *Ictalurus punctatus* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1977. V. 56A. № 3. P. 425–431.
- [48] Oikari A. Hydromineral balance in some brackish-water teleosts after thermal acclimation, particularly at temperatures near zero // *Ann. Zool. Fennici.* 1975a. V. 12. № 3. P. 215–229.
- [49] Oikari A. Seasonal changes in plasma and muscle hydromineral balance in three Baltic teleosts, with special reference to thermal response // *Ann. Zool. Fennici.* 1975b. V. 12. № 3. P. 230–236.
- [50] Postlethwaite E.K., McDonald D.G. Mechanisms of Na^+ and Cl^- regulation in freshwater adapted rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) during exercise and stress // *J. Exp. Biol.* 1995. V. 198. № 2. P. 295–304.
- [51] Stanley J.G., Colby P.J. Effect of temperature on electrolyte balance and osmoregulation in the alewife (*Alosa pseudoharengus*) in fresh and seawater // *Trans. Am. Fish. Soc.* 1971. V. 100. P. 624–638.
- [52] Sutton A.H. The relationship between ion and water contents of cod (*Gadus morhua* L.) muscle // *Comp. Biochem. Physiol.* 1968. V. 24. № 1. P. 149–161.
- [53] Wang T., Cossins A.R., Nielsen O.B. Metabolism of trout red blood cells: correlation between cation transport and oxygen uptake following adrenergic stimulation // *Aquaculture.* 1999. V. 177. P. 267–275.
- [54] Weber R.E. Functional interaction between fish hemoglobin, erythrocyte nucleoside triphosphates and magnesium // *Scand. J. Physiol.* 1978. V. 102. P. 20A–21A.

**INDICES OF WATER-SALT METABOLISM IN
INTRODUCED INTO RYBINSK WATERBODY
SARDELLE *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS*
(CLUPEIFORMES, CLUPEIDAE) COMPARED TO
INDIGINOUS AND MARINE FISH SPECIES**

© 2010 Martemyanov V.I., Borisovskaya E.A.

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS
Borok Settlement, Yaroslavl Region, Russia; martem@ibiw.yaroslavl.ru

Parameters of water-salt exchange and upper bound of salinity of allocation tyulka naturally correspond to those which are characteristic for freshwater fishes. These results specify probability of freshwater origin tyulka. Installed in Rybinsk reservoir tyulka differs from indigenous species more high level of potassium in plasma, low water content and potassium in muscles, calcium in erythrocytes, magnesium in plasma, erythrocytes and muscular tissue. High levels of sodium in erythrocytes tyulka reflect increased oxygen – carrying capacity of blood, testifying about enlarged requirements of this species for oxygen. The content of magnesium in erythrocytes tyulka in 2–3.7 times is lower, than at indigenous species, specifying lower affinity of haemoglobin to oxygen. It fixed, that sharp influences are very quickly accompanied by essential desalting of blood tyulka, causing the raised vulnerability to unfavorable factors.

Key words: tyulka, plasma, erythrocytes, muscles, liver, sodium, potassium, calcium, magnesium.

ВЕБ-ОРИЕНТИРОВАННАЯ ГЕОИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА ПО ЧУЖЕРОДНЫМ ВИДАМ РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2010 Морозова О.В.¹, Борисов М.М.²

Институт географии РАН, Москва, Россия;

¹moroz_ov@orc.ru, ²bom@geocnt.geonet.ru

Поступила в редакцию 25.12.2009

Представлена разрабатываемая открытая геоинформационная система (ГИС) «Чужеродные виды растений Европейской России», основу которой составляет база данных по находкам видов. База включает сведения о номенклатуре вида, описание морфологии, экологии, распространения (первичного ареала и области заноса), характеристику особенностей заноса. При публикации в Интернете данные размещаются в свободной системе управления базами данных MySQL. Пространственные данные представлены в виде точек (находок вида) с конкретными географическими координатами и полигонов (административных областей); в качестве картографической основы используются карты Google maps, а поверх накладывается слой, сформированный картографическим сервером. Предусмотрен ввод данных о находках непосредственно через Интернет и их сохранение в БД. С помощью ГИС могут быть решены задачи автоматизации накопления сведений по чужеродным видам, мониторинга чужеродных видов на всем пространстве Европейской России, совмещения информации по чужеродным видам с данными о различных факторах среды, прогноза расселения занесенных видов на основе анализа корреляционных связей между видовыми характеристиками и факторами среды.

Ключевые слова: чужеродные виды, растения, геоинформационная система, база данных, Европейская Россия, Интернет.

Для оценки участия чужеродных видов в регионе, их мониторинга и выявления прогностической значимости видовых характеристик, которые можно использовать при оценке регионов по риску внедрения в них чужеродных видов, необходимо обобщение огромной информации, включающей сведения об имеющихся находках видов, их морфологических и биологических свойствах, распространению, а также о различных характеристиках среды и ландшафтной структуры регионов. Основные проблемы, которые возникают при решении этих задач, – это отсутствие единого стандарта для сбора материала и его формализации, доступность информации и оперативность ее поступления. Все это становится возможным в связи с организацией компьютерных баз данных (БД) и развитием сети Интернет.

Необходимость создания открытых БД или Web-ориентированных информационных систем, основанных на находках чужеродных видов, неоднократно обсуждалась в литературе [Панов и др., 2004; Павлов и др., 2006; Дгебуадзе и др., 2008]. Число БД, в той или иной степени включающих чужеродные виды растений различных территорий, довольно велико. Более или менее подробное текстовое описание морфологических черт, экологии и распространения видов можно найти на различных интернетовских сайтах. Однако многие базы, выставленные в Интернете, имеют слабо структурированную, т. е. не расклассифицированную по конкретным признакам, информацию. Помимо этого, материалы по находкам видов часто являются недоступными или же они представляют собой разрозненные сведения, собранные в разных форматах. Только небольшое число информационных

ресурсов на данный момент удовлетворяют хотя бы одному из необходимых для постановки и решения аналитических задач принципов: 1) имеют формализованный характер данных, 2) расселение чужеродных видов в них показано в пространстве.

Информация по инвазиям в Европе собрана в БД по занесенным в Европу чужеродным инвазивным видам (Delivering Alien Invasive Species In Europe, DAISIE, <http://www.europe-aliens.org>)¹, разработанную в 2005–2009 гг. в рамках одноименного проекта 6-й Рамочной Программы (FP6) Европейского союза. В DAISIE вошли данные о 5789 видах чужеродных растений, известных из 48 европейских стран [Lambdon et al., 2008]; из всего числа чужеродных видов растений довольно подробно описаны 18 наиболее вредоносных для Европы инвазивных видов. Географическое распространение таких видов дано с помощью сетки 50 x 50 км, для остальных чужеродных видов – по странам.

Аналогичным образом, т. е. по странам, распространение видов показано в БД NOBANIS, созданной для Северо-европейской и Балтийской сети по инвазивным чужеродным видам (North European and Baltic Network on Invasive Alien Species, <http://www.nobanis.org>). В NOBANIS также в картографическом виде приведена информация о степени натурализации видов в регионах, есть материалы и по 370 чужеродным видам растений, занесенным на территорию Европейской России. Подобное пространственное представление распространения вида в такой крупной ячейке, как страна, хотя и наглядно иллюстрирует процесс расселения, но часто мало информативно и не позволяет адекватно описать не только особенности региона-мишени, но и встречаемость вида в регионе, особенно для стран с большой территорией.

Наиболее точное представление информации о находках чужеродных видов как конкретных точек с реальными

географическими координатами реализовано на сайте Юго-восточного Совета по экзотическим вредным растениям (Southeast Exotic Pest Plant Council), объединяющего 13 юго-восточных штатов США, с помощью картографической системы раннего обнаружения и распространения (Early Detection and Distribution Mapping System – EDDMapS), разработанной в Университете Джорджии (<http://www.se-eppc.org/eddmaps>). В EDDMapS использована технология представления данных через Google Maps, совмещенной с ArcGIS слоями штатов и их округов [Bargeron, Moorhead, 2007]. Информация о находках и распространении 1115 видов растений связана с текстовым описанием видовых характеристик, доступным через одну из крупнейших в США БД по растениям – PLANTS, которая создана при Департаменте сельского хозяйства США (<http://plants.usda.gov>).

Один из подходов, используемый при прогнозе возможных инвазий, связан с выделением различных свойств вида, которые коррелируют с инвазионностью. Для выявления подобных зависимостей необходимо наличие соответствующих БД с видовыми характеристиками, для каждой из которых разработана система классификации. Среди доступных баз можно назвать только две БД, в которых имеется полное описание свойств вида, представленное таким образом: BioFlor и LEDA.

BioFlor [Klotz et al., 2002] – БД по сосудистым растениям Германии, включая заносные виды, в которой каждая из морфологических, биологических и экологических характеристик видов четко формализована. БД разработана в Департаменте по экологии сообществ Центра Гемгольца по исследованиям окружающей среды, а Интернет-версия базы доступна по адресу <http://www.ufz.de/bioflor/index.jsp>. В BioFlor представлены 3660 видов, охарактеризованных по 66 показателям.

¹ Все Интернет адреса, приведенные в статье, проверены 10.12.2009.

Так, среди чужеродных видов растений Европейской России виды европейского происхождения занимают третье место и составляют около 13% [Морозова и др., 2008]. Данные из BioFlor уже неоднократно использованы для сравнения свойств аборигенных и заносных видов Германии и объяснения успеха инвазий некоторых видов [Küster et al., 2008, 2009]. Данные по распространению видов доступны из БД по фиторазнообразию, поддерживаемой Федеральным агентством охраны природы Германии (<http://www.floraweb.de>), и представлены в виде сети ячеек 10' долготы x 6' широты, или 12 x 11 км.

Еще одна БД, в которой свойства растений имеют четкую классификацию, – LEDA (<http://www.leda-traitbase.org>), ее разработка начата в 2002 г. в рамках 5-й Рамочной Программы (FP5) Европейского союза. В БД входят как аборигенные, так и заносные растения стран Северо-Западной Европы. Если в BioFlor представлены самые различные характеристики вида, включая описание местообитания и ареала, то в LEDA акцент сделан на описании функциональных свойств вида, обеспечивающих его устойчивое существование, возобновление и распространение.

Для России наиболее значимыми информационными ресурсами, содержащими сведения о чужеродных видах растений, на данный момент являются «Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения», разработанный специалистами трех российских институтов (<http://www.agroatlas.ru>), и сайт «Чужеродные виды на территории России», представленный на сервере ИПЭЭ РАН (<http://www.sevin.ru/invasive>).

Атлас содержит информацию о значительном числе культурных и сорных видов растений, произрастающих на территории бывшего СССР. В группу сорных видов входят виды, чужеродные для всей территории России, частично чужеродные (т. е. имеющие естественный ареал на части российской территории) и аборигенные. Вместе с тем большая доля

чужеродных видов, отмеченных для Европейской России [Морозова и др., 2008], в Атлас не вошла, поскольку эти виды не засоряют сельскохозяйственные угодья. Распространение видов на территории России дано в виде картосхем, частично с помощью точечных данных, частично сплошной областью, при этом области естественного ареала и заноса не дифференцированы. Одним из достоинств Атласа является то, что помимо сведений по биологическим объектам Атлас содержит карты основных климатических факторов, влияющих на произрастание растений, и карты некоторых почвенных и растительных показателей.

Сайт «Чужеродные виды на территории России» включает информацию (текстовое описание видовых характеристик, картосхемы распространения на территории России по данным Карантинной службы) только о тех видах растений, которые вошли в карантинный Перечень Российской Федерации [2003].

Очевидно, что для решения различных инвентаризационных и аналитических задач наличие всего двух национальных тематических информационных систем с ограниченными возможностями явно не достаточно. В связи с этим ранее была разработана БД по находкам чужеродных видов растений на территории Европейской России [Морозова, 2002], в настоящее время проводится ее размещение в Интернет. Целью данной статьи является представление уже накопленного материала как основы для создания открытой геоинформационной системы (ГИС) с широким спектром возможностей.

Web-ориентированная геоинформационная система “Чужеродные виды растений Европейской России”. С помощью разрабатываемой ГИС будут решаться следующие задачи: 1) автоматизация накопления сведений по чужеродным видам; 2) мониторинг чужеродных видов на всем пространстве Европейской России; 3) совмещение информации по чужеродным видам с данными о различных факторах среды; 4) прогноз расселения занесенных видов на основе анализа корреляционных

связей между видовыми характеристиками и факторами среды.

Основу информации составляет БД AliS, в которой собраны первичные материалы по находкам чужеродных видов сосудистых растений Европейской России. Изначально БД создана с использованием СУБД Paradox 7.0 for Windows, но для представления в Интернете таблицы переведены в СУБД MySQL. БД включает как пространственные, так и непространственные данные и тематически состоит из нескольких блоков: таксономического, библиографического и географического.

В таксономический блок входят сведения о видовом составе чужеродной флоры, включая систематическую принадлежность, описания морфологии, особенностей экологии, естественного ареала и расселения видов на новой территории. Номенклатурный список таксонов основан на сводке С.К. Черепанова [1995]. Наличие подобного словаря для работы с БД необходимо, однако этот список не является «абсолютом», и, как и все используемые в базе словари, его можно редактировать. Для некоторых видов приняты объем, таксономический статус и номенклатура в соответствии со сводками «Флора европейской части СССР» [1974–1994] или «Флора Восточной Европы» [1996–2004]. Непосредственно со списком чужеродных видов связана таблица синонимов, которая пополняется в процессе работы по мере необходимости. При описании морфологических и экологических особенностей видов, видовых ареалов использованы крупные флористические сводки [Флора СССР, 1935–1960; Деревья и кустарники СССР, 1949–1962; Флора европейской части СССР, 1974–1994; Никитин, 1983; Цвелев, 1976, 2000; Флора Восточной Европы, 1996–2004; Маевский, 2006] и различные оригинальные публикации. Учитывая необходимость четкого структурирования сведений о видах, для некоторых видовых характеристик нами разработана стандартная классификация. Стандарт ввода данных предусмотрен для типов жизненных форм (по длительности жизни, по Раункиеру и по Серебрякову), размеров растения, сроков цветения, типов

опыления и размножения, областей первичного ареала, типов ареала, заноса, вектора заноса, типов экотопа. Число стандартизированных признаков может быть увеличено в соответствии с задачами БД.

В блок библиографии включены сведения об источниках данных. Для наполнения базы использованы как литературные источники, так и материалы гербариев. Для гербарных находок указан гербарий, его индекс в соответствии с Index Herbariorum, авторы находки и определения вида, номер гербарного образца, дата сбора, а также любые другие сведения с гербарной этикетки, при необходимости в БД можно включить фотографию гербарной этикетки и самого гербарного листа.

Пространственные данные объединены в географический блок и представлены двумя типами. Данные первого типа – точечные, т. е. это сведения о «находке», или месте встречи вида с конкретными географическими координатами. Координаты снимаются с электронных карт (для абсолютного большинства литературных или гербарных материалов) или получены с помощью GPS. Второй тип данных имеет характер полигонов и представляет собой административные области Европейской России или их части в соответствии с флористическим делением [Флора европейской части СССР, 1974], использованным при описании видовых ареалов. С помощью этих данных отображены сведения о степени натурализации вида в регионе и его распространении на территории Европейской России в том случае, если естественный ареал вида в той или иной степени включает эту территорию. Вследствие большого размера территории особенностью массива чужеродных видов является его разнородный характер: только 30% видов – полностью чужеродные для Европейской России, около 40% распространены в части территории (в основном южной), 23% видов являются заносными лишь для половины всей территории и около 7% – только для северных регионов, тогда как в остальной

части территории Европейской России расположен их естественный ареал.

При характеристике степени натурализации чужеродных видов нами использована классификация, которая основана на биогеографическом понимании явления «биологические инвазии» и которая употребляется во многих зарубежных исследованиях [Richardson et al., 2000; Pyšek et al., 2004]. Основные категории по этой схеме следующие: 1) случайные чужеродные растения (casual alien plants), которые не способны формировать самоподдерживающиеся популяции и существование которых зависит от повторяющихся заносов, в российской терминологии – эфемерофиты; 2) натурализовавшиеся (naturalized) – растения, которые преодолели репродуктивный барьер, т. е. способные образовывать устойчивые популяции в течение нескольких жизненных циклов без воздействия человека, в русскоязычной литературе этой категории соответствуют «колонофиты» и некоторые «эпекофиты»; 3) инвазивные (invasive) – растения, которые могут распространяться на значительное расстояние от родительских особей и внедряться в естественные или полустественные сообщества (агриофиты, частично эпекофиты). Оценка степени натурализации – экспертная, к тому же в ряде случаев трудно провести соответствие между российской и международной классификациями. Мы надеемся, что открытый характер БД позволит специалистам из разных регионов высказать свои критические замечания о степени натурализации видов в соответствующем регионе и скорректировать имеющуюся информацию.

Данные размещаются в свободной системе управления базами данных (СУБД) MySQL, которая позволяет хранить не только атрибутивную, но и пространственную информацию (Spatial), такую как точки, линии и полигоны. Для отображения этих

данных используется web-сервис WMS (Web Map Service) картографического сервера с открытым исходным кодом MapServer. Вышеописанный web-сервис по запросу клиента предоставляет пространственную информацию в виде графического изображения и атрибутивную – в виде текста. Таким образом, его можно использовать как для публикации данных в Интернете, так и для работы с ними в локальной ГИС.

При публикации данных в Интернете в качестве картографической основы используются карты Google maps, а поверх накладывается слой, сформированный web-сервисом WMS (<http://geocnt.geonet.ru/googlemap/>). Представление данных о находках показано на рисунке 1.

Пользователь получает инструменты для управления масштабом и отображением данных (с помощью легенды включать/выключать слои), для запроса информации об объекте, для добавления своих находок прямо на карту.

В создаваемой ГИС данные о находках можно водить непосредственно через Интернет (рис. 2). Для этого необходимо выбрать инструмент «Добавить находку» и указать на карте точку обнаружения находки. Затем «кликнуть» на появившийся маркер и ввести в предложенной форме информацию о находке и свои личные данные. Если нажать кнопку «сохранить и закрыть», процесс добавления будет закончен, и запись заносится в базу с соответствующей пометкой. Сохранение новой записи в БД и ее размещение на карте проводится только после проверки поступивших в БД сведений экспертом. Для того чтобы отсеять информацию со стороны цветоводов-любителей и натуралистов, не имеющих специального биологического образования, предусмотрен ввод личных данных автора записи, среди которых необходимо указать место работы и электронный адрес для связи.

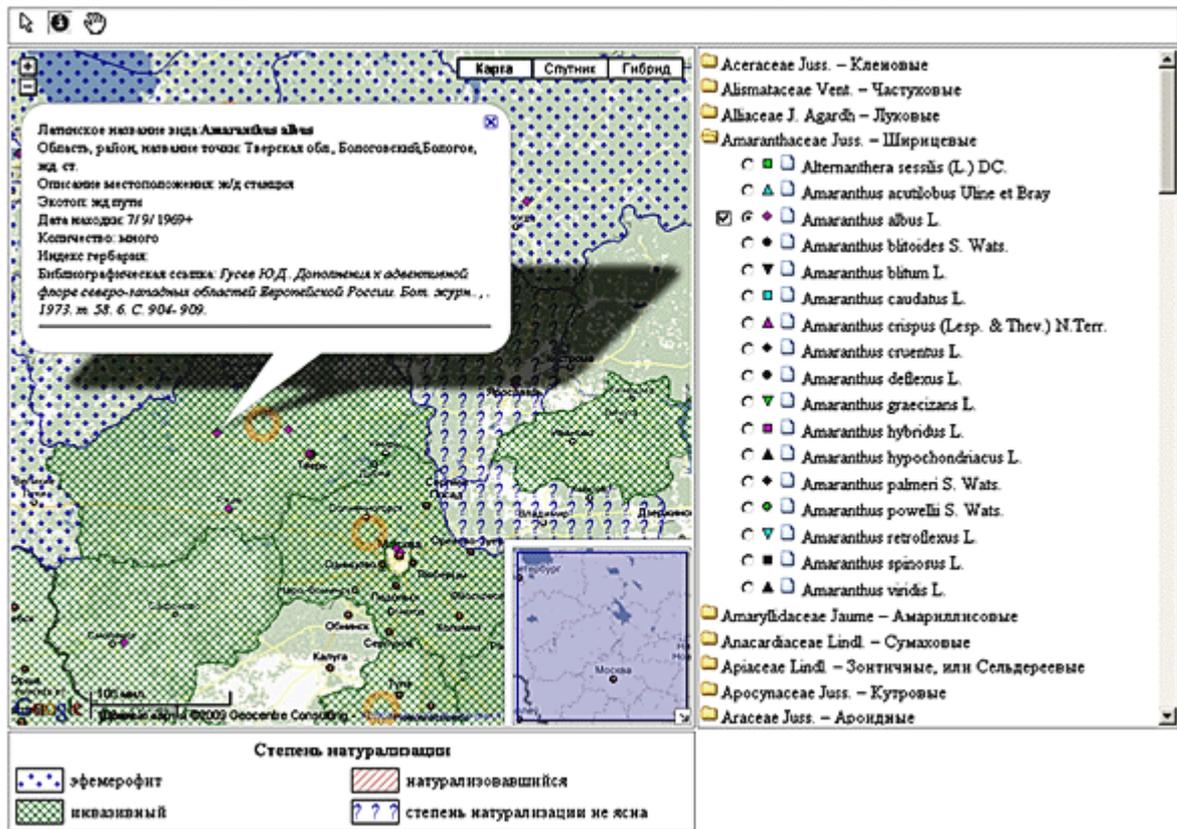


Рис. 1. Представление данных о находках и степени натурализации одного из видов *Amaranthus*.

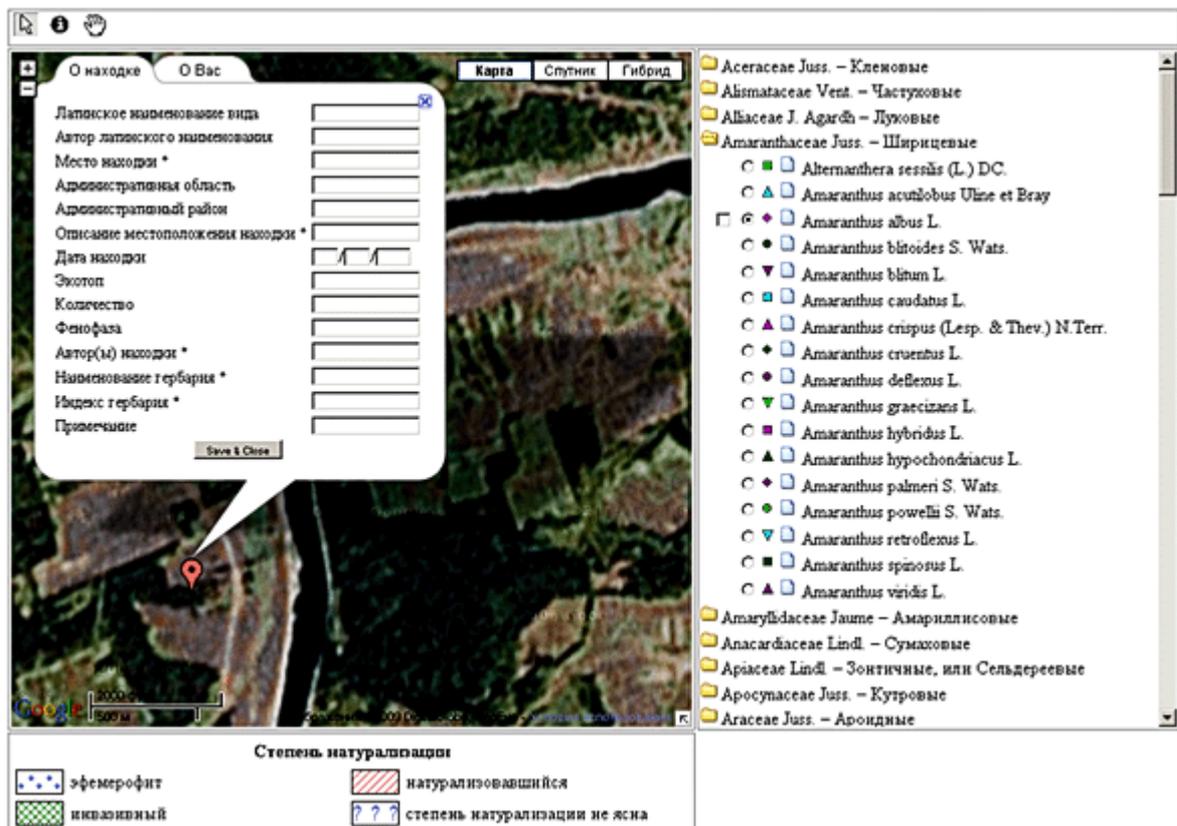


Рис. 2. Интерактивный ввод данных о находках чужеродных видов.

В настоящий момент происходит отладка ГИС, а часть информации будет доступна в конце 2010 г. по Интернет адресу <http://geocnt.geonet.ru/googlemap/>.

Заключение

Разрабатываемая ГИС позволит решать различные прикладные задачи, прежде всего она может служить в качестве системы раннего обнаружения чужеродных видов в различных регионах Европейской России, также с ее помощью можно будет проводить оценку территории по риску внедрения чужеродных видов растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№ 09-05-01010) и программы Президиума РАН «Биоразнообразию».

Литература

- [1] Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Бессонов С.А., Дергунова Н.Н., Ижевский С.С., Масляков В.Ю., Морозова О.В., Царевская Н.Г. Общая концепция создания проблемно-ориентированного Интернет-портала по инвазиям чужеродных видов в Российской Федерации // Рос. журнал биол. инвазий. 2008. № 2 (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2008_2/Dgebuadze_08_2.pdf). Проверено 30.06.2010.
- [2] Деревья и кустарники СССР. Т. I–VI. Ред. С.Я. Соколов. М.; Л.: Издательство АН СССР, 1949–1962.
- [3] Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 600 с.
- [4] Морозова О.В. База данных по адвентивным видам растений (Alien plant Species) // В сб.: Материалы совещания по экологической безопасности России / Ред. С.С. Ижевский. М.: IUCN, ИПЭЭ РАН, 2002. С. 83–94.
- [5] Морозова О.В., Стародубцева Е.А., Царевская Н.Г. Адвентивная флора Европейской России: итоги инвентаризации // Изв. РАН, сер. географ. 2008. № 5. С. 85–94.
- [6] Никитин В.В. Сорные растения СССР. Л.: Наука, 1983. 452 с.
- [7] Панов В.Е., Лобанов А.Л., Дианов М.Б., Шестаков В.С. Значение открытых информационных систем и баз данных по чужеродным видам // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 3477–357.
- [8] Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Петросян В.Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Рожнов В.В., Павлов А.В., Бессонов С.А. WEB-ориентированные информационные системы по биоразнообразию и биоресурсам Российской Федерации // В сб.: Информационные системы и WEB-порталы по разнообразию видов и экосистем. Мат. межд. симпозиума / Под ред. Д.С. Павлова, Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросяна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 157–163.
- [9] Перечень вредителей, возбудителей болезней растений, сорняков, имеющих карантинное значение для Российской Федерации. МСХ, 2003.
- [10] Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н. Цвелева. Т. IX. СПб.: Мир и семья, 1996. 456 с. Т. X. СПб.: Мир и семья, Издательство СПХФА, 2001. 670 с. Т. XI. М., СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 536 с.
- [11] Флора европейской части СССР / Под ред. А.А. Федорова. Т. I–VI. Под ред. Н.Н. Цвелева. Т. VII–VIII. Л. (СПб.): Наука, 1974–1994.
- [12] Флора СССР. Т. I–XXX / Под ред. В.Л. Комарова. Л.: Наука, 1935–1960.
- [13] Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных стран. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
- [14] Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- [15] Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.

- [16] Barger C.T., Moorhead D.J. EDDMapS – Early Detection and Distribution Mapping System for the Southeast Exotic Pest Plant Council // *Wildland weeds*. 2007. P. 4–8.
- [17] Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium // (<http://sweetgum.nybg.org/ih/>). Проверено 10.12.2009.
- [18] Klotz S., Kühn I., Durka W. BIOFLOR – Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland // *Schriftenreihe für Vegetationskunde*. 2002. B. 38. S. 1–334.
- [19] Küster E.C., Durka W., Kühn I. Differences in the trait compositions of non-indigenous and native plants across Germany // *Biological Invasions*. 2009. (In press).
- [20] Küster E.C., Kühn I., Bruehlheide H., Klotz S. Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora // *Journal of Ecology*. 2008. V. 96. P. 860–868.
- [21] Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. V. 80. P. 101–149.
- [22] Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G.L., Williamson M., Kirschner J. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists // *Taxon*. 2004. V. 53. № 1. P. 131–143.
- [23] Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and distribution*. 2000. V. 6. P. 93–107.

WEB-ORIENTED GEOINFORMATION SYSTEM ON ALIEN PLANT SPECIES OF THE EUROPEAN RUSSIA

© 2010 Morozova O.V.¹, Borisov M.M.²

Institute of Geography RAS, Moscow, Russia,
moroz_ov@orc.ru, bom@geocnt.geonet.ru

Developed open geo-information system (GIS) “Alien plant species of the European Russia” was presented, that base is database on species finds. Database includes the information about species nomenclature, morphology, ecology, distribution (initial range and area of invasion), description of invasion features. Spatial data are presented by way of points (finds of species) with geographical coordinates and polygons (administrative districts); Google maps are used as cartographic basis, above which layer formed by cartographic server is putted. Entering of the data about finds is provided directly by Internet. By means of GIS the following problems may be resolved: automate accumulation of information on alien species, alien species monitoring in the whole territory of the European Russia, combination of species find information with information of different environmental factors.

Key words: alien species, plants, geo-information system, database, the European Russia, Internet.

О ПЕДОМОРФНОМ ФОРМООБРАЗОВАНИИ У МОРСКИХ ПАУКОВ (PUSNOGONIDA), СВЯЗАННОМ С ВСЕЛЕНИЕМ В АРКТИЧЕСКИЙ БАССЕЙН

© 2010 Райский А.К.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, alex_rayskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 05.11.2009

На фоне известных ранее примеров педоморфной эволюции в разных систематических группах животных и растений рассмотрен пример нахождения особей морских пауков рода *Achelia*, сохранивших ювенильный признак – не редуцированные в онтогенезе клешни хелифор. Показано, что *Achelia borealis japonica* является исходной формой *Achelia borealis* s.l., проникшей в северные моря из Тихого океана и сформировавшей там два подвида с педоморфными признаками разной стадии развития: *Achelia borealis neotenica* и *Achelia borealis borealis*. Высокоширотные условия морей Арктического бассейна с опреснением их поверхностных вод и непостоянством гидрологических характеристик предполагается рассматривать как причину педоморфного видообразования.

Ключевые слова: педоморфоз, морские пауки рода *Achelia*, моря Арктического бассейна, педоморфное видообразование.

Педоморфоз как эволюционно закрепленное естественным отбором явление физического недоразвития половозрелых форм неоднократно отмечался для ряда систематических групп живых организмов. В большей или меньшей степени это явление известно у земноводных, членистоногих, моллюсков, иглокожих. Классический пример педоморфоза – личинка хвостатого земноводного амбистомы (*Ambistoma mexicanum tigrinum*) – аксолотль, который утратил способность к метаморфозу и размножается, оставаясь водным животным с наружными жабрами, плавательным хвостом и прочими личиночными органами. Известны постоянножаберные хвостатые земноводные (пещерный протей, слепой тритон, сирена и др.), представляющие половозрелых личинок, ведущих водный образ жизни [Шмальгаузен, 1983]. В растительном мире педоморфоз известен среди мохообразных, плауновидных, папоротников, голосеменных и покрытосеменных. Так, например, просто устроенное тело ряски возникло в результате остановки развития на одной из самых ранних стадий онтогенеза. Педоморфный путь эволюции в Арктическом бассейне в последнее время

был обнаружен и для простейших [Кругликова, Бьерклунд, Засько, 2007; Kruglikova et al., 2009].

О явлениях педоморфоза у глубоководных донных беспозвоночных

Глубоководным беспозвоночным животным свойственен педоморфоз, который возникает в связи с неблагоприятными факторами среды [Беляев, 1974; Турпаева, 1975, 1989; Миронов, 1980; Зезина, 1989; Гебрук, 1990]. Из-за недостатка освещенности у моллюсков и ракообразных недоразвиваются органы зрения. Из-за ограниченности пищевых ресурсов наблюдаются морфологические упрощения, связанные, прежде всего, с экономией энергетических затрат при обмене веществ. Это касается всего организма, но прослеживается преимущественно на скелетных структурах, органах дыхания и пищеварительной системе. Тугорослость и недоразвитие тоже может расцениваться как результат экономии энергоресурсов.

В.М. Колтун [1970, 1971] отметил, что глубоководным губкам, населяющим ложе Тихого океана и Курило-Камчатский желоб, свойственен ювенильный облик. Ему удалось уточнить синонимику видов в родах

Hyalonema, *Holascus*, *Chondrocladia*, *Asbestopluma*, *Cladorhiza*, *Abyssocladia* и *Neocladia*, исследуя их внутривидовую изменчивость. Было показано, что *Hyalonema aperum*, *Asbestopluma occidentalis*, *Polymastia solpacificica* – это физически недоразвитые половозрелые формы более широко распространенных видов, вселившихся в Курило-Камчатский желоб. Им было сделано предположение, что неотения как первая ступень педоморфоза представляет собой один из путей филогенеза губок. Закрепление способности к сокращенному развитию под действием естественного отбора лежит в основе широкого распространения гипоморфных признаков у губок вообще и у глубоководных в частности. Признаки вторичного упрощения отмечены и в других систематических группах. Так у глубоководных одиночных мадрепоровых кораллов количество септ меньше, чем у мелководных видов [Келлер, 1978]. Брюхоногим моллюскам свойственно утоньшение раковины, уменьшение размера ноги, ложная редукция крышечки, укорочение тела до 3–4 оборотов, редукция пищеварительной системы [Лус, 1981]. Вселившиеся в абиссаль донные осьминоги имеют укороченные руки, утрачивают радулу и чернильный мешок. Они обладают упрощенной хроматофорной системой в сочетании с признаками глубокой специализации (хорошо развитые глаза, перестройка слюнных желез) [Несис, 1985]. У глубоководных полихет происходит замедление темпов развития и недоразвитие жабр [Кучерук, 1980]. Для глубоководных морских уточек (усоногих раков) характерны сильно редуцированные таблички и чешуйки, утонченные усоножки и ротовые части [Зевина, 1989]. У глубоководных брахиопод отмечают упрощенные лофофоры, сульфатные передние комиссуры, характерные для ранних стадий развития раковины, гладкие утонченные стенки раковин, сложенные из уплощенных пластинчатых фибр [Зевина, 1989, 2003; Zevina, 1994]. Ограниченность пищевых ресурсов на больших глубинах приводит к уменьшению размеров тела у асцидий, что сопровождается

недоразвитием бронхиального мешка [Виноградова, 1969]. У глубоководных голотурий происходит упрощение окологлоточного кольца и спикул в покровах тела [Соколова, 1986]. Считается, что экологическая группа пелагических голотурий характеризуется своим неотеническим происхождением, закрепленным педоморфным процессом [Гебрук, 1990]. При проникновении морских ежей в глубины происходит упрощение структуры амбулакров [Миронов, 1980]. Глубоководные офиуры имеют упрощенное строение рта, удлиненные частично слитые позвонки и более короткие иглы лучей [Литвинова, 1985; Мартынов, 2009]. У некоторых морских звезд происходит недоразвитие гребневидных органов, что является ювенильным признаком. Другим глубоководным морским звездам свойственно отсутствие морфологически выраженной мадрепоровой пластинки и вентролатеральных пластинок в интеррадиусах оральной стороны [Беляев, 1974, 1985; Беляев, Литвинова, 1977].

У населяющих глубокие воды морских пауков (пикногонид) родов *Nymphon*, *Heteronymphon*, *Colossendeis* происходит редукция глаз и глазного бугра. Известны также данные, свидетельствующие о сохранении признаков, характерных для молодых особей. Так, у *Colossendeis megalonyx*, обитающих на шельфе, с возрастом увеличивается количество рядов маргинальных шипов, достигая у половозрелых экземпляров 6 и 8. У половозрелых особей этого вида, обитающих на больших глубинах, обнаружено не более 4 рядов маргинальных шипов [Турпаева, 1975].

Случаи проявления глубоководного педоморфоза у глубоководных пикногонид дополняются сохранением ювенильных признаков противоположного свойства. Молодые особи *Colossendeis angusta* в Северном море имеют трехчленистую первую конечность с небольшой клешней, которая, как правило, отсутствует у взрослых экземпляров. Описаны половозрелые особи этого вида, проникшие в Японский желоб, которые обладают трехчленистой первой конечностью и

клешней (рис. 1). Здесь проявление глубоководного пedomорфоза наиболее выразительно, так как связано не с утратой, а с сохранением ювенильного признака, что свидетельствует о задержке физического развития у половозрелых форм [Турпаева, 1989].

Недавно был обнаружен представитель

семейства Ammotheidae, в результате глубоководного пedomорфоза сохраняющий ювенильные признаки. Взрослый экземпляр *Ascorhynchus abyssi*, пойманный во время экспедиции 2007 г. на судне «Polarstern» в Северном Ледовитом океане на подводном хребте Ломоносова, сохраняет клешни на хелифорах (рис. 2).

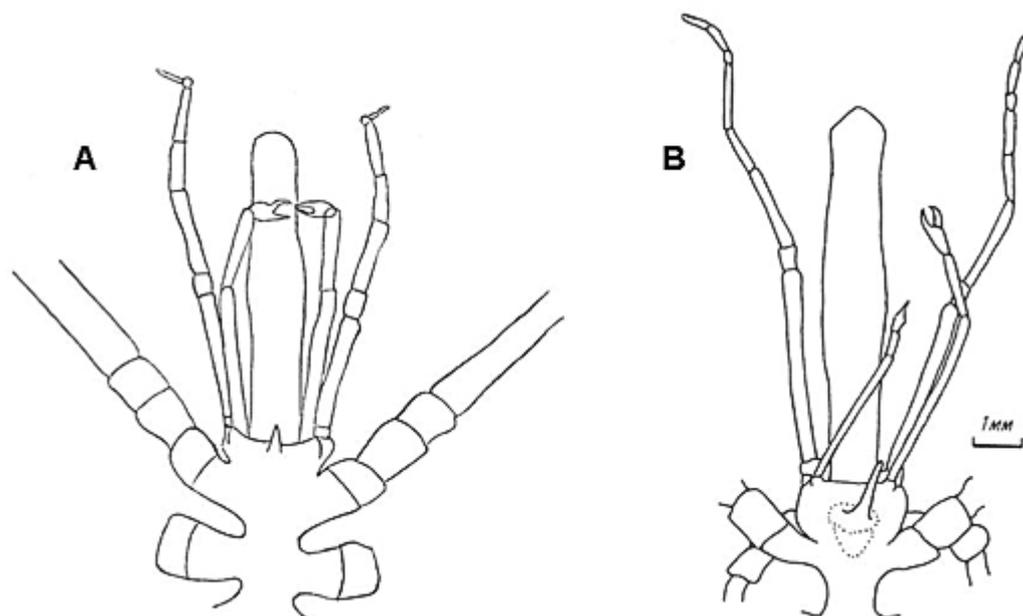


Рис. 1. Передний конец тела *Colossendeis angusta*: А – молодой экземпляр из Северного моря [из: Шимкевич, 1929]; В – половозрелый экземпляр из Японского желоба с глубины 5450 м. Сохранены клешни на I паре конечностей [из: Турпаева, 1989].

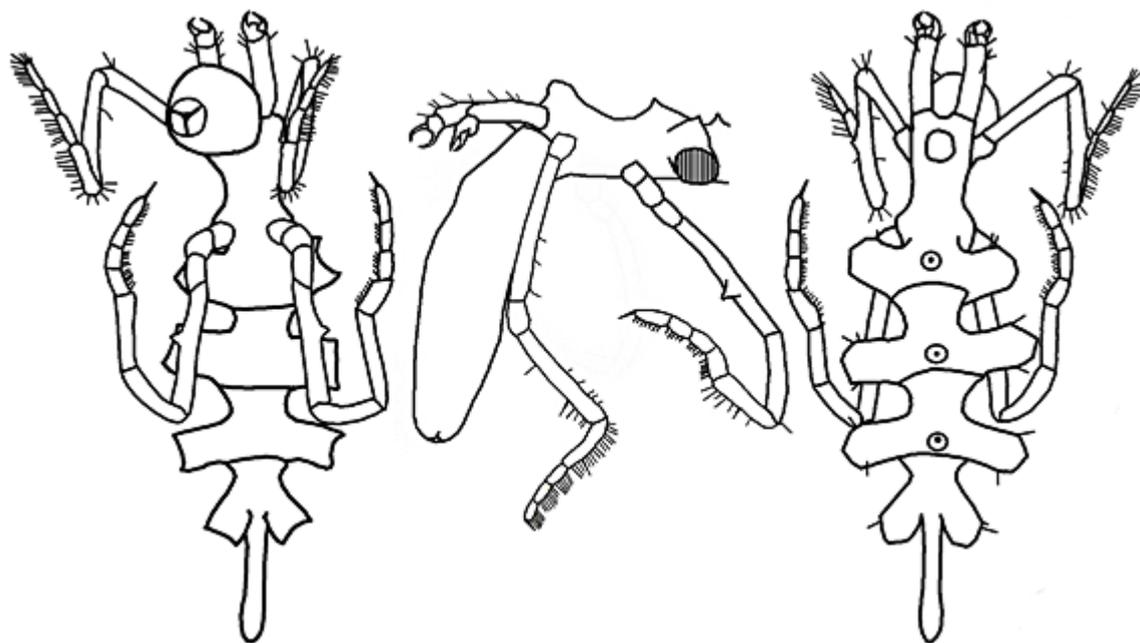


Рис. 2. Половозрелый экземпляр *Ascorhynchus abyssi* с хребта Ломоносова с глубины 4447 м. Сохранены клешни на I паре конечностей.

Высокоширотное педоморфное формообразование в составе рода *Achelia*

Для рода *Achelia* можно предположить первичное заселение Арктических морей из северной части Тихого океана, где обнаруживается наибольшее количество видов этого рода, при отсутствии представителей рода в бореальной Атлантике. Интересен в этом плане арктическо-бореальный вид морских пауков – *Achelia borealis*. При заселении Арктики этим видом происходило активное формообразование, связанное с педоморфозом. В литературе описаны три подвида *Achelia borealis*: *Achelia borealis borealis* Schimkewitsch, *Achelia borealis neotenica* Krapp и *Achelia borealis japonica* Losina-Losinsky. Два первых подвида очень близки между собой, но отличаются строением двучленистых хелифор. У *Achelia borealis borealis* 1-й членик хелифор цилиндрический, прямой, может быть слегка сужен и изогнут в средней части; по длине почти равен хоботу. 2-й членик цилиндрический, в 3 раза короче 1-го, с двумя маленькими бугорками на конце. У молодых особей *Achelia borealis borealis* хелифоры имеют небольшую клешню, которая редуцируется во время индивидуального развития особи (рис. 3). Возрастным изменениям подвергаются также пальпы. У молодых они вначале имеют 5 члеников, потом 6, 7 и, наконец, 8, но потом у отдельных экземпляров число члеников в результате слияния (3+4 и 6+7) может сокращаться до 6. Этот подвид обитает в Белом и Карском морях. В конце прошлого века Ф. Крапп [Krapp, 1986] описал вид *Achelia neotenica* по единственному экземпляру из пролива Югорский Шар, который был получен во время экспедиции на корабле «Вега» в 1878 г. и сейчас хранится в Стокгольме в Королевском музее естественной истории (Инв. №541). Этот экземпляр отличается от типичных *Achelia borealis borealis* более крупными размерами и наличием клешни на 2-м членике хелифор. Следует отметить, однако, что в работах В.П. Шимкевича [1929] и Л.К. Лозина-Лозинского [1923, 1933] имеются указания на наличие у некоторых экземпляров *Achelia borealis*

развитой и, по-видимому, функционирующей клешни. Но более подробного описания и районы распространения этих форм авторы не приводят. В изученной мной коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге некоторые экземпляры, определенные В.П. Шимкевичем, Л.К. Лозина-Лозинским и А.Ф. Пушкиным как *Achelia borealis*, подходят под описание *Achelia neotenica*.

В сентябре 2007 г. экспедицией 54-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в Карском море в районе Обской губы на станциях 4955 (71°12.06'–71°12'N, 66°10.27'–66°11.21'E, глубина 24 м, соленость 32.98‰) и 4999 (72°57.39'N, 73°17.68'E, глубина 27 м, соленость 29.52‰) было собрано 5 самцов (3 с личинками на яйценосных ножках), принадлежащих к виду *Achelia borealis* s.l. (рис. 4). Все они крупнее голотипа *Achelia borealis*, 2-е членики хелифор были только в 1.5–1.6 раз короче 1-х члеников, сравнительно длинные пальпы семичленистые, на яйценосных ножках кроме простых шипов, как у *Achelia borealis borealis*, имелись единичные перистые шипы. Однако строение, вооружение туловища и пропорции конечностей у наших экземпляров не отличались от голотипа *Achelia borealis*. Поэтому мы считаем описанную Краппом форму подвидом *Achelia borealis* – *Achelia borealis neotenica*. Судя по имеющимся данным о нахождении *Achelia borealis neotenica*, этот подвид обитает в Южных районах Карского моря в условиях несколько пониженной солености.

Третий подвид – *Achelia borealis japonica* – отмечен в Японском море в заливе Петра Великого (рис. 5). Он отличается от североморских подвигов меньшими размерами и некоторыми пропорциями: туловище его половозрелых экземпляров в 2.5–3 раза короче, чем у северных; хелифоры у них почти вдвое короче хобота, их 2-й членик очень маленький, без рудиментов пальцев клешни; на 10-м членике яйценосных ножек по 2 перистых шипа; ходильные ноги в 6 раз длиннее туловища, их когти относительно короче, чем у североморских форм:

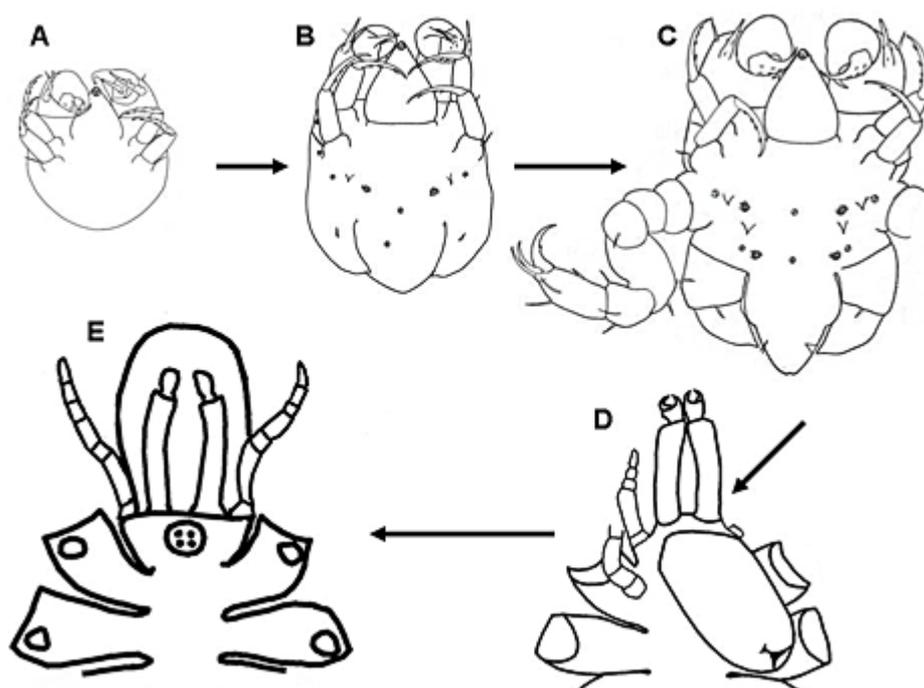


Рис. 3. Индивидуальное развитие *Achelia borealis borealis*: А – протонимф [из: Богомолова, Малахов, 2004]; В – личинка 2-й стадии [из: Богомолова, Малахов, 2004]; С – личинка 3-й стадии [из: Богомолова, Малахов, 2004]; D – молодой экземпляр из коллекции ЗИН РАН; E – половозрелый экземпляр из коллекции ЗИН РАН.

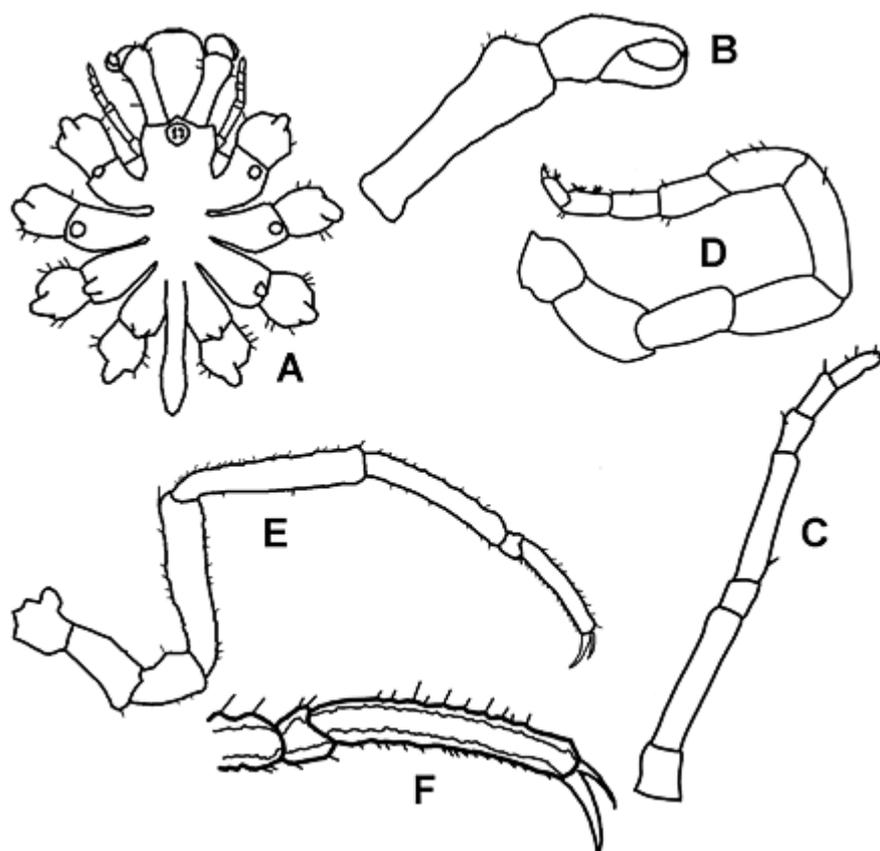


Рис. 4. Половозрелый экземпляр *Achelia borealis neotenica* из Карского моря (54 рейс НИС «Академик Мстислав Келдыш», станция 4955): А – внешний вид тела со спинной стороны; В – хелифора с клешней; С – пальпа; D – яйценосная ножка; E – ходильная нога III; F – 7-й и 8-й членик ходильной ноги.

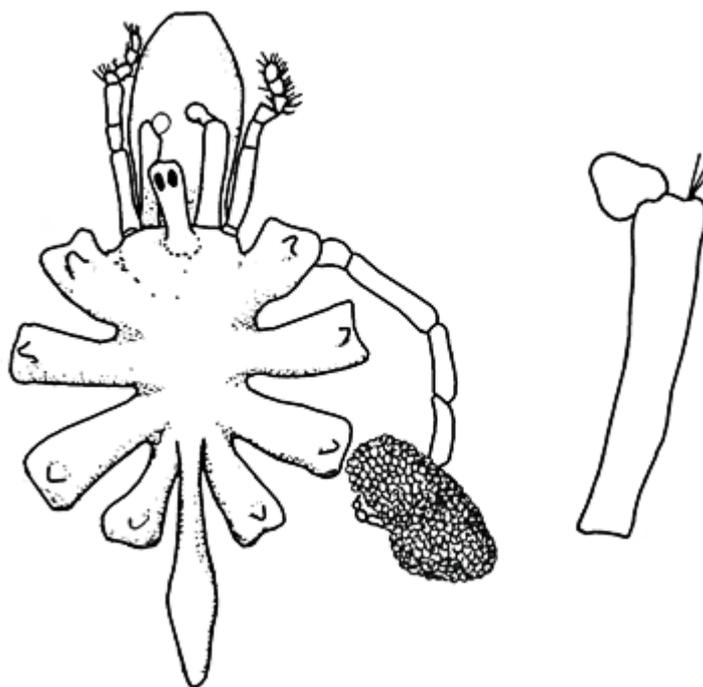


Рис. 5. Половозрелый экземпляр *Achelia borealis japonica* [из: Лозина-Лозинский, 1933].

главные когти в 4.5 раза короче 8-х члеников ног, придаточные коготки короче половины главных. Эти признаки характерны для большинства представителей тихоокеанских видов *Achelia*.

Заключение

Вслед за Л.К. Лозина-Лозинским [1933] мы считаем *Achelia borealis japonica* исходной формой *Achelia borealis*, проникшей в северные моря и сформировавшей там два подвида с пedomорфными признаками, из которых главные: более длинные хелифоры, 2-е членики которых имеют рудименты пальцев клешни (у *Achelia borealis borealis*) или развитую клешню (у *Achelia borealis neotenica*), отсутствие перистых шипов на яйценосных ножках (у *Achelia borealis borealis*) и более длинные главные и придаточные коготки у представителей обоих подвигов.

Высокоширотные условия Арктического бассейна и изменчивость гидрологических характеристик [Обзор гидрометеорологических процессов..., 2008], по-видимому, создают возможность для пedomорфного формообразования. Увеличение размеров арктических подвигов арктическо-бореального вида можно рассматривать как

результат большей продолжительности жизни особей в условиях холодных вод при сохранении ими отдельных ювенильных морфологических признаков.

Увеличение размеров и продление жизни особей И.И. Шмальгаузен [1969] рассматривал как один из возможных результатов отбора на максимальную экономичность обмена в поздних фазах онтогенеза.

Литература

- [1] Беляев Г.М. Новое семейство глубоководных морских звезд // Зоологический журнал. 1974. Т. 5. Вып. 10. С. 1502–1508.
- [2] Беляев Г.М. Новые находения в ультраабиссали морских звезд семейства Porcellanasteridae // Зоологический журнал. 1985. Т. 64. Вып. 4. С. 532–548.
- [3] Беляев Г.М., Литвинова Н.М. Второе нахождение глубоководных морских звезд из семейства Caymanostellidae // Зоологический журнал. 1977. Т. 56. Вып. 12. С. 1893–1896.
- [4] Богомолова Е.В., Малахов В.В. Тонкая морфология личинок морских пауков (Arthropoda, Pycnogonida) Белого моря

- // Зоология беспозвоночных. 2004. Т. 1. Вып. 1. С. 3–28.
- [5] Виноградова Н.Г. О нахождении aberrантной асцидии в ультраабиссали Курило-Камчатского желоба // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. 1969. Т. 74. Вып. 3. С. 27–43.
- [6] Гебрук А.В. Глубоководные голотурии семейства эльпидиид. М.: Наука, 1990. 160 с.
- [7] Зевина Г.-В. Б. Вертикальное распределение усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) // Труды ИО АН СССР. 1989. Т. 123. С. 115–126.
- [8] Зезина О.Н. О гипоморфных признаках у глубоководных донных животных // Труды ИО АН СССР. 1989. Т. 123. С. 35–48.
- [9] Зезина О.Н. Об эколого-морфологических и эволюционных особенностях брахиопод, обитающих в маргинальных и экстремальных условиях // Палеонтологический журнал. 2003. №3. С. 42–48.
- [10] Келлер Н.Б. Морфологические и онтогенетические особенности глубоководных кораллов // Труды ИО АН СССР. 1978. Т. 113. С. 44–50.
- [11] Колтун В.М. Неотения у губок // Проблемы зоологии. Л.: ЗИН АН СССР. 1971. С. 43–45.
- [12] Колтун В.М. Фауна губок северо-западной части Тихого океана // Труды ИО АН СССР. 1970. Т. 86. С. 165–221.
- [13] Кругликова С.Б., Бьерклунд К.Р., Засько Д.Н. Распространение полицистин (Euradiolaria) в донных отложениях и планктоне Северного Ледовитого океана и Арктических окраинных морей // Доклады РАН. 2007. Т. 415. №2. С. 281–285.
- [14] Кучерук Н.В. Возрастная и батиметрическая изменчивость *Nothria conchilega* (Polychaeta, Onuphidae) // Экологические исследования шельфа. М.: ИО АН СССР. 1980. С. 63–72.
- [15] Литвинова Н.М. Питание и поведение шельфовых и глубоководных офиур и их место в трофических сетях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 19с.
- [16] Лозина-Лозинский Л.К. *Pantopoda* восточных морей СССР // Исследования морей СССР. 1933. Вып. 17. С. 43–80.
- [17] Лозина-Лозинский Л.К. К познанию фауны *Pantopoda* Белого моря // Известия Петроградского Научного Института им. П.Ф. Лесгафта. 1923. Т. 7. С. 39–48.
- [18] Лус В.Я. Новый род тациты (Gastropoda: Buccinidae), широко распространенный в нижней абиссали северо-западной части Тихого океана // Труды ИО АН СССР. 1981. Т. 115. С. 140–154.
- [19] Мартынов А.В. От онтогенеза к эволюции: система в ожидании смены парадигмы // Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2009. Т. 50. С. 145–229.
- [20] Миронов А.Н. Два пути формирования глубоководной фауны морских ежей // Океанология. 1980. Т. 20. Вып. 4. С. 703–708.
- [21] Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 285 с.
- [22] Обзор гидрометеорологических процессов в Северном Ледовитом океане / Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Под ред. проф. И.Е. Фролова. СПб.: издание ГНЦ РФ АНИИ. 2008. 80 с.
- [23] Соколова М.Н. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М.: Наука, 1986. 208 с.
- [24] Турпаева Е.П. Некоторые глубоководные виды многоколенчатых (Ruspongonida), собранные в северо-западном и юго-восточном районах Тихого океана // Труды ИО АН СССР. 1975. Т. 103. С. 230–246.
- [25] Турпаева Е.П. Некоторые морфологические черты глубоководных пикногонид // Труды ИО АН СССР. 1989. Т. 123. С. 127–133.
- [26] Шимкевич В. П. Многоколенчатые (*Pantopoda*) // Фауна СССР и сопредельных стран. Ленинград, 1929. Вып. 1. С. 1–224.

- [27] Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. С. 426.
- [28] Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.
- [29] Krapp, F. *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) und *Achelia neotenica* sp. n. – ein Vergleich (Pantopoda, Pycnogonida) // *Bonner zoologische Beiträge* 37 (4). 1986. P. 301–310.
- [30] Kruglikova S.B., Bjorklund K.R., Hammer O., Anderson O.R. Endemism and speciation in the polycystine radiolarian genus *Actinomma* in the Arctic Ocean: description of two new species *A. georgii* n. sp. and *A. turidae* n. sp. // *Marine Micropaleontology*, 2009. V. 72. P. 26–48.
- [31] Zezina O.N. Deep-sea brachiopods. Their peculiarities in morphology and evolution // *Sarsia*. Bergen. 1994. V. 79. №1. P. 59–64.

ABOUT PAEDOMORPHIC SHAPING IN PYCNOGONIDA CONNECTED WITH INTRODUCTION INTO ARCTIC BASIN

© 2010 Raiskiy A.K.

P.P. Shirshov Institute of Oceanology of the RAS, alex_raykiy@mail.ru

Against a background of known previously examples of paedomorphic evolution in different systematic groups of animals and plants, an example of finding of individuals of marine spiders of the genus *Achelia*, which retain a juvenile feature – nonreduced in ontogenesis pincers of chelifores, is considered. It is shown that the *Achelia borealis japonica* is an initial form of the *Achelia borealis* s.l., got into northern seas from the Pacific Ocean and formed there two subspecies with paedomorphic features of different development phases: *Achelia borealis neotenica* and *Achelia borealis borealis*. High-latitude conditions of the seas of the Arctic basin with desalination of their surface waters and inconstancy of hydrological characteristics is suggested to view as a reason for paedomorphic speciation.

Key words: paedomorphosis, marine spiders of the genus *Achelia*, the seas of Arctic basin, paedomorphic speciation.

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПРИ ВСЕЛЕНИИ НОВЫХ ВИДОВ В СООБЩЕСТВА ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (CLADOCERA)

© 2010 Семенченко В.П.¹, Разлуцкий В.И.¹, Фенева И.Ю.²

¹ Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам,
Беларусь, Минск, 220072, ул. Академическая, 27. vladimirrazl@gmail.com

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119279, Ленинский проспект, 33. Feniova@mail.ru

Поступила в редакцию 07.09.2009

С помощью имитационных моделей исследовали влияние трофических условий на успех вселения чужеродных видов в зоопланктонные сообщества. Динамику численности сообществ из пяти видов кладоцер имитировали при разных уровнях воспроизводства пищи, соответствующих олиго- и эвтрофным водоемам. Компьютерные эксперименты показали, что успешность внедрения вида в сообщество во многом связана с его равновесной концентрацией пищи (концентрацией при которой численность популяции стабилизируется). Более конкурентоспособны виды с меньшей равновесной концентрацией пищи, поскольку их популяции способны увеличивать численность при меньшем количестве пищи, чем другие виды. Среди исследованных видов такими оказались *Simocephalus vetulus* (крупный вид) и *Ceriodaphnia reticulata* (мелкий вид). В олиготрофных условиях более успешным конкурентом была *C. reticulata*, а в эвтрофных условиях – *Simocephalus vetulus*. Выдвинуто предположение, что крупные виды проигрывают конкурентную борьбу в олиготрофных условиях вследствие того, что имеют большую продолжительность ювенильного развития в условиях дефицита пищи. Приведены результаты экспериментальных и полевых исследований, подтверждающих успешность конкуренции *Ceriodaphnia* с более крупными видами кладоцер в олиготрофных условиях.

Ключевые слова: структура сообществ, Cladocera, пищевая конкуренция, компьютерные имитации.

Успех вселения новых видов в зоопланктонные сообщества во многом зависит от их способности конкурировать с местными видами [Shurin, 2000]. Конкуренция за пищевые ресурсы – один из основных факторов, формирующих видовую структуру сообществ кладоцер [Gliwicz, 2003]. В то же время, механизмы конкурентных отношений между конкретными видами ракообразных слабо изучены и исход конкуренции мало предсказуем.

В соответствии с широко известной гипотезой размерной эффективности [Brooks, Dodson, 1965], более высокой конкурентоспособностью за пищевые ресурсы обладают крупные виды зоопланктона, а преобладание мелких видов в водоемах объясняется преимущественным

выеданием рыбами крупных ракообразных. По другим данным [Romanovsky, 1984], мелкие виды – более сильные конкуренты в периоды дефицита пищи, например, за счет задержки ювенильного развития, что позволяет им доживать до улучшения трофических условий. Проведенные ранее собственные имитационные исследования [Semenchenko et al., 2007] показали, что наиболее успешным конкурентом за пищу оказался *Simocephalus vetulus* O.F. Muller, имевший средний размер среди исследованных видов. Таким образом, размеры не являются ключевым фактором для оценки конкурентоспособности ветвистоусых ракообразных, а требуется подход, учитывающий и другие особенности их жизненных циклов.

Для оценки конкурентоспособности различных видов фитопланктона было предложено понятие равновесной концентрации пищи, при которой численность вида стабилизируется [Tilman, 1981, 2004]. Согласно этой концепции, вид с более низкой равновесной концентрацией имеет конкурентное преимущество, поскольку может наращивать свою численность при таких трофических условиях, при которых у других видов происходит ее спад. Мы применили подобный подход для оценки конкурентоспособности исследуемых видов *Cladocera*.

Можно предполагать, что основным препятствием натурализации чужеродных видов в сообщества служит конкуренция между аборигенными видами и вселенцами, а в случае вселения сильных конкурентов, может происходить вытеснение аборигенных видов. Искусственное снижение численности нативных видов зоопланктона в экспериментальных прудах способствовало вселению большего числа новых видов [Shurin, 2000]. В водоемах средней Калифорнии вселение азиатских видов *Sopropoda* (*Sinocalanus doerrii* Brehm и *Pseudodiaptomus forbesi* Poppe and Richard) привело к драматическим изменениям в сообществах аборигенных копепод – значительному снижению численности прежнего доминанта (*Eurytemora affinis* Poppe) и практически полной элиминации *Diaptomus* spp [Herbold et al., 1992].

Целью данного исследования было изучение в имитационных экспериментах возможности вселения чужеродных видов ветвистоусых ракообразных в популяции потенциально сильных конкурентов при различных трофических условиях и определение критериев для предсказания успешности инвазий.

Материал и методика

В качестве объектов исследований выступали пять видов ветвистоусых ракообразных – *Ceriodaphnia reticulata* Jurine (*C. r.*), *Diaphanosoma brachyurum* Lievin (*D. br.*), *Daphnia longispina* O.F. Muller (*D. l.*), *Simocephalus vetulus* (S. v.), *Daphnia magna* Straus (*D. m.*). Виды

перечислены в порядке увеличения их размеров. Таким образом, *C. r.* – была самым мелким видом.

С помощью ранее разработанной математической модели [Фенева, Будаев, 2003.] воспроизводили динамику численности исследуемых видов. Поведение видов в модели задавалось множеством зависимостей популяционных параметров от концентрации пищи, которую определяли как результат ее воспроизводства и потребления. Для модельных видов задавали следующие параметры: нижнюю и верхнюю пороговые концентрации пищи в функциях рационов (молоди и взрослых стадий отдельно), смертность (молодь и взрослые), плодовитость и продолжительность постэмбрионального развития, а также максимальные значения всех перечисленных выше параметров. Величины необходимых параметров рассчитывали в соответствии с концентрацией пищи в модельной среде, на основании экспериментальных данных [Суценя, 1975; Семенченко, 1990]. Функциональные зависимости параметров от концентрации пищи получены путем линейной интерполяции данных. В модели задавалась задержка (3 суток) в реакции плодовитости, смертности и времени постэмбрионального развития в ответ на изменение концентрации пищи. Трофические условия в модельной среде соответствовали олиго- и эвтрофным водоемам, что достигалось заданием разного уровня воспроизводства пищи – Р/В коэффициентов, величины которых составляли – 0.4, и 1.6 соответственно. Элиминация пищи происходила в соответствии с рационами имеющихся в данный момент времени животных в модельных сообществах.

Проведено несколько серий имитационных экспериментов. В первой для того, чтобы ранжировать виды по конкурентоспособности для виртуальных монокультур каждого из них была определена равновесная концентрация пищи, т. е. концентрация при которой смертность эквивалентна рождаемости, а численность популяции остается примерно на одном уровне. В последующих сериях в популяции

S. v. или *C. r.*, которые оказались наиболее сильными конкурентами, с интервалом 20 дней производили вселение остальных видов (по 5 особей каждого вида). Имитации проводили для олиго- и эвтрофных условий. Динамику численности сообществ воспроизводили в течение 500 дней.

Для того, чтобы сравнить результаты модельных экспериментов с естественными условиями были использованы данные, полученные в июле в разные годы в период 1994–2009 гг., о численности и проценте в общей численности кладоцер исследуемых видов (за исключением *D. m.*) в разных биотопах 6 водоемов Перебродской и Браславской группы озер (северо-запад Беларуси). Оз. Укля – мезотрофное, площадь – 9.8 км², максимальная глубина – 25 м; оз. Обстерно – слабоэвтрофное, площадь – 9.9 км², максимальная глубина – 12 м; оз. Горушка – эвтрофное, площадь – 0.2 км², максимальная глубина – 6.9 м; оз. Нобисто – дистрофное, площадь – 3.8 км², максимальная глубина – 2.8 м; оз. Лесное – дистрофное, площадь около 0.4 га, максимальная глубина – 4.0 м и заводь (ширина 15 м, глубина 0.5–1.0 м) в небольшой реке Храбровка, в 200 м от места впадения в оз. Обстерно.

Полученные результаты

В первой серии экспериментов проводилась имитация динамики численности монокультур каждого из исследуемых видов при низкой концентрации пищи и без временной задержки. При таких условиях численность популяций быстро достигала стабильного уровня. По мере увеличения равновесной концентрации (в скобках) виды расположились в следующей последовательности: *C. r.* (4.2 тыс. кл/мл), *S. v.* (9.2), *D. l.* (13.2), *D. m.* (14.5) и *D. br.* (16.1). Согласно приведенным данным самым сильным конкурентом была *C. r.*, у нее равновесная концентрация оказалась более чем в 2 раза меньше, чем у второго по конкурентоспособности *S. v.*

Дальнейшие имитации, действительно, показали, что в олиготрофных условиях

C. r. способна не только внедриться в популяцию *S. v.*, но и вытеснить этот вид и в дальнейшем доминировать в сообществе (рис.1 А). Вселение *C. r.* происходило не сразу, а только после 4-й попытки вселения на 80-й день. *C. r.* полностью вытеснила *S. v.* на 110 день имитаций. Тем не менее, в эвтрофных условиях *S. v.* успешно удерживал лидерство и не дал возможности внедриться *C. r.* – более сильному конкуренту (рис. 1, Б). Остальные три вида оказались не в состоянии сколько-нибудь длительно конкурировать с *C. r.* и *S. v.* как в олиготрофных, так и эвтрофных условиях.

Для того чтобы проверить, влияет ли видовой состав сообщества, в которое происходит инвазия, на исход вселения новых видов, в последующих имитациях моделировали вселение в популяцию *C. r.* остальных видов. Оказалось, что в олиготрофных условиях в популяцию *C. r.* не смог вселиться ни один вид, в том числе и *S. v.* (рис. 1, В). В эвтрофных условиях *S. v.* закрепился в сообществе после 4-й попытки вселения на 80-й день и до окончания модельного эксперимента доминировал (рис. 1, Г). Этот вид сумел вытеснить *C. r.* только через достаточно большой промежуток времени – на 180-й день. В этом варианте экспериментов и другие виды периодически демонстрировали заметные подъемы численности, но не смогли закрепиться в составе сообщества.

Таким образом, при достаточно большой продолжительности проведения имитационных экспериментов исход конкуренции не зависел от того, в популяцию какого из наиболее сильных конкурентов вселялись остальные виды. В олиготрофных условиях победителем в конкурентной борьбе выходила *C. r.*, а в эвтрофных – *S. v.* Анализ данных полевых наблюдений (таблица) показывает, что *Ceriodaphnia* встречается во всех исследованных водоемах. В таблице представлены данные о численности видов, использовавшихся в экспериментах, полученные в июле в разные годы, но в каждом водоеме в разных биотопах пробы отбирались одновременно.

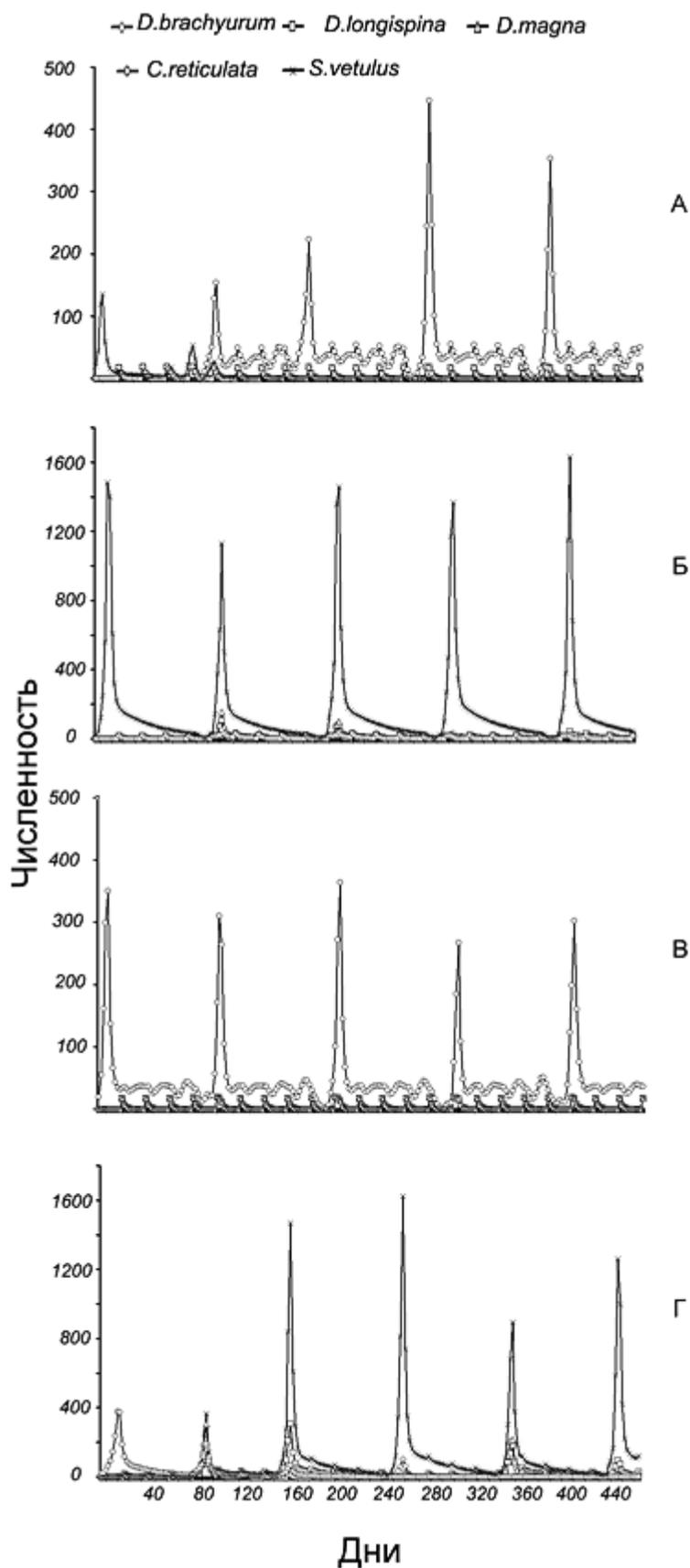


Рис. Динамика численности аборигенных и чужеродных видов в имитационных сообществах ветвистоусых ракообразных. А – олиготрофные условия, аборигенный вид *S. vetulus*; Б – эвтрофные условия, аборигенный вид *S. vetulus*; В – олиготрофные условия, аборигенный вид *C. reticulata*; Г – эвтрофные условия, аборигенный вид *C. reticulata*.

Таблица. Численность *Ceriodaphnia* (*Cerio.*), *Diaphanosoma brachyurum* (*D. br.*), *Daphnia longispina* (*D. l.*), *Simoccephalus vetulus* (*S. v.*) в различных водоемах и биотопах Перебродской группы озер (северо-запад Беларуси), наблюдавшаяся в июле 1994–2009 гг. Чл – литораль без растительности. N – численность (экз. м⁻³).

Водоем	чл		камыш		кубышка		пелагиаль	
	N	%	N	%	N	%	%	N
Оз. Укля								
<i>Cerio.</i>	1019	4.6	0	0	1092	10.2	0	0
<i>S. v.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. br.</i>	510	2.3	24732	78.1	910	8.5	8316	33.9
<i>D. l.</i>	170	0.7	1767	5.6	728	6.8	3742	15.3
Оз.Обстерно								
<i>Cerio.</i>	44796	53.5	77294	62.9	67636	42.8	0	0
<i>S. v.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. br.</i>	13613	16.3	5270	4.3	28108	17.8	78034	41.2
<i>D. l.</i>	0	0	0	0	0	0	26011	13.7
Оз.Горушка								
			тростник		кувшинка			
<i>Cerio.</i>	73380	63.5	16051	46.2	1291	2.8	2459	2.4
<i>S. v.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. br.</i>	1359	1.2	17835	51.4	14268	30.7	20651	20.16
<i>D. l.</i>	0	0	0	0	0	0	1967	1.9
Оз.Нобисто								
<i>Cerio.</i>	14055	51.8	32500	54.1	25473	51.2	172833	24.1
<i>S. v.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. br.</i>	9663	35.6	12298	20.6	10540	21.2	73122	10.2
<i>D. l.</i>	0	0	0	0	0	0	6647	0.9
Оз.Лесное								
			кувшинка		кувшинка			
<i>Cerio.</i>	90536	76.5	56054	90.6	4204	69.5	2326797	99.4
<i>S. v.</i>	0	0	1087	1.9	127	2.1	0	0
<i>D. br.</i>	1556	1.3					13840	0.6
<i>D. l.</i>	0	0	136	0.2	0	0	0	0
Р.Храбровка								
	элодея		элодея					
<i>Cerio.</i>	1593	17.7	637	4.9				
<i>S. v.</i>	104	1.2	255	2.0				
<i>D. br.</i>	0	0	127	1.0				
<i>D. l.</i>	7262	80.9	191	1.5				

Не во всех водоемах имелись биотопы, перечисленные в шапке таблицы, в этом случае тип биотопа указан непосредственно над данными. Для оз. Лесного и р. Храбровки приводятся данные полученные в одинаковых биотопах, поскольку в них нет другой растительности, но взятые в различных участках их акватории. Численность кладоцер в естественных условиях может очень существенно изменяться в течение нескольких суток, варьируя от полного отсутствия до очень высоких величин, особенно, в прибрежных биотопах. В связи с этим мы приводим данные, полученные в периоды, когда наибольшее число исследуемых видов

присутствовало в соответствующих водоемах. В больших и более глубоких озерах (Укля, Обстерно) *Ceriodaphnia* присутствует только в прибрежных биотопах. В оз. Нобисто – достаточно большом, но мелком и с большим количеством отмелей, покрытых растительностью, – она составляет уже значительную часть в составе сообщества кладоцер и в его открытой части с глубинами около 2 м. Очень высокой численности этот вид может достигать в самом маленьком оз. Лесное. Крупный *S. v.* отмечен только в безрыбном оз. Лесное и в реке, где в месте отбора проб густые заросли погруженной растительности,

представленные в основном элодеей канадской (*Eloдея canadensis* Rich. et Mchк) и роголистником темнозеленым (*Ceratophyllum demersum* L.). Вероятно, это объясняется выеданием рыбами, такому крупному виду трудно избежать пресса хищников в относительно редких зарослях макрофитов. В эвтрофных условиях р. Храбровка *S. v.* представлен в сравнимых количествах с *C. r.*, а учитывая значительно более крупные размеры, превосходит ее по биомассе. Наиболее эвритопным видом является *D. br.*, которая в больших количествах может встречаться как в зарослевых биотопах, так и в открытой воде. Доля *D. br.* значительно варьирует в разных биотопах и водоемах. *D. l.* в большинстве озер имеет более высокую численность в пелагической части, но может вносить значительный вклад в общую численность и в прибрежных биотопах (таблица, оз. Укля; р. Храбровка).

Обсуждение результатов

Полученные результаты еще раз подтверждают, что конкурентоспособность ветвистоусых ракообразных не связана с размерами тела вида. Этот вывод становится более очевидным, чем в предыдущем исследовании [Semenchenko et al., 2007], поскольку различия в размерах между видами, выбранными в данной работе, были значительно больше. Длина тела половозрелых особей *C. r.* около 0.5 мм, в то время как у *D. m.* – более 2.0 мм, а у *S. v.* более – 1.5 мм.

Проведенные имитации показали, что при повышении уровня воспроизводства пищи более крупный вид (*S. v.*) оказывается победителем независимо от того, в популяцию какого исходного вида происходит вселение. Биологический смысл данного явления, видимо, состоит в том, что в олиготрофных условиях более крупному виду не хватает пищевых ресурсов для достижения половозрелости, поскольку для этого ему требуются большие энергетические затраты, чем мелкому. Новорожденные особи *S. v.* увеличивают свой размер за время ювенильного развития примерно в 3.2, в то время как мелкая *C. r.* только в 1.8 раз. Следовательно *S. v.* должен

тратить больше энергии на соматический рост.

В ранее проведенных имитационных экспериментах среднесуточная концентрация пищи в модельной среде в эвтрофных условиях была более чем в 3 раза больше, чем в олиготрофных [Semenchenko et al., 2007, табл.1]. В лабораторных исследованиях [Семенченко, 1990, табл.1] установлено, что у *Ceriodaphnia affinis* Lill. средняя продолжительность ювенильного развития практически не изменяется (4.0 суток) по мере увеличения концентрации пищи (от 0.072 до 1.44 мг сух.массы/л *Chlorella* sp.), в то время как у *S. v.* снижается с 6.7 до 5.4 суток. В тоже время плодовитость у *Ceriodaphnia* в этом диапазоне пищи возрастает с 2 до 6 яиц/самку, а у *S. v.* – с 6 до 17. Именно эти обстоятельства, видимо, и послужили причиной, того, что *C. r.* доминировала в олиготрофных условиях, а *S. v.* – в эвтрофных. *D. br.* имеет практически такую же продолжительность ювенильного развития, как и у *C. r.*, но имеет меньшую плодовитость. *D. m.* имеет максимальную плодовитость по сравнению с другими видами, но при минимуме пищи постэмбриональное развитие у нее растягивается до 16.9 суток в среднем. Задержка крупных видов в достижении половозрелости при низких трофических условиях [Фенева, Будаев, 2006] приводит к тому, что в период спада концентрации пищи достаточное для поддержания популяции количество особей не успевает созреть.

Свидетельством конкурентного преимущества *Ceriodaphnia* являются результаты работы Ю.Э. Романовского и И.Ю. Феновой [Romanovsky, Feniova, 1985], в которой при совместном культивировании мелкой *C. reticulata* и крупной *Daphnia pulex* в олиготрофных условиях победил мелкий вид, а в эвтрофных – оба вида сосуществовали. В других лабораторных опытах показано, что увеличение обилия *Ceriodaphnia* препятствовало вселению *Daphnia lumholtzi* [Dzialowski, Lennon, Smith, 2006]. При совместном культивировании *Ceriodaphnia dubia* Richard может вытеснять *Moina micrura* Hellich и

Daphnia ambigua Scourfield, тогда как на *Ceriodaphnia dubia* эти виды никакого влияния не оказывали [Martinez, Medel, 2002].

Полевые наблюдения (табл.) показали, что разные виды *Ceriodaphnia* в больших количествах могут встречаться в водоемах разного типа. Доля представителей этого рода может составлять более 50% в слабо эвтрофном оз. Обстерно, эвтрофном оз. Горушка, дистрофном оз. Нобисто, но больше всего их вклад в сообщество кладоцер оказался в дистрофном оз. Лесное. Следует особо отметить, что *Ceriodaphnia* и *S. v.* одновременно присутствовали только в оз. Лесное, в котором отсутствует рыба и в густых зарослях в р. Храбровка. Как уже отмечалось выше, это связано, видимо, с избирательным выеданием рыбами наиболее крупных видов. Биомасса фитопланктона в оз. Лесное составляет порядка 1.2–1.5 мг/л (неопубликованные данные З.И. Горельшевой). Для сравнения в мезотрофном с признаками олиготрофии оз. Нарочь в июле-августе биомасса фитопланктона составляет 0.91–0.94 мг/л [Бюллетень..., 2003]. Таким образом, в оз. Лесное трофические условия можно считать близкими к олиготрофным. Для этого водоема наблюдается сходное с имитационными экспериментами соотношение видов. Доля *Ceriodaphnia* достигает 99.4% (таблица), а численность *S. v.* и других видов невелика. В р. Храбровка трофические условия, по-видимому, соответствуют эвтрофным, поскольку прозрачность воды составляет менее 1 м. В этом водоеме доля *C. r.* (именно этот вид *Ceriodaphnia*) значительно меньше, а *S. v.* – в сравнимой численности и даже с большей биомассой.

Исследования показывают, что мелкие инвазивные виды *Daphnia* вселяются в разные типы водоемов. В 70-х гг. прошлого столетия в Европу из Северной Америки была занесена мелкая *Daphnia parvula* Fordyce [Riccardi et al., 2004]. К настоящему времени *D. parvula* широко распространилась по Европе, поселившись в мезо-эвтрофных озерах, водохранилищах и прудах. Еще одним успешным вселенцем из ветвистоусых ракообразных оказалась

Daphnia lumholtzi. Исходные местообитания этого вида – Африка, Азия и Австралия. Впервые он был обнаружен в Техасе (США) в 1992 г. и с тех пор распространился по 125 озерам от Аризоны до Флориды [Lennon et al., 2001]. С другой стороны есть примеры вселения и крупных видов дафний, например, внедрение *Daphnia magna* Straus в оз. Виктория [Jonna, Lehman, 2004]. Таким образом, успех вселения в первую очередь зависит от характеристик вида и мало зависит от его размеров, что мы и наблюдали в имитационных экспериментах. Один мелкий вид – *C. r.* – оказался сильным конкурентом, другой – *D. br.* – слабым.

Выводы

Имитационные эксперименты показывают, что равновесная концентрация пищи может служить хорошим показателем для предсказания исхода конкуренции в сообществах ветвистоусых ракообразных, особенно в условиях дефицита пищи.

Проведенные исследования позволяют предполагать, что крупные виды проигрывают конкурентную борьбу в олиготрофных условиях вследствие того, что имеют большую продолжительность ювенильного развития в условиях дефицита пищи, по сравнению с мелкими.

При повышении уровня воспроизводства пищи победителем становится более крупный вид из состава сильных конкурентов.

Полевые наблюдения подтверждают, что различные виды *Ceriodaphnia* являются сильными конкурентами и часто доминируют в различных биотопах водоемов разного трофического статуса.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и БРФФИ (проекты № 06-04-48409-а; 06-04-81017-Бел-а; БОБР-112).

Литература

- [1] Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мясстро, Баторино (2001 год) / Под общей ред. А.П. Остапени. Минск. БГУ, 2003. 94 с.

- [2] Семенченко В.П. Сравнительный анализ стратегий размножения ветвистоусых ракообразных (Cladocera) при разных концентрациях пищи // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. №6. С. 828–835.
- [3] Суценыя Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных // Минск: Наука и Техника, 1975. 206 с.
- [4] Фенева И.Ю., Будаев С.В. Моделирование инвазионных процессов в условиях эксплуатационной конкуренции // В кн.: Инвазии чужеродных видов в Голарктике / Ред. Д.С. Павлов, Ю.Ю. Дгебуадзе, Л.Г. Корнева, Ю.В. Слынько. Борок: Институт биологии внутренних вод, 2003. С. 35–48.
- [5] Фенева, И.Ю., Будаев С.В. Оценка возможности внедрения и выживания ветвистоусых ракообразных в условиях конкуренции в мезотрофном озере Глубоком // Экология. 2006. № 3. С. 221–226.
- [6] Brooks J. L., Dodson S.L. Predation, body size, and composition of plankton // Science. 1965. V. 150, N 3692. P. 28–35.
- [7] Dzialowski A.R., Lennon J.T., Smith V.H. Food web structure provides biotic resistance against plankton invasion attempts // Biol. Invasions. 2006. V. 9. № 3. P. 1387–3547.
- [8] Gliwicz Z.M. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals // Excellence in Ecology. V.12. Oldendorf/Luhe Germany: International Ecology Institute, 2003. 379 p.
- [9] Herbold B., Jassby A.D., Moyle P. B. Status and Trends Report on Aquatic Resources in the San Francisco Estuary // San Francisco Estuary Project. Oakland, 1992. 257 p.
- [10] Jonna R., Lehman J.T. Invasion of Lake Victoria by the large bodied herbivorous cladoceran *Daphnia magna* // In: The East African Great Lakes: Limnology, palaeolimnology and biodiversity, part 4. V. 12. The Netherlands: Springer, 2004. P. 321–333.
- [11] Lennon J.T., Smith V.H., Williams K. Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholtzi* and implications for invasion success // Journal of Plankton Research. 2001. V. 23 (4). P. 425–434.
- [12] Martinez G., Medel R. Indirect interactions in a microcosm-assembled cladoceran community: implications for apparent competition // Oikos. 2002. V. 97. P. 111–115.
- [13] Riccardi N., Giussani G., Margaritora F., Couchaud B. Population dynamics of the pioneer of *Daphnia parvula*, Fordyce during the invasion of Lake Candia (Northern Italy) // J. Limnol. 2004. 63(1). P. 44–52.
- [14] Romanovsky Yu.E. Individual growth rate as a measure of competitive advantage in cladoceran crustaceans // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. Bd. 1984. 69, N. 5. P. 613–632.
- [15] Romanovsky Yu.E., Feniova I.Yu. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // Oikos. 1985. V. 44. P. 243–252.
- [16] Semenchenko V.P., Razlutskiy V.I., Feniova I.Yu., Aibulatov D.N. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // Hydrobiologia. 2007. Vol. 579. N 1. P. 219–231.
- [17] Shurin J.B. Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities // Ecology. 2000. 81. P. 2348–2357.
- [18] Tilman, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly // P NATL ACAD SCI USA. 2004. 101. P. 10854–10861.
- [19] Tilman D. Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae // Ecology. 1981. V. 62. P. 802–815.

INFLUENCE OF TROPHIC CONDITIONS ON BIOTIC INTERACTIONS UNDER INTRODUCTION OF NEW SPECIES INTO COMMUNITIES OF CLADOCERA

© 2010 Semenchenko V.P.¹, Razlutskiy V.I.¹, Feniova I.Yu.²

¹ Research-and-practical Center of NAS of Belorussia on Bioresources, Belorussia, Minsk, ul. Akademicheskaya, 27. vladimirrazl@gmail.com

² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow, 119279, Leninskiy prosp., 33. Feniova@mail.ru

We studied the influence of food concentration on success of introduction of alien species into zooplankton communities. Abundance dynamics of the studied species were simulated under different levels of food supply corresponding to oligo- and eutrophic conditions. Computer experiments evidenced that success of species introduction was connected with equilibrium food concentration. Species with less equilibrium food concentration were more successful. Among the studied species more competitive ones were *Simocephalus vetulus* (large-bodied species) and *Ceriodaphnia reticulata* (small-bodied species). Indeed, under oligotrophic conditions more successful was *Ceriodaphnia reticulata* and under eutrophic was *Simocephalus vetulus*. We suggested that large-bodied species lose competition with small ones in oligotrophic conditions due to their trait to delay at juvenile stages under food depletion. The results of experimental and field studies were analyzed for confirmation of success of *Ceriodaphnia* in competition with larger cladocerans under oligotrophic conditions.

Key words: community structure, Cladocera, food competition, predation, computer simulations.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ БИОИНВАЗИИ УСОНОГИХ РАКОВ НА ШЕЛЬФЕ ЯПОНИИ

© 2010 Четырбоцкий А.Н.¹, Звягинцев А.Ю.², Кафанов А.И.²

¹ Дальневосточный геологический институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр-т 100 лет Владивостоку, 159
chetyrbotsky@yandex.ru

² Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
ayzvyagin@gmail.com

Поступила в редакцию 16.02.2010

Приводятся результаты статистического анализа выборочных пространственно-временных распределений усонюгих раков *Amphibalanus improvisus*, *A. amphitrite*, *A. eburneus* в 1935–2000 гг. на шельфе Японии. Показано, что места их первичного нахождения приурочены к акваториям крупных морских портов и местам расположения энергетических комплексов. На основании результатов статистического анализа выборок выявлены эмпирические закономерности биоинвазии усонюгих раков в акватории Японского моря. Разработана и исследована математическая модель их биоинвазии, в которой учитываются эти закономерности и предлагаемые параметрические представления естественного прироста, внутри и межвидовой конкуренции, состояния морской среды, интенсивности судоходства и результатов жизнедеятельности населения, естественного расселения особей. Предлагаются алгоритмы динамики численности и оценки адекватности модели. Установлено хорошее согласование между модельными и выборочными распределениями.

Ключевые слова: инвазия, модель, параметрическая идентификация, усонюгие раки.

Количественный учет вселения видов и оценка возникающих при этом последствий относятся к важнейшим современным экологическим задачам. В течение последних 50–60 лет произошло (и происходит в настоящий момент) неконтролируемое массовое расселение видов в различные районы Мирового океана, которое обусловлено бурным ростом морских сообщений. Происходит вселение не только отдельных животных – иногда это глобальные перемены на уровне целых фаун. Чаще всего судами переносятся прикрепленные формы – представители усонюгих раков подотряда *Balanomorpha*, число отмеченных на судах видов которого составляет 9% от их общего количества [Зевина, 1982]. Они являются в большинстве случаев основными обрастателями как в бореальной, так и в тропической зоне, и их расселение с помощью судов происходит постоянно. К значительным изменениям экосистем может привести вселение не

только видов, но и их экоморф [Протасов, 2003]. Поэтому необходима оценка их близости к аборигенным видам. Так, в заливе Петра Великого (ЗПВ) вселение экоморф одного типа всего двух представителей усонюгих раков привело к радикальным изменениям в сообществах обрастания и бентоса залива. Практически все виды усонюгих раков, встречающиеся в сообществах обрастания в водах Японии, заносятся судами дальнего плавания в ЗПВ, но выживают лишь наиболее эврибионтные виды. В ЗПВ нами зарегистрировано вселение только двух известных в фауне Японии видов усонюгих раков – *Amphibalanus improvisus* и *A. amphitrite*, причем первый вид смог натурализоваться в российских водах Японского моря, а второй образует в летнее время зависимые популяции, гибнущие в своем большинстве при зимнем понижении температуры воды. Отметим, что оба вида сравнительно

устойчивы к ядам противообрастающих покрытий и могут создавать серьезные помехи судоходству [Полтаруха и др., 2006; Звягинцев, 2007].

Высокий темп развития стран Азиатско-Тихоокеанского региона во многом предопределил рост морских перевозок, что привело к значительному расширению ареалов в водах Японского моря многих организмов. В результате переноса с обрастанием судов новых для вод моря видов и неконтролируемого сброса балластных вод в ЗПВ количество вселенцев достигло 48 видов [Радашевский, Ивин, Звягинцев, 2008].

Актуальность изучения биологических инвазий определяется важностью и практической значимостью решения ряда проблем, например, проведения гидрометеорологического и экологического мониторинга акваторий. В самом деле, вследствие приспособленности особей некоторого вида к определенной физико-химической обстановке среды, структура их видового сообщества может служить интегральным показателем локального состояния морской среды. Так индикатором подъема вод может выступать размер обрастателя *Lepas anatifera* (Crustacea, Lepadidae) [Турпаева, Ямпольский, 1979]. Актуальной также является разработка комплекса мероприятий по эффективной защите от обрастания гидротехнических сооружений (ГТС), судов прибрежного плавания (СПП) и судов дальнего плавания (СДП).

Эффективное решение подобных проблем состоит в проведении ряда междисциплинарных исследований, где вместе с традиционными способами изучаются распределения параметров состояния среды, степень влияния на расселение организмов антропогенных факторов и т. д. Естественным результатом именно таких исследований является соответствующая математическая модель рассматриваемого процесса. В настоящей работе построение модели биоинвазии выполнено на основании выборочных пространственно-временных распределений особей трех видов усоногих раков (*A. amphitrite*, *A. improvisus*, *A. eburneus*) в прибрежье Японии, которое омывается

водами Японского моря и Тихого океана. Выбор в качестве объектов изучения именно усоногих раков обусловлен их принадлежностью к группе основных обрастателей [Зевина, Горин, 1975; Звягинцев, 2005], а также доступностью уникального фактического материала. Большинство вселившихся в ЗПВ видов ранее были отмечены как вселенцы прибрежных вод Японии [Otani, 2002], что служит основанием для создания соответствующей модели и построения ряда прогнозов.

Используемые материалы и их анализ

Основой нашей работы послужили публикации многих авторов (в первую очередь, М. Отани [Otani, 2002]), архив температуры и солености прибрежных вод Японского моря в 1927–2001 гг. ([Рудых, 2008] и дополнения автора, любезно нам представленные).

Ниже мы рассматриваем три вида *Balanidae*.

1. *A. amphitrite* – распространенный в субтропических и тропических водах вид. Широко встречается в обрастаниях СПП и ГТС у побережья Японии, Китая и Вьетнама [Davidoff, 1952]. Второстепенный вид на корпусах судов и ГТС ЗПВ, куда был занесен СДП. В бентосе залива до настоящего времени не обнаружен, однако зарегистрированы случаи зимовки отдельных особей на экспериментальных пластинах [Звягинцев, 2005]. *A. amphitrite* переживает отрицательные температуры [Calcagno, López Garra, Tablado, 1997].

2. *A. eburneus* – тропическо-субтропический сублиторальный вид, чувствительный к низким температурам. Впервые был обнаружен в обрастании мелких прогреваемых бухт ЗПВ. Его появление возможно в теплые годы, но он не сможет прижиться в ЗПВ [Зевина, Горин, 1975; Звягинцев, 2005].

3. *A. improvisus* – распространенный субтропическо-тропический вид, за последние десятилетия расселившийся с помощью судов по всему миру [Davidoff, 1952]. Встречается в качестве

второстепенного вида в обрастании корпусов СДП и СПП у побережья стран Юго-Восточной Азии. Отмечается широкий диапазон изменения температуры и солености в местах его обитания [Зевина, Стрелков, 1983]. Он является доминирующим видом сообществ обрастания СДП на транспортных линиях Владивосток – порты восточного побережья Японии. Как правило, встречается в обрастании СПП и ГТС в ЗПВ. В настоящее время натурализовался в бентосе этого залива, где успешно переносит отрицательные температуры воды.

На рис.1 приводятся, первичные находения в 1935–2000 гг. указанных видов в прибрежье Японии.

Статистический анализ простран-ственно-временных распределений в 1935–2000 гг. показывает близость участков побережья, где впервые были встречены рассматриваемые виды, к акваториям крупных городов (см. рис.1). В частности, они были встречены вблизи акваторий крупных морских портов: г. Токио (139.75° в. д., 35.69° с. ш.; 12.4 млн жителей, 1952), г. Хиросимы (132.47° в. д., 34.40° с. ш.; 2.8 млн жителей, 1967), г. Китаюсю (130.85° в. д., 33.90° с. ш.; 1.02 млн жителей, 1970). Это вполне объяснимо тем, что интенсивность судоходства определяется производственными мощностями портов. Поэтому, чем крупнее порт, тем большие объемы балластных вод с взрослыми особями и личинками видов-вселенцев попадают в окрестности его акватории. Их появление там происходит также в результате размножения обрастателей судов. При благоприятных условиях эти организмы размножаются и расселяются.

Первичные обнаружения усоногих раков отмечены также в окрестностях небольших городов: г. Цуруга (135.06° в. д., 35.65° с. ш.; 0.068 млн жителей; 1967), г. Майдзуру (135.18° в. д., 35.53° с. ш.; 0.094 млн жителей; 1967), г. Аомори (140.75° в. д., 40.82° с. ш.; 0.131 млн жителей; 1967). Это связано с путями интенсивного судоходства и местами, где для вселенцев имеются благоприятные для них условия обитания. Так, в г. Цуруга расположена атомная электростанция (АЭС). Попавшие в воды его акватории вселенцы и

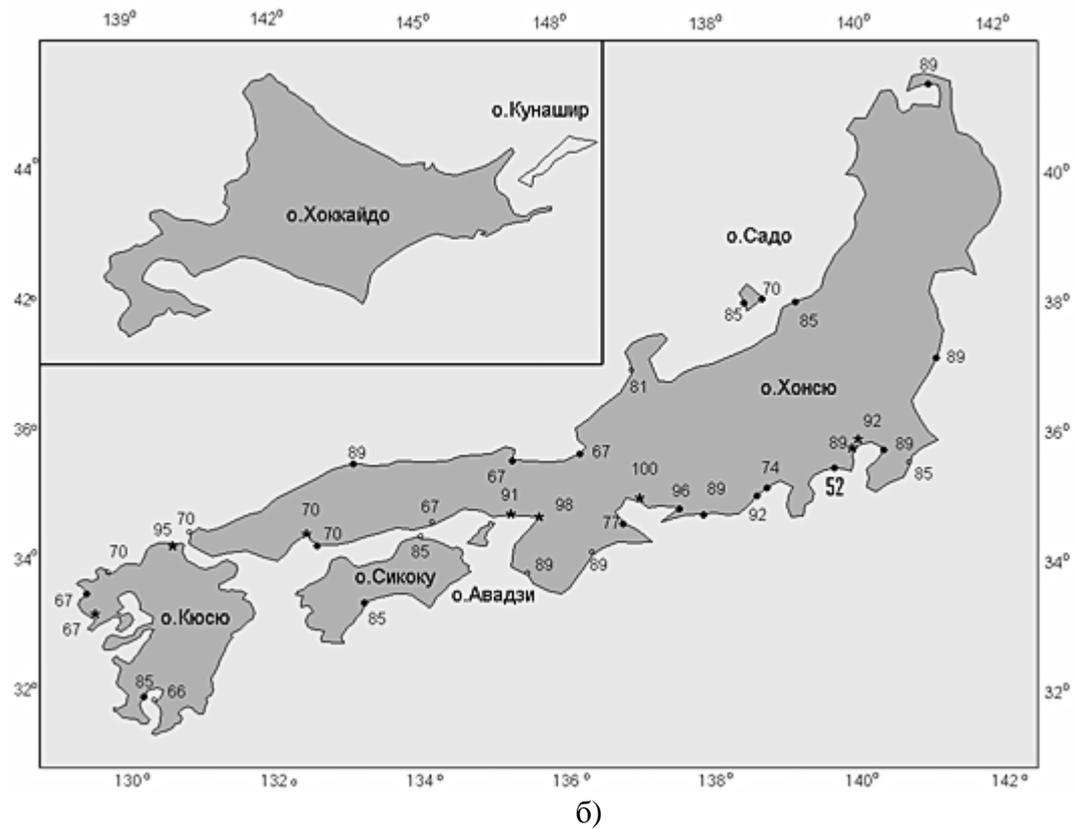
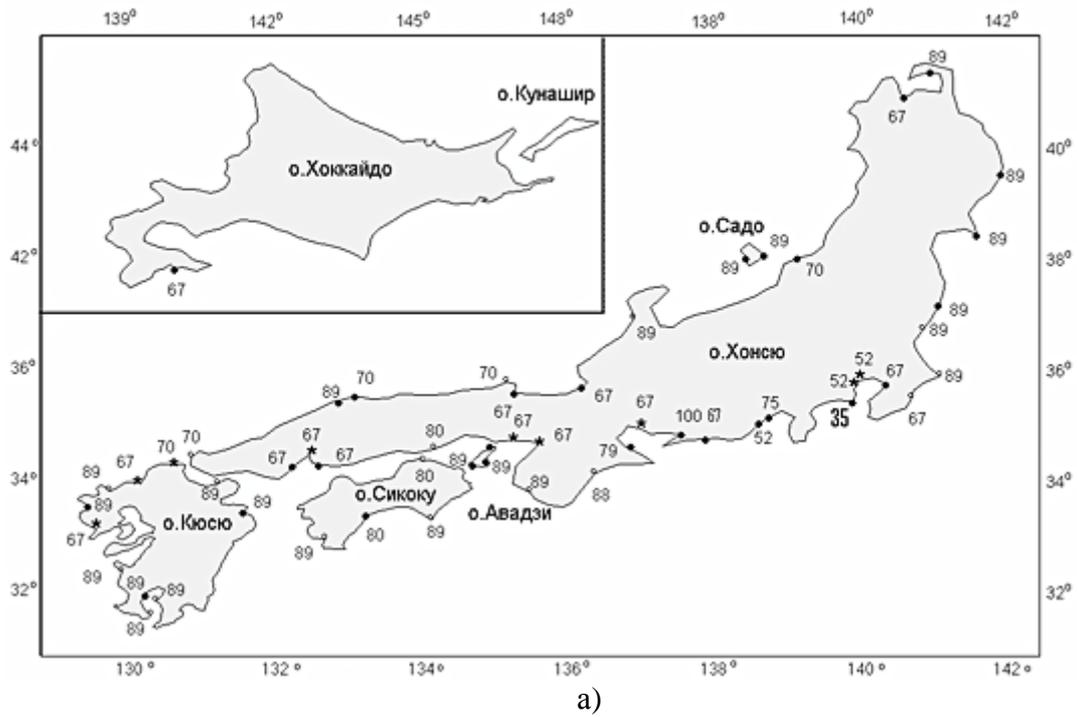
их личинки (вместе с балластными водами судов, а также в составе обрастателей их корпусов) оказываются в сбросных водах, прошедших через систему охлаждения АЭС. Это способствует образованию благоприятной для существования тепловодных организмов среды. Подобное характерно и для акватории г. Майдзуру, где имеется развитая судостроительная, текстильная и строительная промышленность. Между крупным портом г. Хакодате (140.72° в. д., 41.76° с. ш.; 0.306 млн жителей, 1967) и г. Аомори действует постоянная морская паромная переправа, что также способствует распространению вселенцев.

Места нахождения вселенцев в окрестностях даже небольших прибрежных городов указывают на благоприятные для них условия среды. Ее формируют теплые сточные воды предприятий, различные отходы, плавучие платформы, якорные буи и т. д. В частности, исследования в ЗПВ [Звягинцев, Корн, 2003] показывают, что в теплое время года там на антропогенных субстратах присутствуют особи *A. amphitrite*.

Характерное распределение участков появления вселенцев (рис. 1) показывает, что новые участки обнаруживаются вблизи ранее заселенных вселенцами районов возле акватории города. При этом, чем он крупнее, тем больше таких участков. Сопоставление случаев на рис. 1 указывает на определенное совпадение дат одновременного нахождения особей разных видов.

Число находок особей сразу трех видов составляет 25% от общего числа наблюдений, что указывает на существование межвидовых отношений между ними.

На рис. 2 представлены гистограммы распределения числа участков побережья, где в 1935–2000 гг. были найдены усоногие раки. Во второй половине XX в. отмечается быстрый рост числа таких участков, что связано с интенсификацией судоходства.



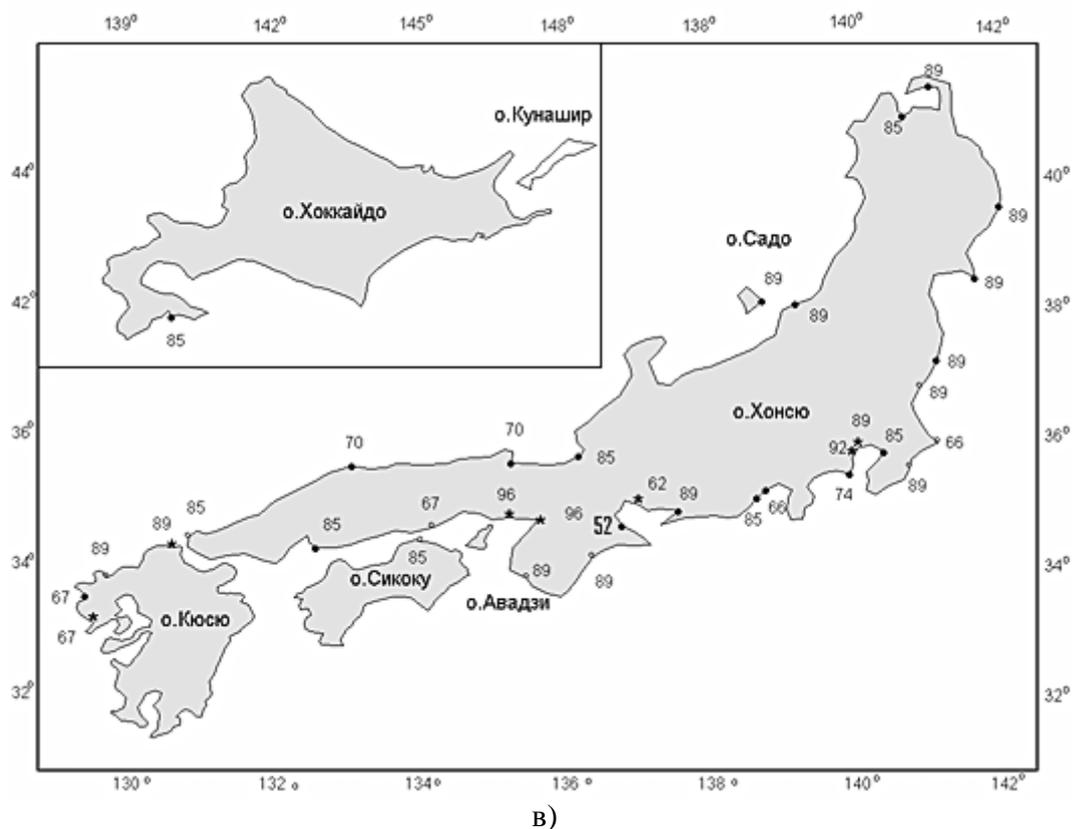


Рис. 1. Выборочные распределения участков побережья Японии (по [Otoni, 2002]), где в 1935–2000 гг. были впервые встречены усоногие раки *A. amphitrite*, *A. eburneus* и *A. improvisus* (приведены две последние цифры года; 100 – 2000 г.); место первичной для района находки отмечено цифрой увеличенного размера; города, где численность населения превышает 1 млн жителей, отмечены звездочкой; а) *A. amphitrite*, б) *A. eburneus*, в) *A. improvisus*.

В отдельные годы они не обнаружены. Представляется, что это отражает наличие некоторого периода, в течение которого происходит адаптация вселенцев к условиям среды определенного района. После его окончания следует их расселение на новых участках.

Проведенный анализ рассматриваемых распределений позволяет выделить основные факторы, характеризующие инвазию усоногих раков на шельфе Японии. Первый из них определяется абиотическими факторами среды; второй – репродуктивной способностью баянусов; третий – их двигательной активностью; четвертый – интенсивностью судоходства и жизнедеятельностью населенных пунктов.

Математическая модель

В морской биологии изучение отмеченных выше проблем традиционно сводится к выполнению ряда простых численных процедур сопоставления между собой списков встреченных на определенных площадях видов, оценке полученных соотношений и последующему анализу результатов таких сопоставлений [Андреев, 1980]. Новая методология изучения таких проблем учитывает особенности эволюции видов и влияние антропогенных факторов, включает комплекс методов анализа данных, математическое моделирование.

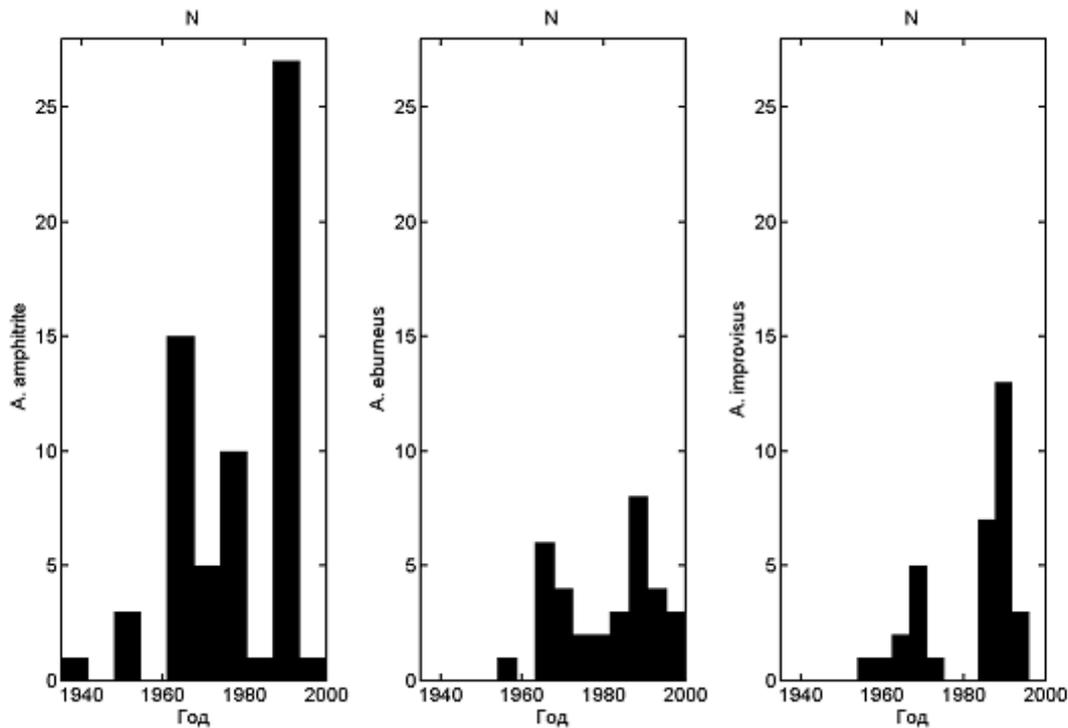


Рис. 2. Гистограммы распределений числа участков побережья Японии, где в 1935–2000 гг. были впервые встречены усконогие раки (ось абсцисс – годы наблюдений, ось ординат – суммарное число участков).

Проблемы построения моделей динамики организмов в морской биологии связаны, как правило, с ограниченным набором наблюдений, их фрагментарностью и нерегулярностью, трудоемкостью и дороговизной совместных измерений биомасс, параметров состояния среды, факторов антропогенного воздействия и т. д. Эти модели содержат большое число

трудноизмеримых параметров. Поэтому в основном такие модели представляют собой искусственные лабораторные системы.

Определенный класс моделей биоинвазии следует из уравнений, которые для одномерного случая принимают вид [Lewis, Pacala, 2000; Neubert et al., 2000]

$$B(x, t + \Delta t) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x, y) f(B(y, t)) B(y, t) dy, \quad (1)$$

где $B(x, t)$ – биомасса особей в точке x в момент t ; Δt – временная дискретность; $k(x, y)$ – ядро интегрального уравнения (посредством его учитывается влияние на биомассу в точке x биомасс особей в точке y); $f(B(y, t))$ – плодовитость особи. Конкретизация моделей состоит в указании $k(x, y)$ и $f(B(y, t))$. Применимость этих

моделей ограничена, в основном, рассмотрением продвижения фронта биоинвазии.

Широкий класс моделей биоинвазии следует из уравнения, которое в одномерном случае имеет вид [Лобанов, Старожилова, Черняев, 1999; Weinberger, 2002]

$$\partial B / \partial t = f(B)B + \partial(D\partial B / \partial x) / \partial x, \quad (2)$$

где $f(B)$ – плодовитость особей; D – коэффициент диффузии (в общем случае

некоторая функция внешнего поля и B). Уравнение (2) характеризует систему

«реакция-диффузия», где учитывается расселение взрослых особей и личинок. Это выгодно отличает (2) от (1). В рамках данного класса за счет варьирования представлений $f(B)$ и D можно построить

$$f(B) \equiv a - bB, \quad (3)$$

где a – скорость естественного прироста, а b – смертность организмов из-за неблагоприятных факторов среды.

В перечисленных выше классах моделей отсутствуют составляющие, которые характеризуют морскую среду и воздействие ряда других внешних факторов (интенсивность судоходства, сток вод предприятий и т. д.). Включение таких параметров в модели существенным образом повышает их практическую значимость, способствует оперативному прогнозированию различных ситуаций (в том числе и техногенных катастроф).

Разработка данной модели биоинвазии была выполнена в рамках представлений (2) и (3), где учитывались результаты анализа используемого материала и были приняты следующие допущения:

- 1) динамика биомассы вселенцев определяется их приростом, смертностью, расселением и жизнедеятельностью населенных

$$\begin{aligned} \partial B_i / \partial t &= [a_i(T, S) - b_i(T, S)(B_1 + B_2 + B_3)]B_i + g_i(T, S)N + D_i \partial^2 B_i / \partial s^2, \\ dN / dt &= j(x, t) \end{aligned} \quad (4)$$

где $x \equiv (x_1, x_2)$ – точка системы координат на плоскости рис. 1 (единица измерения – градус); t – текущий момент времени (единица измерения – 1 год); $B_i \equiv B_i(x, t)$ – биомасса особей i -го вида ($i=1$ – *A. amphitrite*, $i=2$ – *B. eburneus*, $i=3$ – *A. improvisus*); $T \equiv T(x, t)$, $S \equiv S(x, t)$ – температура и соленость воды; $a_i(T, S)$ – прирост биомасс i -го вида, $b_i(T, S)$ – смертность особей вследствие их конкуренции; $g_i(T, S)$ – динамика биомасс, которая обусловлена морскими перевозками и результатами жизнедеятельности городов; $N \equiv N(x, t)$ – численность населения в точке x в t году;

большое число разнообразных моделей биоинвазии. Так, широкое распространение имеет линейная зависимость $f(B)$ от B

- пунктов (в том числе, морскими грузоперевозками);
- 2) состояние среды определяется ее температурой и соленостью;
- 3) естественный прирост и смертность зависят от состояния среды обитания, конкуренции особей за субстрат;
- 4) полагается линейная зависимость между численностью населения в данном месте и динамикой биомассы усоногих раков;
- 5) поскольку средой обитания видов является узкая прибрежная полоса, то расселение усоногих раков имеет характер одномерной диффузии (пространственное положение особей определяется длиной дуги s вдоль контура отдельного острова).

Согласно указанным фактам естественной представляется такая модификация (2)

$D_i \equiv D_i(x, t)$ – коэффициенты диффузии; s – длина дуги береговой линии; $j(x, t)$ – динамика численности населения в точке x в момент времени t .

Первый член правой части первого уравнения (4) есть модификация модели логистического роста [Свирижев, Логофет, 1978]; второй член – динамика биомассы, которая обусловлена морскими перевозками и жизнедеятельностью населенных пунктов; третий – естественное расселение. В модели (4) полагается, что эти процессы пропорциональны численности населения портового города.

Параметризация $\{a_i(T, S), i = 1 \div 3\}$

состоит в следующем. Каждый из видов приспособлен к определенному диапазону T и диапазону S среды. Учет такой ситуации выполнен с помощью введения оптимальных для существования особей вида параметров T_i^* и S_i^* . Поскольку отклонения температуры

$$a_i(T, S) = a_{i,1} - a_{i,T}(T - T_i^*)^2 - a_{i,S}(S - S_i^*)^2, \quad (5)$$

где $a_{i,1}, a_{i,T}, a_{i,S}, T_i^*, S_i^*$ – подлежащие определению неотрицательные коэффициенты. Их физический смысл состоит в следующем: $a_{i,1}$ характеризует оптимальный естественный прирост биомассы i -го вида, который наблюдается при совпадении температуры и солености среды с их оптимальными для вида значениями; $a_{i,T}, a_{i,S}$ – динамику прироста, которая обусловлена соответственно отклонением T

$$b_i(T, S) = b_{i,1} + b_{i,T}(T - T_i^*)^2 + b_{i,S}(S - S_i^*)^2, \quad (6)$$

где $b_{i,1}, b_{i,T}, b_{i,S}$ – подлежащие определению неотрицательные коэффициенты (их неотрицательность показывает внутри- и межвидовую конкуренцию). Согласно соотношению (6), отклонение температуры и солености от их оптимальных значений приводит к росту смертности особей. Их физический смысл состоит в следующем: если температура и соленость среды совпадает с оптимальными для i -го вида значениями, то естественную смертность

$$g_i(T, S) = g_{i,1} - g_{i,T}(T - T_i^*)^2 - g_{i,S}(S - S_i^*)^2, \quad (7)$$

где $g_{i,1}, g_{i,T}, g_{i,S}$ – подлежащие определению коэффициенты. Их физический смысл состоит в следующем: $g_{i,1}$ характеризует выживаемость доставленных судами особей i -го вида при совпадении температуры и солености среды с их оптимальными для этого вида значениями; $g_{i,T}, g_{i,S}$ – снижение

$T - T_i^*$ и солености $S - S_i^*$ от их оптимальных значений негативно сказываются на динамике видов, то $a_i(T, S)$ является убывающей функцией четных степеней этих отклонений. Простую аппроксимацию $a_i(T, S)$ можно записать в виде

и отклонением S от оптимальных для них значений.

Поскольку при отклонении температуры и солености от оптимальных для баянусов значений смертность увеличивается, то $b_i(T, S)$ является возрастающей функцией. Подобным (4) образом принимается следующая аппроксимация $b_i(T, S)$

характеризует $b_{i,1}$; $b_{i,T}, b_{i,S}$ характеризуют динамику смертности, которая обусловлена отклонениями T и S от соответствующих значений.

Для параметризации $g_i(T, S)$ ранее [Четырбоцкий, 2008] применялись соотношения, в которые входят расстояния между портами. Нами используются те же допущения, что и при аппроксимации (5) и (6):

выживаемости, которое обусловлено отклонениями T и S от соответствующих значений.

Учет перечисленных фактов и допущений приводит к следующей модели инвазии усоногих раков

$$\begin{aligned} \partial B_i / \partial t &= [a_i(T, S) - b_i(T, S)(B_1 + B_2 + B_3)]B_i + g_i(T, S)N + D_i \partial^2 B_i / \partial s^2 \\ dN / dt &= j(x, t) \\ a_i(T, S) &= a_{i,1} - a_{i,T}(T - T_i^*)^2 - a_{i,S}(S - S_i^*)^2, \\ b_i(T, S) &= b_{i,1} + b_{i,T}(T - T_i^*)^2 + b_{i,S}(S - S_i^*)^2 \\ g_i(T, S) &= g_{i,1} - g_{i,T}(T - T_i^*)^2 - g_{i,S}(S - S_i^*)^2 \end{aligned} \quad (8)$$

где $i=1 \div 3$.

Для (8) естественно задать нулевые начальные условия

$$B_i(x, t_0) = 0, \quad (9)$$

и нулевые потоки на границах контура Γ

$$\partial B_i / \partial s |_{\Gamma} = 0.$$

Оценка параметров модели и прогноз состояния биоинвазии

При построении модели мы руководствовались общими принципами, изложенными далее. Разделение общей задачи построения модели на отдельные этапы весьма условное. Их последовательность выявляется при организации и выполнении вычислительных экспериментов, которые обычно носят итерационный характер. При их проведении исходные факты дополняются неучтенными или новыми подробностями, что приводит к уточнению основных положений модели. Соответствующим образом модифицируется вычислительный алгоритм, отрабатывается организация выполнения решения поставленной задачи, способ и форма представления результатов расчетов. Процесс моделирования и выборка результатов экспериментов дополняют друг друга. Эксперименты зачастую необходимо интерпретировать посредством моделирования, а моделирование следует проверять экспериментами [Оран, Борис, 1990]. Вычисление оценок значений параметров и проверка адекватности модели ее реальному прототипу выполняется посредством поиска экстремумов целевой функции (невязки). Она

является мерой неадекватности наблюдаемых и рассчитанных по модели значений зависимых переменных задачи. При этом тип целевой функции непосредственно определяет метод оценки параметров.

При оценке параметров модели учитывались рекомендации, представленные в работе Н.Н. Моисеева, Ю.П. Иванилова, Е.М. Столяровой [1978].

Численные процедуры решения задач нелинейной оценки параметров представляют собой реализации алгоритмов поиска экстремума (экстремумов) функционала, выбор формы которого существенным образом зависит от условий проведения наблюдений и имеющейся априорной информации о распределениях параметров модели. Задача оценки параметров состоит в следующем [Бард, 1979]. Пусть p есть вектор искомым параметров модели, а $\Phi(p)$ – мера отклонений наблюдаемых величин от их модельных образов или так называемая невязка. Тогда задача состоит в поиске вектора p , который минимизирует $\Phi(p)$:

$$\min \Phi(p) \text{ для } p \in P, \quad (10)$$

где P – область допустимых значений параметров. Без ограничения общности можно полагать, что она соответствует

$$\Phi(p) = \sum_{i=1}^3 \sum_{Y=1935}^{2000} \sum_{m=1}^7 \sum_{k \in I(i,Y,m)} (B_{i,Y,m,k}^{(D)} - B_{i,m,k}(Y,p))^2, \quad (11)$$

где $\{B_{i,Y,m,k}^{(D)}\}$ – выборка данных распределений мест нахождения рассматриваемых видов (см. рис. 1). Здесь i – вид, $i=1 \div 3$; Y – год наблюдения, $Y=1935 \div 2000$; m соответствует принятой нумерации островов Японии (1 – о. Кюсю, 2 – о. Сикоку, 3 – о. Авадзи, 4 – о. Хонсю, 5 –

n – мерному гиперкубу. В случае решения (10) методом наименьших квадратов $\Phi(p)$ принимает вид:

о. Садо, 6 – о. Хоккайдо, 7 – о. Кунашир), $m=1 \div 7$; k – элемент набора $\{I(i,Y,m) : i=1 \div 3, Y=1935 \div 2000, m=1 \div 7\}$ номеров точек контура m -го острова, где в Y -м году были обнаружены особи i -го вида. Исходный материал насчитывает 141 наблюдение, набор параметров модели (8)–(10)

$$p \equiv \{(a_{i,1}, a_{i,2}, a_{i,3}, T_i^*, S_i^*, b_{i1}, b_{i2}, b_{i3}, g_{i1}, g_{i2}, g_{i3}, D_i), i=1 \div 3\}$$

содержит 36 элементов. Временной шаг модели составляет 1 год.

Параметрическая идентификация модели определяется объемом выборки исходных наблюдений и уровнем ее статистической достоверности. В этой статье выборкой является сформированный Отани [Отани, 2002] массив пространственно-временного распределения особей усконогих раков (*A. amphitrite*, *A. eburneus* и *A. improvisus*) в прибрежных водах Японии. Наблюдения выборки отражают результаты видового районирования [Кафанов, Кудряшов, 2000]. Количественные оценки биомасс определялись результатами большого числа натурных исследований. Согласно им: *A. amphitrite* – 5.2 кг/м², *A. eburneus* – 1.4 кг/м², *A. improvisus* – 1.4 кг/м² [Зевина, Стрелков, 1983; Звягинцев, Корн, 2003; Звягинцев, 2005].

Данные о численности населения городов были нами получены в сети Интернет (<http://world-gazetteer.com/>, http://ru.wikipedia.org/wiki/Крупнейшие_город_а_мира, <http://news.leit.ru/archives/3954>, <http://search.japantimes.co.jp/cgi-bin/nn20081228a3.html>). Численные расчеты были выполнены в среде программирования MATLAB [Рудаков, Сафонов, 2000]. Для решения задачи (8)–(10) использовались разработанные в этой среде модули геоинформационной системы «Ледяной

покров Японского моря» [Четырбоцкий, 2005]. В частности, использовались программные модули, которые реализуют редукцию многомерной задачи поиска экстремума к последовательности одномерных задач [Стронгин, 1978; Четырбоцкий, 1991], модули оценки ковариационной матрицы параметров и адекватности моделей [Четырбоцкий, 2005].

Границы области P допустимых значений параметров обычно задаются на основе априорной информации. В настоящем случае их диапазоны определялись в интерактивном режиме согласно поиску решения задачи (8)–(10). Критерием качества подгонки параметров служило значение коэффициента корреляции между выборочным и соответствующим ему модельным распределениями. Его большое значение 0.739 показывает высокую степень их соответствия.

Оценки параметров приведены в таблице.

При вычислении параметров определялись доверительные интервалы параметров, которые характеризуют надежность их оценок [Бард, 1979]. Все они больше нуля, т. е. статистически значимы [Кендалл, 1973].

Таблица Численные оценки параметров модели с указанием доверительных интервалов*

	$i=1$	$i=2$	$i=3$		$i=1$	$i=2$	$i=3$
$a_{i,l} \cdot 10^2$	9.16±2.01	9.04±1.99	9.06±1.24	$g_{i,l} \cdot 10^2$	4.95 ±2.78	4.99±2.74	0.93±0.16
$a_{i,T} \cdot 10^4$	1.04±0.32	1.13±0.29	1.05±0.31	$g_{i,T} \cdot 10^5$	5.48 ±0.71	5.51±0.80	1.04±0.23
$a_{i,S} \cdot 10^4$	2.57±0.93	2.48±1.10	0.14±0.02	$g_{i,S} \cdot 10^5$	1.09±0.34	1.32±0.31	1.22±0.11
$b_{i,l} \cdot 10^2$	5.49±1.27	5.01±0.98	5.33±0.82	$D_i \cdot 10^3$	5.11±2.06	5.02±1.68	3.54±0.62
$b_{i,T} \cdot 10^4$	5.51±0.83	5.04±0.77	1.26±0.38	T_i^*	17.5±4.9	17.4±5.1	25.1±1.6
$b_{i,S} \cdot 10^4$	2.63 ±1.34	2.55±1.12	1.07±0.13	S_i^*	30±5.3	28±9.3	32.5±6.4

*Примечание. Представлены 95% доверительные интервалы.

На основании оценок параметров были выполнены расчеты прогноза динамики биомассы в 1926– 2001 гг. на акватории городов Японии (рис. 3.).

Анализ распределений показывает, что у особей *A. eburneus*, вследствие их большей, чем у особей остальных видов, зависимости от разности между наблюдаемой температурой и ее оптимальным значением, отмечаются меньшие биомассы (акватории (а–д). На акватории (а) – средняя температура $\bar{T}_a = 20.62^\circ\text{C}$ и соленость $\bar{S}_a = 33.67\%$. Эти условия оказываются благоприятными как для *A. amphitrite*, так и для *A. improvisus*. $\bar{T}_b = 17.14^\circ\text{C}$ и $\bar{S}_b = 33.51\%$ оказываются более благоприятными для *A. improvisus*, чем для *A. amphitrite*. Похожая ситуация и на акватории (в) ($\bar{T}_c = 19.11^\circ\text{C}$ и $\bar{S}_c = 33.12\%$). Поскольку вследствие стоков промышленных предприятий акватории вблизи больших городов менее солены, и, стало быть, более благоприятны для *A. amphitrite*, то там он доминирует. Подобное наблюдается и в акваториях (г–е): $\bar{T}_d = 18.99^\circ\text{C}$, $\bar{S}_d = 32.54\%$; $\bar{T}_e = 17.71^\circ\text{C}$, $\bar{S}_e = 33.37\%$; $\bar{T}_f = 13.35^\circ\text{C}$, $\bar{S}_f = 32.82\%$. Первое появление особей этих видов в акватории г. Владивостока в 1981 г. [Кафанов, Жуков, 1993] вполне согласуется с нашей моделью.

Заключение

Полученные результаты основываются на математической модели инвазии усонюгих

раков. Для параметризации процессов переноса судами организмов из одних портов в другие предлагается использование показателя численности жителей прибрежных городов. Для юга Приморского края актуальность рассмотрения инвазии обусловлена планируемым строительством объектов АТЭС, нового университета и океанариума на о. Русском в г. Владивосток. Это вызовет значительный рост населения ЗПВ и морских грузопассажирских перевозок. В ходе ожидаемого экономического развития Приморского края последует резкое увеличение антропогенного пресса на прибрежные экосистемы ЗПВ. Так, к началу работы нефтепровода Восточная Сибирь – Тихий океан более 800 супертанкеров дедевитом 150–300 тыс. тонн в год будут транспортировать нефть из России, способствуя интродукции огромного числа видов-вселенцев, в первую очередь – усонюгих раков. Личинки практически всех донных видов организмов, исчисляемые многими миллиардами особей, будут перевозиться из разных районов Мирового океана и попадать в ЗПВ с балластными водами супертанкеров. В то же время половозрелые особи в составе обрастания этих судов могут оказаться способными к размножению. Акклиматизация обрастателей может привести к драматическим результатам для бентосных и планктонных сообществ. Отметим, что

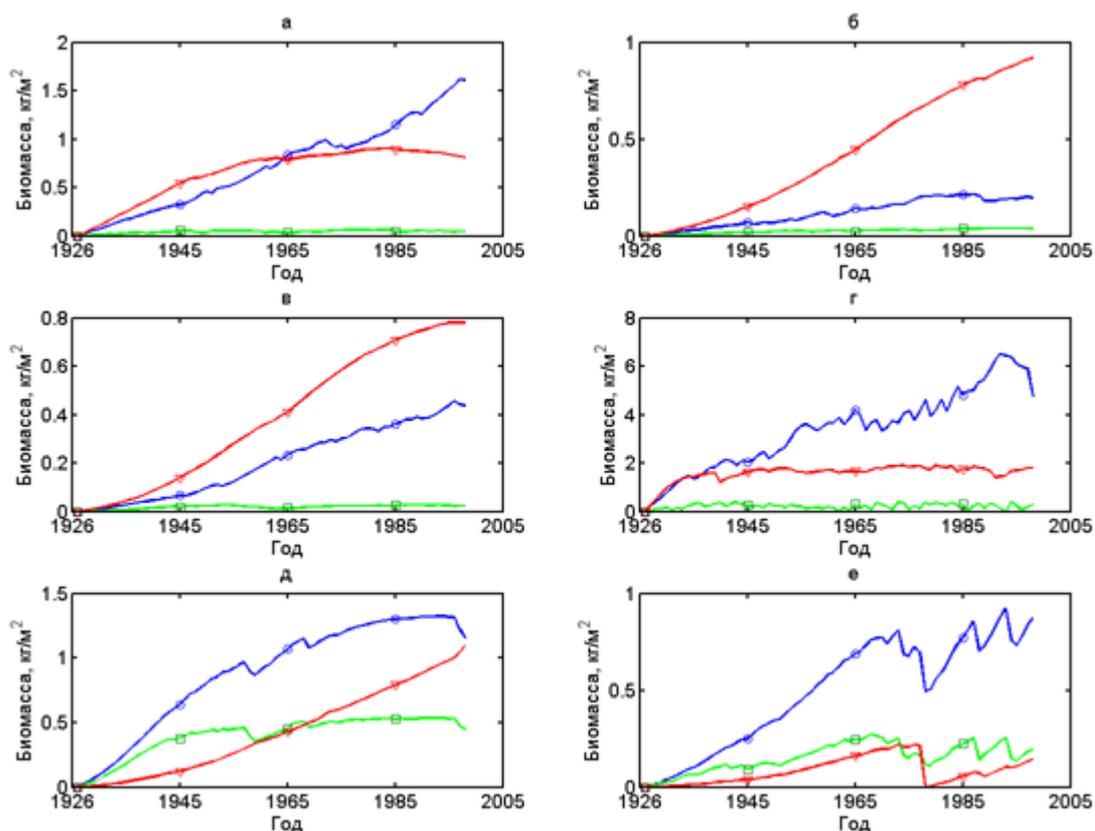


Рис. 3. Модельная динамика биомасс усонюгих раков в акватории городов Японии (зелеными квадратиками отмечены распределения *A. amphitrite*, красными треугольниками – *A. eberneus*, синими кружками – *A. improvisus*): а) Китакюсю (130.41° в. д., 33.58° с. ш.), б) Аомори (140.75° в. д., 40.82° с. ш.), в) Цуруга (135.06° в. д., 35.65° с. ш.), г) Токио (139.87° в. д., 35.69° с. ш.), д) Хиросима (132.47° в. д., 34.40° с. ш.), е) Майдзүру (135.18° в. д., 35.33° с. ш.).

«термальное загрязнение», вызванное сбросом нагретых вод новых промышленных предприятий, может сопровождаться различными экологическими последствиями для популяций бентоса и обрастания, в частности, способствовать акклиматизации теплолюбивых видов усонюгих раков.

Разработанная нами модель биоинвазии усонюгих раков на шельфе Японского моря на примере трех видов усонюгих раков представляет собой важный этап исследования биоинвазий в дальневосточных морях России. В модели учитываются динамика биомассы животных, их конкуренция за исходный субстрат, оптимальный для существования вида диапазон влияния температуры и солености воды, характер расселения организмов вдоль берега моря, перенос их на корпусах судов и с балластными водами.

В дальнейшем предполагается построение геоинформационной системы прибрежного распределения интродуцентов и моделей их сообществ, детализация их параметрической идентификации.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке ФЦП «Мировой океан» на 2008–2012 гг. госконтракт № 01.420.1.2.0003 от 7 ноября 2008 г.; грантов РФФИ–ДВО 09-04-98580-р «Морские биоинвазии и роль судовых балластных вод в расселении видов 2009–2010 гг.», Президиума РАН 2008 г. «Реакция морской биоты на изменение природной среды и климата», «Биологическая безопасность дальневосточных морей России», «Методология мониторинга морского биоразнообразия регионального проекта «Дальний Восток», целевой комплексной программы ДВО РАН «Биологическая

безопасность дальневосточных морей Российской Федерации» на 2008 г., гранта фонда APN ARCP2006-FP14-Adrianov, РФФИ 09-04-00087-а; целевой комплексной программы ДВО РАН «Биологическая безопасность дальневосточных морей Российской Федерации» на 2010 г., гранта фонда APN ARCP2006-FP14-Adrianov.

Безвременно ушедший из жизни профессор А.И. Кафанов (ИБМ ДВО РАН) являлся инициатором настоящих исследований. Им также было сформулировано и обоснованно положение о диффузионном естественном расселении усонюгих раков.

Авторы выражают признательность сотруднику ИБМ ДВО РАН И.А. Кашину за внимательное отношение к нашей работе и ценные замечания и сотруднику ТОИ ДВО РАН Н.И. Рудых за предоставленные материалы по распределению температуры и солености прибрежных вод Японии.

Литература

- [1] Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с.
- [2] Бард Й. Нелинейное оценивание параметров. М.: Статистика, 1979. 349 с.
- [3] Звягинцев А.Ю. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 2005. 432 с.
- [4] Звягинцев А.Ю. Проблема морских биоинвазий в заливе Петра Великого с балластными водами и обрастанием судов // Чтения памяти академика А.В. Жирмунского. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 22–34.
- [5] Звягинцев А.Ю., Корн О.М. Усоногий рак *Balanus amphitrite Darwin* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. 2003. Т. 29. № 1. С. 50–58.
- [6] Зевина Г.Б. Усоногие раки подотряда *Lepadomorpha* Мирового океана. Часть II. Л.: Наука, 1982. 223 с.
- [7] Зевина Г.Б., Горин А.Н. Флюктуация усонюгих раков в обрастаниях буев залива Петра Великого // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 71–78.
- [8] Зевина Г.Б., Стрелков В.И. Морфологические изменения табличек *Balanus improvisus* в разных районах ареала // Биологические ресурсы Каспийского моря. М.: Изд-во МГУ, 1983. С. 136–146.
- [9] Кафанов А.И., Жуков В.Е. Прибрежное сообщество водорослей макрофитов залива Посыета. Владивосток: Дальнаука, 1993. 154 с.
- [10] Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография. М.: Наука, 2000. 176 с.
- [11] Кендалл М., Стьюарт А. Статистические выводы и связи. М.: Наука, 1973. 899 с.
- [12] Лобанов А.И., Старожилова Т.К., Черняев А.П. Резонансные явления в системах типа «реакция-диффузия» // Математическое моделирование. 1999. Т. 11. № 7. С. 75–82.
- [13] Моисеев Н.Н., Иванилов Ю.П., Столярова Е.М. Методы оптимизации. М.: Наука, 1978. 128 с.
- [14] Оран Э., Борис Дж. Численное моделирование реагирующих потоков. М.: Мир, 1990. 660 с.
- [15] Полтаруха О.П., Корн О.М., Пономаренко Е.А. Свободноживущие усонюгие ракообразные и фасетотекты // Биота российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 2006. Т. 5. 154 с.
- [16] Протасов А.А. Биологическое разнообразие водных экосистем в аспекте проблемы интродукции чужеродных организмов /Под ред. Р. Баштанного, В. Работнева. Одесса, Украина, 26–27 августа 2003 г. Одесса. 2003. Вып. 8. С. 70–81.
- [17] Радашевский В.И., Ивин В.В., Звягинцев А.Ю. Создание базы данных по видам-вселенцам Северной Пацифики // Современные проблемы морской инженерной экологии: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Ростов-н/Д: ЮНЦ РАН, 2008. С. 210–211.
- [18] Рудаков П.И., Сафонов В.И. Обработка сигналов и изображений. MATLAB 5.X. М.: ДИАЛОГ-МИФИ, 2000. 416 с.

- [19] Рудых Н.И. Закономерности изменчивости солености воды в Японском море. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток, 2008. 24 с.
- [20] Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- [21] Стронгин Р.Г. Численные методы в многоэкстремальных задачах (информационно-статистические алгоритмы). М.: Наука, 1978. 239 с.
- [22] Турпаева Е.П., Ямпольский А.Д. О возможности обнаружения подъема вод по океаническому обрастанию // Океанология. 1979. Т. 19. Вып. 6. С. 1116–1124.
- [23] Четырбоцкий А.Н. Методы и алгоритмы решения задач снижения размерности пространства описания. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 95 с.
- [24] Четырбоцкий А.Н. Параметрическая идентификация модели биоинвазии морских организмов верхних отделов шельфа // Современные информационные технологии для научных исследований. Всерос. конф., Магадан, 20–24 апреля 2008 г. С. 160–162.
- [25] Четырбоцкий А.Н. Технология построения геоинформационных систем для ледяного покрова замерзающих морей (на примере ГИС «Ледяной покров Японского моря») // Информ. технол. 2005. № 11. С. 17–23.
- [26] Calcagno J.A., López Gappa J., Tablado A. Growth and production of the barnacles *Balanus amphitrite* in an intertidal area affected by sewage population // J. Crust. Biol. 1997. V. 17, № 3. P. 417–423.
- [27] Davidoff C.N. Contribution a l'étude des invertébrés de la faune marine benthique de l'Indochine // Bull. Biol France – Belgique. 1952. Suppl. 37. P. 128–129.
- [28] Lewis M.A., Pacala S. Modeling and analysis of stochastic invasion processes // J. Math. Biol. 2000. № 41. P. 387–429.
- [29] Neubert M. G., Kot M., Lewis M.A. Invasion speeds in fluctuating environments // Proc. R. Soc. 2000. № 267. P. 1603–1610.
- [30] Otani M. Appearance and latest trends of introduced marine sessile animals in Japanese waters // Sessile Organisms. 2002. V. 19. № 2. P. 69–92.
- [31] Weinberger H.F. On spreading speeds and traveling waves for growth and migration models in a periodic habitat // J. Math. Biol. 2002. № 45. P. 511–548.

MATHEMATIC MODELING AND EVALUATION OF BIOINVASION STATE OF BARNACLES ON THE SHELF OF JAPAN

© 2010 Chetyrbotskiy A.N.¹, Zvyagintsev A.Yu.², Kafanov A.I.²

¹ Far-Eastern Geological Institute of the Far-Eastern Branch of the RAS
690022 Vladivostok, prosp. 100 let Vladivostoku, 159
chetyrbotsky@yandex.ru

² Institute of Sea Biology of the Far-Eastern Branch of the RAS
690041 Vladivostok, ul. Palchevskogo, 17
ayzvyagin@gmail.com

The results of statistical analysis of spatio-temporal distributions of the barnacles *Amphibalanus improvisus*, *A. amphitrite*, *A. eburneus* in 1935–2000 on the shelf of Japan are given. It is shown that the places of their initial findings were timed to areas of water of big sea ports and the places of localization of energy complexes. On the basis of the results of statistical analysis of samplings the empirical patterns of barnacles' bioinvasions in the Sea of Japan area of water were revealed. A mathematical model of their bioinvasion was developed and examined. This model takes into account these patterns and suggested parametrical presentations of natural increase, intra- and interspecies competition, sea environment condition, navigation intensity and results of population vital activity, natural settling of individuals. The algorithms of numer dynamics and evaluation of the model adequacy are suggested. A good concordance between model and sampling didistributions has been established.

Key words: invasion, model, parametrical indentification, barnacles.

УДК: 574.589+574.91

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ В МОНГОЛЬСКОЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА РЕКИ СЕЛЕНГИ

© 2010 Эрдэнэбат Манчин¹, Дгебуадзе Ю.Ю.²¹ Институт Геэкологии АНМ, Улан-Батор, Монголия
erdebat@yahoo.com² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН, Москва, Россия
dgebuadze@sevin.ru

Поступила в редакцию 26.02.2010

В результате многолетних исследований на водоемах и водотоках монгольской части бассейна Селенги обобщены данные по чужеродным видам рыб бассейна в пределах территории Монголии. Установлено, что доля видов-вселенцев составляет 19,2% ихтиофауны бассейна. Большая часть этих видов появилась в бассейне в результате преднамеренной интродукции и последующего саморасселения, в котором Селенга играла роль инвазионного коридора. Приводятся данные по истории инвазии и распространению видов-вселенцев.

Ключевые слова: чужеродные виды, бассейн Селенги, преднамеренная интродукция, саморасселение, инвазионные коридоры.

Река Селенга является основным притоком Байкала, поставляющим в это озеро более 30 км³ воды в год. Бассейн р. Селенги расположен на территориях двух стран, причем 2/3 бассейна приходится на территорию Монголии. Несмотря на то, что значительная часть годового стока реки Селенги формируется в Российской части бассейна, основные ее истоки находятся на территории Монголии [Экосистемы бассейна..., 2005].

Функция больших рек, как гидроэкологических коридоров, связывающих различные ландшафты и экосистемы, очевидна. В последнее время из-за климатических изменений, гидростроительства, преднамеренной интродукции, судоходства, переэксплуатации видов в результате коммерческого и любительского промысла, и других видов деятельности человека, большие реки играют также и роль транзитных путей при биологических инвазиях чужеродных видов [Slynko et al., 2002, Dgebuadze, 2004]. При формировании разнообразия гидробионтов отдельных бассейнов большое значение имеют исторические факторы, связанные с геологическими и климатическими условиями, при которых распространялись предковые виды. Например, пресноводные

экосистемы в пределах Монголии принадлежат к трем водным бассейнам: рек Тихого океана, рек Северного Ледовитого океана и Центрально-азиатского бессточного бассейна. Водоразделы этих бассейнов, как правило, четко определены [Синицын, 1959; Дулмаа, 1974], что отразилось, в частности, и на составе ихтиофауны. Число видов рыб, обнаруженных на территории Монголии, варьирует от 10 в Центрально-азиатском бессточном бассейне [Мэндсайхан, 2010] до более 40 – в водоемах бассейна Тихого океана [Баасанжав и др., 1983; Дгебуадзе, 1986].

Свой современный облик ихтиофауна Монголии приобрела после завершения Хангайского горообразования на рубеже плиоцена и плейстоцена [Сычевская, 1983]. При формировании ихтиофауны бассейна р. Селенги существенную роль сыграло также изменение направления ее стока в конце плиоцена в сторону оз. Байкал [Кузнецов, 1959]. Основой видового состава стали евросибирские виды с почти полным выпадением представителей древней верхнетретичной фауны.

Переход Монголии 1990-х гг. на рыночный путь развития и наличие на территории бассейна Селенги значительных минеральных (горнорудных) и биологических (лесных,

пастбищных, охотничьих и рыбных) ресурсов, а также развитие транспортной инфраструктуры, обеспечили быстрый рост сельскохозяйственного и промышленного производства, что привело к резкому притоку населения в регион. К началу XXI в. по сравнению с 1980-ми гг. численность населения на рассматриваемой территории возросла почти на 60%. Заметно увеличилась доля городского населения. Большинство главных промышленных городов страны сосредоточено на берегах рек бассейна Селенги: Орхон, Тола, Хара, Шарын. В этих городах (Улан-Батор, Сухэ-Батор, Эрдэнэт, Дархан) расположены самые крупные промышленные предприятия Монголии. С 1990 г. в Монголии резко увеличился объем добычи золота, преимущественно в бассейне Селенги. Технология добычи россыпных месторождений золота требует использования значительного количества воды, что ведет к изменению гидрологического режима и загрязнению рек бассейна. Эти факторы вызвали существенные перестройки в рыбном населении и в экосистемах водоемов бассейна Селенги в целом.

За последние 50–60 лет в Монголии, в том числе в бассейне р. Селенги, помимо значительного усиления антропогенного воздействия отмечается нарастание климатических изменений: потепление климата и аридизация территорий [Экосистемы бассейна..., 2005], что безусловно должно было сказаться на рыбном населении. Учитывая эти обстоятельства, в 2001–2007 гг. были проведены ихтиологические исследования, охватившие практически все водоемы и водотоки Монгольской части бассейна Селенги, включая те (малые притоки и небольшие пойменные озера), которые ранее не были изучены. В этих исследованиях особое внимание уделялось тем видам, нахождение которых в бассейне предполагалось, но достоверных данных о

существовании их самовоспроизводящихся популяций не было. Целью настоящей работы является обобщение современных данных о чужеродных видах рыб бассейна Селенги в пределах Монголии.

Материал и методы

Материалы для настоящего исследования собраны в ходе работ ихтиологического и гидробиологического отряда Российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ (СРМКБЭ) в 2001–2007 гг. Места взятия проб показаны на рис. 1.

На всех, указанных на рис. 1 точках брали пробы рыб. Лов осуществляли с помощью жаберных сетей с размером ячеи 12, 30, 40, 50, 70 мм, спиннинга, электролова и накидки с ячейей 8 мм и диаметром 1,5 м. Всего исследовано более 1200 экз. рыб. Кроме того, использовались материалы, собранные в ходе полевых исследований СРМКБЭ ранее, и литературные данные [Баасанжав и др., 1983; Баасанжав и др., 1985; Дгебуадзе, 1986].

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований в р. Селенге обнаружено 26 видов рыб. Большинство из них было известно для Селенги ранее. Три вида: омуль (естественная популяция), лещ и алтайский осман обнаружены в монгольской части бассейна Селенги сравнительно недавно. Устойчивые многочисленные популяции алтайских османов (*Oreoleuciscus* cf. *humilis*) были найдены в пойменных водоемах среднего течения р. Селенги [Дгебуадзе и др., 2003] и в ее крупных притоках – в реках Орхон и Тола [Dulmaa et al., 2004; Слынько, Дгебуадзе, 2005; Эрдэнэбат, 2006]. В первом случае, при обнаружении алтайских османов в реках Дэлгэр-Мурэн, Хутэн-Гол и Тэлийн-Гол были высказаны две альтернативные гипотезы: (1) карликовый алтайский осман является видом-вселенцем; (2) сравнительно недавнее обнаружение этого вида связано с недостаточной изученностью водоемов бассейна Селенги [Дгебуадзе и др., 2003].



Рис 1. Места взятия проб

Примечание: 1 – р. Дэлгэр-Мурен, 2 – р. Тээлийн-Гол, оз. Уст-Нур и оз. Хаг-Нур, 3 – р. Селенга ниже пос. Хялганат, 4 – р. Селенга около сомона Зун-Бурен, 5 – р. Селенга после слияния с р. Орхон, 6 – оз. Тэрхийн-Цаган-Нур, 7 – оз. Сангийн-Далай-Нур, 8 – оз. Угий-Нур, 9 – р. Орхон ниже моста, 10 – р. Хара-Бухын-Гол, 11 – р. Тула-Гол около пос. Гачурт, 12 – р. Тула-Гол около моста Замар, 13 – р. Тула-Гол ниже Замара, 14 – р. Тула-Гол ниже моста (около сомона Орхон - Тула), 15 – р. Хараа выше моста, 16 – р. Ероо (Хонин-Нуга) и реки Ялбаг-Гол, Шарлан-Гол, Цаган-Чулуут-Гол.

Река Хутэн-Гол фактически является верховьем р. Тэлийн-Гол, которая впадает с севера в р. Селенгу. В доступной авторам литературе не удалось обнаружить сведений об обитании алтайских османов в бассейне Селенги. Ареал рода *Oreoleuciscus*, как известно, в основном связан с водоемами Центрально-азиатского бессточного бассейна и верховьев р. Оби [Dashdorzh et al., 1969; Баасанжав и др., 1983; Дгебуадзе, 1986; Golubtsov et al., 1999]. В то же время особенность гидрографической сети Монголии и сопредельных территорий России заключается в том, что здесь появляется возможность для обмена компонентами ихтиофауны, когда границы ареалов слагающих их видов определяются физико-географическими, а не экологическими факторами [Дгебуадзе, Дулмаа, 1980]. В частности, заболоченность водоразделов рек могла позволить алтайским османам проникнуть из Центрально-азиатского бессточного бассейна в бассейн р. Оби.

Вполне вероятно, что при определенных климатических ситуациях

возможен контакт между верховьями р. Селенги и водоемами Центрально-азиатского бессточного бассейна. Один из притоков р. Дэлгэр-Мурэн – р. Бугсэйн-Гол, по свидетельству Мурзаева [Кузнецов, 1959], ранее вытекала из оз. Сангийн-Далай, в котором алтайские османы являются основными представителями ихтиофауны [Дгебуадзе, Рябов, 1978].

Однако обнаружение алтайских османов в крупных притоках Селенги – реках Орхон и Тола, в точках, расположенных на значительном расстоянии от места контакта водоразделов, может свидетельствовать о том, что эти рыбы обитают в бассейне Северного Ледовитого океана уже давно. Кроме того, популяционно-генетические исследования показали, что уровень генетических различий алтайских османов из селенгинских популяций и популяций Центрально-азиатского бессточного бассейна достоверно превышает уровень внутривидовых популяционных различий, который обычно наблюдается у позвоночных животных и, в частности, отдельно у популяций алтайского османа в пределах Котловины Больших Озер и Долины Озер и в пределах бассейна р.

Селенги [Слынько, Дгебуадзе, 2009]. В связи с этим рыбы рода *Oreoleuciscus* в данной работе не рассматриваются как вселенцы в реки и озера бассейна Селенги.

Авторы посчитали целесообразным не включать в список чужеродных виды, для которых отсутствуют точные сведения о времени и месте их поимки, фотографии и фиксированные образцы, хотя некоторые исследователи считают вероятным их нахождение в рассматриваемом бассейне. Это относится, прежде всего, к головешке-ротану (*Perccottus glenii*), который в последнее время широко распространился в низовьях р. Селенги в пределах России. Есть сведения, что рыб, похожих на головешек-ротанов, видели в низовьях р. Бур (левый приток р. Орхон около сомона Алтанбулаг), однако достоверных подтверждений (фиксированных особей, фотографий) его присутствия в монгольской части бассейна Селенги пока нет, хотя авторы провели специальные поиски головешки-ротана в р. Бур осенью 2007 г. Учитывая значительные изменения в гидрологическом режиме водотоков Селенги, большие адаптационные возможности головешки-ротана и его быструю экспансию водоемов бассейна

Байкала и ряда других бассейнов Евразии, можно ожидать проникновения этого вида и на территорию Монголии.

Вселение рыб в водоемы бассейна Селенги проходило в несколько этапов. Первоначально инвазии были связаны с преднамеренной интродукцией новых видов в водоемы СССР и Монголии. В дальнейшем натурализация вселенцев в бассейне р. Селенги стала результатом их саморасселения, при этом основное русло этой большой реки, как и во многих других случаях, является инвазионным коридором [Dgebuadze, 2004].

В настоящее время в бассейне Селенги отмечено 5 чужеродных видов, что составляет 19,2% ихтиофауны (рис. 2).

Векторов проникновения чужеродных видов в бассейн Селенги всего два: саморасселение и преднамеренная интродукция. Только два вида рыб – пелядь и омуль – были интродуцированы в водоемы Монголии преднамеренно. Остальные три вида-вселенца саморасселились с территории Российской Федерации. Следует отметить, что саморасселились виды, которые первоначально были преднамеренно интродуцированы в бассейн Селенги человеком.

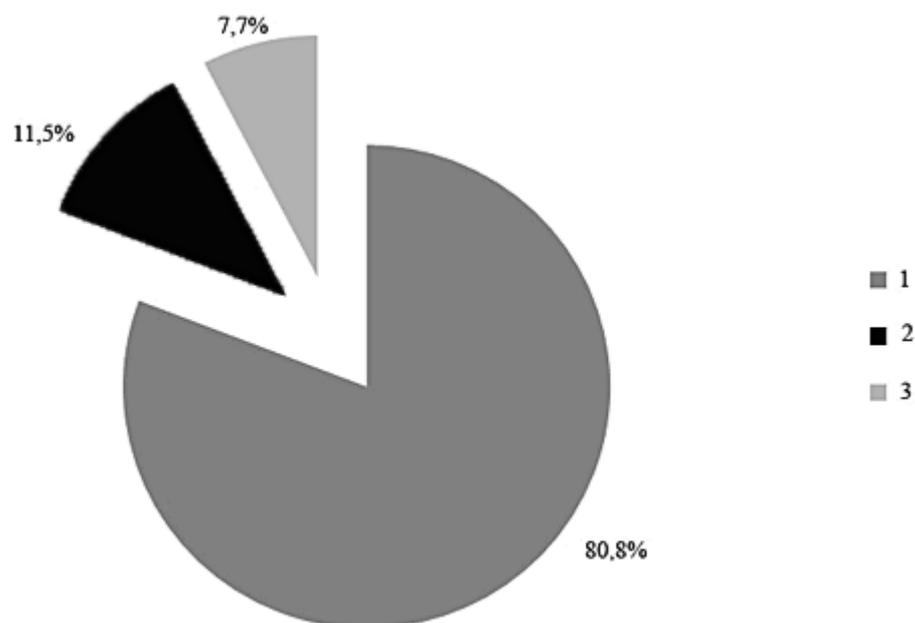


Рис. 2. Современный состав рыбного населения водоемов бассейна Селенги в пределах Монголии с учетом видов-вселенцев: 1 – аборигенные виды; 2 – саморасселившиеся виды; 3 – преднамеренно интродуцированные виды.

По своему происхождению рыбы-вселенцы в значительной степени представляют водоемы со сходными абиотическими условиями – бассейны рек Северного Ледовитого океана (40% от числа всех вселенцев) и реки Амур (40%). Лишь один вид (20%) – лещ представляет западную фауну, сформировавшуюся в условиях относительно теплого климата.

Преднамеренно вселенные виды

Байкальский омуль (*Coregonus autumnalis migratorius*) был завезен из оз. Байкал в 1956–1957 гг. профессором Монгольского государственного университета А. Дашдоржем. Всего в оз. Хубсугул было выпущено 14 млн икринок [Баасанжав и др., 1983]. Омуль образовал самовоспроизводящуюся популяцию в оз. Хубсугул, мало отличающуюся по своим показателям (темп роста, плодовитость) от родительской байкальской, но численность его в озере довольно низкая. Неустойчивый гидрологический режим нерестовых рек, ограниченные нерестовые площади, промерзание нерестилищ зимой, выедание хищниками икры и личинок омуля являются главными факторами, лимитирующими численность этого вида [Баасанжав и др., 1985]. Исследованиями последних лет было показано наличие на территории Монголии нативной популяции омуля, особи которой заходят из Российской части бассейна Селенги на территорию Монголии [Эрдэнэбат, 2006]. Остается неясным, происходили ли эти заходы омуля вверх по течению Селенги всегда, или наблюдаются в последние годы в связи с климатическими и антропогенными изменениями, вызвавшими смену гидрологических условий реки.

Пелядь (*Coregonus peled*) завезена академиком А. Дулмаа в безрыбные озера Ширэт и Мухар (система озер Наймын-Нур) в 1978–1979 гг. Водоемы системы Наймын-Нур расположены на территории Увурхангайского аймака, на высоте 2.4 тыс. м над уровнем моря. В настоящее время они изолированы от бассейна Селенги, но исторически относятся именно к нему. Пелядь натурализовалась в новом

для себя водоеме, но после вспышки численности и увеличения темпа роста [Баасанжав и др., 1985] последовало существенное измельчание особей популяции-вселенца [Дулмаа, Тувшинтугс, 1992].

Саморасселяющиеся на территории Монголии виды

Амурский сом (*Parasilurus asotus*) первоначально интродуцирован в 1932 г. в Российской части бассейна Селенги, в оз. Шакша [Асхаев, 1958]. Вскоре самостоятельно проник на территорию Монголии и натурализовался в бассейнах рек Орхон и Тола, стал обычным в оз. Угий [Дашдорж, Демин, 1977; Баасанжав и др., 1983].

Амурский сазан (*Cyprinus carpio haematopterus*) был интродуцирован в оз. Байкал в 1940-х гг. Используя транзитный путь р. Селенги, распространился до р. Тола и оз. Угий, где входил в число промысловых видов.

Лещ (*Abramis brama*) был интродуцирован в 1954 г. в оз. Убинское, озера Бурятия и в р. Кама бассейна оз. Байкал [Неронов и др., 2003]. В мае 2004 г. этот вид впервые был обнаружен в реках Орхон и Еро [Batsaikhan, Battulga, 2004]. Пока данных о численности и биологии леща монгольской популяции очень мало. Однако есть все основания полагать, что этот вид постепенно будет наращивать численность и расширять свой ареал в бассейне Селенги.

Начиная с 1990-х гг. воздействие человека на бассейн Селенги существенно возросло. В связи с тем, что нарушенные местообитания в большей степени восприимчивы к успешной натурализации чужеродных видов, чем ненарушенные, следует ожидать появление новых чужеродных видов. В частности, снижение скоростей течения на многих участках рек в связи с разработками золота способствует как более широкому распространению местных лимнофильных видов – байкальского омуля, серебряного карася, речного окуня, обыкновенной щуки, так и видов-вселенцев – амурского сазана, амурского сома, леща, головешки-ротана. Немаловажную роль в инвазионном процессе видимо играет и потепление климата.

Приведенные данные и быстрое изменение среды в результате естественных и антропогенных факторов свидетельствуют о том, что можно ожидать повышения роли Селенги как инвазионного коридора. В связи с этим необходима организация специального мониторинга инвазионного процесса в бассейне Селенги, предусматривающего быстрое выявление видов-вселенцев, оценку их численности и воздействия на аборигенные виды и экосистемы.

Благодарности

Авторы приносят искренние благодарности сотруднику Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН Ю.В. Слынько за полезные замечания по первому варианту статьи. Работа выполнена при поддержке Проекта РФФИ 09-04-90213-Монг_а.

Литература

- [1] Асхаев М.Г. Новые породы рыб в водоемах бассейна Байкала // В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство бассейна озера Байкал. Иркутск, 1958. С. 420–428.
- [2] Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. Обзор видов ихтиофауны МНР // В кн.: Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1983. С. 102–224.
- [3] Баасанжав Г., Дгебуадзе А.Н., Дулмаа А., Ермохин В.Я., Лапин В.И. и др. Экологическое и хозяйственное значение рыб МНР. М.: Наука, 1985. 200 с.
- [4] Дашдорж А., Демин А.И. Зоогеографический анализ ихтиофауны Монголии // В сб.: Природные условия и ресурсы Прихубсугуля. Иркутск; Улан-Батор: ИГУ, 1977. Вып. 5. С. 141–154.
- [5] Дгебуадзе Ю.Ю. К изучению состава рыбного населения водоемов Монгольской Народной Республики // Зоогеографическое районирование МНР. М.: МАБ, 1986. С. 52–90.
- [6] Дгебуадзе Ю.Ю., Дулмаа А. Зоогеографическое районирование водоемов Монголии и проблема их рыбохозяйственного использования // Биологические ресурсы Монгольской Народной Республики, их использование и охрана. Мат-лы совместной советско-монгольской науч. конф. Улан-Батор, 1980. С. 37–39.
- [7] Дгебуадзе Ю.Ю., Дулмаа А., Мунхбаяр Х. О находке представителя рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) в бассейне р. Селенги // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. 2003. С. 420–422.
- [8] Дгебуадзе Ю.Ю., Рябов И.Н. К биологии алтайских османов // География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 174–182.
- [9] Дулмаа А. Биология озер Монгольской Народной Республики. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Иркутск, 1974. 52 с.
- [10] Дулмаа А., Тувшинтугс Б. Возрастной состав популяции и рост пеляди *Coregonus peled* озер Наймын Нур, Монголия // Вопр. ихтиологии. Т. 32, № 6. 1992. С. 171–173.
- [11] Кузнецов Н.Т. Гидрография рек Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 154 с.
- [12] Мэндсайхан Б. Рыбное население Центрально-азиатского бессточного бассейна (Монголия). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2010. 29 с.
- [13] Неронов Ю.В., Пронин Н.М., Соколов А.В. Рыбы и рыбное хозяйство Бурятии. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2003. (2-е изд.). 34 с.
- [14] Сеницын В.И. Центральная Азия. М.: Гос. изд-во географ. литер., 1959. 456 с.
- [15] Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. Новые данные по рыбам рода *Oreoleuciscus*: популяционно-генетический анализ. Экосистемы Монголии и пограничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы // Тр. Международной конференции. Улан-Батор: Изд-во «Бемби Сан», 2005. С. 319–324.
- [16] Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. Популяционно-генетический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из водоемов Монголии //

- Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 5. 2009. С. 632–645.
- [17] Сычевская Е.К. История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1983. С. 225–249.
- [18] Экосистемы бассейна Селенги / Отв. ред. Е.А. Востокова, П.Д. Гунин. М.: Наука, 2005. 359 с.
- [19] Эрдэнэбат М. Рыбное население водоемов монгольской части бассейна р. Селенги в условиях глобального изменения климата и антропогенного воздействия. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2006. 22 с.
- [20] Batsaikhan N., Battulga S. New discovery of bream fish (*Abramis brama*) in the Orkhon River, Northern Mongolia // *Mongolian Journ. of Biol. Science*. V. 2 (1). 2004. P. 69–70.
- [21] Dashdorzh A., Dulmaa A, Pivnicka K. Contribution to the systematics of the genus *Oreoleuciscus* Warpachowski, 1889 (Cyprinidae) // *Věstník československé Společnosti zoologické*. 1969. V. 33. № 4. P. 289–299.
- [22] Dgebuadze Yu.Yu. The Selenga river as invasion pathway for alien species // In: *Science for Watershed Conservation: Multidisciplinary approaches for Natural Resource Management*. Intern.conf.abstrfcts. Ulan-Ude (Russia)-Ulan-Bator (Mongolia), Sept. 1–8, 2004 Vol. 1. 2004. P. 13–14.
- [23] Dulmaa A., Munkhbayar Kh., Nakagawa M. New recorded of *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae) in the Orkhon River Basin. Abstracts of Int. Confer. on "Biodiversity of Euro-Asia continental wetlands". Ulaanbaatar, 2004. P. 12–13.
- [24] Golubtsov A.S., Berendzen P.B., Annett C.A. Morphological variation and taxonomic status of Altai osmans, *Oreoleuciscus*, from the upper reaches of the Ob River system // *J. Fish Biol.* 1999. V. 54. P. 878–899.
- [25] Slynko Yu. V., Korneva L.G., Rivier I.K., Papchenkov V.G., Scherbina G.H., Orlova M.I., Therriault T.W. The Caspian-Volga Baltic Invasion Corridor // In: *Invasive Aquatic Species of Europe*. Eds. E. Leppäkoski et al. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 2002. P. 399–411.

ALIEN SPECIES OF FISHES IN MONGOLIAN PART OF THE SELENGA RIVER BASIN

© 2010 Erdenebat Manchin¹, Dgebuadze Yu.Yu.²

¹ Geoekology Institute ANM, Ulan Bator, Mongolia
erdebat@yahoo.com

² Severtsov Institute of Ecology & Evolution, RAS, Moscow, Russia
dgebuadze@sevin.ru

As a result of long-term studies of Mongolian waters of the Selenga River basin the data on alien species of fishes were summarised. Ratio of alien species constitutes 19.2% of the fish fauna of the basin. Main part of aliens appeared in the basin as a result of deliberate introduction and following spreading using the Selenga River as an invasive corridor. Some data on history of invasion and distribution of alien fish species are presented.

Key words: alien species, Selenga basin, deliberate introduction, expansion, invasive corridors.

УДК: 594.125

СОВРЕМЕННАЯ ФАУНА И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ИНВАЗИОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ЗООБЕНТОСЕ ВЕРХНИХ ПЛЕСОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2010 Яковлева А.В., Яковлев В.А.

Казанский государственный университет, ул. Кремлевская, 18, 420008, Казань, Россия,
d.bugensis@mail.ru

Поступила в редакцию 18.08.2009

На основе данных за 1998–2008 гг. приводится фаунистический обзор инвазионных видов зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища. Всего выявлено 30 видов: полихет – 3, олигохет – 2, пиявок – 1, моллюсков – 5, ракообразных – 19 (гаммарид – 9, корофиумы – 2, кумовые и мизиды – по 3, узкопалый рак *Astacus leptodactylus* и креветка *Macrobrachium nipponense*). На долю вселенцев приходится 10.8% всего таксономического состава зообентоса. Впервые для Куйбышевского водохранилища указаны полихета *Hypniola kowalewskii*, олигохета *Potamothrix heuscheri*, брюхоногий моллюск *Physella acuta*, ракообразные *Pterocuma pectinata*, *Stenocuma cercaroides*, *Dikerogammarus villosus* и *Pontogammarus robustoides*. Приведены количественные показатели основных систематических групп и отдельных массовых видов вселенцев. Отмечено уменьшение численности и биомассы большинства видов, за исключением моллюска *D. bugensis*, численность которого в рассматриваемый период увеличилась примерно в десять раз.

Ключевые слова: зообентос, инвазионные виды, состав, численность, биомасса, Куйбышевское водохранилище, Россия.

Куйбышевское водохранилище – крупнейшее в каскаде Волжских водохранилищ и в Европе в целом. Водоем существенно отличается от других водохранилищ не только размерами, но и специфичностью гидрофизических и гидрохимических свойств водных масс, поступающих из выше расположенных водохранилищ: Чебоксарского на р. Волге и Нижнекамского на р. Каме [Куйбышевское ..., 2008]. Вытянутое в меридианном направлении водохранилище пересекает лесную и лесостепную ландшафтные зоны, достигая степную зону. Водохранилище включает в себя ряд озеровидных расширений (плесов), соединенных между собой относительно узкими протоками.

Благодаря своему расположению Куйбышевское водохранилище известно как одно из важнейших звеньев в «Волго-Балтийском биоинвазионном коридоре», а также водоем, из которого инвазионные виды распространяются дальше вверх по р. Каме [Invasive ..., 2002; Биологические ..., 2004; и др.].

Инвазионные виды исследовались на Средней Волге ранее, до создания системы каскада водохранилищ вдоль Волги [Державин и др., 1921; Бенинг, 1924; Курбангалиева, 1938; Жадин, 1948; Мордухай-Болтовской, 1955; и др.]. Изменения донной фауны Куйбышевского водохранилища начиная с периода его заполнения и до достижения нормального подпорного уровня 53 м над уровнем моря весной 1957 г. проанализированы в литературе [Мордухай-Болтовской, 1961; Калайда, 2003; Зинченко и др., 2008; Куйбышевское ..., 2008; и др.].

Настоящая работа посвящена обзору состава и оценке количественного развития инвазионных видов в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища за период 1998–2008 гг.

Материал и методы

Материалом для настоящего сообщения послужили 205 количественных и 149 качественных проб, отобранных в 1998–2008 гг. в Волжском, Волжско-Камском,

Камском и Тетюшинском плесах Куйбышевского водохранилища. Количественные пробы отбирали с помощью дночерпателя Экмана-Берджа (0.021 м^2), а где течение воды было достаточно сильным или грунт был плотным, – утяжеленного дночерпателя Петерсена (0.025 м^2). Отобранный грунт промывали через сито с размером ячеек $0.27\text{--}0.33 \text{ мм}$. Фиксировали пробы в основном 4%-м формалином.

На мелководьях (глубины до 1.5 м) дополнительно отбирали качественные пробы с помощью ручного сачка (сеть с размером ячеек 0.5 мм, размеры прямоугольной рамки $260 \times 360 \text{ мм}$, длина мешка 680 мм, длина ручки 1.5 м). Отлавливали организмы на площади примерно $0.3 \text{ м} \times 4.0 \text{ м}$. Значительное внимание уделяли сбору организмов из различных участков биотопов (с учетом типа грунта и растительности). Движениями ноги воду взмучивали, переворачивали небольшие камни, затем взмахами сачка отлавливали донные организмы. Если субстрат был мягким, брали верхний слой грунта до глубин 1–5 см. Каждую пробу с грунтом и растительностью тщательно просматривали. Поскольку площадь облова сачком различалась, учитывали лишь состав и соотношение отдельных таксонов в суммарных количественных показателях зообентоса.

Дополнительно просматривали искусственные субстраты (бутылки из стекла или пластмассы, остатки древесины и другие твердые предметы), на которых поселялись дрейссениды в сообществе с бокоплавами, пиявками и представителями других групп. Предметы осторожно извлекали из воды, организмы выбирали вручную и также фиксировали.

Результаты и их обсуждение

Фаунистический обзор. В средней части р. Волги в начале и середине прошлого века было обнаружено пять видов высших ракообразных (*Cheliocorophium curvispinum*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus sarsi* и *Pontogammarus abbreviatus*) и двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* [Державин и др., 1921; Бенинг, 1924; Курбангалиева, 1938; Мордухай-Болтовской, 1961; и др.].

Резкое возрастание количества бентосных вселенцев в Куйбышевском водохранилище началось после преднамеренного их вселения, начатого в 1957 г. и продолжавшегося до 1968 г. [Егерева, 1970; и др.]. К 1980 г. вселенцев в водохранилище насчитывалось примерно 20 видов (рис. 1).

Второй резкий скачок числа видов-вселенцев начался с 1980–1990-х гг. Теперь это уже было их стихийное вселение. За исключением одного байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus*, все они – представители Понто-Каспийского комплекса фауны, проникшие в водохранилище с низовий. Вселившиеся виды распространились не только в самом водохранилище, но и проникли в его притоки. Так, моллюск *Dreissena polymorpha* был обнаружен в р. Свяге примерно в 60 км выше ее устья. Ряд вселенцев встречается в Нижнекамском водохранилище [Яковлев, Яковлева, 2004, 2007].

Из 40 инвазионных видов, указанных к настоящему времени для всего Куйбышевского водохранилища [Куйбышевское ..., 2008], в его верховье выявлено 30 видов, из которых 3 – полихет, 2 – олигохет, 1 – пиявок, 5 – моллюсков, 19 – ракообразных (гаммарид – 9, корофиумы – 2, кумовые и мизиды – по 3, узкопалый рак *Astacus leptodactylus* и креветка *Macrobrachium nipponense*). На долю вселенцев приходится 10.8% всего состава зообентоса (с учетом таксонов всех рангов).

Нами для Куйбышевского водохранилища впервые указаны следующие инвазионные виды: полихета *Hypnionella kowalewskii* (Волжский плес, март 2000 г.), олигохета *Potamothena heuscheri* (там же, сентябрь 2005 г.), моллюск *Physella acuta* (там же, июль 1998 г., август 2009 г.), ракообразные *Pterocuma pectinata* (там же, октябрь 2000 г.), *Stenocuma cercaroides* (Камский плес, август 2000 г.), *Dikerogammarus villosus* (Волжский плес, сентябрь 2001 г.) и *Pontogammarus robustoides* (Волжско-Камский плес, август 2001 г.).

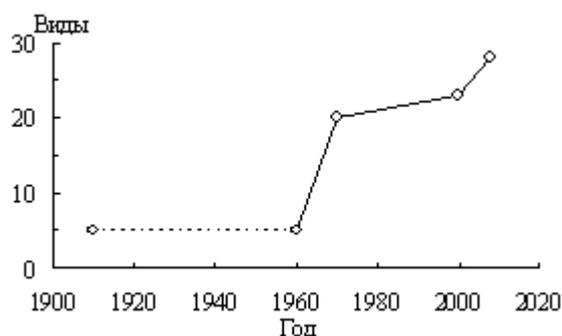


Рис. 1. Кумулятивная кривая динамики числа инвазионных видов в верхних плесах Куйбышевского водохранилища с начала XX в. до 2008 г. (с 1998 г. приведены собственные данные).

Таблица 1. Состав бентосных инвазионных видов, обнаруженных на Средней Волге до создания водохранилища и в верхних плесах Куйбышевского водохранилища

Вид	Годы обнаружения	Источник*
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	1970-е	[Дзюбан, Слободчиков, 1980; Миловидов, 1986; Пирогов и др., 1990; Калайда, 2003; Яковлев, Яковлева, 2010]
<i>Hypaniola kowalewskii</i> (Grimm, 1877)	2000	[Яковлев, Яковлева, 2004]
<i>Manayunkia caspica</i> Annenkova, 1929	2006	[Зинченко, Антонов, 2005]
<i>Potamothrix heuscheri</i> (Bretscher, 1900)	2006	[Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Potamothrix veidovskyi</i> Hrabe, 1941	2006	[Любин, 1971; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein, 1961)	2001	[Лапкина, Свирский, 2003; Калайда, 2003]
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	1990-е	[Антонов, 1993; Kalayda, Yakovlev, 2001]
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas 1771)	1900-е	[Державин и др., 1921; Курбангалиева, 1938]
<i>Monodacna (Hypanis) colorata</i> Eichwald, 1829	1960-е	[Егерова, 1975; Миловидов, 1986; Пирогов и др., 1990; Kalayda, Yakovlev, 2001]
<i>Lithoglyphus naticoides</i> C. Pfeiffer, 1828	1990-е	[Пирогов и др., 1990; Ахметзянова, Махнин, 2000; Яковлев и др., 2009]
<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	1998, 2009	[Яковлева и др., 2010]
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	1960-е	[Бородич, 1979б; Миловидов, Егерова, 1985; Яковлев, Яковлева, 2004; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Paramysis lacustris</i> Cherniavky, 1882	1960-е	[Бородич, 1979б; Миловидов, Егерова, 1985; Яковлев, Яковлева, 2004]
<i>Paramysis ullskyi</i> (Czerniavsky, 1882)	1960-е	[Миловидов, Егерова, 1985; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Stenocuma cercaroides</i> Sars, 1984	2000-е	[Яковлев, Яковлева, 2004, 2007; Yakovlev, Yakovleva, 2005]

<i>Pterocuma pectinata</i> (Swinsky, 1893)	1990-е	[Яковлев, Яковлева, 2004, 2007; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (Sars, 1894)	1990-е	[Мордухай-Болтовской, 1978; Kalayda, Yakovlev, 2001; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (Sars, 1895)	1900-е	[Державин и др., 1921; Бенинг, 1924; Курбангалиева, 1938; Жадин, 1948; Мордухай-Болтовской, 1978; Яковлев, Яковлева, 2004; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> (Martynov, 1924)	1900-е	[Державин и др., 1921; Бенинг, 1924; Курбангалиева, 1938; Мордухай-Болтовской, 1978; Яковлев, Яковлева, 2004; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw., 1841)	1900-е	[Державин и др., 1921; Бенинг, 1924; Курбангалиева, 1938; Жадин, 1948; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	2000-е	[Yakovlev, Yakovleva, 2005; Яковлев, Яковлева, 2007]
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	1960-е	[Мордухай-Болтовской, 1978; Бородич, 1979а]
<i>Niphargoides macrurus</i> (Sars, 1894)	1960-е	[Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972; Яковлев, Яковлева, 2004, 2007; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Obesogammarus crassus</i> (Sars, 1894)	1960-е	[Kalayda, Yakovlev, 2001; Яковлев, Яковлева, 2004, 2007; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	1960-е	[Миргородченко и др., 1970; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> (Sars, 1894)	1900-е	[Державин и др., 1921; Бенинг, 1924; Курбангалиева, 1938; Яковлев, Яковлева, 2004, 2007; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	2000-е	[Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Pontogammarus sarsi</i> (Sowinsky, 1898)	1900-е	[Державин и др., 1921; Курбангалиева, 1938; Kalayda, Yakovlev, 2001; Yakovlev, Yakovleva, 2005]
<i>Macrobrachium nipponense</i> (De Haan, 1849)	1986	[Пирогов и др., 1990; Зинченко, Антонов, 2005; Куйбышевское..., 2008]
<i>Astacus leptodactylus</i> (Eschscholz, 1823)	1-я половина XX в.	[Соснина, 1947; Мордухай-Болтовской, 1978; Степанова и др., 2004; Yakovlev, Yakovleva, 2005; Яковлев, 2010]

* – приведены доступные авторам источники о первых и последующих находках видов ранее в средней части р. Волги, в Куйбышевском водохранилище или в ее верхней части

Класс **Polychaeta**. Фауна вселенцев этой группы в Куйбышевском водохранилище включает 3 вида: *H. invalida*, *H. kowalewskii* и *M. caspica*. Полихета *H. invalida* была отмечена в дельте Волги [Державин, 1910].

В настоящее время она обычна в бассейне всей Волги [Invasive ..., 2002; Биологические ..., 2004; Куйбышевское ..., 2008 и др.]. В Куйбышевское водохранилище полихета целенаправленно

не вселялась. Она была интродуцирована в 1960 г. в Волгоградское водохранилище. В Куйбышевском водохранилище *H. invalida* была впервые обнаружена в 1977 г. в приплотинной части с численностью до 1000 экз./м² на глубинах 25–30 м [Дзюбан, Слободчиков, 1980]. В 1981 г. она была указана для Тетюшинского плеса [Миловидов, 1986]. Черви встречались на глубине > 10 м. В последующие годы численность полихеты возросла более чем на 2 порядка. Летом 1993 г. полихета была обнаружена на илисто-песчаном грунте русловой части Свяжского залива, т. е. примерно в 400 км выше плотины водохранилища [Калайда, 2003]. В 1994 и 1995 гг. она стала одним из массовых представителей зообентоса в Волжском и Камском плесах, встречаясь преимущественно на глубинах от 2 до 20 м.

Полихета *H. kowalewskii* была впервые обнаружена нами в 2000 г. [Яковлев, Яковлева, 2007; Куйбышевское ..., 2008; Яковлева и др., 2009]. Встречается относительно редко.

Впервые *M. caspica* была обнаружена в Куйбышевском водохранилище в 1991 г. на глубине 5–6 м, а в 2005 г. – на литорали Приплотинного плеса [Зинченко, Антонов, 2005; Зинченко и др., 2008; Куйбышевское ..., 2008]. Единичные особи были отмечены нами в 2008 г. на слабо заиленном мелководье Тетюшинского плеса [Яковлев, Яковлева, 2007]. Вопрос об их окончательном вселении в водохранилище пока остается открытым.

Класс **Oligochaeta** представлен в водохранилище двумя видами-вселенцами (*Potamothrix heuscheri* и *P. vej dovskyi*). Олигохета *P. heuscheri* встречается в реках и эстуариях бассейнов Понто-Каспия и Балтийского моря. Другой вид – *P. vej dovskyi* был указан для Куйбышевского водохранилища еще в 1971 г. [Любин, 1971, 1974], а *P. heuscheri* обнаружен в водохранилище впервые нами в 2004 г. Оба вида олигохет встречаются в водохранилищах Верхней Волги [Щербина, 2009].

Класс **Hirudinea**. Единственный обнаруженный нами чужеродный вид пиявок – *C. fadejewi*. По мнению В.М. Эпштейна [по: Лапкина, Свирский, 2003] он распространился из рек и водохранилищ

Азово-Черноморского бассейна через канал «Волга–Дон». В Куйбышевском водохранилище пиявка *C. fadejewi* была отмечена в 1987 г. [Лапкина, Свирский, 2003], а в верхней части Волжского плеса – в 2001 г. [Калайда, 2003]. Максимальная численность и биомасса пиявки на русловых участках Волги с глубинами 10–12 м (в псаммофильных биоценозах) достигали 240 экз./м² и 0.7 г/м² соответственно. На пойменных участках Волжского плеса с глубинами 1.5–2 м на заиленных песчаных субстратах ее численность колебалась от 20–60 экз./м², а биомасса – 0.1–0.4 г/м² [Калайда, 2003]. Пиявка также указана и для водоемов верхней Волги [Щербина, 2009].

Класс **Mollusca**. Моллюск *D. polymorpha* был широко распространен на Средней Волге еще до сооружения Куйбышевского и других водохранилищ [Державин, 1910; Курбангалиева, 1938; Аристовская, 1945; и др.]. В 1934 г. в Аракчинском затоне (р-н г. Казани) были обнаружены пустые раковины *D. polymorpha* [Курбангалиева, 1938]. В 1963 г. наметилась тенденция возрастания количества молодежи моллюска [Курбангалиева, 1966]. В 1962 г. в низовье водохранилища численность моллюска на древесных субстратах превышала 3 тыс. экз./м² с биомассой около 2 кг/м² [Ляхов, Михеев, 1961]. К началу 1990-х гг. *D. polymorpha* стал самым массовым видом в бентосных сообществах Куйбышевского водохранилища.

Моллюск *D. bugensis* впервые был указан для приплотинного участка Куйбышевского водохранилища в 1992 г. [Антонов, 1993]. С 1998 г. он уже стал относительно часто встречающимся видом в Волжских и Камских плесах [Калайда, 2003]. Доля *D. bugensis* тогда на русловых и пойменных участках в среднем составляла 5–15% численности *D. polymorpha*. Максимум численности моллюск обычно достигает через 7–12 лет после вселения в водоем [Burlakova et al., 2006]. Эти сроки можно подтвердить и на примере Куйбышевского водохранилища. В 2001 г. в Волжском плесе в районе города Казани были обнаружены массовые

совместные поселения *D. bugensis* и *D. polymorpha*, вместе с которыми встречались бокоплавы [Калайда, 2003; Степанова и др., 2004]. Уже в конце прошлого века количество *D. bugensis* было почти сопоставимо с *D. polymorpha*. Сегодня он – наиболее массовый вид макрозообентоса в водохранилище [Яковлев и др., 2009; Яковлева, 2010].

Моллюск *M. colorata* в бассейне Волги впервые был отмечен в 1967 г. в Волгоградском водохранилище [Nechvalenko, 1976; по: Filinova et al., 2008]. В 1965–1970 гг. большое количество особей *M. colorata* было выпущено в Куйбышевское водохранилище [Иоффе, 1968, 1974; Миловидов, Егерёва, 1985]. С начала этого века он обнаруживается в относительно небольшом количестве в Тетюшинском, Волжско-Камском, Камском плесах, в низовье Волжского плеса [Яковлев, Яковлева, 2005]. В мае 2002 г. он был впервые обнаружен в приплотинной части Нижнекамского водохранилища [Яковлев, Яковлева, 2004].

Упоминание о находках моллюска *L. naticoides* на Средней Волге можно найти в работе А.Л. Бенинга [1924], который отмечает обнаружение пустых раковин моллюска в р-не г. Казани еще в начале прошлого века. Моллюск впервые был обнаружен в бассейне Волги в 1952 г., в период создания Волго-Донского канала. Интенсивно продвигаясь вверх по Волге, моллюск становится в настоящее время обычным видом в большинстве ее водохранилищ. Сравнительно недавно появились сообщения о постепенном расселении моллюска вверх по Волге, а также о значительном увеличении численности его популяции в Саратовском водохранилище [Зинченко, Антонов, 2005].

Первые находки моллюска в среднем и нижнем течении Куйбышевского водохранилища отмечены в начале 1990-х гг. [Ахметзянова, Махнин, 2000; Зинченко, Антонов, 2005; Зинченко и др., 2008; Куйбышевское ..., 2008]. Затем он был указан и для верховья водохранилища, а также устьевых участков рек Меши, Свяги и Казанки, впадающих в Куйбышевское водохранилище [Экологические..., 2003]. Например, в устье р. Казанки численность моллюска в конце 1990-х гг. составляла на

мелководье 120 экз./м², биомасса – 5.6 г/м². Он обнаружен нами в 2002 г. в Нижнекамском водохранилище: в низовье (около г. Набережные Челны) и в устьевой части р. Белой [Яковлев, Яковлева, 2005]. Однако там его количественные показатели гораздо ниже по сравнению с Куйбышевским водохранилищем [Яковлев и др., 2009].

Единичные особи брюхоногого моллюска *Ph. acuta* были обнаружены нами в р-не г. Казани в 1998 и 2009 гг. [Яковлева и др., 2010]. Он известен как представитель североамериканской фауны и как широко распространенный вид в пресноводных бассейнах фактически всех континентов (за исключением Антарктиды).

Отряд **Mysidacea**. В настоящее время в верхних плесах Куйбышевского водохранилища мизиды представлены 3 видами: *P. intermedia*, *P. lacustris* и *P. ullskyi*. В 1958 г. в р-не г. Казани было выпущено 4 вида мизид (*P. lacustris*, *P. intermedia*, *P. ullskyi* и *P. baeri*) [Миловидов, Егерёва, 1985]. В 1970-х гг. численность *P. ullskyi* возростала, а к 1980-м гг. доля этого вида достигала 40% численности всех видов мизид. В настоящее время мизиды обычны в Камском и Волжском плесах [Яковлев, Яковлева, 2004; Яковлева и др., 2009]. С учетом того, что А. Державин [1910] в своей работе указывал обнаружение *P. ullskyi*, *P. intermedia* еще в 1901 г. под Саратовом, можно их определить как вторичные интродуценты, так как многие каспийские виды могли исчезнуть до сооружения водохранилищ под влиянием бытового и промышленного загрязнения [Мордухай-Болтовской, 1978]. Однако ни один из видов мизид, завезенных в Куйбышевское водохранилище, не стал доминирующим среди высших ракообразных [Экологические ..., 2003].

Механизмы распространения кумовых ракообразных (Отряд **Cumacea**) в пресноводных бассейнах в пределах Понто-Каспийского региона связывают с миграцией через искусственные каналы и бассейны, а также с преднамеренным вселением их как пищевого объекта для

рыб [Băcescu, 1992]. В результате интродукции в Волгу границы распространения отдельных видов кумовых сильно расширились. В Куйбышевском водохранилище встречаются виды, относящиеся к одному семейству Pseudocumatidae: *S. cercaroides*, *pectinata* и *P. sowinskyi*.

Отряд **Amphipoda**. За исключением байкальского вида *G. fasciatus* все остальные амфиподы – виды Понто-Каспийского фаунистического комплекса [Invasive ..., 2002; Биологические ..., 2004; и др.]. Однако ряд видов был представлен на Средней и Нижней Волге еще в начале прошлого века. Так, *Ch. curvispinum* был обнаружен в 1901 г. под Саратовом, а в 1904 г. – *D. haemobaphes* и *P. abbreviatus* [Державин, 1910]. Вблизи г. Казани их состав был более разнообразен: были отмечены *P. abbreviatus*, *P. sarsi* и *D. haemobaphes*. В начале прошлого столетия они были обнаружены в нижнем течении р. Камы. Отмечали наличие *P. abbreviatus*, *P. sarsi*, *Ch. curvispinum*, *D. haemobaphes* на Средней Волге и другие авторы [Курбангалиева, 1938; Аристовская, 1945; и др.].

Создание водохранилищ и связанные с этим изменения оказались благоприятными для некоторых видов амфипод и привели к росту численности их популяции. Несколько интродуцированных видов бокоплавов успешно акклиматизировались в водохранилищах Волги [Мордухай-Болтовской, 1978; и др.]. К настоящему времени в верхней части Куйбышевского водохранилища обнаружено 11 видов амфипод.

Отряд **Decapoda**. Японская креветка *M. nipponense*, выпущенная с целью улучшения кормовой базы для рыб в Заинское водохранилище, стала там обычным видом. В летний период креветки мигрируют вниз по р. Зай до прилегающей акватории Камского плеса Куйбышевского водохранилища и устьевого участка р. Вятки [Пирогов и др., 1990; Куйбышевское ..., 2008; Яковлева и др., 2009].

Узкопалый рак *P. leptodactylus* начал расселяться в прошлом веке вверх по бассейну Волги, вытесняя широкопалого рака *Astacus astacus*. Вид включен в Красную

книгу Республики Татарстан [Красная ..., 2006]. В последнее десятилетие наблюдается устойчивое увеличение численности и частоты встречаемости раков в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах [Yakovlev, Yakovleva, 2005; Кашеваров, Яковлев, 2007; Яковлев, 2010]. Вероятно, с учетом многочисленности и его статуса как чужеродный вид следует рассмотреть возможность исключения его из списка охраняемых видов.

Таким образом, Куйбышевское водохранилище, включая его верховье, выделяется среди многих водохранилищ Волги наибольшим количеством инвазионных видов [Куйбышевское ..., 2008; Яковлева и др., 2009]. Возможно, это происходит благодаря тому, что огромное по размерам водохранилище характеризуется многообразием условий обитания в его различных участках, а также в связи с его транзитным положением в средней части р. Волги.

Если сравнивать состав бентосных инвазионных видов верхних плесов Куйбышевского водохранилища и других Волжских водохранилищ, то видно, что наименьшее сходство наблюдается с Горьковским и Волгоградским водохранилищами, а максимальное – с Нижнекамским (табл. 2).

Наименьшее видовое сходство характерно для фауны ракообразных. Все виды инвазионных видов в Рыбинском и Ивановском водохранилищах представлены в фауне верховья Куйбышевского водохранилища. За исключением Волгоградского водохранилища повсеместно встречается *D. polymorpha*. Другой вид *D. bugensis* и полихета *H. invalida* отмечены для всех водоемов. Моллюск *L. naticoides* был впервые обнаружен в 2005 г. на прибрежных мелководьях северной части Чебоксарского водохранилища [Тютин, Слынько, 2008]. Следует отметить, что он пока еще не указан для бассейна Верхней Волги [Щербина, 2009].

Количественные показатели обилия инвазионных видов.

Среди бентосных инвазионных видов, выявленных в верховье Куйбышевского

водохранилища, наиболее часто в пробах встречаются *D. polymorpha* (53.4%), *L. naticoides* (45.5%) и *D. bugensis* (34.7%). Частота встречаемости *H. invalida*, *Ch. curvispinium*, *D. haemobaphes* и *O. obesus* находится в пределах 10–25%. Остальные вселенцы в рассматриваемой акватории водохранилища встречаются гораздо реже.

Относительная численность и биомасса вселенцев на мелководных участках (глубины < 1.5 м) рассматриваемой части Куйбышевского водохранилища составляет 34.6 и 47.1% суммарных показателей зообентоса. Следовательно, в данном биотопе преобладают аборигенные виды (табл. 3).

Таблица 2. Соотношение инвазионных видов зообентоса водохранилищ Волги и других водоемов (в скобках – количество общих видов в других водоемах и в верхних плесах Куйбышевского водохранилища)

Группа	В.в. ¹	К.в. ²	К.в.в. ³	Н.в. ⁴	Г.в. ⁵	Р.в. ⁵	И.в. ⁵
Polychaeta	2(2)	3(3)	3	0	1(1)	1(1)	1(1)
Oligochaeta	0	2(2)	2	1(1)	1(1)	2(2)	0
Hirudinea	1(0)	2(1)	1	0	1(1)	1(1)	1(1)
Bivalvia	2(2)	4(3)	3	3(3)	2(2)	2(2)	2(2)
Gastropoda	0	2(1)	2	0	0	0	0
Crustacea	14(5)	27*(19)	19	11(10)	2(2)	1(1)	1(1)
Всего	19(9)	40*(29)	30	15(14)	7(5)	7(7)	5(5)

В.в. – Волгоградское водохранилище; К.в. – Куйбышевское водохранилище, К.в.в. – верховье Куйбышевского водохранилища, Н.в. – Нижнекамское водохранилище, Г.в. – Горьковское водохранилище, Р.в. – Рыбинское водохранилище, И.в. – Ивановское водохранилище; источники: ¹ – [Filinova et al., 2008]; ² – [Куйбышевское ..., 2008]; ³ – [Яковлев, Яковлева, 2004], ⁴ – [Яковлева и др., 2009]; ⁵ – [Щербина, 2009]; *с добавлением рака узкопалого, не приведенного в списке [Куйбышевское ..., 2008].

Таблица 3. Средняя относительная (%) численность (*N*) и биомасса (*B*) бентосных инвазионных видов в качественных пробах (прибрежные мелководья верхних плесов Куйбышевского водохранилища)

Группа/таксон	<i>N</i>	<i>B</i>
Polychaeta	< 0.01	< 0.01
Oligochaeta	< 0.1	< 0.01
Hirudinea	< 0.01	< 0.01
<i>L. naticoides</i>	12.3±1.8	20.6±2.6
<i>Ph. acuta</i>	< 0.01	< 0.01
<i>M. colorata</i>	< 0.01	< 0.01
<i>D. polymorpha</i>	5.1±1.1	5.6±1.1
<i>D. bugensis</i>	1.6±0.6	3.0±0.9
Cumacea	0.4±0.3	< 0.1
Mysidacea	1.9±0.8	2.2±1.0
Corophiidae	0.2±0.1	< 0.1
Gammaridae	14.5±2.2	15.4±2.4
Вселенцы всего*, %	36.4±3.0	47.1±3.3

* – с учетом всех вселенцев

Полихета *H. kowalewskii*, моллюск *M. colorata*, кумовые рачки *P. pectinata* и *P. sowinskyi*, бокоплавы *Ch. curvispinum* и *D. villosus* на мелководьях рассматриваемой акватории водохранилища не обнаружены. Напротив, полихета *M. caspica*, олигохета *P. heuscheri*, моллюск *Ph. acuta*, мизиды *P. intermedia* и *P. lacustris*, бокоплавы *G. fasciatus* и *P. robustoides* встречаются лишь на мелководьях.

Основной вклад в общие показатели численности и биомассы вселенцев на мелководьях водохранилища вносят брюхоногий моллюск *L. naticoides* и гаммариды. Аннелиды в данном биотопе крайне редки, их вклад в общие показатели вселенцев и зообентоса незначителен. Моллюски *D. polymorpha* и, особенно *M. colorata* и *D. bugensis*, уступают по всем показателям.

В количественных пробах, взятых с помощью дночерпателей, численность вселенцев в период исследования составила в среднем 1750 экз./м², а биомасса – 537.7 г/м². На их долю приходится большая часть численности и биомассы всего зообентоса (табл. 4).

Максимальные значения численности бентосных вселенцев в наших сборах составили 38.0 тыс. экз./м² (Волжский плес, Свяжский залив, июль 2007 г.), а биомассы – 16451.3 г/м² (Волжский плес, р-н н.п. Камское Устье, октябрь 2000 г).

Основу численности и биомассы бентосных сообществ формируют два вида моллюсков: *D. bugensis* и *D. polymorpha*. В рассматриваемой части водохранилища *D. bugensis* в 1990-х гг. существенно уступал по распространению и обилию другому виду – *D. polymorpha*. Однако уже в конце прошлого века количество *D. bugensis* было почти сопоставимо с *D. polymorpha* [Калайда, 2003]. В настоящее время на долю *D. bugensis* приходится примерно 65% суммарной численности и биомассы всех моллюсков-вселенцев. Максимальные значения численности и биомассы, зарегистрированные в наших исследованиях, составили для *D. polymorpha* 11.2 тыс. экз./м² и 8372.0 г/м² и *D. bugensis* 37.8 тыс. экз./м² и 9790.5 г/м². Численность и биомасса обнаруженной впервые в 2005 г. в Чебоксарском водохранилище *D. bugensis* достигали 3.4 тыс. экз./м² и 56000 г/м² [Фролова, Баянов, 2008]. Средняя численность дрейссенид на различных участках Угличского водохранилища в 2000–2003 гг. составляла 500–4800 экз./м², биомасса – 165–2855 г/м² соответственно [Щербина, 2009]. Эти же значения в Ивановском водохранилище (1992, 2000, 2003 гг.) находились в пределах 1873–3800 экз./м² и 3370–4660 г/м²; в озерной части Горьковского водохранилища (1981, 1995, 2000 гг.) – 209–1092 экз./м² и 332–688 г/м².

Таблица 4. Средняя ($M \pm m$) численность (N) и биомасса (B) бентосных инвазионных видов в верхних плесах Куйбышевского водохранилища

Группа/таксон	N		B	
	экз./м ²	%	г/м ²	%
Polychaeta	53±19	2.0±0.7	5.0±0.2	0.7±0.2
Oligochaeta	< 0.1	< 0.1	< 0.1	< 0.1
Hirudinea	< 0.1	< 0.1	< 0.1	< 0.1
<i>L. naticoides</i>	160±24	6.2±1.1	10.3±3.1	1.4±0.4
<i>M. colorata</i>	6±2	0.2±0.1	1.3±0.5	0.2±0.1
<i>D. polymorpha</i>	341±68	13.2±1.2	160.3±56.2	22.3±1.6
<i>D. bugensis</i>	980±277	37.9±1.8	320.7±97.2	44.7±2.4
Mysidacea	2±1	0.08±0.02	0.03±0.02	< 0.1
Cumacea	13±3	0.5±0.2	< 0.1	< 0.1
Corophiidae	92±21	3.5±0.4	0.3±0.1	< 0.1
Gammaridae	104±19	4.0±0.5	1.4±0.3	0.2±0.1
Вселенцы всего	1750.2±316.6	67.6±2.3	494.6±127.5	68.9±2.7

Несмотря на относительно частую встречаемость полихеты *H. invalida* в илистых и илисто-песчаных грунтах Куйбышевского водохранилища ее количественные показатели невысоки [Миловидов, 1986; Калайда, 2003; Степанова и др., 2004; Яковлев и др., 2009] и они существенно уступают показателям в нижерасположенных водохранилищах, например, в Волгоградском [Filinova et al., 2008]. Максимальные значения численности полихеты (3431 экз/м²) и биомассы (5.0 г/м²) в Куйбышевском водохранилище отмечены

10.10.2000 г. в низовье Волжского плеса (глубина 22 м, ил). В период исследования с 2000 по 2008 г. наблюдался значительный рост доли вселенцев в суммарных количественных показателях зообентоса в целом, главным образом в результате резкого увеличения численности и биомассы *D. bugensis* (рис. 2).

Напротив, количественные показатели полихет и ракообразных к 2008 г. существенно сократились (рис. 3).

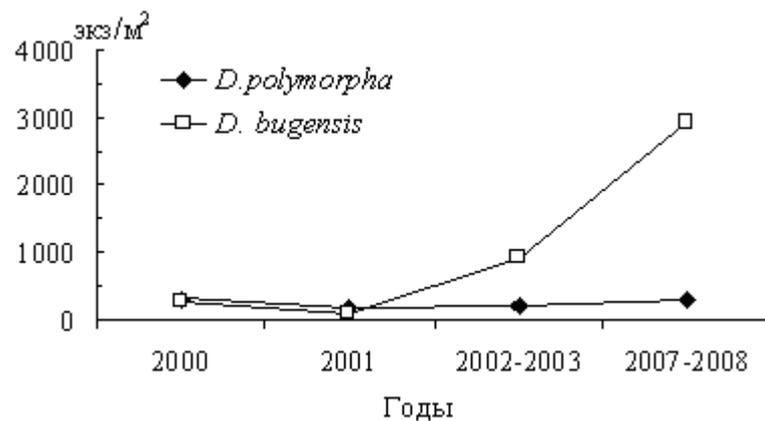


Рис. 2. Многолетняя динамика численности двух видов дрейссенид в верхних плесах Куйбышевского водохранилища.

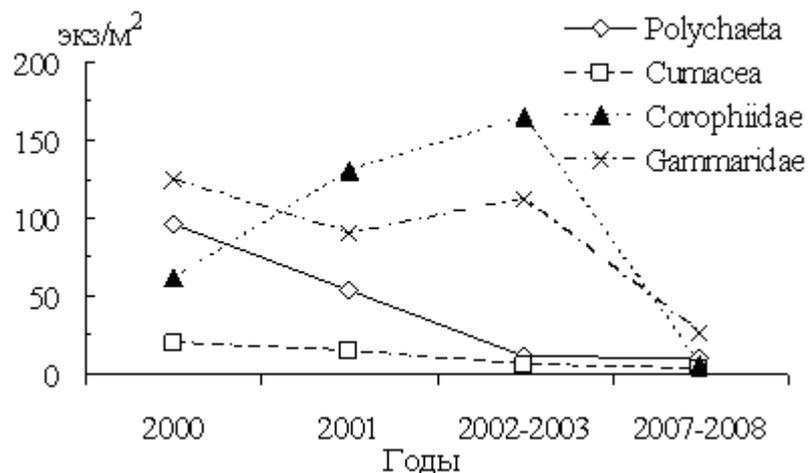


Рис. 3. Многолетняя динамика некоторых систематических групп инвазивных беспозвоночных в верхних плесах Куйбышевского водохранилища.

Уменьшение численности и биомассы полихеты и других представителей инвазионных видов в верхней части водохранилища мы в первую очередь связываем с образованием Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ, из которых стало поступать в Куйбышевское водохранилище существенно меньшее количество аллохтонных взвесей детрита. Во-вторых, возможно, мы наблюдаем явления циклического плана, а именно, сокращение показателей вселенцев после периода «вспышки их развития» на начальных этапах вселения. Типичный фильтратор *D. bugensis* отличается от другого вида дрейссенид большей выраженностью пелофильности, меньшей требовательностью к составу и количеству пищи. Так, по результатам экспериментальных исследований с различной концентрацией хлореллы показано [Щербина, 2009], что при низкой концентрации водоросли скорость фильтрации *D. bugensis* достоверно превышает таковую *D. polymorpha*. Во-вторых, первый вид более эффективно утилизирует пищу [Дрейссена ..., 1994].

Заключение

Таким образом, в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища к настоящему времени выявлено 30 инвазионных видов, что составляет примерно 11% таксономического состава всего зообентоса. По разнообразию среди вселенцев особо выделяются ракообразные – представители главным образом Понто-Каспийского комплекса фауны.

Два вида дрейссенид, и особенно *D. bugensis*, стали доминирующими, которым существенно уступают как другие вселенцы, так и аборигенные виды. Выявлена четкая тенденция увеличения численности и биомассы в последние десять лет лишь у одного вида – *D. bugensis*, что, по-видимому, отражает его дальнейшее прогрессирующее распространение в рассматриваемой части Куйбышевского водохранилища.

Литература

- [1] Антонов П.И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тезисы докладов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- [2] Аристовская Г.В. Влияние заиления на бентос реки Волги // Тр. общества естествоиспытателей при Казанском ун-те. Казань: Татполиграф, 1945. Т. LVII. Вып. 1–2. 145 с.
- [3] Ахметзянова Н.Ш., Махнин В.Г. Трофический статус устья р. Казанки по зообентосу // В сб.: Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан / Ред. М.Х. Хасанов и др. Казань: Новое Знание, 2000. С. 23.
- [4] Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Труды Волжской биол. станции. Саратов, 1924. С. 1–398.
- [5] Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- [6] Бородич Н.Д. Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) (Amphipoda, Gammaridae) в Куйбышевском водохранилище // Зоол. журн. 1979а. Т. 58. Вып. 6. С. 920–921.
- [7] Бородич Н.Д. Распространение и некоторые черты биологии мизид в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. 1979б. 44. С. 42–46.
- [8] Державин А.Н. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги. 1910. 26 с.
- [9] Державин А.Н., Дексбах Н.К., Лепнева С.Г. Каспийские элементы в фауне бассейна верхней Волги // Труды Ярославского естественноисторического об-ва. 1921. Т. III. Вып. 1. С. 26–38.
- [10] Дзюбан Н.А., Слободчиков Н.Б. *Hupania invalida* (Grube, 1860) в волжских водохранилищах и гидробиологический мониторинг // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. № 5. С. 56–59.
- [11] Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 239 с.

- [12] Егерова И.В. Акклиматизация мизид в Куйбышевском водохранилище и их роль в питании окуневых рыб // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 105. С. 232–237.
- [13] Егерова И.В. Краткие итоги работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных // Закономерности формирования кормовой базы и ихтиофауны Куйбышевского водохранилища: Труды Татарского отделения. ГосНИОРХ. 1970. Вып. 11. С. 48–50.
- [14] Жадин В.И. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения // Труды Зоол. института. 1948. Т. VIII. Вып. 3. С. 413–466.
- [15] Зинченко Т.Д., Антонов П.И. Биоинвазивные виды макрозообентоса в поверхностных водах бассейна Средней и Нижней Волги и возможные пути их проникновения // Второй межд. симпоз. по изучению инвазивных видов: Тезисы докладов. Рыбинск-Борок: ИБВВ РАН, 2005. С. 78–79.
- [16] Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского НЦ РАН. 2008. Т. 2. № 10. С. 547–558.
- [17] Иоффе Ц.И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных // Изв. ГосНИОРХ. 1974. Вып. 100. С. 3–226.
- [18] Иоффе Ц.И. Обоснование и результаты акклиматизации беспозвоночных в крупных водохранилищах Волги и Дона // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука, 1968. С. 148–155.
- [19] Калайда М.Л. Современная роль видов-вселенцев Понто-Каспийского комплекса в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Материалы российско-американского симп. по инвазивным видам. Борок: ИБВВ РАН, 2003. С. 165–173.
- [20] Кашеваров Г.С., Яковлев В.А. Размерно-весовые показатели рака узкопалого (*Astacus leptodactylus* Escholz, 1823) в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища // Экология и научно-технический прогресс: Материалы 6-й междунаrodn. научно-практ. конф. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2007. С. 109–110.
- [21] Красная книга Республики Татарстан. Казань: Изд-во «Идель-Пресс», 2006. 832 с.
- [22] Куйбышевское водохранилище: Научно-информационный справочник / Под ред. Г.С. Розенберга, Л.А. Выхристюк. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
- [23] Курбангалиева Х.М. Бентос Аракчинского затона // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Казань: Татполиграф, 1938. Т. 98. Кн. 8. С. 1–94.
- [24] Курбангалиева Х.М. Данные по зообентосу Куйбышевского водохранилища // Наблюдения над формированием фауны Куйбышевского водохранилища: Ученые записки Казанского гос. ун-та. Казань: Изд-во Казанского гос. ун-та, 1966. Т. 123. Кн. 7. С. 34–53.
- [25] Лапкина Л.Н., Свирский А.М. Пиявки *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961) и *Acipenserobdella volgensis* (Zykoff, 1903) – вселенцы в водохранилищах Верхней и Средней Волги // Американско-Российск. симп. по инвазионным видам: Тезисы докладов. Ярославль, 2003. С. 109–111.
- [26] Любин В.А. Изменения в составе малощетинковых червей Куйбышевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1974. Т. X, № 6. С. 47–52.
- [27] Любин В.А. О нахождении *Euiliodrilus vejovskyi* (Oligochaeta, Tubificidae) в волжских водохранилищах // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 10. С. 1579–1580.
- [28] Ляхов С.М., Михеев В.П. Распределение и количество дрейссены в Куйбышевском

- водохранилище на седьмом году его существования // Биология дрейссены и борьба с ней. М.; Л., 1961. XI. С. 150–161.
- [29] Миловидов В.П. Распространение полихеты *Hurania invalida* Grube в Куйбышевском водохранилище // Рыбное хозяйство. 1986. № 5. С. 39–40.
- [30] Миловидов В.П., Егерова И.В. Итоги акклиматизации кормовых беспозвоночных в Куйбышевском водохранилище // Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозвоночных в рыбохозяйственных водоемах (сборник научных трудов). Спб.: ГосНИОРХ, 1985. Вып. 232. С. 22–29.
- [31] Миргородченко Н.Н., Чернышева Э.Р., Аристовская Г.В. Кормовые ресурсы водохранилища // Закономерности формирования кормовой базы и ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. Труды Татарского отд. ГосНИОРХ. 1970. Вып. 11. С. 17–47.
- [32] Мордухай-Болтовской Ф.Д. К вопросу о формировании бентоса крупных водохранилищ // Зоол. журн. 1955. Т. 34. № 5. С. 550–556.
- [33] Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1961. Т. 4, № 7. С. 49–177.
- [34] Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распространение каспийской фауны по современным данным // Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978. С. 100–139.
- [35] Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ляхов С.М. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги // Зоол. журн. 1972. Т. 51. Вып. 1. С. 21–27.
- [36] Пирогов В.В., Фильчаков В.А., Зинченко Т.Д., Карпюк М.И., Едский Л.Б. Новые элементы в составе бентофауны Волго-Камского каскада водохранилищ // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 9. С. 138–142.
- [37] Соснина М.Ф. К биологии паразита длиннопалого рака *Astacotrema tuberculatum* Zaw // Труды Общ-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те. 1947. Т. LYII. Вып. 3–4. С. 165–171.
- [38] Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос, бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во АН РТ, 2004. 228 с.
- [39] Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги // Росс. журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 23–30.
- [40] Фролова Е.А., Баянов Н.Г. Распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1847) в Чебоксарском водохранилище в начале XXI века // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы I-ой Междунар. школы-конф. Борок: Ярославский печатный двор, 2008. С. 151–152.
- [41] Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. Спб., 2009. 49 с.
- [42] Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан (на примере Мешы, Казанки и Свяги) // Под ред. В.А. Яковлева. Казань: Фен, 2003. 289 с.
- [43] Яковлев В.А. Охраняемые водные беспозвоночные Республики Татарстан. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 2010.
- [44] Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2009. Т. 1. С. 38–51.
- [45] Яковлев В.А., Яковлева А.В. Бентосные вселенцы и их роль в формировании биоразнообразия и в функционировании экосистем

- Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Актуальные экологические проблемы РТ: Материалы V Республ. научн. конф. Казань: Отечество, 2004. С. 245–246.
- [46] Яковлев В.А., Яковлева А.В. Полихета *Hurania invalida* (Polychaeta Ampharetidae) в Куйбышевском водохранилище: распределение, размерно-весовые характеристики // Российский журн. биол. инвазий. 2010. № 1. С. 44–55.
- [47] Яковлев В.А., Яковлева А.В. Современные инвазии бентосных вселенцев в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тезисы докладов Международн. научн. конф. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 342–343.
- [48] Яковлева А.В. Фауна и экология инвазионных видов в донных сообществах верхних плесов Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 22 с.
- [49] Яковлева А.В., Яковлев В.А., Мезикова Д.В. О первых находках брюхоногого моллюска *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища // Материалы докладов научно-практической конф. гидробиологов, посвященной памяти проф. Х.М. Курбангалиевой. Казань: Изд-во КГУ, 2010. С. 107–108.
- [50] Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их распределение в верхней части Куйбышевского водохранилища // Ученые записки КГУ. 2009. № 151. Кн. 2. С. 231–243.
- [51] Băcescu M. Cumacea // II Crustaceorum Catalogus. 1992. Vol. 8. P. 175–468.
- [52] Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time // Hydrobiologia. 2006. Vol. 571. P. 133–146.
- [53] Filinova E.I., Malinina Yu.A., Shlyakhtin G.V. Bionvasions in Macrozoobenthos of the Volgograd Reservoir // Russian J. Ecol. 2008. Vol. 39. № 3. P. 193–197.
- [54] Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management / Eds. Lappkoski E., Gollasch S., Olenin S. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 608 p.
- [55] Kalayda M.L., Yakovlev V.A. Ponto-Caspian invaders in Kuybyshev reservoir (Volga River) // Biological Invasions in Holarctic. Intern. Conf., Borok, 2001. Yaroslavl: IBIW RAS, 2001. P. 74–76.
- [56] Yakovlev V.A., Yakovleva A.V. Benthic invaders and their role in communities of the Kuybyshev and Nijnekamsk reservoirs // Alien species in Holarctic. Book of Abstracts, Second International Symposium. Rybinsk-Borok: IBIW RAS, 2005. P. 39–40.

RECENT FAUNA AND QUANTITATIVE PARAMETERS OF THE INVASIVE INVERTEBRATES IN ZOOBENTHOS OF THE UPPER REACHES OF KUYBYSHEV WATER RESERVOIR, RUSSIA

© 2010 Yakovleva A.V., Yakovlev V.A.

Kazan State University, Kremlevskaya St., 18, 420008, Kazan, Russia,
d.bugensis@mail.ru

On the basis of the data for 1998-2008 the review of the invasive zoobenthos species of the upper reaches of the Kuybyshev Water Reservoir is given. In total 30 species are revealed: polychaetes – 3, oligochaetes – 2, leeches – 1, mollusks – 5, crustaceans – 19 (gammarids – 9, corophiums – 2, cumaceans and mysids – on 3, Galician crayfish *Astacus leptodactylus* and shrimp *Macrobrachium nipponense*). Share of all invasive species is equal to 10.8 % of the total zoobenthos species. For the first time for the Kuybyshev Water Reservoir the polychaeta *Hypaniola kowalewskii*, oligochaeta *Potamothrix heuscheri*, gastropod mollusk *Physella acuta*, crustaceans *Pterocuma pectinata*, *Stenocuma cercaroides*, *Dikerogammarus villosus* and *Pontogammarus robustoides* are specified. Quantitative data of the main groups and separate species of invaders are shown. Reduction in number and biomass in the majority of invasive species except for the mollusk *Dreissena bugensis*, which number during the examined period increased approximately ten times, is marked.

Key words: zoobenthos, invasive species, composition, number, biomass, Kuybyshev Water Reservoir, Russia.