



Российская Академия Наук



ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ В ГОЛАРКТИКЕ

INVASION OF ALIEN SPECIES IN HOLARCTIC



Российская академия наук
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова
Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова

ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ В ГОЛАРКТИКЕ

материалы
российско-американского симпозиума по инвазийным видам,
Борок, Ярославской области, Россия,
27—31 августа 2001 г.

Борок, 2003

В книге представлены материалы Американско-российского симпозиума по инвазивным видам, 27—31 август 2001, Борок, Россия. Материалы сгруппированы по четырем основным разделам: Общие проблемы, Растения, Беспозвоночные, Рыбы. Обсуждается обширный спектр проблем, связанных с появлением и распространением инвазивных растений и животных. Борок, 2003. С. 428.

Книга рассчитана на широкий круг специалистов: лимнологов, гидро-биологов, экологов, ботаников, зоологов, географов, специалистов по охране природы, работников рыбного хозяйства.

Спонсоры:

США: Отдел биологических ресурсов Геологической службы США, Агентство охраны окружающей среды США, Служба леса Министерства сельского хозяйства США, Смитсоновский Центр исследований окружающей среды, Служба рыбы и дичи США, Национальная администрация океанов и атмосферы

Ответственные редакторы:

академик Д. С. Павлов,
доктор биологических наук Ю. Ю. Дгебуадзе,
кандидат биологических наук Л. Г. Корнева
кандидат биологических наук Ю. В. Слынько

Редакционная коллегия:

кандидат биологических наук Д. Ф. Павлов,
кандидат биологических наук Г. Х. Щербина

Компьютерная верстка:

А. И. Цветков

Перевод с английского:

Д. Ф. Павлов



© Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, 2003
© Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 2003

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

152742 п/о Борок, Некоузский район, Ярославская область

Телефон/факс: (08547) 2-40-42

e-mail: ibiw@mail.ru

WWW: <http://www.ibiw.yaroslavl.ru>

ВВЕДЕНИЕ

Настоящее издание представляет собой сборник статей по докладам, заслушанным на американско-российском симпозиуме по инвазийным видам, который прошел в августе 2001 года в поселке Борк Ярославской области.

Проблема биологических инвазий чужеродных видов стала актуальной для человечества со второй половины XX-го века. Именно ученые обратили внимание на то, что хозяйственная деятельность человека по деформации природных экосистем, строительство каналов и тоннелей, интенсификация перевозок грузов, искусственная интродукция привели к гигантскому росту числа случаев расширения видами живых организмов своих естественных ареалов. Понимание важности исследований и практических мероприятий в отношении инвазийных видов теперь пришло и к руководителям многих государств. Подписанная в 1992 году в Рио-де-Жанейро «Конвенция о биологическом разнообразии» содержит специальный раздел о предотвращении и смягчении воздействий чужеродных видов на биологическое разнообразие природных экосистем.

Чтобы понять важность проблемы биологических инвазий чужеродных видов достаточно привести несколько примеров, касающихся нашей страны: колорадский жук, сорняки рода амброзия, золотистая картофельная нематода, фитопатогенный гриб фомопсис подсолнечника, гребневик мнемииопсис, моллюск дрейссена, рачек церкопагис, рыба ротан.

Почему симпозиум в Борке организовали именно Россия и США? Этому есть несколько причин. Прежде всего, проблема инвазий чужеродных видов в силу обширности территорий наших стран ставит перед учеными и практиками охраны природы довольно схожие задачи. В частности, перенос видов из одного зоогеографического региона или водного бассейна в другой у нас не сопровождается пересечением государственной границы, что существенно облегчает проникновение чужеродных видов в новые экосистемы. Кроме того, американский континент несколько раньше и в большей степени пострадал от пришельцев. Соответственно для российских специалистов важно использовать уже имеющийся опыт, полученный американскими коллегами. В последние годы в связи с интенсификацией транспорта между нашими странами существенно возросло число видов, которыми обмениваются наши страны (например, у нас появился американский гребневик, в Северной Америке расселяются наши дрейссена и ерш). В связи с этим необходим обмен информацией между специалистами по вопросам быстрой идентификации и оценки риска воздействия вселенцев на аборигенные экосистемы. И, наконец, симпозиум в Борке проводился в рамках российско-американского соглашения в области охраны окружающей среды (Проблема 5 «Охрана природы и организация заповедников»). Этому соглашению уже более трех десятков лет и оно принесло большую пользу делу сохранения живой природы в обеих странах. Долговременные контакты между

Российской академией наук, Службой управления ресурсами рыб, диких животных и растений США и Геологической службой США позволили организовать весьма представительный симпозиум.

Почему симпозиум был проведен именно в Борке? Следует признать, что работы по биологическим инвазиям чужеродных видов в современном понимании этой проблемы в России начаты сравнительно недавно. Одним из первых, кто совместно с двумя другими институтами Отделения биологических наук Российской академии наук (Зоологическим институтом и Институтом проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова) начал интенсивные исследования в этом направлении был Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина в Борке. В ходе этих исследований была показана роль одного из основных для европейской части России транзитных путей расселения водных организмов. Гидростроительство превратило Волгу в каскад водохранилищ и посредством межбассейновых каналов — в транс-бассейновую Понто-Каспийско-Беломоро-Балтийскую водную систему. Работы на Понто-Каспийско-Волжском транзитном пути продемонстрировали как динамику инвазийного процесса, так и характер воздействия видов-вселенцев на аборигенные экосистемы. Поселок Борок находится непосредственно на транзитном пути гидробионтов из Черного моря и Каспия в Балтику и далее до Великих озер США. Упомянутые институты Российской академии наук были одними из основных организаторов симпозиума в Борке при этом, конечно, основная нагрузка упала на хозяев симпозиума — Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН.

По мнению всех без исключения участников, а в Борке собрались 29 специалистов из США, 4 — из Канады и более 150 из России, симпозиум прошел очень хорошо. Были заслушаны доклады по инвазиям организмов во все основные типы экосистем, особое внимание было уделено мониторингу и вопросам борьбы с последствиями воздействий чужеродных видов. Безусловной удачей была организация специальных рабочих групп, в ходе работы которых не только обсуждались конкретные проблемы инвазий, но и были определены возможные точки соприкосновения интересов, обозначены предполагаемые совместные проекты.

Представляется важным, что в работе симпозиума приняли участие представители организаций России, которые на протяжении многих лет занимались интродукцией «хозяйственно ценных» организмов (учреждений Госкомрыболовства РФ) и контролем за проникновением в нашу страну вредителей лесного и сельского хозяйства (учреждений, связанных с карантинной службой). Безусловно, накопленный специалистами этих организаций опыт необходимо использовать при прогнозировании и разработке мер по предотвращению и смягчению воздействий чужеродных видов на естественные и искусственные биосистемы.

Как уже отмечалось, Россия с некоторым опозданием включилась в разработку проблем, связанных с инвазиями чужеродных видов. Однако наличие высококвалифицированных специалистов и многолетних наблю-

дений на ряде экосистем позволяет быстрыми темпами улучшить ситуацию по этой исключительно важной общебиологической проблеме.

Важным этапом исследований последних лет было выявление основных транзитных путей инвазионного процесса. Наибольшие успехи достигнуты в определении путей проникновения в Россию сорных растений и насекомых-вредителей. Большинство этих путей связано с потоками сельскохозяйственных грузов. Установлено, что возросшее в последние 20—30 лет расселение водных организмов обусловлено строительством каналов, плотин и интенсификацией транспортных перевозок. Начаты работы по мониторингу чужеродных видов гидробионтов по Черноморско-Каспийско-Волжскому транзитному пути. Установлено, что продвижение чужеродных видов (в настоящее время их более 20-ти) идет в несколько этапов, на каждом из которых происходит образование устойчивых самовоспроизводящихся популяций. Наблюдения, выполненные на волжских водохранилищах показали, что водоемы с высоким уровнем разнообразия рыбного населения оказываются в большей степени уязвимыми для чужеродных видов.

В последние годы сделаны первые шаги по инвентаризации инвазийных видов России с представлением результатов в доступной для исследователей и представителей регулирующих организаций форме. Созданы базы данных по основным группам организмов и для регионов (бассейны Балтийского моря, Волги).

В настоящее время довольно остро стоит задача координации всех исследовательских групп, занимающихся проблемами инвазий чужеродных видов. В этом отношении симпозиум в Борке послужил делу такой координации не только исследований российских, но и трансконтинентальных инвазий. В будущем мы надеемся, что подобная координация будет продолжена в рамках российско-американского сотрудничества по Проблеме 5, а в пределах России при выполнении целевых проектов Министерства промышленности, науки и технологий РФ. Определенную роль в процессе такой координации может сыграть и секция «Инвазийные виды» Комиссии Российской академии наук по сохранению биоразнообразия, созданная в 2002 году.

Во время заключительного совещания Организационного комитета симпозиума по инвазийным видам было высказано предложение проводить такие встречи регулярно — один раз в 3—4 года. При этом, высоко оценивая первый симпозиум было предложено не зависимо от места будущей встречи именовать его Борок-2. Будет так или иначе определит время, но плодотворность научных контактов, публикаций и обсуждений научных материалов по столь актуальной проблеме как биологические инвазии чужеродных видов представляется очевидной.

Д. С. Павлов
Ю. Ю. Дгебуадзе
Ю. В. Слынько

РЕЗОЛЮЦИЯ

РОССИЙСКО-АМЕРИКАНСКОГО СИМПОЗИУМА

ПО ИНВАЗИЙНЫМ ВИДАМ

Борок, Россия 27—31 августа 2001 г.

ПОСКОЛЬКУ и США и РФ обладают обширными природными ресурсами и территориями, вносящими большой вклад в экономику и качество жизни каждой из наций;

ПОСКОЛЬКУ случайная и намеренная интродукции растений, животных и микроорганизмов, не являющихся аборигенными на их национальных территориях, нарастает в РФ и США в результате расширения транспортных сообщений и торговли, наносит экономикам двух стран огромный ущерб, измеряемый только для США миллиардами долларов в год;

ПОСКОЛЬКУ значительное число сходных многообразных климатических условий, местообитаний и видов, а также расширение международной торговли, делающее наши страны особенно уязвимыми к взаимной интродукции и распространению инвазийных видов, требует тесного сотрудничества и взаимных усилий для минимизации дальнейших перекрестных инвазий;

ПОСКОЛЬКУ некоторые из этих видов стали чужеродными в экосистемах США и России и наносят существенный вред окружающей среде, богатому природному наследию и экономике каждой из этих стран;

ПОСКОЛЬКУ инвазийные виды из США, такие как некоторые виды амброзии, вызывающие серьезные респираторные заболевания у людей, или дрейссена, происходящая из России, которая создает препятствия в водных путях и техногенных водоемах США, влекут за собой значительный и растущий экономический ущерб обществам наших стран;

ПОСКОЛЬКУ биоинвазии стали предметом нарастающей тревоги для промышленности, сельского и рыбного хозяйства и организаций, занимающихся охраной природной среды в обеих странах;

ПОСКОЛЬКУ ученые и руководители, имеющие отношения к использованию природных ресурсов озабочены нарастающим воздействием вселенцев на аборигенные виды и, особенно, вследствие нарастающего обмена чужеродными видами, продвигающимися по коридору «Понто-Каспий — Волжская речная система — Балтийское море» и, затем, попадающими в Великие Озера и внутренние водные пути США, так же как обмен видами между другими уязвимыми местообитаниями, включая водно-болотные и сельскохозяйственные угодья и пастбища;

ПОСКОЛЬКУ ведущие специалисты США и РФ определили, что срочно необходимы научная информация и новые технологии для предотвращения новых внедрений чужеродных видов, обеспечения быстрого обнаружения, оценки и принятия мер, отслеживания вселенцев, и обеспечения эффективного долговременного контроля числен-

ности и восстановления местообитаний, нарушенных в результате биоинвазий;

ПОСКОЛЬКУ, Северо-Европейская Инициатива в Области Окружающей Среды определила инвазийные виды, как проблему особой значимости для США, России и Северной Европы;

ПОСКОЛЬКУ Российская Федерация и Соединенные Штаты Америки совместно подписали документ об Инвазийных Видах, как отдельный проект в рамках Проблемы V (Охрана природы и организация заповедников) соглашения между Правительством Соединенных Штатов Америки и правительством Российской Федерации о Сотрудничестве в Области Охраны Окружающей Среды;

ПОСКОЛЬКУ многие специалисты из США и России участвуют в Глобальной Программе по Инвазийным Видам и других международных и региональных программах с целью координации их усилий в глобальном масштабе;

ПОЭТОМУ для того, чтобы обеспечить, поощрить и поддержать эффективную научную и техническую координацию, имеющую целью снизить нарастающую угрозу биологических инвазий на наших национальных территориях, регионах и в глобальном масштабе, специалисты, собравшиеся в Борке (Россия) рекомендуют нижеследующие принципы и концепции, которые могут послужить руководством для развития совместных исследовательских программ в рамках Проблемы V Американо-Российского соглашения в области окружающей среды, ВКЛЮЧАЯ:

- обмен информацией, опытом, стандартами и методологиями для определения угроз, происходящих от инвазийных видов;

- совместную разработку исследовательских проектов и обменов между учеными США и РФ;

- совместную разработку и испытание технологий по предотвращению, выявления, быстрой оценке опасности, мониторингу и контролю численности инвазийных видов;

МЫ В ДАЛЬНЕЙШЕМ СОГЛАСНЫ, в пределах своих возможностей, способствовать:

- развитию обширной и взаимно-управляемой информационной сети по инвазийным видам, которая обеспечивает широкий круг полезных для пользователей информационных продуктов и механизмов;

- развитию эффективного обмена научной информацией для стимулирования общественной озабоченности и в образовательных целях для всех общественных групп, по проблеме видов-вселенцев;

- развитию механизмов и взаимного сотрудничества для эффективного обеспечения надежной информации для политиков и специалистов-практиков;

- координации планирования и развития совместных региональных и национальных планов мероприятий, направленных на решение проблемы инвазионных видов.

КРОМЕ ТОГО, МЫ СОГЛАСНЫ начать совместную работу в следующих критических областях, которая обеспечит срочно необходимую информацию для руководителей обеих стран:

- исследования по путям распространения биоинвазий и их предотвращению;

- экспериментальные экологические исследования инвазионных видов, представляющих особую опасность;

- исследования по акклиматизации инвазионных видов в их новых экосистемах;

- генетике инвазионных видов;

- обмен информацией по методологиям контроля численности и проведения модельных исследований;

- воздействие видов-вселенцев на аборигенные виды;

- воздействие вселенцев на функционирование экосистем;

- методологии превентивного моделирования;

- обмен моделями работы правовых структур, межведомственной координации и развития политики;

- совместной разработки информационной сети по инвазионным видам.

В ЗАВЕРШЕНИЕ мы бы хотели, чтобы положения данного документа послужили импульсом к развитию механизмов коммуникации в обеих странах, которая завершилась бы использованием этой научной информации для того, чтобы помочь общественности наших стран в охране и устойчивом развитии наших естественных флор и фаун в меняющемся мире.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В АРАЛЬСКОМ МОРЕ

Аладин Н. В., Плотников И. С., Филиппов А. А.

*Зоологический институт РАН,
199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1, Россия,
E-mail: aral@zin.ru*

Впервые идея акклиматизации в Каспийском и Аральском морях кормовых беспозвоночных была высказана еще в 1932 г. Л. А. Зенкевич и Я. А. Бирштейн (1934), а затем и А. Ф. Карпевич (1947) отмечали, что в фауне моря отсутствовали многие формы водных беспозвоночных, составляющие большие биомассы в других водоемах и являющиеся там ценной пищей для рыб. Вследствие малого разнообразия фауны имеющиеся виды рыб были не способны эффективно использовать все кормовые ресурсы водоема. Было признано необходимым пополнение бедной в фаунистическом отношении биоты Аральского моря новыми, ценными в промысловом отношении, рыбами, а также в качестве кормовых объектов для них и водными беспозвоночными.

Рыбопродуктивность моря ограничивалась слабым развитием зообентоса в прибрежных районах, в открытых же частях моря он недоиспользовался рыбами (Карпевич, 1960 б). Предлагалось укрепить кормовую базу прибрежья, где откармливалась молодь промысловых рыб путем акклиматизации новых видов (Яблонская, 1961), а также вселить рыб, способных использовать кормовые ресурсы в центральной части моря (Карпевич, 1960 б).

Необходимость акклиматизационных работ обосновывалась также возможным изменением гидрохимического режима моря вследствие сокращения стока рек и увеличения солености воды в Арале. А. Ф. Карпевич (1953, 1975) обращала внимание на то, что в случае изъятия даже небольшого количества пресной воды, экосистема моря существенно изменится. Когда большую часть донных беспозвоночных моря составляли виды пресноводного и солоновато-водного происхождения, изменение гидрологического режима, и, в первую очередь, повышение солености, грозило непредсказуемыми последствиями. Для сохранения рыбохозяйственного значения моря при его осолонении было признано необходимым вселение в Арал эвригалинных видов рыб и беспозвоночных (Карпевич, 1975).

Разными исследователями предлагался большой набор потенциальных акклиматизантов. Л. А. Зенкевич и Я. А. Бирштейн (1934) предлагали акклиматизировать в море кормовых беспозвоночных *Abra ovata*

(Philippi) и *Mytilaster lineatus* (Gmelin). В 30-х гг. XX в. обсуждалась возможность вселения в Арал каспийских бокоплавов, креветок, краба, а также некоторых солоновато-водных видов из Азово-Черноморского бассейна, Балтийского и дальневосточных морей (Бенинг, 1936; Аверинцев, 1936; Зенкевич, Бирштейн, 1937 а, б; Зенкевич, 1938 а, б). Л. А. Зенкевич (1947) подчеркивал большие перспективы акклиматизации в Арале высших раков. Б. С. Ильин (1954) и Н. З. Хусаинова (1968), предлагали для вселения каспийских мизид. А. Ф. Карпевич (1948) предлагала для акклиматизации в Арале ряд каспийских беспозвоночных: ракообразных Mysidacea, Corophiidae, Cumacea, *Leander*, *Astacus leptodactylus* Esch., а также червей *Nereis succinea* Leuck., *N. diversicolor* O. F. Müller, *Nephtys hombergii* Aud. et M. Edw. Позже А. Ф. Карпевич (1960 б) расширила этот список, указав 9 видов двустворчатых моллюсков, 8 видов мизид, по 2 вида корофид и кумовых, 4 вида бокоплавов и многих других водных беспозвоночных. Е. А. Яблонская (1960), считала, что необходимо отдать предпочтение детритоедом, потребителям макро- и микрофитобентоса, а не фильтраторам. А. Ф. Карпевич (1960 б) отмечала, что полихеты могут потеснить хирономид, снизив невозвратимые потери органического вещества за счет вылета имаго насекомых.

После предварительных исследований было рекомендовано вселение мизид (*Mesomysis kowalewskyi*, *Paramysis baeri*, *Limnomysis benedeni*), полихет (*Nephtys hombergii*, *Nereis succinea*), кумовых (*Shizorinchus bilamellatus*, *Pterocuma pectinata*), бокоплавов (*Corophium nobile*, *C. curvispinum*) и моллюсков *Monodacna colorata*.

На первых порах акклиматизационные мероприятия проводились без учета необходимых рекомендаций, планов и разработанной методологии. До 1954 г. производилось вселение только рыб, что привело к подрыву кормовых ресурсов промысловых рыб и появлению некоторых нежелательных элементов, вызвавших нарушение баланса в экосистеме моря (Карпевич, 1975). Первые вселенцы среди водных беспозвоночных появились в Арале случайно, попутно с акклиматизируемыми промысловыми рыбами. Первыми в Арал попали креветки *Palaemon elegans*, завезенные из Каспия в 1954—1957 гг. вместе с кефалью (Карпевич, 1960 б; Малиновская, 1961). В дальнейшем переселение донных беспозвоночных проходило в основном в порядке выполнения плановых работ по акклиматизации. В 1958—1965 гг. в Арал были завезены двустворчатые моллюски *Syndosmya segmentum* и *M. colorata*, полихета *N. diversicolor* и 4 вида мизид. Двустворчатого моллюска *Syndosmya segmentum* Recluz (= *Abra ovata* (Phil.)) завозили в Арал из Азовского моря в 1960—1963 гг. Этот моллюск был зарегистрирован в Арале в 1967 г. (Кортунова, 1970) и к 1976 г. он стал основным компонентом зообентоса (Андреева, 1999).

Nereis diversicolor O.F. Müller завезли в Арал из Азовского моря в 1960 г. В 1968 г. он занял все Малое море и часть Большого (Кортунова, 1970), а в конце 60-х гг. достиг южных районов и заселил все грунты и глубины (Андреева, 1989).

Мизиды (*Mesomysis kowalewskyi*, *M. intermedia* и *Paramysis baeri*) перевозились в Аральское море в 1958—1960 гг. из дельты Дона (Кортунова, 1970; Карпевич, 1960 а; Галактионова, Бинтинг, 1964). К 1964 г. они распространились по всему приустьевому пространству Сырдарьи в пределах распресняемой зоны. В начале 60-х годов было обнаружено только 2 вида — *M. kowalewskyi* и *M. intermedia*. В 1969 г. был обнаружен и третий вид, но не *Paramysis baeri*, а *Metamysis ullskyi* Czern. Предположительно он попал в Арал из водоемов, расположенных в верховьях Сырдарьи (Кортунова, 1970). В 1964 г. мизиды из устья Сырдарьи были перевезены в устье Амударьи (Бекмурзаев, 1974; Хусаинова, 1971). К концу 60-х годов они освоили почти всю акваторию моря. В 1964 и 1965 гг. в Арал неудачно вселяли двустворчатого моллюска *Monodacna (Hypanis) colorata* (Хусаинова, 1971).

Из планктонных беспозвоночных акклиматизировали только средиземноморско-атлантического веслоногого рачка *Calanipeda aquaedulcis* Kritsch. Вселение этой копеподы производилось из Азовского моря в 1965—1966 гг. и в 1970 г. В 1971 г. она стала одним из доминирующих видов в зоопланктоне Арала. Рачки расселились по всему Аралу, заняв место, освободившееся после выедания планктофагами *Arctodiaptomus salinus* (Казахбаев, 1974; Андреев, 1989). При интродукции *Calanipeda aquaedulcis* в Аральское море были занесены личинки краба *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* (Мордухай-Болтовской, 1972), который к концу 80-х годов стал одним из многочисленных видов в Большом море (Андреев, Андреева, 1988).

Последняя попытка интродукции в Арал водных беспозвоночных была предпринята в 1986—1987 гг., когда у северного берега о. Барсакельмес были выпущены азово-черноморские мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. Поскольку к этому времени в Арале практически перестали встречаться необходимые для этих моллюсков жесткие грунты, моллюски не прижились (Аладин и др., 1991).

Начиная с 1927 г., в Аральское море в результате намеренных и попутных акклиматизаций вселились 18 видов рыб, из которых выжили 15 видов. В 1927—1934 гг. из Каспия, а в 1948—1963 гг. из низовьев р. Урал в Арал вселяли севрюгу (*Acipenser stellatus*). В 1929—1932 гг. из Каспия — каспийского пузанка, а в 1954—1956 гг. — 2 вида кефали (*Mugil auratus* и *M. saliens*), которые не выжили. В 1954—1959 гг. из Балтийского моря — салаку (*Clupea harengus membras*). В 1960—1961 гг. из водоемов Китая — белого амура и белого толстолобика *Stenopharyngodon idella* и *Hypophthalmus molitrix*, которые даже вошли в промысел. В результате акклиматизационных мероприятий в Аральском море появилась камбала (*Platichthys flesus luscus*), а в устьях и самих реках — черный амур (*Mylopharyngodon piceus*) и змееголов (*Ophyocephalus argus*). Попутно с плановыми акклиматизантами в море случайно попали несколько сорных видов рыб. Так, при вселении кефали в Арал попутно вселили 6 видов бычков, атерину (*Atherina mochon pontica*) и пухлощекую иглу-рыбу (*Syngnathus nigrolineatus*), которые успешно прижились

(Карпевич, 1975) и к 1958—1959 гг. достигли массового развития (Маркова, 1972). Вспышка численности бычков привела к значительному увеличению нагрузки на зообентос и к резкому сокращению его запасов в середине 60-х годов.

Планктофаги, увеличившие свое влияние за счет салаки, не только быстро исчерпали резерв корма, но даже подорвали основу для его воспроизводства (Карпевич, 1960 б). Выеданию подверглись наиболее крупные виды (*Arctodiaptomus salinus*, *Moina mongolica*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Cercopagis pengoi aralensis*), некоторые стали встречаться редко (*Ceriodaphnia reticulata*, *M. mongolica*), другие же (*Cercopagis pengoi aralensis*) — совсем исчезли. В зоопланктоне стало больше мелких форм, особенно коловраток. В результате, ведущая роль в зоопланктоне Аральского моря перешла к личинкам двусторчатых моллюсков (Кортунова, Луконина, 1970). Планктоноядные рыбы оказывали влияние не только на состояние зоопланктона, но и зообентоса. Поскольку значительная часть зоопланктона моря состояла из планктонных пелагических личинок донных животных (Луконина, 1960), то численности зоопланктона и зообентоса были взаимосвязаны: большее число молодежи, оседающей из планктона на дно, обеспечивало большую биомассу зообентоса, и наоборот (Хусаинова, 1968). Следовательно, подрыв численности зоопланктона не мог не повлечь за собой снижения численности и биомассы зообентоса.

В целом, в период с 1954 по 1986 гг. в Арал было вселено 11 видов водных беспозвоночных, 9 из которых успешно прижились. Надо отметить, что попавшие в море креветка и краб, в рационе которых значительную роль играли донные беспозвоночные, существенно увеличили трофическую нагрузку на зообентос. Считается, что креветка стала причиной исчезновения в море аральского бокоплава. Вероятно также, что нерис способствовал вытеснению из фауны моря прежних представителей инфауны — хирономид и олигохет.

Несмотря на существенное увеличение видового разнообразия ихтиофауны, состав промысловых рыб изменился мало, а сам объем годового вылова возрос незначительно. Более того, плохо продуманные и организованные акклиматизационные мероприятия имели катастрофические последствия для некоторых аборигенных видов. При акклиматизации севрюги из Каспия в Аральское море завезли 2 вида паразитов: кишечнополостное *Polypodium hydriforme* и моногенею *Nitzschia sturionis*. В Аральском море паразиты перешли с севрюги на местного шипа и вызвали сильнейшую эпизоотию. В результате шип перестал встречаться в море.

Таким образом, к настоящему времени в фауне Аральского моря насчитывается 39 видов-вселенцев (табл.). Несмотря на негативные явления, наблюдавшиеся первоначально после появления в море некоторых видов, общие результаты интродукции, тем не менее, могут рассматриваться как положительные.

Виды-вселенцы в Аральском море

№	Группа	Виды	Источник	Год(ы) вселения	Год первого обнару- жения	Статус после акклиматиза- ции	Статус в 1990-х гг.	Эко- лог. статус	Путь вселе- ния	Эф- фekt
1	Pisces	<i>Alosa caspia</i>	Каспий	1929—1932	—	—	—	N	N	0
2		<i>Acipenser stellatus</i>	Каспий	1927—1934/ 1948—1963	1958	—	—	N	N	0
3		<i>Acipenser nudi- ventris derjavini</i>	Дельта р. Урал	1958	—	—	—	N	N	—
4		<i>Acipenser guldenstaedti</i>	?	1978—1980	1981	Редкий	—	N	N	0
5		<i>Clupea harengus membras</i>	Балтий- ское море	1954—1959	1957	Редкий	?	N	N	+
6		<i>Mugil auratus</i>	Каспий	1954—1956	—	—	—	N	N	0
7		<i>Mugil saliens</i>	Каспий	1954—1956	—	—	—	N	N	0
8		<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Китай	1960—1961	1963	Промысло- вый вид	—	N	N	+
9		<i>Hyporhamphichthys molitrix</i>	Китай	1960—1961	1963	Промысло- вый вид	—	N	N	+
10		<i>Aristichthys nobilis</i>	Китай	1960—1961	?	Редкий	—	N	N	+
11		<i>Platichthys flesus</i>	Азовское море	1979—1987	1981	Промысло- вый вид	Промысло- вый вид	N	N	+
12		<i>Mylopharyngodon piceus</i>	Китай	1960—1961	1963	Промысло- вый вид	—	N	N	0
13		<i>Syngnathus abas- ter caspius</i>	Каспий	1954—1956	?	Редкий	—	N	N	—

Продолжение таблицы

№	Группа	Виды	Источник	Год(ы) вселения	Год первого обнару- жения	Статус после акклиматиза- ции	Статус в 1990-х гг.	Эко- лог. статус	Путь вселе- ния	Эф- фekt
14		<i>Atherina boyeri caspia</i>	Каспий	1954—1956	1959	Многочис- ленный	Малочислен- ный	N	П	-
15		<i>Pomatoschistus caucasicus</i>	Каспий	1954—1956	1958	Многочис- ленный	?	N	П	-
16		<i>Neogobius fluviatilis</i>	Каспий	1954—1956	1958	Многочис- ленный	?	N	П	-
17		<i>Neogobius melanostomus</i>	Каспий	1954—1956	1959	Многочис- ленный	-	N	П	-
18		<i>Neogobius syrtan</i>	Каспий	1954—1956	1959	Малочис- ленный	-	N	П	-
19		<i>Proterorichthys marmoratus</i>	Каспий	1954—1966	1959	Малочис- ленный	?	N	П	-
20		<i>Neogobius kessleri</i>	Каспий	1954—1956	1959	Малочис- ленный	-	N	П	-
21		<i>Opichcephalus (Channa) argus</i>	Кара- кумский канал	60-е	1965	Промысло- вый вид	Промысло- вый вид в дельтах рек	N	П	+
22	Monogenea	<i>Nitzschia sturionis</i>	Каспий	1927—1934	?	Обычный	-	Par	П	-
23	Coelenterata	<i>Polipodium hydriforme</i>	Каспий	1927—1934	?	Обычный	-	Par	П	-
24	Mysidacea	<i>Paramysis baeri</i>	р. Дон	1958—1960	-	?	-	N/B	Н	0
25		<i>Paramysis lacustris</i>	р. Дон	1958—1960	1961	Многочис- ленный	В дельтах рек	N/B	Н	+
26		<i>Paramysis intermedia</i>	р. Дон	1958—1960	1961	Многочис- ленный	-	N/B	Н	+

Окончание таблицы

№	Группа	Виды	Источник	Год(ы) вселения	Год первого обнару- жения	Статус после акклиматиза- ции	Статус в 1990-х гг.	Эко- лог. статус	Путь вселе- ния	Эф- фekt
27		<i>Paramysis ullskyi</i>	р. Дон	1958—1960	1963	Малочис- ленный	—	N/B	C	+
28		<i>Limnomysis benedeny</i>	?	?	1975	Малочис- ленный	—	N/B	C	+
29	Decapoda	<i>Palaeomon elegans (squilla)</i>	Каспий	1954—1966	1957	Многочис- ленный	Многочис- ленный	N/B	П	?
30		<i>P. adspersus</i>	Каспий	1954—1966	—	?	—	N/B	П	?
31		<i>Rhythropanopeus harrisi tridentata</i>	Азовское море	1965, 1966,	1976	Многочис- ленный	Многочис- ленный	B	П	+
32	Copepoda	<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	Азовское море	1965, 1966/1970	1970	Многочис- ленный	Многочис- ленный	P	H	+
33		<i>Heteroscope caspia</i>	?	1971	—	—	—	P	H	0
34		<i>Acartia clausi</i>	?	1985, 1986	—	—	—	P	H	0
35	Polychaeta	<i>Nereis diversicolor</i>	Азовское море	1960—1961	1963	Многочис- ленный	Многочис- ленный	B	H	+
36	Bivalvia	<i>Abra ovata</i>	Азовское море	1960, 1961, 1963	1967	Многочис- ленный	Многочис- ленный	B	H	+
37		<i>Monodacna col- orata</i>	?	1964, 1965	—	—	—	B	H	0
38		<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Азовское море	1984—1986	—	—	—	B	H	0
39		<i>Mya arenaria</i>	Азовское море	1984—1986	—	—	—	B	H	0

Примечание. Путь вселения: Н, намеренно; С, случайно; П, попутно при намеренной акклиматизации. Экологиче-
ский статус: N, нектон; B, бентос; N/B, нектобентос; P, планктон. Эффект: —, негативный; +, позитивный; 0, нет; ?, неизвестно.

После вымирания большинства аборигенных видов в связи с беспрецедентным ростом солености значение акклиматизантов, в особенности морских и эвригалинных, в Аральском море существенно возросло. Последние создают основу водных сообществ Арала. Благодаря развитию акклиматизантов продуктивность Арала по сравнению с периодом до начала акклиматизационных работ существенно возросла, а формирование промысловых скоплений камбалы позволяет рассматривать Арал (по крайней мере, северную его часть) в качестве перспективной акватории для восстановления здесь рыбного промысла.

Литература

- Аверинцев С. В. Об увеличении пищевой базы для промысловых рыб Аральского моря (в порядке обсуждения) // Рыбн. хоз-во СССР, 1936, № 8, 54—55.
- Аладин Н. В. Зоопланктон и зообентос прибрежных вод о. Барсакельмес (Аральское море) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989 а, т. 199, 110—114.
- Аладин Н. В., Плотников И. С., Филиппов А. А. Прошлое и настоящее фауны Аральского моря // Зоол. журн., 1991, т. 70, вып. 4, 5—15.
- Андреев Н. И. Зоопланктон Аральского моря в начальный период его осолонения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989, т. 199, 26—52.
- Андреев Н. И., Андреева С. И. Краб *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* (Decapoda, Xanthidae) в Аральском море // Зоол. журн., 1988, т. 67, вып. 1, 135—136.
- Андреева С. И. Макрозообентос Аральского моря в начальный период его осолонения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989, т. 199, 53—82.
- Бекмурзаев Б. Некоторые данные к биологии мизид, акклиматизированных на юге Аральского моря // В кн.: Биол. основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Тез. докл., Ашхабад, 1974, 41—42.
- Бенинг А. Л. Проникновение в Каспийское море некоторых новых для него животных // Природа, 1936, т. 25, № 4, 107—108.
- Галактионова Е. Л., Бинтинг Э. А. Случай поимки мизид, акклиматизированных в Аральском море // Бюлл. МОИП, 1964, вып. 2, 153—154.
- Зенкевич Л. А., Бириштейн Я. А. О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала // Рыбное хоз-во СССР, 1934, № 3, 38—40.
- Зенкевич Л. А., Бириштейн Я. А. Против предложения об акклиматизации китайского краба // Рыбное хоз-во СССР, 1937, № 6, 33—34.
- Зенкевич Л. А. Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солености на некоторых черноморских беспозвоночных. Часть 1. // Зоол. журн., 1938 а, т. 18, вып. 5, 845—876.
- Зенкевич Л. А. Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солености на некоторых черноморских беспозвоночных. Часть 2 // Зоол. журн., 1938 б, т. 18, вып. 6, 976—1002.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря // В кн.: Моря СССР, М. — Л., 1947, т. 2, 588 с.
- Ильин Б. С. Акклиматизация рыб в связи с гидростроительством // В кн.: Тр. со-

- вещ. по проблеме акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных, М., 1954, 27—31.
- Казахбаев С. К. Калянипеда в южной части Аральского моря // Гидробиол. журн., 1974, т. 10, вып. 1, 89—91.
- Карпевич А. Ф. Предпосылки к акклиматизации новых форм в Аральском море // Докл. ВНИРО, 1947, № 6, 13—17.
- Карпевич А. Ф. Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в СССР // Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 6, 469—480.
- Карпевич А. Ф. Состояние кормовой базы южных морей после зарегулирования стока рек // Тр. совещан. ихтиол. комиссии АН СССР, 1953, вып. 1, 124—150.
- Карпевич А. Ф. Биологическое обоснование акклиматизации мизид в Аральском море и некоторых других солоноватых водоемах // Тр. ВНИРО, 1960 а, т. 43, вып. 1, 198—218.
- Карпевич А. Ф. Обоснование акклиматизации водных организмов в Аральском море // Тр. ВНИРО, 1960 б, т. 43, вып. 1, 76—115.
- Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов, М., 1975, 432 с.
- Кортунова Т. А. Некоторые данные по акклиматизированным морским беспозвоночным Аральского моря // Тр. ВНИРО, 1970, т. 76, вып. 3, 178—184.
- Кортунова Т. А., Луконина Н. К. Количественная характеристика зоопланктона Аральского моря // В кн.: Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование, Алма-Ата, 1970, вып. 6, 52—60.
- Луконина Н. К. Динамика популяции *Diaptomus salinus* Daday в Аральском море // Зоол. журн., 1960, т. 39, 167—187.
- Малиновская А. С. О биологии креветок, акклиматизированных в Аральском море // В кн.: Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии, Алма-Ата, 1961, вып. 3, 113—124.
- Маркова Е. Л. Результаты акклиматизационных работ, проведенных в Аральском море за период с 1963 по 1971 г. // В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР: Тез. докл. Фрунзе, 1972, 56—58.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Современное состояние фауны Аральского моря // Гидробиол. журн., 1972, № 3, 14—20.
- Хусаинова Н. З. Биологические основы акклиматизации рыб и беспозвоночных в Аральском море // В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР, М., 1968, 100—104.
- Хусаинова Н. З. Новейшие изменения биологических процессов в Аральском море // Биол. науки, 1971, вып. 1, 176—190.
- Яблонская Е. А. О сезонной динамике бентоса Аральского моря // В кн.: Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии, Алма-Ата, 1961, вып. 3, 71—92.
- Яблонская Е. А. Современное состояние зообентоса Аральского моря // Тр. ВНИРО, 1960, т. 43, вып. 1, 115—149.

О САМОПРОИЗВОЛЬНОМ РАСШИРЕНИИ АРЕАЛОВ НЕКОТОРЫХ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ ВИДОВ ПО КАСКАДАМ ВОДОХРАНИЛИЩ

Антонов П. И., Козловский С. В.

Институт экологии Волжского бассейна (ИЭВБ) РАН,
445003, ул. Комзина, 10, г. Тольятти, Россия,
E-mail: star@infopac.ru; ecolog@attack.ru

В настоящее время в водохранилищах Средней Волги обитает около 20 видов-вселенцев — представителей Invertebrata и Vertebrata. Появление одних было результатом масштабных акклиматизационных работ в целях оптимизации рыбопромыслового продукционного потенциала каскада водохранилищ, другие расширили свои ареалы самопроизвольно. Самыми яркими примерами последних являются дрейссена *Dreissena bugensis* (Andr.) (Mollusca, Bivalvia) и тюлька *Clupeonella cultriventris* Nordmann (Pisces). Менее заметным до последнего времени был ряд видов Gobiidae и Syngnatidae (Pisces).

До начала 40-х годов XX в. ареал моллюска *D. bugensis* был ограничен малой территорией на юге Украины: рекой Южный Буг (у г. Николаева), где он в 1890 г. впервые был открыт и описан Н. И. Андрусовым (1897), Бугским лиманом (Марковский, 1954 и др.) и низовьем р. Ингулец (Журавель, 1951). По мере строительства Днепровского каскада ГЭС, он вселяется в водохранилища, где стал постепенно доминировать над прежде более распространенным родственным видом — *D. polymorpha* (Pall.), а в некоторых биотопах и вытеснять его (Журавель, 1955, 1967; Лубянов, Золотарева, 1976 и др.).

Развитие на Украине сети межбассейновых каналов предоставило многим видам гидробионтов новые возможности для расширения их ареалов (Гидробиология каналов Украинской ССР, 1990; Харченко, 1995 и др.). Долгое время *D. bugensis* не привлекала к себе особого внимания. До начала 90-х годов насчитывалось не более 30—40 публикаций, где она хотя бы упоминается. В настоящее время число работ приблизилось к 200 и неуклонно увеличивается, что иллюстрирует значительное возрастание интереса к этому виду в связи с резким расширением его ареала. Почти одновременно моллюск был впервые обнаружен в бассейнах рек Волги (Антонов, 1993), Днестра (Шевцова, 1998) и в Великих озерах Северной Америки (MacIsaac, 1994).

В бассейне Волги *D. bugensis* была впервые обнаружена нами 3 сентября 1992 г. в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища, а через пять дней в 125 км от плотины Куйбышевской ГЭС, в нижележащем Саратовском водохранилище (Антонов, 1993). В 1993 г. моллюск

был найден у г. Сенгилей, что в 100 км выше первого его обнаружения (Антонов, 1996)¹. В последствии *D. bugensis* была найдена в 1994 г. в устье Волги (Орлова и др., 1999) и в 1997 г. — на Верхней Волге (Рыбинское водохранилище, устное сообщение Г. И. Биочино) и в 2000 г. — в Горьковском, Рыбинском и Угличском водохранилищах (Орлова, Щербина, 2001). По-видимому, *D. rostriformis* (Desh.), обнаруженная в Куйбышевском водохранилище в 1998—2000 гг. (Калайда, Яковлев, 2001), скорее всего относится к тому же виду — *D. bugensis*. В 2001 г. моллюск был обнаружен нами уже в притоке второго порядка — устье р. Большая Кинель, которое находится в 50 км выше впадения р. Самары в Саратовское водохранилище.

Предположение о возможности проникновении *D. bugensis* в Волжский бассейн с обрастаниями на судах было высказано П. И. Журавелем (1955). На вероятность расселения видов из различных локальных поселений того или иного техногенного происхождения (правда по отношению к *D. polymorpha*) указывал еще Н. К. Дексбах (1935). По-видимому, в настоящее время этот путь расселения может быть основным. Так, в 1992 г. в Саратовском водохранилище только начинала формироваться популяция *D. bugensis*. Возраст ее особей не превышал 1 года. Их доля в совместных поселениях с аборигеном *D. polymorpha* на русле не превышала 4,5%, а в островном озере Гусином — менее 0,5%. Однако в Куйбышевском водохранилище, расположенном выше по Волге, уже существовали многолетние колонии этого вида с особями возраста до 4+ лет и размерами 23—30 мм, составляя от общей численности обоих видов дрейссен 54% в Приплотинном плесе и 29% у г. Сенгилей. Высокие темпы расселения моллюска по системе Волги вряд ли можно объяснить другими причинами.

Однако нельзя исключить и последовательное расселение *D. bugensis* по системе: Днепродзержинское водохранилище, каналы Днепр — Донбасс и Северский Донец — Донбасс, реки Северский Донец и Дон, канал Волга — Дон, и далее различными способами вниз и вверх по Волге.

Исследования 1998 г. в Саратовском водохранилище, проведенные в местах первого обнаружения *D. bugensis*, свидетельствуют, что вид-вселенец стал здесь массовым и в некоторых местах значительно потеснил *D. polymorpha*, составляя в поселениях, в частности на русле, от 92 до 99,8% от общей численности дрейссен. Для устьевых участка р. Днепр мы установили, что доминирование *D. bugensis* в совместных поселениях с *D. polymorpha* уменьшается в биотопах, расположенных по градиенту от мест с повышенным водообменом к застойным. По-видимому, в водохранилищах Волго-Камского каскада, следует ожидать подобной дифференциации этих двух видов по биотопам при некотором общем доминировании *D. bugensis*, на что могут указывать

¹ В работе ошибочно указан 1994 г.

данные по малопроточному островному озеру Гусиному, где доля бугской дрейссены ниже, чем на русле — 55—88% от общей численности.

Натурализация вселенца повлияла на биоценотические отношения в фауне обрастаний. Так, до появления *D. bugensis*, в обрастаниях *D. polymorpha* в массовом количестве обитал рачок *Corophium curvispinum* (G. O. Sars), который в настоящее время нами здесь в поселениях дрейссены не обнаружен.

Тюлька (*C. cultriventris*) — пелагическая солоноватоводная стайная рыба, которая раньше в больших количествах не поднималась высоко по рекам Понто-Каспия. Она встречалась в Днепре до г. Никополя, в Волге — от устья до г. Вольска (Берг, 1948), а, возможно, и до Ульяновска (Евланов и др., 1998). После создания каскадов водохранилищ, расселение и нарастание численности пресноводной популяции тюльки шло высокими темпами. В некоторых Днепровских водохранилищах она достигла промысловой численности уже в 60-е годы.

В Куйбышевское водохранилище тюлька впервые была обнаружена в 1963 г., а к 1966 г. она распространилась уже по всему водохранилищу (по Волге — до г. Чебоксары, по Каме — до г. Чистополя). В 1967 г. в уловах пелагическим мальковым тралом тюлька в Куйбышевском водохранилище составляла 71,5% от общего числа выловленных рыб (Шаронов, 1971). Особенно крупные скопления формировались в заливах при устьях притоков: в 1977 г. здесь за 5 минутное пелагическое траление ловилось до 10—15 тыс. экз. или 15—20 кг рыб этого вида (Козловский, 1983). К 1974 г. на Каме тюлька заселила все подходящие участки каскада (Пушкин, Антонова, 1977). На Волге в 1968 г. она поднялась до устья р. Суры (Шаронов, 1971), затем несколько «отдохнула», вероятно ожидая заполнения Чебоксарского водохранилища (хотя, по устному сообщению М.И. Базарова, уже в 1982 г. она единично встречалась в Горьковском водохранилище), и с середины 80-х годов быстро оккупировала Горьковское, Рыбинское и Ивановское водохранилища (Яковлев и др., 2001).

Высокая экологическая пластичность и конкурентоспособность вида, обилие корма, слабый пресс хищников, все это позволило тюлке в сравнительно короткий срок освоить обширную территорию и стать массовой рыбой во всех водохранилищах. Опасения (Шаронов, 1968 а, б и др.), что она потеснит многих аборигенов, в целом не оправдались. С появлением тюльки улучшились условия питания хищников, более полно используется кормовая база по зоопланктону (Козловский, 1987; Шевченко, 1991). При этом не произошло заметного угнетения аборигенных видов, хотя бы немного сходных по экологии (*Pelecus cultratus*, *Abramis ballerus*, *Alburnus alburnus*). Развитие популяций этих видов лимитировалось в первую очередь их собственными адаптационными способностями в достаточно специфичных условиях водохранилищ.

В настоящее время в Днепровских водохранилищах средняя абсолютная численность популяции тюльки составляет 20 млрд. экз. (ежегодный промысел, в среднем, составляет более 6 тыс. т) (Шевченко, 1991),

что сравнимо с максимальными показателями для одного только Куйбышевского водохранилища в Волжском каскаде (Козловский, 1987). Тем не менее, в последнем тюлька не имеет большого промыслового значения, по-видимому, в силу традиционной ориентации промысла на другие виды.

К солоноватоводным понто-каспийским рыбам относятся также черноморская пухлощекая игла-рыба *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald, звездчатая пугловка *Benthophilus stellatus* (Sauvage), бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* (Pallas), бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas), бычок-песочник *Neogobius fluviatilis* (Pallas), каспийский бычок-головач *Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev, экспансия которых также наблюдается в каскадах водохранилищ.

Бычок-песочник (*N. fluviatilis*) был обычным обитателем опресненных участков Каспия, Азова и дельт притоков. В Волгоградском водохранилище, как новый элемент фауны, этот вид впервые был отмечен в 60-е годы (Небольсина, 1975), а в 80-е годы обнаружен в Саратовском (Козловская, 1997).

Каспийский бычок-головач (*N. iljini* Vasiljeva et Vasiljev), также как предыдущий вид, был впервые отмечен в 1970 г. значительно выше устья Волги Ф. К. Гавленой (1977) в Волгоградском, а затем в 1982 г. — С. И. Козловской (1997) в Саратовском водохранилище. Этот вид предпочитает биотопы, развивающиеся на каменистых и плотных песчаных грунтах в прибрежной зоне и вряд ли достигнет высокой численности в водохранилищах.

Бычок-кругляк (*N. melanostomus*) широко распространен в Каспийском, Азовском и Черном морях, встречается также в нижних участках впадающих рек. По сведениям Л. С. Берга (1949 б) по Волге, выше района г. Волгоград (Красноармейск), этот вид прежде не поднимался, хотя С. М. Шиклеев (1951) приводит данные о ловле бычка-кругляка на Средней Волге и в притоках задолго до образования водохранилищ. В современный период в Куйбышевском водохранилище он был впервые обнаружен в 1968 г. в районе Тольяттинского порта и в средней части Приплотинного плеса (Гавлена, 1970), а затем и в Саратовском водохранилище (Гавлена, 1971). Этот вид прижился в Куйбышевском водохранилище и успешно в нем размножается. По мнению Э. П. Цыплакова (1974), обнаруженные в водохранилище бычки имеют не каспийское, а азово-черноморское происхождение. Он указывает, что бычок-кругляк, как и пугловка, стал встречаться в Куйбышевском водохранилище после завоза мизид из Цимлянского водохранилища и устья Дона и в первые годы основная их масса встречалась или в районах выпуска мизид или ниже по течению. В дальнейшем бычок-кругляк стал обычным практически во всех водохранилищах Волжского каскада и его численность увеличилась. Встречается он как в русловых участках с глубиной до 30 м, так и на заиленных песках с глубинами 5—10 метров, часто многочислен на прибрежных песчаных и каменистых биотопах.

Звездчатая пуголовка (*B. stellatus*) — мелкий реликтовый бычок, представитель понто-каспийского морского фаунистического комплекса. В море придерживается песчаных и ракушечных отложений, в реках обитает и на илистых грунтах. Вероятно, звездчатая пуголовка, как и игла-рыба, завезена в Куйбышевское водохранилище из дельты Дона и из Цимлянского водохранилища вместе с мизидами. Основные места концентрации этой рыбы в первые годы отмечались именно в районах весеннего выпуска мизид (Цыплаков, 1974). В Куйбышевском водохранилище (Ундорский плес) звездчатая пуголовка впервые была поймана донным тралом в 1970 г. на глубине около 30 м (Гавлена, 1973). В октябре 1976 г. отмечено значительное расширение ареала этого вида вверх по водохранилищу — до нижних участков Камского и Волжского плесов и вниз до района г. Ульяновска (Козловский, 1978). В Саратовском водохранилище этот вид был найден значительно позднее (Ермолин, 1980). Питается этот бычок личинками хирономид, мелкими моллюсками, бокоплавами, придонными копеподами. В свою очередь, сам он играет значительную роль в питании берша, а также составляет часть рациона судака, налима и некоторых других рыб.

Бычок-цуцик (*P. marmoratus*) был обнаружен выше устья Волги только в Саратовском водохранилище в 1982 г. (Козловская, 1997). Затем он был выявлен и в его притоках (Евланов и др., 1998). В тоже время, в середине 80-х годов этот вид был обнаружен в бассейне Москвы-реки (Соколов, Цепкин, 2000).

Исходно игла-рыба обитала в опресненных участках морей среди прибрежной растительности. После образования Цимлянского водохранилища игла-рыба проникла в верхний Дон, встречается в Днепровском каскаде (Журавель, 1963). Первый экземпляр на Волге в Куйбышевском водохранилище был пойман в 1962 г. в Сусанском заливе, второй — в 1967 г. под Ульяновском (Шаронов, 1971; Гавлена, 1974). Игла-рыба прижилась в водохранилищах Средней и Нижней Волги и стала постоянным компонентом ихтиофауны. Чаще она встречается в заливах с зарослями высшей водной растительности. По мнению Ф. К. Гавлены (1974) и по нашим данным (Евланов и др., 1998) игла-рыба вероятнее всего была завезена вместе с мизидами, которые, как отмечено выше, отлавливались в устье Дона и в Цимлянском водохранилище и интродуцировались в бассейне Волги для улучшение кормовой базы Волжских водохранилищ. В низовьях Волги обитает каспийский подвид *S. n. caspius* Eichwald. Однако до настоящего времени его расселения в водохранилища Волги не отмечено.

Динамика обнаружения бугской дрейссены, тюльки, бычков и иглы-рыбы в водохранилищах Волго-Камского каскада показывает, что некоторые виды (*C. cultriventris*, *N. fluviatilis*, *N. iljini*, *N. melanostomus*) постепенно и последовательно поднимались из низовий рек на новые места обитания, другие же (*D. bugensis*, *B. stellatus*, *P. marmoratus*, *S. nigrolineatus*) вероятнее всего явились побочным эффектом акклиматизационных работ, расселились с балластными водами судов и т. п. Возможно,

что появление *N. melanostomus* в бассейне Москвы-реки в 80-е годы (Соколов, Цепкин, 2000) имеет ту же причину, т. к. постепенного продвижения вверх по Волжскому каскаду после обнаружения в Куйбышевском водохранилище (1968 г.) в тот период не отмечалось и лишь к 2000 г. этот вид достиг Рыбинского водохранилища (Слынько, 2001). Существенного ухудшения условий обитания или вытеснения из фауны каких-либо местных видов (кроме *D. polymorpha*)¹ в результате вселения понто-каспийских вселенцев не отмечено (Козловский, 1987; Евланов и др., 1998). Вполне возможно, что здесь они заняли лишь некоторые экологические ниши таких специфических водоемов, как водохранилища, слабо осваиваемые аборигенами.

Литература

- Андрусов Н. И. Ископаемые и живущие *Dreissenidae* Евразии // Тр. СПб общ-ва естествоисп., отд. геол. и минерал., 1897, т. 25, 687 с. + Resume, 115 с.
- Антонов П. И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // В кн.: Экологические проблемы бассейнов крупных рек, Тез. Междунар. Конф., Тольятти, Россия, 6—10 сентября, 1993, Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993, 52—53.
- Антонов П. И. Новый для фауны Волги двустворчатый моллюск *Dreissena bugensis* (Andr.). Международное совещание // В кн.: Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна, Тез. докл., СПб., 1996, 9—10.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, 1948, М. — Л.: Изд-во АН СССР, ч. 1, 1—468.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, 1949 а, М. — Л.: Изд-во АН СССР, ч. 2, 469—925.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, 1949 б, М. — Л.: Изд-во АН СССР, ч. 3, 929—1382.
- Гавлена Ф. К. Каспийский бычок-кругляк *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald) — новый элемент фауны Волги // Биол. внутр. вод. Инф. бюлл., 1970, № 6, 44—45.
- Гавлена Ф. К. Ихтиофауна р. Сок и ее притоков // В кн.: Волга-1, Куйбышев, 1971, 254—261.
- Гавлена Ф. К. Черноморская пухляшекая игла-рыбы *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald — новый элемент ихтиофауны Волжских водохранилищ // Вопр. ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 5, 919—920.
- Гавлена Ф. К. Бычок-головач *Neogobius kessleri* (Gunther) в Волгоградском водохранилище // Вопр. ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 2, 359—360.
- Гидробиология каналов Украинской ССР, Киев: Наукова думка, Ин-т гидробиологии АН УССР, 1990, 240 с.

¹ *D. polymorpha* лишь исторически недавно стала широко распространенным видом бассейнов рек Понто-Каспия и, таким образом, также является вселенцем.

- Дексбах Н. К. Распространение *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca) и факторы, обуславливающие ее распространение // Бюлл. Московск. об-ва испыт. природы, отд. биологии, 1935, т. XLIV (4), 153—164.
- Евланов И. А., Козловский С. В., Антонов П. И. Кадастр рыб Самарской области, Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998, 222 с.
- Ермолин В. П. Питание и степень использования рыбами кормовых ресурсов водохранилищ // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ, 1980, т. 18, 63—77.
- Журавель П. А. О *Dreissena bugensis* (Mollusca) из системы Днепра и недавнее ее появление в Днепровском водохранилище // Зоол. журн., 1951, т. XXX, вып. 2, 186—188.
- Журавель П. А. О фауне лиманного комплекса Днепровского водохранилища после его восстановления // Вестник Днепропетровского науч.-исслед. ин-та гидробиологии, 1955, т. XI, 121—145.
- Журавель П. А. О значении каналов и водохранилищ юга СССР в расселении представителей фауны лиманного комплекса (Каспийского, реликтового типа) (предварительное сообщение) // Тр. ВГБО АН СССР, 1963, т. XIV, 263—268.
- Журавель П. А. О расселении дрейссены бутской в искусственных водоемах // Гидробиол. журн., 1967, т. III, № 2, 87—90.
- Лубянов И. П., Золотарева В. И. Особенности биологии *Dreissena bugensis* Andrusov — важного биофильтра Запорожского водохранилища // В кн.: Гидробиологические исследования самоочищения водоемов, 1975, ЗИН АН СССР, Л., 129—133.
- Калайда М. Л., Яковлев В. А. Виды-вселенцы понто-каспийского комплекса в Куйбышевском водохранилище (река Волга) // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. 27—31 августа 2001 г., Борок, Россия: Тез. докл., Ярославль, 2001, 77—79.
- Козловская С. И. Бычки в Саратовском водохранилище // Вопр. ихтиологии, 1997, т. 37, № 3, 420.
- Козловский С. В. Новые данные о звездчатой пуголовке *Benthophilus stellatus* (Sauvage) в Куйбышевском водохранилище // Биол. внутр. вод. Инф. бюлл., 1978, № 40, 47—50.
- Козловский С. В. Экология кильки *Clupeonella delicatula caspia m. tscharchalensis* (Borodin) и ее роль в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Дисс. канд. биол. наук, Тольятти, 1987, 23 с.
- Марковский Ю. М. Фауна беспозвоночных низовьев рек УССР, условия ее существования и пути использования, Днепровско-Бугский лиман. Киев: АН УССР, 1954, ч. 2, 207 с.
- Небольсина Т. К. Волгоградское водохранилище // Изв. ГосНИИОРХ, 1975, т. 102, 130—147.
- Орлова М. И., Аракелова Е. С., Комендантов А. Ю. О совместном обитании *Dreissena bugensis* (Andr.) и *Dreissena polymorpha* (Pall.) в дельте Волги и на мелководьях Северного Каспия // Тез. докл. Юбилейной научн. конф. Астрахань, 1999 (23—28 августа), 67—69.
- Орлова М. И., Щербина Г. Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (Dreissenidae, Bivalvia): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие пути распространения // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. 27—31 августа 2001 г., Борок, Россия: Тез. докл., Ярославль, 2001, 152—154.

- Пушкин Ю. А., Антонова Е. Л. Тюлька *Clupeonella delicatula caspia morpho tscharchalensis* (Borodin) как новый компонент ихтиофауны камских водохранилищ // Тр. Пермской лаб. ГосНИОРХ, 1977, т. 1, 30—47.
- Слынько Ю. В. Рыбы-вселенцы в бассейне Волги // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. 27—31 августа 2001 г., Борок, Россия: Тез. докл., Ярославль, 2001, 206—207.
- Соколов Л. И., Цепкин Е. А. Исторический обзор антропогенных изменений ихтиофауны рек Центрального региона России (на примере бассейна Москвы-реки и других рек Подмосковья) // Вопр. ихтиологии, 2000, вып. 40, № 2, 166—175.
- Харченко Т. А. *Dreissena*: ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн., 1995, 31, № 3, 3—21.
- Цыплаков Э. П. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с гидростроительством на Волге и акклиматизационными работами // Вопр. ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 3, 396—405.
- Шаронов И. В. Расширение ареалов некоторых рыб в связи с гидростроительством // В кн.: «Волга-1». 1-ая конф. по изуч. водоемов басс. Волги, Тез. докл., Тольятти, 1968 а, 212—213.
- Шаронов И. В. Динамика численности поколений и рост леща в Куйбышевском водохранилище // В кн.: Биология и трофич. связи пресновод. беспозвоночных и рыб, Л., 1968 б, 151—179.
- Шаронов И. В. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги // Материалы 1 конф. по изучению водоемов бассейна Волги, Куйбышев, 1971, 226—232.
- Шевцова Л. В. Гидробиологические исследования Днестра: итоги, проблемы, пути их решения // Гидробиол. журн., 1998, т. 34, № 6, 35—44.
- Шевченко П. Г. Эколого-морфологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris cultriventris* (Nordman) и ее роль в экосистеме Днепровских водохранилищ // Автореф. дисс... канд. биол. наук, Киев, 1991, 18 с.
- Шиклеев С. М. Рыбы // В кн.: Природа Куйбышевской области, Куйбышев: Когиз, 1951, 290—309.
- Яковлев В. Н., Дгебуадзе Ю. Ю., Кияшко В. И., Слынько Ю. В. Морфо-биологические и экологические изменения в популяции каспийской кильки (*Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840) в ходе экспансии по водохранилищам Верхней Волги // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. 27—31 августа 2001 г., Борок, Россия: Тез. докл., Ярославль, 2001, 256—257.
- MacIsaac H. Comparative growth and survival of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*, exotic mollusks introduced to the Great Lakes // Journal of Great Lakes Research, 1994, v. 20 (4), 783—790.

НАЦИОНАЛЬНАЯ СТРАТЕГИЯ, СОСТОЯНИЕ, ТЕНДЕНЦИИ, ИССЛЕДОВАНИЯ, УПРАВЛЕНИЕ И ПРИОРИТЕТЫ В ОТНОШЕНИИ ИНВАЗИЙ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

Дгебуадзе Ю. Ю.

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,
Москва, Россия*

Российская Федерация, как страна, подписавшая в 1992 году Конвенцию о биологическом разнообразии, обязана была разработать Национальную Стратегию и План действий по сохранению биоразнообразия. Эти документы были подготовлены коллективом экспертов и консультантов под руководством академика РАН Д. С. Павлова и приняты на Национальном Форуме по сохранению живой природы России, который состоялся в Москве в июне 2001 г. (Национальная стратегия..., 2001). Согласно Конвенции страны, ее подписавшие, обязаны «предотвращать интродукцию чужеродных видов, которые угрожают экосистемам, местам обитания или видам, контролировать или уничтожать такие чужеродные виды».

Проблема чужеродных видов отражена в целом ряде разделов Национальной Стратегии сохранения биоразнообразия России. В частности, «контроль и регулирование саморасселения и акклиматизации чужеродных видов» определен как один из биологических принципов сохранения биоразнообразия. В разделе «Социально-экономические механизмы реализации Стратегии» указывается на необходимость разработки и принятия законов о предотвращении проникновения в страну чужеродных видов. В подразделе «Научные исследования» обозначено направление: «Анализ влияния чужеродных видов на биоразнообразие, роль инвазий в динамике биоразнообразия». Интродукция чужеродных видов, саморасселение инвазийных видов, распространение болезней животных и растений признаны в Стратегии одними из основных угроз для видового разнообразия России, особенно в морских, прибрежных, пресноводных экосистемах, почвенной биоте, а также на урбанизированных территориях. В Стратегии отмечается, что инвазии чужеродных видов являются одним из результатов антропогенных воздействий на экосистемы лесов, лесостепей, степей, гор и арктические экосистемы России. Соблюдение принципа предосторожности и строгий контроль за использованием чужеродных видов и живых измененных (генно-инженерно-модифицированных) организмов признано одним из приоритетных мер для сохранения разнообразия экосистем сельских местностей. В качестве одного из основных направлений действий по хозяйственным и иным структу-

рам Стратегия предлагает «развитие системы карантинного контроля для предотвращения проникновения из-за рубежа чужеродных видов живых организмов с сельскохозяйственными и другими грузами, с балластными водами судов (Национальная стратегия ..., 2001).

В последнее время процессы, связанные с появлением и воздействиями на сообщества чужеродных видов, принято именовать биологическими инвазиями. Под биологическими инвазиями понимаются все случаи проникновения живых организмов в экосистемы, расположенные за пределами их первоначального (обычно, естественного) ареала. Таким образом, к биологическим инвазиям относятся вселения чужеродных видов, произошедшие в результате

- естественных перемещений, связанных с флуктуациями численности и климатическими изменениями;

- интродукции и реинтродукции важных в хозяйственном отношении («полезных») организмов (растений, насекомых, рыб, птиц, млекопитающих);

- случайных заносов с балластными водами, с импортной сельскохозяйственной продукцией, с «полезными» интродуцентами, багажом и т. п.

Биологические инвазии всегда оказывали существенное воздействие на экосистемы России (ранее СССР). Особенно заметными эти воздействия стали во второй половине XX-го столетия, когда расширения ареалов и проникновение живых организмов в новые сообщества происходит на фоне общих климатических и антропоических изменений. Во многих случаях инвазийные виды, вступая в контакты с популяциями видов-аборигенов существенно преобразуют структуру биоценозов.

В настоящее время наука располагает целым рядом подробно описанных примеров расширения ареалов и резкого увеличения численности в результате инвазий с глобальными экологическими, экономическими, а иногда и социальными последствиями.

Если попытаться посмотреть на проблему биологических инвазий в плане их влияния на аборигенные виды, то совершенно очевидными представляются следующие формы воздействия чужеродных видов как лимитирующих факторов:

1. Инвазийные виды могут существенно изменить среду обитания аборигенных видов (особенно в случаях, когда инвазийные виды являются «ключевыми видами» сообщества) путем изменения структуры и функции экосистемы.

2. Инвазийные виды могут стать конкурентами аборигенных видов и способствовать их вытеснению.

3. Инвазийные виды могут стать хищниками по отношению к аборигенным видам и также способствовать их вытеснению.

4. Инвазийные виды могут или переносить или сами вызывать заболевания или зараженность паразитами аборигенных видов.

В качестве иллюстрации к п. 1 может быть распространение североамериканской ондатры (*Ondatra zibethica*) в Евразии. Попад в Европу

в 1905 г., к концу XX в. ондатра стала голарктическим видом с исключительно высокой численностью. В настоящее время ондатра является важным фактором формирования продуктивности и биологического разнообразия водно-болотных угодий России. В результате деятельности ондатры происходит смена пород в древостое пойменных лесных биогеоценозов, снижается для птиц и возрастает для насекомоядных и амфибий защитная и репродуктивная функция среды, ускоряется процесс выветривания и вовлечения первичных материалов в геологический и биотический круговорот, повышается степень биологической активности почв (Булахов, Куренная, 1993; Красовский, Чашухин, 1993).

Гораздо большее воздействие на местообитания происходит в результате средообразующей деятельности другого «ключевого вида» — речного бобра (*Castor fiber*). К началу XX в. этот вид был почти уничтожен на территории России. После интенсивной реинтродукции, начатой в СССР в 20-е годы прошлого века, и саморасселения речной бобр во многих районах достиг сравнительно высокой численности. В настоящее время речному бобру практически вернули его первоначальный ареал. В случае речного бобра, учитывая большие масштабы преобразований экосистем, произошедших в результате климатических и антропогенных воздействий, а также то, что многие из этих преобразований необратимы, следует признать, что реинтродукции — восстановление ранее исчезнувших популяций в местах их естественного обитания — фактически являются инвазиями. «Старый» вид является чужеродным в ранее родной, но измененной экосистеме. Расселение речного бобра привело к серьезным последствиям для экосистем малых рек, что хорошо показано для бассейна верховьев Волги (Крылов, Завьялов, 1998; Завьялов, 1999; Дгебуадзе и др., 2000; Дгебуадзе, 2000).

Было установлено, что речной бобр как типичный ключевой вид сильно трансформирует экосистемы малых рек и прибрежных лесов Дарвинского заповедника. После его появления наблюдалось быстрое существенное изменение локального разнообразия гидробионтов малых рек заповедника, вызванное прежде всего строительством бобрами плотин на малых реках и загрязнением вод древесиной. Оказалось, что в ходе сукцессионных изменений в освоенных бобрами реках разнообразие, биомасса и численность рыб в начале сильно падают, а затем постепенно возрастают; аналогичные показатели для зообентоса демонстрировали постепенное падения, а зоопланктона — постепенное увеличение.

Известно, что речной бобр предпочитает водоемы с мало изменяющимся в течение года уровнем воды и мягколиственной древесной растительностью по берегам. Есть все основания полагать, что широкое распространение и наращивание численности речного бобра в Евразии связано с тем, что хвойные леса, которые он избегает, в значительной степени вырублены и их место заняли мягколиственные породы. Фактически речной бобр не возвращен в свой ареал, а интродуцирован в новую среду, где помимо изобилия корма практически отсутствуют и виды ре-

гулирующие его численность. Показательно в этой связи распространение речного бобра в Костромской области, в районе коренного Кологривского леса. В пределах оставшихся никогда не рубленных 900 га этого леса берут начало несколько малых рек. Речной бобр начинает встречаться в этих реках только после их выхода из Кологривского леса, на вырубках. В частности, такое распределение речного бобра наблюдается на р. Вонюх (Дгебуадзе, 2000).

Проведение специальных мероприятий по сохранению и восстановлению редких видов часто подразумевает работы по реакклиматизации и восстановлению местообитаний. Случай с речным бобром указывает на то, что эта деятельность требует соблюдения особой осторожности, т. к., как правило, экосистемы, в которые вселяется реакклиматизант, сильно трансформированы и последствия вселений могут быть не предсказуемыми. Практически в большинстве случаев речь идет не об реакклиматизации, а о новом вселении. Восстановление же местообитаний и экосистем, нарушенных ключевыми, средообразующими видами, очень сложный и дорогостоящий процесс. При этом восстановление многих экосистем вообще вряд ли возможно, т. к. биологические системы, в отличие от, например, физических не могут обратимо переходить из одного состояния в другое. В частности, таким переходам препятствуют глобальные климатические изменения.

Примеров, подтверждающих п. 2 и 3, может быть приведено очень много. Остановимся лишь на некоторых, также наблюдающихся на территории нашей страны.

Брюхоногий моллюск рапана (*Rapana thomassiana*), питающийся беспозвоночными животными, хищник был завезен с балластными водами на судах из Японского моря в Черное (Гудауты, Абхазия). В результате первой вспышки численности рапаны произошел форменный разгром богатых устричных банок на побережье Гудауты (Чухчин, 1961). В короткий срок рапана распространилась по всему черноморскому побережью. Повторная вспышка численности рапаны произошла в 90-е годы и была связана с использованием хищником другого пищевого ресурса — двусторчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis*. К концу 90-х годов на участке между Геленджиком и Туапсе, на глубине 20 м рапана доминировала и ее численность составляла 20 экз./м², а биомасса 1136,3 г/м² (Кучерук и др., 2002).

Катастрофические последствия для конкурентов и жертв имело проникновение с балластными водами в Азово-Черноморский бассейн в 80-е годы гребневика *Mnemiopsis leidyi*. Этот вид ранее населял восточное побережье Северной Америки. За короткий срок гребневик достиг исключительно высокой численности как в Черном, так и Азовском море, его биомасса оценивалась в 10—12 кг/м³ (Виноградов и др., 1989). Гребневик потребляет до 80% продукции зоопланктона, а также икру и личинок рыб. В результате уловы рыбы на Черном море снизились с 650 до 90 тыс. т в год (Зайцев, 1998), а в Азовском на 100—110 тыс. т. Воздействие гребневика на экосистему, безусловно, отрицательно скажется

на состоянии популяций краснокнижных азовской белуги (*Huso huso maeoticus*) и азово-черноморской шемаи (*Chalcalburnus chalcoides mento*), а также 7 редких видов бычков. В последние годы отмечено проникновение гребневика и в Каспийское море.

Опыты по акклиматизации домашнего и дикого северного оленей (*Rangifer tarandus*) проводились в нашей стране давно, преимущественно в северо-восточных районах страны. Одной из таких интродукций был завоз северных оленей на о-в Врангеля в начале 20-х годов при заселении острова человеком. Точных данных о числе интродуцированных оленей нет, но они хорошо акклиматизировались, обладают крупными размерами и ведут полувольный образ жизни. Остров Врангеля — это единственное место гнездовий белого гуся в нашей стране. Через несколько лет после вселения на остров оленей стало наблюдаться уменьшение количества гнездящихся белых гусей. По материалам Главохоты РСФСР, только с 1960 по 1973 гг. численность гнездящихся белых гусей снизилась с 400 000 до 6 000 пар. Основной причиной уменьшения численности белых гусей является акклиматизированный северный олень, который поедает яйца и птенцов белых гусей и частично вытаптывает места их гнездовий.

Примером того, как под влиянием паразита-вселенца промысловый вид превращается в редкий исчезающий вид является случай с осетровой рыбой шипом *Acipenser nudiventris* в Аральском море. В результате вселения в море в начале тридцатых годов сосальщика *Nitzschia sturionis* (он был завезен вместе с акклиматизированной в море севрюгой *Acipenser stellatus*) запасы шипа были существенно подорваны (Никольский, 1971).

Еще одним примером, иллюстрирующим п. 4, может быть ситуация с енотовидной собакой. Обитатель Приморского и Хабаровского краев Российской Федерации, енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*), была широко акклиматизирована в Европейской части СССР, на Кавказе и в Сибири. Почти всюду, за исключением Сибири и севера Европейской части СССР, акклиматизация ее прошла успешно. Однако вскоре стали наблюдаться негативные последствия интродукции енотовидной собаки. Наиболее ощутимый вред она нанесла птицам, гнездящимся на земле. Особенно чувствителен вред енотовидной собаки в плавнях, где известны многочисленные случаи разорения гнезд, поедания яиц и птенцов водоплавающей и болотной дичи. В частности, ущерб нанесен популяциям птиц на побережье Азовского моря и в дельте Волги (Астраханский заповедник) (Насимович, 1984). В отдельных местах она уничтожает до 90% выводков водоплавающих птиц. Кроме того, оказалось, что енотовидная собака является хранителем и переносчиком таких заболеваний, как бешенство, зудневая чесотка хищных, трихинеллез, описторхоз (Гептнер, 1963; Колесников, 2001).

Безусловно, список случаев, в которых инвазии чужеродных видов прямо или косвенно воздействуют на отдельные виды и экосистемы, расположенные на территории России можно было бы продолжить. Важно

подчеркнуть те специфические особенности, которыми обладает наша страна в отношении инвазий чужеродных видов. Основными из них являются следующие:

1. Большая территория России при отсутствии внутреннего контроля способствуют переносу организмов за пределы их естественного ареала.

2. История России (особенно новейшая) насыщена войнами континентального и регионального характера, сопровождавшихся интенсивными перевозками военных и гражданских грузов и перемещениями большого количества людей (военных и беженцев) между странами, участвующими в конфликтах.

3. Длительное время и в большом объеме в России (СССР) осуществлялась политика по интродукции (акклиматизации) организмов с целью повышения продуктивности экосистем и увеличения ассортимента, получаемых из них продуктов.

4. Относительно высокая активность по строительству сооружений (дорог, каналов, мостов, тоннелей), которые служат путями для расселения организмов.

5. Относительно высокая активность по созданию новых местообитаний для организмов (агроценозов, водохранилищ, мегаполисов и т. д.).

6. Относительно высокий уровень торговых перевозок, включающих обмен сельскохозяйственной продукцией, древесиной, жидким топливом и т. д., что способствует обмену живыми организмами, в частности, посредством балластных вод судов.

7. Относительно слабый контроль за переносом вселенцев через государственную границу.

8. Неразвитое законодательство в отношении проведения интродукций и заноса организмов из других стран.

9. Слабое развитие информационного обеспечения мониторинга инвазийных видов (мало баз данных, сайтов в ИНТЕРНЕТЕ, совещаний, печатной продукции, фильмов, CD и т. д.). (Для сравнения, в США только по инвазийным растениям создано 34 базы данных и ежегодно проводятся рабочие совещания и обмен информацией по этим данным. У нас 2—3 базы данных по всем группам организмов. Одна из них была создана при поддержке Проекта ГЭФ «Сохранение биологического разнообразия в РФ». Совещания же в основном проводят акклиматизаторы (последнее Всесоюзное было в 1990 г.). Лишь в январе 2000 г. был проведен Всероссийский семинар «Виды-вселенцы в Европейских морях России» в Мурманске. Страничек в ИНТЕРНЕТЕ по биологическим инвазиям в России только 2 — Зоологического института РАН и ГЭФа).

10. Слабое финансирование исследований по проблеме инвазийных видов. Почти полное отсутствие специализированных учреждений (институтов, лабораторий, исследовательских групп) по проблеме биологических инвазий. Почти полное отсутствие фондов, которые могли бы поддержать подобные исследования.

11. Слабое развитие системы образования и просвещения в области биологических инвазий (необходимо: организация специальных курсов; издание учебных пособий, популярных книг, брошюр и плакатов; съемка документальных фильмов; создание обучающих компьютерных программ и игр и т. д.).

12. Сравнительно широкая распространенность среди населения увлечений, связанных с домашним содержанием и разведением экзотических растений и животных.

Приведенные положения в значительной степени определяют и стратегию в отношении проблемы биологических инвазий. Особо следует подчеркнуть экономическую проблему, крайне важную для нас, если принять во внимание общее положение в стране. По оценкам западных специалистов, например, только одно проникновение гребневика в Азовское и Черное моря принесло России ущерб в объеме нескольких миллиардов долларов США.

Кроме того, не следует забывать и о политических аспектах. В условиях, когда проблеме биологических инвазий посвящаются специальные решения Конгресса (1990) и указ президента США (1999 г), когда вопросам завоза чужеродных видов с торговыми грузами все больше внимания уделяют правительства европейских стран, наша страна, если не хочет остаться в торговой изоляции, должна всерьез обратить внимание на биологические инвазии. Отсутствие государственной системы контроля за чужеродными видами может стать причиной образования технических барьеров в международной торговле и стать препятствием к вступлению РФ во Всемирную Торговую Организацию (ВТО).

В этой связи целесообразно было бы подготовить национальную программу по инвазийным видам, которая могла бы позволить прогнозировать и управлять инвазионным процессом. Такая программа должна подразумевать следующие приоритетные направления:

(1) обобщение всех материалов (базы данных) и создание системы широкого обмена информацией по биологическим инвазиям в пределах бывшего СССР и сопредельных стран;

(2) организация системы мониторинга инвазий чужеродных видов на территорию России;

(3) анализ и систематизация основных причин биологических инвазий;

(4) описание процесса изменений в конкретных экосистемах при новых популяционных контактах;

(5) выявление видов-потенциальных инвайдеров;

(6) определение путей инвазионного процесса;

(7) разработка мер борьбы с видами-вселенцами;

(8) развитие системы образования и просвещения в области биологических инвазий;

(9) экономическая оценка последствий биологических инвазий;

(10) создание законодательной базы проблемы биологических инвазий.

Несмотря на то, что работы по проблеме биологических инвазий чужеродных видов в современном ее понимании стали интенсивно обсуждаться и разрабатываться отечественными биологами сравнительно недавно, уже можно говорить о некоторых результатах. В настоящее время близка к завершению достаточно полная база данных по инвазийным видам России. Ведется работа над созданием интерактивной информационной системы, способной быстро отражать ход инвазионного процесса на территории России. Выявлены основные инвазионные пути проникновения и распространения чужеродных видов на территории России. В частности, Волжско-каспийский инвазионный путь, на котором уже организована сеть станций для мониторинговых наблюдений. Продолжены старые и начаты новые экосистемные работы по воздействию инвазий чужеродных видов.

Следует отметить, что исследования инвазий чужеродных видов были начаты не на пустом месте. При организации интродукционных работ отечественными учеными получены научные результаты, которые очень много дали для понимания хода инвазионного процесса, в особенности для оценки возможностей адаптаций вселенцев к абиотическим факторам среды.

За последние три года в России проведено пять конференций и совещаний, на которых обсуждались проблемы инвазий чужеродных видов. Научные исследования по инвазийной проблематике получили поддержку Российского фонда фундаментальных исследований, Министерства промышленности, науки и технологий РФ. Планируется финансирование работ по инвазиям и в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума Российской академии наук «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

В ближайшей перспективе необходимо разработать Национальную Стратегию России по инвазийным видам. Создание такой Стратегии должно стать важным этапом в организации управления и контроля инвазионным процессом на территории страны.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных исследований (проект № 03-04-49147).

Литература

- Булахов В. Л., Куренная М. И. Влияние трофической и роющей деятельности на береговые экосистемы // В кн.: Ондатра: морфология, систематика, экология, М.: Наука, 1993, 467—472.
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Мусаева Э. И., Сорокин П. Ю. Новый вселенец в Черное море — гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) (Ctenophora; Lobata) // Океанология, 1989, т. 29, № 2, 293—299.
- Геттнер В. Г. Каковы же пути обогащения фауны? // Охота и охотничье хозяйство, 1963, № 2, 21—26.

- Дгебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты, 2000, 35—50.
- Дгебуадзе Ю. Ю., Завьялов Н. А., Иванов В. К., Крылов А. В. Локальное биоразнообразие и гетерогенность среды (на примере «бобровых рек» Дарвинского заповедника) // В сб.: Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. Материалы международной конференции, Москва, 21—23 апреля 1999 г. (под ред. Д. С. Павлова, М. И. Шатуновского), М., 2000, 84—91.
- Завьялов Н. А. Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике // Автореф. дисс. канд. наук, М., 1999, 25 с.
- Зайцев Ю. П. Морские гидробиологические исследования Национальной академии наук Украины в 90-е годы XX столетия. Шельф и приморские водоемы Черного моря // Гидробиол. журн., 1998, т. 34, вып. 6, 3—21.
- Колесников В. В. Енотовидная собака // Акклиматизация и биотехния в системе управления популяциями охотничьих животных, Киров, 2001, 128—133.
- Красовский Л. И., Чащухин В. А. Влияние ондатры на водную растительность // В кн.: Ондатра: морфология, систематика, экология, М.: Наука, 1993, 472—475.
- Крылов А. В., Завьялов Н. А. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber*) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюлл. МОИП, отд. Биол., 1998, 103, 5, 3—7.
- Кучерук Н. В., Басин А. Б., Котов А. В., Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северокавказского побережья Черного моря: многолетняя динамика сообществ // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря, М.: Наука, 2002, 289—297.
- Насимович А. А. Экологические аспекты акклиматизации енотовидной собаки в европейской части СССР // Бюлл. МОИП, отд. Биол., 1984, т. 89, вып. 4, 8—19.
- Национальная Стратегия сохранения биоразнообразия России, М., 2001, 76 с.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология, М.: Высшая школа, 1971, 472 с.
- Чухчин В. Д. Рапана (*Rapana bezoar*) на Гудаутской устричной банке // Тр. Севастоп. Биол. Станции, 1961, т. 14, 180—189.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ИНВАЗИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В УСЛОВИЯХ ЭКСПЛУАТАЦИОННОЙ КОНКУРЕНЦИИ

Фенева И. Ю., Будаев С. В.

*Институт проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, Россия,
E-mail: eneva@mail.ru, sbudaev@mail.ru*

Введение

В случае внедрения какого-либо чужеродного вида в сообщество первичным фильтром выступают факторы среды. Абиотические условия среды сразу отсеивают все неприспособленные к данным условиям жизни виды. Вторичным же барьером являются конкурентные отношения чаще всего пищевые. Однако, если в случае с физико-химическими характеристиками среды мы можем предсказать без особых проблем приемлемы ли данные условия для конкретного вселенца или нет, то конкурентные отношения являются значительно более сложным фактором, требующим более объемного анализа биологических характеристик. Даже если нам известны зависимости основных биологических параметров всех исследуемых конкурирующих видов, мы не можем путем простого анализа предугадать исход конкуренции отчасти оттого, что конкурентное преимущество складывается из взаимодействия множества биологических характеристик, и отчасти потому что преимущество конкурирующих видов может переходить от одного вида к другому в процессе развития популяций. Поэтому в такого рода исследованиях широко применяются математические модели, увязывающие все возможные биологические характеристики конкурентов и способные учитывать их изменения в процессе динамики их численности (Robinson, Valentine, 1979; Case, 1990, 1991; Law, Morton, 1996; McCann, 1998; Fox, Morin, 2001 и др.).

Само по себе явление конкуренции известно очень давно. Еще Чарлз Дарвин (Darwin, 1905) оценил огромную роль конкурентных отношений в организации структуры сообществ и видообразовании. Эксплуатационной, или пищевой, конкуренции принадлежит большая роль в установлении видовой структуры сообществ и определении численного обилия составляющих их популяций (Brian, 1956; Allan, 1974; Матвеев, 1976). Многие авторы показали, что конкуренция является мощным барьером против проникновения в сообщество чужеродных видов (Case, 1990, 1991; Law, Morton, 1996 и др.). На основе модельных исследований

по изучению роли конкуренции в инвазионных процессах даже было выдвинуто предположение, что чем богаче по числу конкурирующих видов сообщество, тем сильнее оно будет противостоять вторжению в него чужеродных видов, даже в случае попытки вселения более сильных конкурентов (Gilpin, Nase, 1976). Данное предположение находится в соответствии с теоретическим более широким выводом Элтона (Elton, 1958), сделанного на основе анализа инвазионных процессов, главным образом, на океанических островах о том, что более сложные сообщества менее уязвимы при вторжении чужеродных видов, чем простые системы. Однако в последнее время появилось достаточно много сведений, противоречащих уже ставшему широко известным положению Элтона (Levine, 1976; Lawlor, 1979; Kruger et al, 1989; Stone, Roberts, 1991; Knops et al, 1995; Levine, D'Antonio, 1999 и др.).

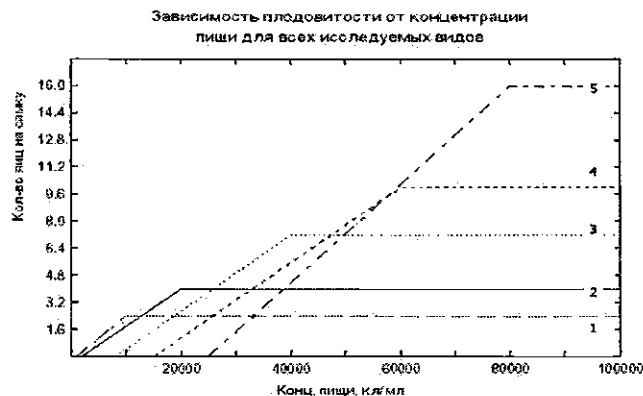
В связи с тем, что существуют противоречивые представления о природе инвазий, мы решили проанализировать этот процесс при разных условиях реализации конкурентного преимущества видов. Поскольку было решено изучать эксплуатационный тип конкуренции, то целью данной работы было изучить исход конкуренции между видами при разных условиях воспроизводства пищевого ресурса. Поставленная цель была бы невыполнима без относительной оценки конкурентного преимущества видов, что являлось еще одной задачей настоящего исследования.

Выбор и описание гипотетических видов

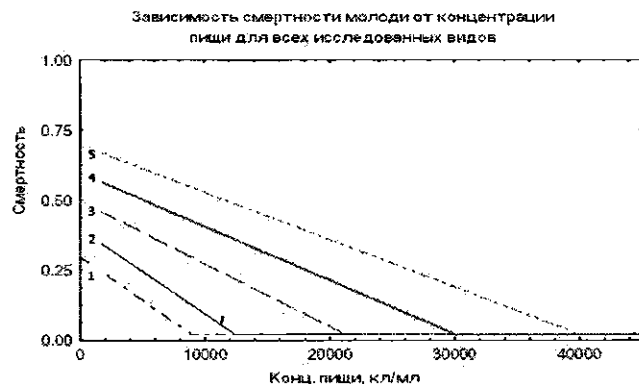
В качестве объектов исследования были выбраны ветвистоусые ракообразные. Это было связано, во-первых, с тем, что между этими видами в природе часто устанавливаются конкурентные отношения (Weglenska, 1971; Матвеев, 1976; Gliwicz, 1977; Гиляров, 1980 и др.); во-вторых, они имеют короткое время генерации, что облегчает расчет; и в-третьих, они достаточно сложны, так, что в пределах этой группы наблюдаются различные стратегии выживания в условиях дефицита пищи.

Для моделирования были выбраны пять гипотетических видов. Обозначать их будем цифрами от 1 до 5. При выборе зависимостей физиологических и популяционных параметров от концентрации пищи для гипотетических видов мы не стремились приблизить их к какому-то конкретному виду. Поэтому все величины параметров и вид зависимостей были условными. Однако принципиальные черты задаваемых зависимостей и пределы варьирования популяционных параметров соответствовали данным литературы и результатам собственных опытов с ветвистоусыми ракообразными. Поскольку многие характеристики особей (размер кладки, смертность, продолжительность жизни и т. д.) связаны с размером тела (Neill, 1975; Lampert, Schober, 1980 и др.), то функции подбирались в соответствии с их условными размерами таким образом, что увеличение условного размера видов происходило постепенно от 1 (самый мелкий вид) до 5 (самый крупный вид).

а



б



в

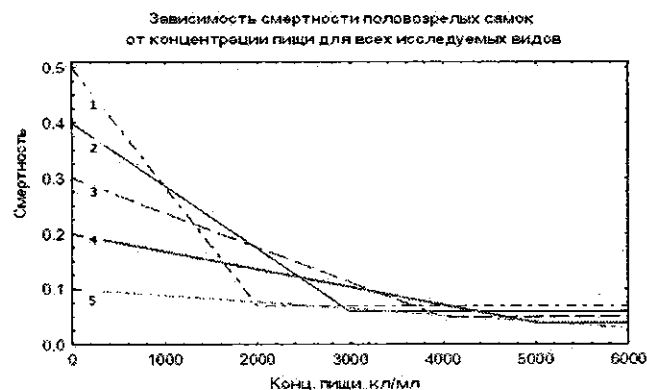


Рис. 1. Зависимость популяционных параметров (плодовитость, смертность молоди и смертность половозрелых самок) от концентрации пищи у всех исследуемых видов

Для каждого вида требовалось определить математический вид зависимости следующих параметров от концентрации пищи: суточных рационов в расчете на одну особь, плодовитости, смертности неполовозрелых особей, смертности половозрелых особей, продолжительности постэмбрионального развития, продолжительности жизни, продолжительности развития яиц (которая была выбрана константой равной двум дням для всех видов) и задержки ответной реакции смертности и плодовитости на изменение концентрации пищевого ресурса (которые были выбраны равными трем дням для всех видов).

Для упрощения расчетов особи каждого из видов разбивались на три возрастные группы: две стадии неполовозрелых особей и одна стадия половозрелых самок. Зависимости указанных параметров от концентрации пищи аппроксимировали ломаными линиями для упрощения подбора коэффициентов (рис. 1).

С увеличением размера тела (1) максимальный суточный рацион возрастает, (2) максимальная плодовитость самок возрастает (рис. 1 а), (3) смертность неполовозрелых особей при низких концентрациях пищи увеличивается (рис. 1 б), (4) смертность половозрелых самок при низких концентрациях пищи уменьшается (рис. 1 в), (5) продолжительность постэмбрионального развития увеличивается, (6) продолжительность жизни особей возрастает.

Таким образом, каждый из видов имел какое-либо преимущество перед другими видами. Например, неполовозрелые особи «мелких» видов лучше выживали при низких концентрациях пищи, «крупные» же виды имели более высокую плодовитость и более высокую продолжительность жизни, а также более низкую смертность половозрелых самок. «Промежуточные» по размерам виды в чем-то выигрывали у «мелких» видов, но в то же время по этим же характеристикам проигрывали «крупным видам» и, наоборот, в том, в чем имели преимущество перед «мелкими», в этом же проигрывали «крупным». Наличие разнообразных стратегий выживания в условиях дефицита пищи биологически объяснимо, что и обуславливает многообразие видов в природе.).

Описание математической модели

Как уже отмечалось, сложность конкурентных отношений между видами вынуждает исследователей обращаться к формализации множества связей между популяционными параметрами конкурирующих видов. Началом для развития этого направления послужила модель Лотки-Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1926). Данная модель и ее модификации с успехом применяются и по сей день (Post, Pimm, 1983; Drake, 1988, 1990; Law, Morton, 1996 и др.). В общем виде такой класс моделей выглядит следующим образом:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(t) \cdot F(N_1, N_2, \dots, N_i), \quad (1)$$

где $N_i(t)$ — численность вида i ; $F(N_1, N_2, \dots, N_i)$ — удельная скорость роста популяции как функция численности вида i ; t — время.

Из приведенного уравнения видно, что степень воздействия лимитирующего фактора на рост конкурирующих видов однозначно определяется плотностью самих организмов, а не лимитирующим фактором. Другими словами, в них не описан механизм конкуренции. Поэтому мы отказались от такого типа моделей и использовали свою модель (Romanovsky, Feniova, 1985), где (1) изменения плотности популяции зависели от плодовитости, смертности, продолжительности развития, как функций концентрации пищи; (2) была введена возрастная структура популяций каждого вида; (3) концентрация пищевого ресурса определялась не только, как функция его воспроизводства, но и, как функция рационов разных возрастных групп от концентрации пищевого ресурса; (4) была учтена задержка в реагировании плодовитости, смертности и продолжительности постэмбрионального развития на изменение концентрации пищи. Используемая нами математическая модель предусматривала прямое влияние обилия пищевого ресурса на численность конкурентов.

Динамика концентрации пищевого ресурса $K(t)$ была задана следующим уравнением:

$$K(t+1) = K(t) + 0,8K(t) - kK^2(t) - \frac{\sum_i \sum_j R_i(K(t), l) N_i(t, l)}{V}, \quad (2)$$

где t и $t+1$ — настоящий и последующий моменты времени; k — коэффициент уравнения логистического роста концентрации пищи, происходящего в отсутствие ее выедания; 0,8 — суточный P/B коэффициент; $R_i(K(t), l)$ — рацион особей размера l вида i ; $N_i(t, l)$ — численность особей размера l вида i ; V — объем среды.

Изменение численности ракообразных в зависимости от концентрации пищи были заданы следующей системой уравнений:

$$N(t+1, l + \Delta l) = N(t, l) - M(K(t - \tau), l) \cdot N(t, l) \quad (3)$$

$$N_n(t+1) = N_f(t) \cdot F(K(t - \tau)) / D_e$$

$$\Delta l_f(t) = \frac{L_{\max} - L_j}{D_{\max} - D_j(K(t))} \quad \Delta l(t) = \frac{L_j}{D_j(K(t))}$$

где t и $t+1$ — настоящий и последующий моменты времени; $N_n(t)$, $N(t, l)$ и $N_f(t)$ — численность новорожденных особей, неполовозрелых индивидуумов размера l и взрослых самок, соответственно; $M(K(t - \tau), l)$ — удельная смертность как функция длины тела и концентрации пищи с временной задержкой τ ; $F(K(t - \tau))$ — плодовитость как функция концентрации пищи с временной задержкой τ ; D_e — время развития яиц;

$\Delta l(t)$ и $\Delta l_f(t)$ — прирост тела за временной шаг модели для молодежи и для взрослых особей, соответственно; $D_j(K(t))$ — время постэмбрионального развития; L_j и L_{\max} — прирост тела за время постэмбрионального развития и максимальный размер тела, соответственно; D_{\max} — максимальная продолжительность жизни.

Проведение моделирования

Расчеты численности и концентрации пищевого ресурса проводили по выше указанным уравнениям за период 60 дней с шагом $1/8$ дня для увеличения точности расчета. Программа для расчета была написана на языке Фортран 90 и расчеты проводились на персональном компьютере. Распределение начальной численности по возрастам было равномерным. Поскольку нас интересовал только качественный результат конкуренции, то мы ограничились анализом результатов, полученных только при нескольких уровнях воспроизводства пищи в качестве примеров, взятых из диапазона «низкого», «промежуточного» и «высокого» уровней. Качественные результаты в пределах каждого диапазона были сходны. Скорости воспроизводства пищи имитировали ее значения, наблюдаемые в олиго-, мезо- и эвтрофных водоемах, соответственно.

Кроме изменения численности и концентрации пищи с помощью модели была оценена равновесная концентрация пищи, т. е. та концентрация, при которой рождаемость равна смертности и поэтому численность со временем не меняется. Для того, чтобы добиться быстрого выхода численности гипотетических видов на плато, задержки плодовитости и смертности приравнивали нулю. Поскольку вид с меньшей равновесной концентрацией способен выживать, или даже увеличивать свою численность при более низких концентрациях пищи, чем вид с более высоким ее значением, то эта характеристика может быть принята как оценка конкурентной способности вида. Экспериментальное подтверждение этому содержит, в частности, работа Тильмана (Tilman, 1981), в которой исследовалась конкуренция между диатомовыми водорослями.

Результаты моделирования

Равновесные концентрации.

Прежде, чем перейти к описанию результатов конкуренции между исследуемыми видами, приведем значения равновесных концентраций пищи, свойственных каждому из видов, которые могут служить как оценка конкурентной способности. Как и следовало ожидать, в отсутствие задержек плодовитости и смертности численность обоих видов в «монокультурах» после непродолжительного ее изменения выходила на плато. Равновесная концентрация была тем выше, чем крупнее были виды: наименьшей равновесной концентрацией обладал самый мелкий

вид 1, а наибольшей самый крупный вид 5 (табл. 1). В связи с этим мы можем ранжировать наши гипотетические виды по способности продолжать рост при низких концентрациях пищи, следующим образом: вид 1, вид 2, вид 3, вид 4 и вид 5. Виды приведены по мере убывания конкурентной способности.

Таблица 1

Равновесная концентрация для каждого из исследуемых видов в кл./мл

Виды				
1	2	3	4	5
8000	11000	16000	21000	31000

Динамика численности видов.

На рисунке 2а представлены результаты динамики численности всех пяти видов при низком уровне воспроизводства пищевого ресурса (50000). Будем характеризовать его в этот раз и в последующем через максимально достигаемую концентрацию пищи, хотя следует отметить, что концентрация пищи колеблется в зависимости как от выедания, так и от скорости элиминации. Исходные численности всех видов были взяты одинаковыми равными 25 экземплярам. После ряда колебаний происходило вытеснение 3, 4 и 5-го видов, 1-й и 2-й виды сосуществовали, причем с явным численным преимуществом более мелкого 1-го вида. По-видимому, в данном случае конкурентная способность, оцененная по равновесной концентрации, была определяющей в выживании видов. Виды с близкими равновесными концентрациями сосуществовали, причем доминировал вид с наибольшей конкурентной способностью.

При увеличении уровня воспроизводства пищи (175 000) наблюдалось также сосуществование 1-го и 2-го видов. Остальные виды были вытеснены. Однако 1-й вид не получил в отличие от предыдущего случая численное преимущество перед 2-м. Вероятно, здесь сыграло роль другое конкурентное преимущество, возможно более высокая плодовитость второго вида в некоторых диапазонах концентрации пищи.

При дальнейшем повышении уровня воспроизводства пищи (240 000) (рис. 2б) все виды сосуществовали. Вероятно, в этих условиях высокая конкурентная способность мелких видов компенсировалась способностью более крупных видов быстрее наращивать свою численность в условиях подъема концентрации пищи. Таким образом, мы наблюдаем смещение роли конкурентных преимуществ вдоль градиента концентраций пищи.

Далее при концентрации 280 000 сосуществовали 3, 4 и 5-й виды, в то время как 1-й и 2-й виды погибали. Мы наблюдаем явную тенденцию к постепенному переходу конкурентных преимуществ от мелких видов к крупным.

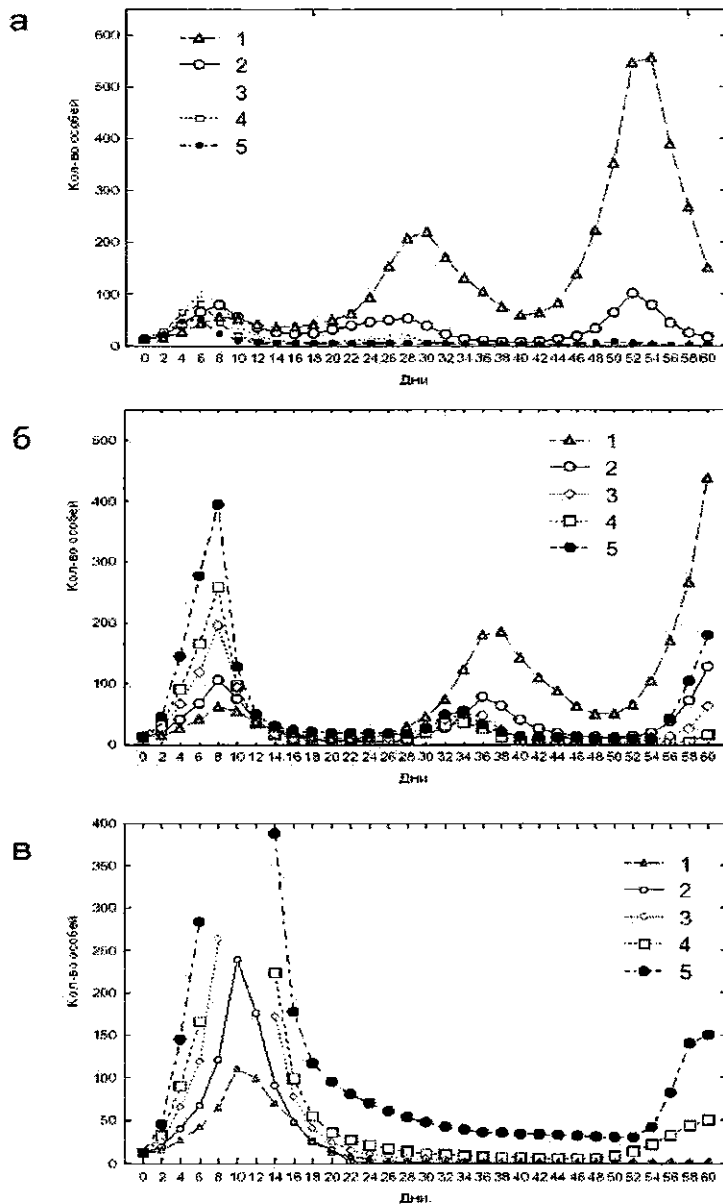


Рис. 2. Динамика численности всех пяти исследуемых видов при разных уровнях воспроизводства пищи (а, 50000 кл/мл; б, 240000 кл/мл; в, 350000 кл/мл). Цифрами (1, 2, 3, 4, 5) обозначены виды.

При концентрациях 300 000 и 350 000 выживали только крупные виды 4 и 5 (рис. 2 в). Очевидно, что при высоких уровнях воспроизводства пищевого ресурса решающим в конкурентной борьбе является способность увеличивать свою численность за счет высокой плодовитости и низкой смертности половозрелых особей. Итак, мы наблюдали, что по мере увеличения уровня воспроизводства пищи результат конкуренции меняется и при высоких концентрациях он становится прямо противоположным тому, что мы наблюдали при низком.

Сведем все результаты по количеству сосуществующих видов при разных концентрациях пищи в одну таблицу 2. Из таблицы видно, что максимальное количество (5 видов) сосуществуют при промежуточной концентрации пищи и их количество убывает по мере приближения концентрации пищи к крайним ее значениям.

Таблица 2

Количество сосуществующих видов при разных уровнях воспроизводства пищевого ресурса

Конц. пищи (кл/мл)	50 000	175 000	200 000	240 000	280 000	300 000	350 000
Кол-во видов	2	2	3	5	3	2	2

Моделирование инвазий.

Далее определяли, какие из рассматриваемых видов могут успешно вселиться при разных уровнях воспроизводства пищи. Вселение вида имитировали таким образом, что его исходную численность задавали в пять раз меньше, чем у остальных видов, т. к. вселяющийся вид всегда оказывается в сообществе в меньшем количестве. Затем каждый из видов выступал в роли вселенца по отношению к остальным четырем видам. Динамику численности для всевозможных комбинаций рассчитывали при разных концентрациях пищи. Поскольку нас интересовал качественный результат инвазий, то мы ограничились приведением результатов вселения в таблице 3.

Таблица 3

Результаты вселения каждого из модельных видов в сообщество, состоящее из четырех конкурирующих видов

Конц. пищи (кл/мл)	50 000	175 000	200 000	240 000	280 000	300 000	350 000
Вид 1	+	+	+	+	+	—	—
Вид 2	—	—	—	—	—	—	—
Вид 3	—	—	—	+	+	—	—
Вид 4	—	—	—	—	—	—	—
Вид 5	—	—	—	+	+	+	+

Знак «+» в таблице обозначает то, что вид выживал в случае его вселения в меньшем количестве, чем остальные виды, в сообщество конкурирующих видов. Знак «-» означает, наоборот, его вытеснение при данных условиях.

Из таблицы 3 видно, что при низких концентрациях пищи способен вселяться в сообщество вид с наибольшей конкурентной способностью, т.е. способностью увеличивать свою численность при более низких концентрациях пищи. При высоких концентрациях пищи побеждает самый крупный вид, характеризующийся высокой плодовитостью и низкой смертностью половозрелых особей, которые позволяют быстро увеличивать численность при подъемах концентрации пищевого ресурса. Вселение видов с противоположными стратегиями 1-го и 5-го, а также 3-го, промежуточного, по своим популяционным параметрам наблюдается при средних уровнях воспроизводства ресурса. Заметим же, что при промежуточной концентрации ресурса наблюдается также и сосуществование наибольшего количества видов (табл. 2). Это свидетельствует о том, что наиболее оптимальными для вселения, а также и для сосуществования видов оказываются средние концентрации пищи. Другими словами мы наблюдали результат противоположный широко распространенному мнению о том, что, чем больше разнообразие, т. е. количество населяющих сообщество видов, тем сложнее видам в него вселиться.

Обсуждение

Из результатов моделирования мы видим, что в условиях, где может сосуществовать максимальное число видов, имеют шанс вселиться виды с совершенно разными стратегиями жизненного цикла. Это не означает, что само по себе количество видов благоприятствует инвазиям. По нашему мнению, именно при промежуточной концентрации пищи создаются условия оптимальные для видов с разными стратегиями и поэтому именно эти условия и благоприятствуют вселению сильно различающихся видов. При крайних же концентрациях пищи сосуществуют только виды со сходными стратегиями.

Наблюдаемое нами сосуществование гипотетических видов сходных по своим стратегиям жизненного цикла в условиях низких и высоких уровней воспроизводства пищи (рис. 2) хорошо согласуется с правилом Тинеманна (1918) (цит. по В.С. Ивлеву, 1977): «Чем больше среда отклоняется от нормы или чем более специализированной или крайней по каким-либо факторам она становится, тем населяющий ее животный мир будет беднее по числу видов и богаче по количеству особей. Видовой состав данного биоценоза складывается из форм в равной мере приспособленных к данным условиям». В. С. Ивлев (1977) также отмечал, что в среде следует ожидать сосуществование экологически близких видов. Конкуренция между экологически близкими особями была им названа гомоконкуренцией. Райли (Riley, 1963) тоже объяснял сосуществование большого количества видов планктонных водо-

рослей в однородной эвфотической зоне сходством видов. На сходство видов зоопланктона как одну из причин их сосуществования указывал и А. М. Гиляров (1981).

Другой причиной сосуществования является переход конкурентного преимущества от одного вида к другому, что и объясняет сосуществование видов с разными стратегиями при промежуточном уровне воспроизводства пищевого ресурса. При этом конкурентное преимущество должно переходить к виду, имеющему более низкую численность. Такой способ сосуществования видов наблюдался и в других работах (Utida, 1957; Ayala, 1969; McCann, 1998; Morin, 1999; Diehl, Feibel, 2000). Таким образом, в настоящее время можно выделить две причины сосуществования конкурирующих видов — переход конкурентного преимущества у видов с разными стратегиями жизненных циклов и, наоборот, сходство видов.

Отсюда можно предположить, что при крайних значениях лимитирующего фактора в сообщество могут вселяться виды экологически сходные с аборигенными, но наиболее сильные по своим конкурентным преимуществам (как 1-й вид при низкой концентрации пищи и 5-й вид при высокой концентрации). При средних же значениях концентрации пищи имеют шанс вселиться как виды с экологически разными стратегиями, так и виды промежуточные по своим популяционным параметрам. Таких видов разумеется в природе больше, чем видов экологически сходных. Поэтому при промежуточной концентрации пищи следует ожидать более высокое разнообразие видов.

Выводы настоящей работы находятся в противоречии с результатами моделирования инвазий в условиях конкуренции, полученных в ряде других работ (Gilpin, Case, 1976; Case, 1990, 1991), где наоборот было показано, что чем больше конкурентов в сообществе, тем меньше вероятность вселения в него чужеродных видов. Это мы объясняем тем, что в моделях приводимых в ссылках, авторами не учитывалась разнокачественность особей в популяции. Все индивидуумы одного вида были совершенно идентичны и, таким образом, исключалась возможность перехода конкурентного преимущества от одного вида к другому. При моделировании, по нашему мнению, совершенно необходимо учитывать возрастной состав популяции, от которого зависят шансы на выживание вида в условиях действия лимитирующих факторов и, в частности, в условиях дефицита пищи.

На основании полученных результатов можно предположить, что уровень воспроизводства пищи определяет структуру сообщества и количество населяющих его видов, а также влияет на инвазионный процесс. При этом в олиготрофных (аналогом в нашей модели являлись низкие уровни воспроизводства пищи) и эвтрофных (аналог в модели — высокие уровни воспроизводства пищи) водоемах следует ожидать низкое разнообразие. В олиготрофных водоемах, по-видимому, должны преобладать виды с высокой конкурентной способностью, и шанс вселиться имеют только суперконкуренты, т.е. виды с наименьшими равновесными

концентрациями пищи (К-стратегии). В нашей работе это самый мелкий 1-й вид. Эфтрофные водоемы, вероятно, должны преимущественно населять виды с высокими скоростями роста (г-стратегии). Поэтому вселиться в них имеют шанс виды способные быстро наращивать свою численность при подъемах концентрации пищи. В нашей работе это 5-й крупный вид. В мезотрофных водоемах (аналог — промежуточные концентрации пищи) создаются условия для сосуществования и вселения видов с разными стратегиями, что должно обеспечивать более высокое биоразнообразие в этих водоемах. Сделанные нами на основе моделирования выводы требуют экспериментальной проверки и фактических данных полевых наблюдений.

Благодарности

Авторы благодарят академика Д.С. Павлова и д.б.н. Ю. Ю. Дребуадзе за неоценимую помощь и поддержку на всех этапах работы. Работа выполнена в рамках проекта Минпромнауки РФ № 43.073.1.1.2511 и при поддержке РФФИ, грант № 03-04-49147. Второй автор (СБ) также благодарит Фонд поддержки отечественной науки за финансовую поддержку.

Литература

- Гиларов А. М. Размерная структура трех природных популяций *Daphnia cucullata* (Crustacea, Cladocera) и ее связь с динамикой численности // Зоол. журн., 1980, т. 59, № 12, 1781—1791.
- Гиларов А. М. Сосуществование близких видов рода *Daphnia* (Cladocera, Crustacea): еще одно проявление планктонного парадокса // Доклады АН СССР, 1981, т. 257, № 1, 251—253.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб, Киев: Наукова думка, 1977, 271 с.
- Матвеев В. Ф. Оценка конкуренции в природе с помощью метода множественной регрессии. Анализ взаимодействия трех видов зоопланктона // Журн. общ. Биол., 1976, т. 37, 822—830.
- Allan J. D. Balancing predation and competition in cladocerans // Ecology, 1974, v. 55, № 3, 622—629.
- Ayala F. J. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion // Nature, 1969, v. 224, 1076—1079.
- Brian M. V. Exploitation and interference in interspecies competition // J. Anim. Ecol., 1956, v. 25, 339—347.
- Case T. J. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition // Biol. J. Linn. Soc., 1991, v. 42, 239—266.
- Case T. J. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1990, v. 87, 9610—9614.

- Darwin Ch.* On the origin of species by means of natural selection, London: H. Frowde, 1905.
- Diehl S., Feibel M.* Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory // *Am. Nat.*, 2000, v. 155, № 2, 201—218.
- Drake J. A.* Models of community assembly and the structure of ecological landscapes // In: Hallam, T. G., Gross, L. J. and Levin, S. A. (eds). *Mathematical ecology: proceedings of the autumn course research seminars*. International Centre for Theoretical Physics, Miramare-Trieste, Italy, November 24-December 12, 1986, Singapore: World Press, 1988, 585—605.
- Drake J. A.* The mechanics of community assembly and succession // *J. Theor. Biol.*, 1990, v. 147, 213—233.
- Elton C. S.* The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, 1958.
- Fox J. W., Morin P. J.* Effects of intra- and interspecific interactions on species responses to environmental change // *J. Amer. Ecol.*, 2001, v. 70, 80—90.
- Gilpin M. E. and Case, T. J.* Multiple domains of attraction in competition communities. // *Nature*, 1976, v. 261, 40—42.
- Gliwicz Z. M.* Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake // *Ekologia Polska*, 1977, v. 25, № 2, 179—225.
- Knops J. M. H., Griffin J. R., Royalty A. C.* Introduced and native plants of the Hastings reservation central coastal California: a comparison // *Biol. Conservation*, 1995, v. 71, 115—123.
- Kruger F. J., Breytenbach G. J., MacDonald I. A. W., Richardson D. M.* The characteristics of invaded Mediterranean-climate regions // In: Drake J. A., Mooney H. A., DiCasteri F. et al. (eds), *Biological invasions: a global perspective*, Chichester: Wiley, 1989, 181—213.
- Lampert W., Schober U.* The importance of «threshold» food concentrations // In: Kerfoot W. C. (ed.). *Evolution and ecology of zooplankton communities*. University press of new England, 1980, 264—267.
- Law R., Morton R. D.* Permanence and the assembly of ecological communities // *Ecology*, 1996, v. 77, 762—775.
- Lawlor L. R.* Direct and indirect effects of n-species competition // *Oecologia*, 1979, v. 43, 355—364.
- Levine J. M., D'Antonio C. M.* Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility // *Oikos*, 1999, v. 87, 15—67.
- Levine S. H.* Competitive interactions in ecosystems // *Am. Nat.*, 1976, v. 110, 903—910.
- Lotka A. J.* Elements of physical biology, Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.
- McCann K.* Density-dependent coexistence in fish communities // *Ecology*, 1998, v. 79, № 8, 2957—2967.
- Morin P. J.* Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs // *Ecology*, 1999, v. 80, 752—760.
- Neill W. E.* Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization // *Ecology*, 1975, v. 56, 809—826.
- Post W. M., Pimm S. L.* Community assembly and food web stability // *Math. Biosci.*, 1983, v. 64, 169—192.
- Riley G. A.* Marine Biology I // In: *Proc. of the first international interdisciplinary conf.*, American Inst. Biol. Science, 1963, 69—70.
- Robinson J. V., Valentine W. D.* The concepts of elasticity, invulnerability, and invadability // *J. Theor. Biology*, 1979, v. 81, 91—104.

- Romanovsky Yu. E., Feniova I. Yu.* Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // *Oikos*, 1985, v. 44, № 2, 243—252.
- Stone L., Roberts A.* Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors // *Ecology*, 1991, v. 72, 1964—1972.
- Tilman D.* Tests of resource competition theory using four species of lake Michigan algae // *Ecology*, 1981, v. 62, № 3, 802—815
- Utida S.* Population fluctuation, an experimental and theoretical approach // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1957, 22, 139—151.
- Volterra V.* Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi // *Mem. Accad. Lincei.*, 1926, v. 6, № 2, 31—113.
- Weglenska T.* The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity, and production of planktonic crustacean filtrators // *Ecol. Polska*, 1971, v. 19, 427—473.

**БАЗА ДАННЫХ «ВИДЫ-ИНТРОДУЦЕНТЫ
СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ»
(СТРУКТУРА, СОДЕРЖАНИЕ,
ИСТОЧНИКИ ИНФОРМАЦИИ)**

Масляков В. Ю.

*ВНИИ карантина растений,
E-mail: biology@igras.geonet.ru*

В XX столетии непреднамеренная и преднамеренная интродукция различных организмов в результате интенсивных экономических отношений (торговля растительной сельскохозяйственной продукцией, экзотическими организмами, туризм) выдвинулась как проблема глобального биотического обмена между биогеографическими областями (Тишков и др., 1995). Этот процесс затронул и территорию бывшего СССР, занимающего основную часть Северной Евразии. Инвазии адвентивных организмов в природные экосистемы признаны одними из ведущих факторов трансформации их биоразнообразия и являются дополнительной платой за создание высокопродуктивных агроценозов, повышения эффективности звероводства и пушного промысла и рыбоводства.

В связи с такой актуальностью проблемы и отсутствием общей картины вторжений чужеродных видов на территорию РФ и СССР была предпринята попытка оценить информационный ресурс по данной проблеме. БД имеет название «Виды-интродуценты Северной Евразии» (ВИСЕ), английский вариант названия: «North Euroasian Invasive species Data» (NEISD). В соответствии с целью своего создания БД имеет следующую структуру:

1	Код
2	Латинское название таксона (Latin name of taxon)
3	Русское название таксона (Russian name of taxon)
4	Класс (Class)
5	Отряд
6	Семейство (Family)
7	Точка вывоза — Point
8	Страна, область вывоза — Country, region of
9	Биогеографический регион (Biogeographical region)
10	Способ проникновения
11	Точка обнаружения (выпуска) Point
12	Область обнаружения (выпуска)
13	Страна обнаружения (выпуска)

№	Имя поля
14	Биогеографический регион интродукции
15	Биотоп обнаружения
16	Год обнаружения (выпуска)
17	Обилие при обнаружении (выпуске)
18	Динамика расселения
19	Тип интродукции (непреднамеренная, преднамеренная)
20	Цель интродукции — Target of introduction
21	Организм-мишень organism — target
22	Враги и конкуренты интродуцента
23	Результат интродукции — Results of introduction
24	Экономическое значение — Economical importance
25	Источник информации (автор, журнал, монография и т. д.)
26	Год публикации
27	Научное учреждение автора статьи, книги
28	Ссылка на первоисточник

Структура БД включает таксономическое описание (поля 2—6), географическое положение точек вывоза и интродукции (поля 7—9, 11—14), характеристику интродукции (поля 10, 16, 19, 20), описание начальных условий и последствий интродукции (поля 15, 17, 18, 21—24), описание источника информации (поля 26—28). В завершенном варианте БД планируется создание иерархически организованной структуры, облегчающей формирование запросов пользователя и составления отчетов и т. п. Часть полей (например, таксономическое описание, тип интродукции и т. п.) были обязательны для заполнения, а часть (например, «Биогеографический регион») могли не заполняться в зависимости от содержания источника информации.

БД разработана в среде СУБД Microsoft Access 97 и в настоящее время содержит около 5000 записей (строк). Для сбора информации был предпринят сплошной анализ, прежде всего российской периодической научной литературы, в которой должны отражаться факты интродукции чужеродных организмов на протяжении достаточно длительного периода публикаций. Оценивались следующие источники:

А. Периодические издания (АН СССР, РАН).

1. «Зоологический журнал» (1946—1991, 504 выпуска).
2. «Энтомологическое обозрение» (1903—1997, 320 выпусков) Число публикаций, отмечающих занос, завоз, интродукцию насекомых составляет 1,2% от всего числа опубликованных статей (около 6000).
3. «Ботанический журнал» (1968—1980, 144 выпуска).
4. «Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы (МОИП)» (1960—1999, 240 выпусков).
5. Информация ряда прикладных научно-исследовательских инсти-

тутов министерства сельского хозяйства СССР (охотничье хозяйство, карантин растений).

Анализ неперIODических изданий был направлен прежде всего на поиск фактов интродукции конкретно для определенного региона. Подобные факты рассеяны в обширной литературе по вредным организмам (прежде всего насекомым). Проанализированы основные справочники по вредным животным, выпущенных в СССР в 1932 г., 1952 г., 1966 г., 1972—1994 гг., 1973 г. Также проанализирован ряд региональных сборников по фауне, зоогеографии и интродукции насекомых в СССР и сборники научных трудов ВНИИ карантина растений МСХ СССР. Сформированная БД не заполнена по полю «Биогеографический регион», так как эта информация как правило не была отражена в публикациях. Его заполнение осуществляется из других источников.

Отражение процесса преднамеренной и непреднамеренной интродукции в российской периодической научной литературе

Таблица 1

Распределение видов-интродуцентов (животные) по таксонам (для России)

ТАКСОН	Число видов	Число упоминаний
<u>Тип Coelenterata</u> — кишечнополостные	1	1
Класс Hydrozoa — гидрозои	1	1
<u>Тип Platyhelminthes</u> — плоские черви		
Класс Monogeneoidea — моногенетические сосальщики	1	2
<u>Тип Nematelminthes</u> — круглые черви		
Класс Nematoda — нематоды	1	1
<u>Тип Annelida</u> — кольчатые черви	3	10
<u>Тип Arthropoda</u> — членистоногие		
Класс Crustacea — ракообразные	41	252
Класс Arachnida — паукообразные	8	13
Класс Myriapoda — многоножки		
Подкласс Diplopoda — кивсяки	6	6
Класс Insecta — насекомые	295	599
<u>Тип Mollusca</u> — моллюски	28	72
<u>Тип Tentaculata</u> — щупальцевые		
Класс Kamptozoa — внутрипорошечевые	1	1
Класс Bryozoa — мшанки	6	7
<u>Тип Chordata</u> — хордовые		
Класс Aves — птицы	7	49
Класс Amphibia — земноводные	1	13
Класс Mammalia — млекопитающие	42	1858
Класс Pisces — рыбы	75	343
ИТОГО:	517	3229



Рис. 1а. Особенности динамики непреднамеренной интродукции беспозвоночных (ракообразных (Crustacea), моллюсков (Mollusca), насекомых (Insecta) (по БД)

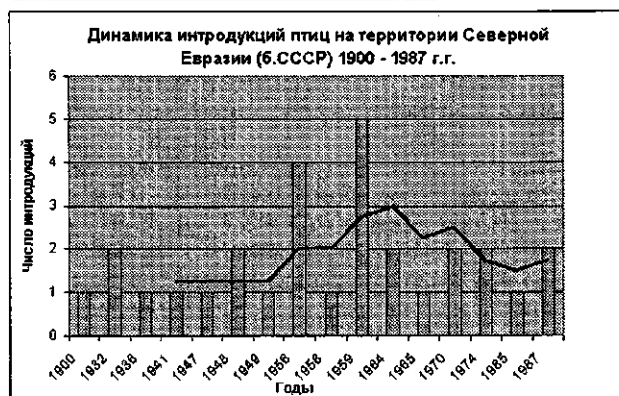
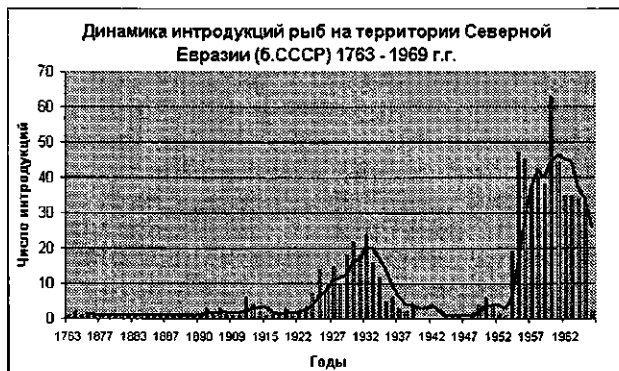


Рис. 16. Особенности динамики преднамеренной интродукции позвоночных (рыб (Pisces), птиц (Aves), млекопитающих (Mammalia) (по БД)

В созданной БД содержатся сведения об обнаружении адвентивных организмов начиная с 1763 по 1989 гг., т. е. за более 200 лет. Общий таксономический список содержит свыше 940 видов растений и животных, интродуцированных на территории России и сопредельных стран (б. СССР) (табл. 1). Виды растений не представлены (в БД видов растений — 425).

Некоторые итоги биоагрязнения, исходя из собранных данных, за последние 100 и более лет представлены ниже, как на диаграммах, отражающих динамику, грубо говоря, обнаружения чужих организмов разных таксонов (растения, беспозвоночные) и интенсивность преднамеренной интродукции (позвоночные) на территории РФ и СНГ, так и в соответствующих параграфах, посвященных «биотическому дождю», перемещению лесных насекомых с древесиной по территории России. Динамика групп (ракообразные, моллюски, рыбы, птицы, млекопитающие) имеет ярко выраженные особенности: два «пика» — меньший в 30-е годы и большой 50—60-е годы, хорошо отражающие социально-экономическое развитие страны (рис. 1а, б).

Такая форма графиков объясняется социальным заказом в определении направлений научных исследований этого отрезка времени, характеризующихся прежде всего идеологией «преобразования природы»: широкая интродукция рыб в разные водоемы по всей территории Советского Союза, расселение ондатры, американской норки, белки, разведение новых видов птиц (фазан) в заповедниках и т. д. Моллюски, ракообразные широко завозились как корм для новых видов промысловых рыб. Относительно характера динамики интродукций насекомых необходимо отметить, что флуктуация отражает примерный баланс между интродукцией преднамеренной (интенсивные работы в области биологической борьбы с вредными организмами) так и непреднамеренной, случайной. Со временем поколение ученых, занимавшихся данной проблематикой уходило и приоритеты исследований менялись и поэтому информация по обнаружению интродуцентов появлялась все реже и реже на страницах Зоологического журнала, Энтомологического обозрения и т. д.

«Биотический дождь» на территории Северной Евразии

Процессы вселения или интродукции чужеродного организма преднамеренно или непреднамеренно завезенного на новую территорию к настоящему времени приобрел устойчивый характер и потому получил название «биотического дождя», выпадающего во все регионы земного шара. Это ключевое понятие, отражающее весь процесс, так как связывает место «отправки» организма и место «назначения» с соответствующей интенсивностью интродукции. Для территории России расселение чужеродных организмов стал осознанной проблемой с начала XX в. в результате активного включения страны в систему международных экономических связей. Это нашло отражение в формировании специальных организаций и законов, регламентирующих защиту агроэкосистем от чужеродных организмов (так называемый «карантин (quarantine) расте-

ний»). Поэтому в проблеме инвазий традиционно особое внимание уделялось карантинным видам, представляющим угрозу в основном сельскому хозяйству. Так, за период с 1931 по 1966 гг. были подвергнуты досмотру и экспертизе сотни тысяч тонн импортных растительных грузов и было обнаружено более 1000 видов различных видов вредителей, около 600 видов возбудителей грибных и бактериальных болезней и более 400 видов семян сорняков при экспертизе из более миллиона посылок, партий семян, посадочного материала, плодов цитрусовых яблок и других сельскохозяйственных культур (Карантин растений в СССР, 1986).

В таблице 2 представлены данные, отражающие масштаб завоза различных видов беспозвоночных животных в страны бывшего СССР (грибы, бактерии, вирусы не рассматривались).

Таблица 2

Качественные и количественные характеристики биотического дождя для Северной Евразии (б. СССР) (по данным Центральной карантинной лаборатории, 1933—1970 гг.)

Группы организмов	(*)	1934 г.		1937—1959 гг.		1960—1970 гг.	
	Адвентивные виды	Число видов	Число случаев завоза	число видов	число случаев завоза	число видов	число случаев завоза
Mollusca — моллюски	5	—	—	1	2	6	7
Myriapoda — многоножки		—	—	—	—	5	21
Nematoda — нематоды		2	93	26	228	—	—
Isopoda — мокрицы или равноногие		—	—	—	—	4	14
Acariformes — клещи	2	12	21	45	1846	52	3147
Collembola — ногохвостки		—	—	2	13	8	69
Diplura — двухвостки		—	—	—	—	1	1
Thysanura — щетинохвостки		—	—	2	3	3	11
Odonatoptera — стрекозы		—	—	1	1	—	—
Blattoptera — тараканы		—	—	13	34	11	149
Manteoptera — богомолы		—	—	1	1	1	2
Isoptera — термиты		—	—	1	1	1	21
Orthoptera — прямокрылые	1	—	—	10	33	3	6
Phasmoptera — палочники		—	—	—	—	1	1
Dermaptera — уховертки		—	—	5	19	5	67
Thysanoptera — трипсы	1	—	—	15	326	17	187

Группы организмов	(*)	1934 г.		1937—1959 гг.		1960—1970 гг.	
	Адвентивные виды	Число видов	Число случаев завоза	число видов	число случаев завоза	число видов	число случаев завоза
Psocoptera — сеноеды		4	4	8	43	6	42
Cicadinea — цикадовые	3	—	—	7	14	10	22
Aleyrodinea — белокрылки	2	—	—	3	9	10	59
Coccinea — кокциды	54	27	13690	49	14933	107	19407
Aphidinea — тли	32	1	1	21	392	28	171
Hemiptera — клопы	1	—	—	18	86	45	370
Coleoptera — жуки	32	74	307	413	8632	771	21609
Neuroptera — сетчатокрылые		—	—	3	3	7	35
Hymenoptera — перепончатокрылые	3	9	38	62	879	88	798
Trichoptera — ручейники		—	—	1	2	—	—
Diptera — мухи	1	7	39	54	1068	120	2578
Lepidoptera — бабочки	8	14	28	118	4924	232	13117

Примечание: В первой колонке, отмеченной (*), данные о числе известных адвентивных видах (по отрядам) уже обитающие на территории России.

Необходимо отметить что, это совокупный «дождь» перевозимых беспозвоночных, как «местных», так и «чужаков». Масштабы интродукции видов (млекопитающие, рыбы, насекомые) для России на уровне субъектов РФ отражена картах (рис. 2, 3 и 4). Наиболее равномерную картину демонстрируют млекопитающие, преднамеренная интродукция которых велась длительное время и на больших территориях в целях «обогащения местной промысловой фауны». Наибольшее число интродуцентов отмечено для Ленинградской, Тверской, Московской Воронежской, Рязанской, Томской, Сахалинской областей, Краснодарского и Приморского краев, Дагестана, Башкортостана. Отметим, что не выявлено связи между естественным уровнем таксономического разнообразия и числом интродуцентов. По видимому, сложившаяся картина в большей степени определяется активностью научно-практических организаций, проводивших интродукцию промысловых видов.

Распределение регионов по числу интродуцированных видов рыб демонстрирует, преднамеренный характер интродукции в процессе обогащения местной промысловой ихтиофауны. Наибольшее число видов

интродуцировано в Челябинской, Свердловской, Ростовской областях и в Татарстане. Однако надо иметь в виду, что представленная картина не полна: объем проанализированных источников информации недостаточен, требуется существенное пополнение БД по этой таксономической группе позвоночных.

Регионы с большим числом интродуцентов среди насекомых определенно связаны с точками ввоза на территорию России различных грузов (порты, крупные железнодорожные узлы). А их распределение вдоль

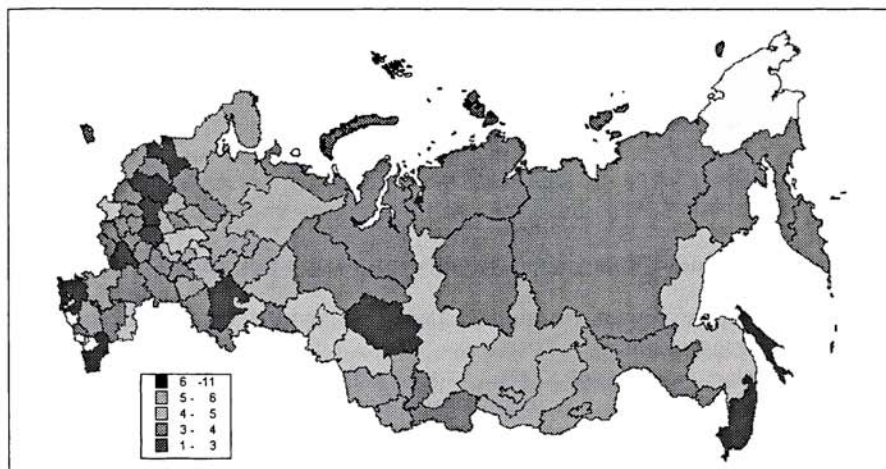


Рис. 2. Число интродуцированных видов млекопитающих

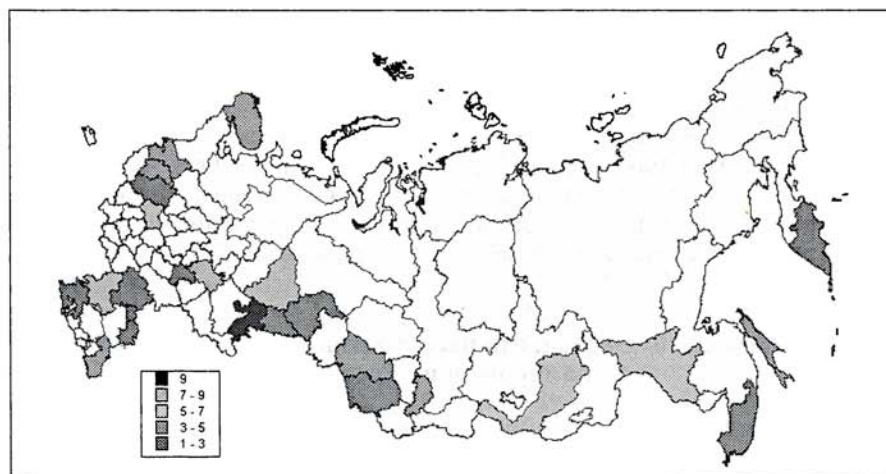


Рис. 3. Число интродуцированных видов рыб

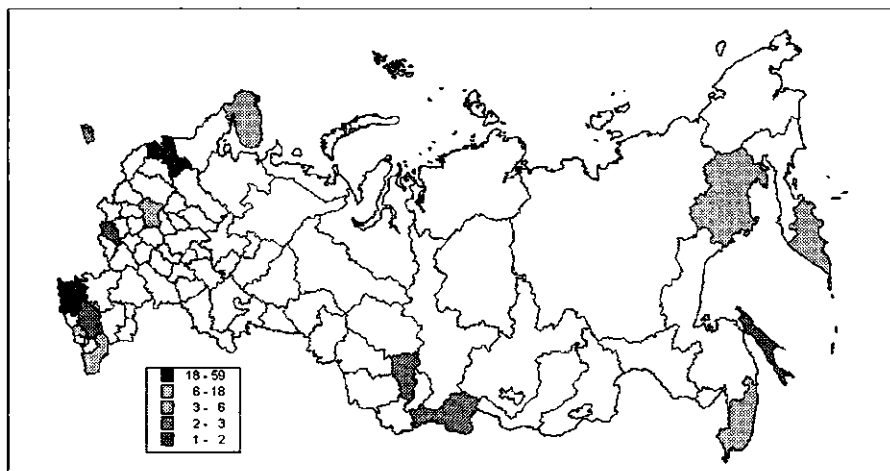


Рис. 4. Число интродуцированных видов насекомых

границ страны отражает типичный для этой группы непреднамеренный характер интродукции.

В целом можно утверждать, что на современном уровне развития процесса интродукции на территории России и сопредельных стран не возможно уловить влияние на успех интродукции уровня местного биологического разнообразия. В большинстве случаев распространение интродуцентов связано с культурными или существенно преобразованными естественными экосистемами и они не входят в состав естественных сообществ. При этом интродукция приводит к росту уровня биологического разнообразия.

В ряде случаев (например, интродукция американской норки, ондатры, ряд видов промысловых рыб) интродукция привела к внедрению видов в естественные сообщества. Последствия этого внедрения, как правило, не благоприятны для аборигенных сообществ. Отмечены случаи конкурентного вытеснения (американская норка — европейская норка), перестройки структуры сообществ (ондатры), распространение паразитов и болезней, не свойственных местным популяциям (бобры в Западной Сибири) и т. п.

Биотический обмен лесными насекомыми между провинциями на территории России

Проблема завоза чужеродных организмов в природные лесные экосистемы и их производные, оценка их потенциальной опасности тесно связана с анализом их фактов обнаружения на всей территории Северной Евразии (бывшего СССР). Россия является ведущим экспортером лесоматериалов и

по территории Северной Евразии (б. СССР) распределены большие по объему грузопотоки леса и лесоматериалов. В связи с этим в отдельную проблему выделился лесной карантин, так как вместе с лесоматериалами развозятся разнообразные ксилофаги (короеды, усачи, рогохвосты, точильщики), отсутствующие на территориях, куда поставляется лесопродукция. Исследования энтомофауны заготавливаемой древесины (верхние и нижние склады) на территории России (Карелия, Петербург, Москва, Нижний Новгород, Оренбург, Горный Алтай, Владивосток, Сахалин) показали, что среди обнаруженных ксилофагов ведущее место занимают короеды. Всего на лесоматериалах было обнаружено 38 видов короедов (Scolytidae), 25 видов усачей (Cerambycidae), 4 вида златки (Buprestidae), 5 видов долгоносиков (Curculionidae), 1 вид точильщиков (Anobiidae), 1 вид сверлила (Lymexylonidae).

Так, анализ фитосанитарных сертификатов, выдаваемых карантинной службой, выявил перевозку древесины из Хабаровского края в Ленинградскую область. Анализ списка короедов на «чужеродность» показал, что среди них доля «неевропейских», т. е. в нашем случае это короеды Дальнего Востока, составляет около 15% (6 видов) и возможность их перемещений в другие регионы реальна (в европейскую часть страны и далее в Европу).

Рассматривая вопрос об опасности неевропейских короедов, других ксилофагов, перевозимых с древесиной, необходимо выявить основные направления биотического риска инвазии между энтомогеографическими провинциями Северной Евразии. Для этого важно выявить факты реализации антропогенного биотического обмена лесными насекомыми в различных регионах территории России и сопредельных стран СНГ. Из созданной БД были выбраны факты обнаружения адвентивных лесных насекомых в том или ином регионе. Большая часть перемещенных лесных насекомых относится к жукам: усачам (Cerambycidae) из родов *Criocephalus*, *Exocentrus*, *Stromatium*, *Plagionotus*, *Callipogon*, *Pachyta*, *Ragium*, *Tetropium*, *Malambyx*, *Plagionotus*, *Lamiomimus*, *Monochamus* и др., короедам (Ipidae) (*Dendroctonus micans* Kug. — большой еловый лубоед), златкам (Buprestidae) — из рода *Phaenops*. Homoptera составляют вторую группу по числу перемещенных внутри России: кокциды (*Phisokermes piceae* Schrwk. — еловая ложнощитовка), тли из родов *Pemphigus*, *Myzocallis*, *Tuberculoides* и др., хермесы из родов *Pineus*, *Cholodkovskya*, *Dreyfusia*. Всего — 54 вида.

Была построена матрица обмена между энтомогеографическими провинциями (табл. 3). Территория России и СНГ в данном отношении (энтомогеографическом) подразделяется на 4 подобласти (Европейско-Сибирская, Средиземноморская, Среднеазиатская, Палеарктарктическая) и 10 провинций (табл. 4). За основу взято деление территории, разработанное русским энтомологом А. П. Семеновым-Тянь-Шанским (1936). Это связано с тем, что такое деление проведено относительно насекомых (в частности жесткокрылых) и является именно энтомогеографическим и является итоговой картиной, зафиксированной в период, говоря с известной оговоркой, нетронутой природы.

**Энтомогеографическое деление территории России (Северной Евразии)
(по А. П. Семенову-Тянь-Шанскому, 1936)**

Подобласть	Провинция	Лесные провинции
Европейско-Сибирская (Е)	Тундра — Е1	Тайга Е2
	Тайга — Е2	Островные леса Е3
	Островные леса — Е3 (Камчатский отдел)	(Камчатский отдел Е3)
	Степи — Е4	Горные леса Е5
	Главного Кавказского хребта — Е5	
Средиземноморская (Мд)	Восточно-средиземноморская Мд4	Горные леса (дуб, ясень, ель) — Мд4
Среднеазиатская (Мс)	Киргизская — Мс4	Горные еловые леса
	Джунгарская — Мс3	Тянь-Шаня — Мс3
	Монгольская — Мс5	
Палеарктоарктическая (Р)	Маньжурская — Р1	Широколиственные, хвойные леса — Р1

Таблица 4

Матрица обмена лесными насекомыми между энтомогеографическими провинциями на территории Северной Евразии

Энтомогеографическая провинция	Е2	Е3	Е4	Мд4	Мс2	Мс3	Мс4	Р1	ВЫ-ВОЗ	%
Е2 Тайга		2	22	2			3		29	52
Е3 Островные леса, в т. ч. Камчатка	1	1		1					3	5
Е4 Степи									0	0
Мд4 Горные леса Восточного Средиземноморья		1			2				3	5
Мс2 Туранская									0	0
Мс3 Горные леса Тянь-Шаня							1		1	2
Мс4 Киргизская									0	0
Р1 Широколиственные и хвойные леса Маньчжурии	7	11	1	1					20	36
ВВОЗ	8	15	23	4	2	0	4	0	56	
%	14	27	41	7	4	0	7	0		

В результате анализа материала выявились следующие направления завоза ксилофагов:

- Широтное (север—юг). В основном это происходит в европейской части страны, большой процент завозных ксилофагов в провинцию степи: лесополосы, лесопарки;

• Широтное (юг—север). Завоз ксилофагов с деловой древесины из Приморья на Камчатку, Магаданскую область в припортовые склады и лесонасаждения;

• Долготное (восток—запад и обратно) (Приморье — европейская часть страны, Кавказ — Украина, Туркмения).

Следует подчеркнуть, что объектами инвазии являются и становятся горные леса на Северном Кавказе, Алтае, Камчатке. Для стран СНГ (страны Средней Азии, Закавказья, Карпаты) Дальний Восток наиболее важный источник опасных видов для территорий покрытых горными лесами. Для южных регионов северные виды короедов с широкими (транс-палеарктическими) ареалами также имеют важное экологическое, в т. ч. карантинное значение. И в этом главное направление опасности биотического обмена. Обращает на себя внимание высокий процент (41%) завоза для провинции степи (Е4), как наиболее разрушенной природной зоны, потому и более «принимающей». В заключении о правовом аспекте проблемы. Нужна разработка стандартной процедуры согласования позиций в присвоении статуса (природоохранного, карантинного) в отношении к различным видам из различных стран мира. Это снизит возможности использования чужеродных видов, как барьера в торговле растительной продукцией, а также создания барьеров в торговле редкими животными и растениями.

Выводы

Необходимо отметить предварительность полученных результатов на основе собранной информации по инвазии чужеродных видов на территорию Северной Евразии. Но это не снижает актуальности исследований в данном направлении, нацеленных на построение более полной и достоверной картины биозагрязнения в данном регионе мира. Комплексность, многоаспектность проблемы инвазий видна из представленной ниже таблице 5 по тематике научных исследований в различных областях знания. Это определяет и сам характер исследований — междисциплинарный, коллективный и глобальный, требующих усилий разных специалистов из разных стран мира.

Таблица 5

Место проблемы «инвазия чужеродных видов» в ряде отраслей знания

ПРОЕКЦИЯ	ТЕМА
Историческая география	Обмен между историко-географическими областями происхождения аборигенной культурной флоры в процессе истории человечества (трансконтинентальные походы, завоевания, торговля).
Экономическая география	1. Глобализация рынка с/х продукции, торговля редкими животными и растениями, туризм. 2. Экономический ущерб вторжения адвентивного вида. 3. Экономико-географический анализ грузовых потоков, как переносчиков адвентивных организмов.

ПРОЕКЦИЯ	ТЕМА
Биологическая география	<ol style="list-style-type: none"> 1. Формирование естественно-антропогенных систем (Монгольские войска XIII в. и Окская флора). 2. Симметризация ареалов и формирование антропогенных вторичных ареалов. 3. Историко-зоогеографический потенциал расселения («старые» дизъюнкции, миграционные фауны «ледниковых» территорий). 4. Структура ареалов потенциальных адвентивных видов различных таксонов (род, триба, семейство). 5. Размещение потенциальных экосистем-реципиентов (мишеней) с учетом риска попадания адвентивного организма и исторических связей этих экосистем.
Экология	<ol style="list-style-type: none"> 1. «Биотический дождь» и избирательная фильтрация интродуцентов экосистемами-мишенями. 2. Сравнительно-экологический анализ уязвимости экосистем (исчезновение ниши, встраивание ниши, замещение ниши). 3. Сравнительные исследования состава гильдии растения-хозяина в различных регионах мира. <p>Акклиматизация, вспышка численности, быстрое расселение отдельных видов.</p>
Биология развития	<ol style="list-style-type: none"> 1. Приспособление жизненного цикла к инверсии сезона года (например, при переселении некоторых насекомых из северного полушария в южное). 2. Оптимальная длина онтогенетических миграций и пределы расселения адвентивного вида.
Таксономия	<ol style="list-style-type: none"> 1. Влияние переселения на фенотипические признаки организма и отнесение его к различным таксонам. 2. Распределение адвентивных видов по «господствующим» таксонам (родам в трибах). 3. Агрессивные таксоны.
Генетика	<ol style="list-style-type: none"> 1. Гомозиготизация генов, снижение генетической изменчивости в популяции основателя. Генетико-автоматические процессы в формирующейся популяции чужеродного вида. 2. Генетическое загрязнение видов дикой фауны от видов домашних животных. 3. Проблема генетически модифицированных организмов (ГМО): «побег» монстров во внешнюю среду, «блуждающие» (встроенные) гены от культурных растений к их диким сородичам.

Работа поддержана РФФИ (№ 01-05-64303).

Литература

- Вредители, болезни, сорняки* обнаруженные в импортных растительных грузах (Всесоюзная сводка с 1937 по 1959 г.), Ред. Н. Н. Шутова, М.: Колос, 1964, 616 с.
- Вредители, болезни, сорняки* обнаруженные в импортных растительных грузах (Всесоюзная сводка с 1960 по 1970 г.). ВНИИ карантина растений (рукопись).
- Карантин растений* (методические материалы), М.: ЦКЛ, Сельхозиздат, Колос, 1935—1978 гг.
- Карантин растений в СССР*. Сост. Шамонин М. Г., Сметник А. И., М.: Агропромиздат, 1986, 256 с.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П.* Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распространения жесткокрылых насекомых, М., Л.: Изд-во АН СССР, 1936, 16 с.
- Тишков А. А., Масляков В. Ю., Царевская Н. Г.* Антропогенная трансформация биоразнообразия в процессе непреднамеренной интродукции организмов (биогеографические последствия) // Изв. РАН. Сер. геогр., 1995, № 4, 74—85.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АЛКАЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ С НАРКОТИЧЕСКИМ ВОЗДЕЙСТВИЕМ НА ПРИМЕРЕ КОНОПЛИ

Гунин П. Д.,¹ Микляева И. М.,² Бажга Н.,¹ Руцкова Е. А.²

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, РАН

² Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Одной из главных проблем, возникших перед мировым сообществом в последнюю половину прошлого века и получивших еще большую актуальность в настоящее время, является наркомания, представляющая глобальную угрозу здоровью и существованию человека как социального и биологического вида. Масштабы и темпы распространения наркомании в мире выводят эту проблему в разряд наиболее важных. Так, с 1995 по 2000 гг. количество наркоманов в России среди подростков увеличилось в 300 раз, а общее число лиц, потребляющих наркотики, достигло 2-х миллионов человек (Аналитический доклад, 2000), что ставит под угрозу физическое и моральное здоровье молодежи и будущее значительной части населения. Кроме того, в последние годы отмечается увеличение числа лиц, потребляющих наркотические вещества не только среди городского, но и сельского населения. Этому способствует в значительной степени экспансия ряда наркосодержащих растений и, прежде всего, конопли на деградированных землях, удельные площади которых значительно возросли за последнее десятилетие. Несмотря на то, что производные конопли (марихуана, гашиш, анаша) относятся к легким наркотикам, тем не менее, именно они служат первой ступенью на пути от знакомства с наркотиками к наркотической зависимости.

Источником галлюциногенов в конопле являются производные дигенипирана. Из них наркотическим действием обладает тетрагидроканнабинол — смолистое вещество с резким запахом. Высокое содержание алкалоидов отмечается в мужских и в высушенных женских соцветиях, листьях и молодых побегах (Яценко-Хмелевский, 1980). Популяции этого однолетнего растения способны к самовосстановлению и дальнейшему распространению в нетипичные для них природные условия. Большие площади сообществ дикой и одичавшей конопли, а также — занятые незаконными посевами культурной (посевной) конопли представляют собой источник легко доступных и самых дешевых в России и странах

ближнего зарубежья (КНР, Монголия, Казахстан и др.) наркотиков. Несмотря на значительные средства, затрачиваемые на борьбу с незаконным оборотом наркотиков, до настоящего времени отсутствуют комплексные данные по экологии природных очагов конопли, не изучены причины экспансии и не собраны данные по современному распространению. В этой связи интерес представляет анализ природного и культигенного ареалов конопли. Культигенный ареал, по Б. Н. Головкину (1988), включает территории бывшего и современного сельскохозяйственного возделывания, а также последующего распространения одичавших популяций в антропогенные и естественные экотопы.

Род конопля относится к семейству коноплевые (*Cannabaceae*) и, по мнению А. А. Яценко-Хмелевского (1980), монотипен — состоит из одного полиморфного вида — конопля посевная (*Cannabis sativa*). В культуру конопля была введена более 3000 лет назад в Китае, Монголии и Индии. У славян она стала известна с V века до н. э. В настоящее время она распространена на всех континентах, возможно, кроме Австралии. Ее культигенный ареал охватывает значительную площадь в северном полушарии — практически всю Европу, Кавказ, Южный Урал, юг Западной и Средней Сибири, горы Южной Сибири, Среднюю, Малую и Переднюю Азии, север Африки, нетропические части Индостана и Индокитая, Корейский полуостров, Японию, восточную часть Северной Америки. В южном полушарии она заходит только в западную часть Южной Америки.

В пределах России культигенный ареал конопля посевной по экологическим критериям можно разделить на три части (северную, среднюю и южную), соответствующие распространению 3-х экотипов конопля — северному, среднерусскому и южному. В пределах ареала выделяются участки со сплошным крупнодисперсным, среднедисперсным и мелкодисперсным распространением. Северная часть ареала охватывает территорию между 57—65° с. ш. и 40—60° в. д. Северный экотип наименее продуктивный по волокну, содержит минимальное количество алкалоидных веществ. Он свойственен подзонам средней и южной тайги, однако заходит также в северную тайгу и подтайгу, где связан преимущественно с долинами рек. Распространение характеризуется средне- и крупнодисперсностью, площадь выделов достигает от 1000 до 12000 га.

Средняя часть ареала конопля, среднерусский экотип, имеет большую широтную и долготную протяженность: 51—57° с. ш., 30—110° в. д. Этот экотип наиболее характерен для подтайги и зоны широколиственных лесов. В западной части ареала, в пределах России, на Среднерусской и Приволжской возвышенностях, отмечены максимальные по площади выделы с практически сплошным распространением конопля. В восточной части ареала, в Сибири, преимущественно крупнодисперсное распространение, размер выделов составляет 10000—20000 га. Отмечено тяготение к долинам рек и межгорным котловинам. Крупные выделы отмечены на Алтае.

Южный экотип в пределах России встречается в Краснодарском крае, на Кавказе и Дальнем Востоке. Он охватывает территорию от 40° с. ш. до 51° с. ш. подзоны лесостепей и зоны степей. Распространение от мелко- до крупнодисперсного. Южный экотип наиболее продуктивный и содержит максимальное количество алкалоидных веществ.

Природный ареал конопли значительно меньше культивируемого. Он простирается от Дальнего Востока на запад до Кавказа, возможно, захватывая на севере Среднее и Нижнее Поволжье; от южной части Западной Сибири к югу до Гиндукуша и Гималаев, включая территорию Монголии, Китая и Казахстана (Яценко-Хмелевский, 1980).

В современной жизни человека конопля играет двоякую роль. В северной части ареала — это текстильное с прочным, устойчивым против гниения волокном и масличное растение. Наркотические свойства снижены по сравнению с коноплей, произрастающей в южных регионах. В Китае, Северной Индии, Пакистане, Афганистане, Турции, в некоторых странах Африки, субтропических странах Северной и Южной Америки конопля — источник наркотиков, в меньшей степени она используется для изготовления лекарств и в текстильной промышленности.

Анализ биохимического состава и конструкционной цены растительного материала конопли позволил экспериментально установить тип ее экологической стратегии. Для этого проведено сравнение биохимического состава и конструкционной цены (КЦ) листьев конопли (*Cannabis sativa*), спонтанно расселившейся в естественных сообществах дерновиннозлаковых степей (участок 3) и на залежных землях (участки 1, 2) в Южной Сибири (Бурятия) с аналогичными данными для змеевки (*Cleistogenes songorica*), собранной из разных географических пунктов Монголии (табл. 1). В целом конопля характеризуется более высоким содержанием азота (N) и более низкой концентрацией углерода (C) в листьях по сравнению со змеевкой. Содержание минеральных элементов у конопли в 3—4 раза выше, чем у змеевки, что свидетельствует о высокой метаболической активности и возможности депонирования большого количества неорганических соединений (Пьянков и др., 2001).

Средняя величина КЦ у змеевки составляет $1,44 \pm 0,02$, что типично для видов со стресс — толерантным типом экологической стратегии по классификациям Л. Г. Раменского (1938) и Дж. Грайма (Grime, 1974, 1979). Показатель КЦ у конопли более низкий — $1,16 \pm 0,02$, что позволяет отнести ее также к группе растений с рудеральным типом экологической стратегии. Низкое значение КЦ у растений рудерального типа обусловлено направленностью метаболических процессов, ориентированных на образование функциональных соединений с низкими энергетическими затратами (белки и углеводы), что в свою очередь усиливает высокую интенсивность фотосинтеза и ростовых процессов. Более высокие значения показателя КЦ у стресс-толерантов связаны с синтезом защитных соединений, повышающих устойчивость растений к экологическому

стрессу. Как правило, это вторичные соединения с более длительным синтезом, поэтому на их образование затрачивается большее количество энергии. В результате такое увеличение устойчивости к экологическим факторам приводит к снижению скорости роста растений.

Таблица 1

Содержание химических веществ (мг/г сухой массы)
и конструкционная цена (КЦ г глюкозы/г сухой массы) листьев *Cannabis sativa* и *Cleistogenes songorica*, собранных в разных районах

Ви- ды	№ уча- стка	Местообитания	Коорди- наты	С	Н	Зола	КЦ
<i>Cannabis sativa</i>	1	Бурятия, оз. Учье, залежь, на месте настоящих дерновиннозлаковых степей	51°24' N 106°32' E	35,0	2,98	255	1,03
	2	Бурятия, Усть-Киран, залежь, на месте настоящих дерновиннозлаковых степей	50°24' N 106°45' E	36,4	3,36	238	1,12
	3	Бурятия, Усть-Киран, настоящие дерновиннозлаковые степи	50°24' N 106°45' E	40,2	3,78	179	1,34
		Средние значения		37,2±1,55	3,73±0,23	224±23	1,16±0,09
<i>Cleistogenes songorica</i>	4	Монголия, Булган-сомон, пустынные степи	44°01' N 103°10' E	46,0	1,67	73	1,44
	5	Монголия, Гурван-Тэс, горные степи	43°12' N 100°46' E	45,0	1,80	73	1,40
	6	Монголия, Шине-Джинст, горные степи	44°45' N 99°09' E	45,3	2,57	93	1,48
	7	Монголия, Богд-сомон, пустынные степи	45°39' N 101°22' E	45,0	2,44	71	1,44
		Средние значения		45,3±0,2	2,12±0,22	77,5±5,2	1,44±0,02

Диапазон изменений конструкционной цены листьев (КЦ) в разных географических условиях у змеевки и конопли значительно различается. У змеевки этот показатель достаточно стабильный (табл. 1). У конопли он значительно варьирует у разных географических популяций от 1,03 до 1,34 г глюкозы на г сухой массы листа, что свидетельствует о высокой пластичности метаболизма.

Этот вид обладает низкой КЦ в благоприятных условиях, какими для нее являются залежные земли с несомкнутым растительным покровом. Здесь популяции конопли отличаются быстрым ростом и формируют большую фитомассу. При увеличении экологического стресса (водный дефицит, повышенные температуры) конопля более интенсивно синтезирует защитные соединения, наземная фитомасса снижается. Высокие значения КЦ конопли в сомкнутых естественных сообществах подчеркивают наличие в них менее благоприятных условий для развития этого вида, по сравнению с несомкнутыми сообществами на залежных землях. Более высокое содержание азота и углерода и более низкое — минеральных элементов отмечается в сомкнутых естественных сообществах, где конопля испытывает большую конкуренцию других растений по сравнению с несомкнутыми, формирующимися сообществами на залежных землях (табл. 1).

Широкое современное распространение конопли мы рассматриваем как одно из проявлений сингенетической сукцессии, отражающей по Т. А. Работнову (1978) не только процесс заселения свободной территории растениями, но и внедрения в сложившиеся ценозы новых видов растений. Конопля, как вид с рудеральной стратегией характеризуется высоким репродуктивным потенциалом и быстрым ростом, ежегодно образует большое количество семян. Агрессивность конопли может быть обусловлена, по А. Г. Воронову (1973), также и тем, что этот вид, по сравнению с другими сорными видами, поселился в более давнее время. Для Монголии это подтверждается находками конопли в районах древних поселений, включающих зимники, отличающиеся вековым постоянством своего расположения, и места захоронения людей и скота.

Экологические и биологические особенности растений, а также густота роста, по В. Н. Сукачеву (1972), определяют характер их взаимодействия в фитоценозе. Наши данные также подтверждают высокую средообразующую способность конопли. Она успешно конкурирует с видами, слагающими фитоценозы, в которые внедряется, благодаря следующим особенностям:

- 1) формирует крупные надземные органы;
- 2) образует густые насаждения;
- 3) обладает ежегодной большой семенной продуктивностью;
- 4) не только затеняет, но и подавляет развитие других растений токсическими выделениями надземных и подземных органов, формируя в большинстве случаев моноценозы.

Расселению конопли благоприятствует также наличие условий,

обеспечивающих прорастание семян и появление всходов, способствующих ее дальнейшему развитию.

Была выявлена динамика конкурентной мощности конопли в разных местообитаниях и установлены следующие стадии сингенетической сукцессии:

- 1) I стадия — стадия внедрения конопли;
- 2) II — максимальной фитоценотической роли;
- 3) III — стадия локализации, снижения фитоценотического участия (рис. 1).



Рис. 1. Стадии сингенетической сукцессии в антропогенно нарушенных сообществах

На стадии внедрения конопли использует разные механизмы для расселения. Она формирует поселения, иногда различающиеся по времени возникновения не более чем на 1 год. Возможности ее расселения определяются случайным набором факторов. При формировании первых поселений конопля проявляет себя как антропохор, анемохор и гидрохор. Ее зачатки переносятся на колесах, а также с помощью воды и ветра вдоль транспортных магистралей по откосам, кюветам и придорожным насыпям (банкетам). При этом конопля ведет себя как псаммофил, тяготея к песчаным и супесчаным почвам (рис. 2). С помощью водных потоков зачатки конопли от транспортных магистралей переносятся в эрозионные ложбины, на свалки удобрений и навоза, в мусорные местообитания, где конопля проявляет себя и как нитрофил.

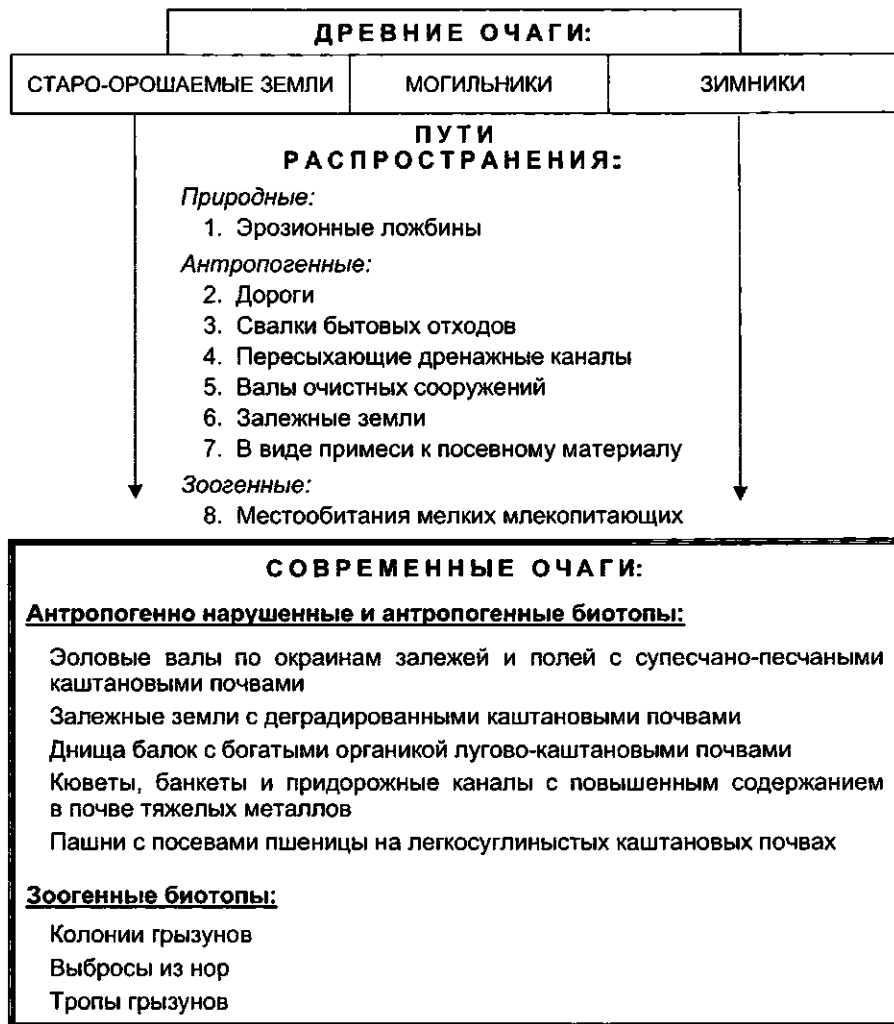


Рис. 2. Древние и современные очаги и пути распространения вида *Cannabis*

Затем поселения возникают на зоогенных местообитаниях — колониях и выбросах нор грызунов, расположенных вблизи дорог на пастбищах и залежных землях. Разрастаясь, конопля вытесняет с них другие азотолюбивые виды. Она проявляет себя как нитрофил и как синзоохор. Мелкие млекопитающие (пищуха даурская, монгольская песчанка) запасают как корм и распространяют ее семена в пределах колоний и на всей территории обитания. Округлые скользкие семена конопли при переносе

частично теряются и прорастают. Расселению конопли могут способствовать также и насекомые.

Эту сукцессионную стадию можно назвать стадией формирующейся популяций. Расселяясь, она формирует мозаичность в сообществах на пастбищных и залежных землях, прилегающих к транспортным магистралям, дешифрируя благоприятные для расселения местообитания. Размещение конопли в пределах зоны внедрения меняется от мелкоточечного, когда она встречается отдельными особями возле границы расширяющегося ареала, до крупноточечного — небольшими группами, а затем — крупными зарослями, занимающими площадь до 2—3 га и более. Дальнейшее расширение ареала можно прогнозировать, используя топографическую карту и данные по механическому составу грунтов.

На стадии максимальной фитоценотической и средообразующей роли конопля расселяется на междуречьях по золовым валам, шириной до 10—15 м, тянущимся вдоль полей и образующимся при переносе с пашни и переотложении на прилегающей территории песчаных частиц. Она распространяется на пашнях, куда попадает в примеси к посевному материалу. Широко расселяется на молодых залежных землях, включенных в севооборот, на которых перепашка проводится не летом, а осенью, когда конопля уже сформировала плоды. Нами отмечена устойчивость конопли к механическому воздействию — при дисковании не сломанные, пригнутые стебли, быстро поднимаются, что является показателем сильного тургора. Конопля в этой зоне расселяется также по заиленным отстойникам промышленных и сточных вод и по окружающим их валам.

Эту сукцессионную стадию можно назвать стадией *процветающей популяции*. Размещение конопли в этой зоне площадное. Размер занятых ею территорий на междуречье может составлять более 200 га. Характерная особенность этой зоны — большая плотность популяций. Она формирует моноценозы и моногруппировки, по Л. Г. Раменскому (1938), явно неполноценные, в которых отсутствуют местные виды. Средняя плотность, по нашим наблюдениям, на 100 м² составляет до 1012 особей, минимальная — 220 особей. Наземная фитомасса (сырой вес) достигает в среднем 280—330 ц/га, максимальная — 580 ц/га. Высокая продуктивность обеспечивает растения большим запасом органического вещества и свободной энергии (Тооминг, Каллис, 1973).

Специфику вида подчеркивает его максимальная экологическая плотность (Заутольнова и др., 1988). У конопли она составляет 2100 особей на 100 м². Значительная плотность благоприятствует интенсивному росту. На первой фазе развития этого однолетнего растения сильное загущение способствует снижению испарения, сглаживанию суточной амплитуды температур, что стимулирует ее рост. Затем из-за недостатка освещенности растения вытягиваются, продолжая увеличивать высоту (Harper, 1977; Заутольнова и др., 1988).

По нашим наблюдениям, осуществленным в одних и тех же местообитаниях в течение ряда лет, на которые выпадало примерно одинаковое количество атмосферных осадков, у конопли отмечались значительные изменения высоты. Так на залежных землях, расположенных в окрестностях г. Дархана (Монголия) в 2000 и 2001 гг. высота надземных органов конопли в моноценозах составляла 200—210 см и более; в микроценозах с небольшой долей ее участия в сложении травостоя — 160—165 см. Максимальная высота надземных органов достигала 300 см. В 2002 г. средняя высота снизилась до 150—60 см. Возможно, это связано с ее репродукцией. Затраты на репродукцию у сорных однолетников составляют 15—30% (Harper, 1977). Как и у других однолетних растений, отмечается обратная зависимость генеративной продукции предыдущего сезона и размером вегетативных органов растений в этот сезон (Law, 1979; Заугольнова и др., 1988)

В зоне снижения фитоценотического участия, сукцессионная стадия *угасающей популяции*, конопля занимает небольшие изолированные участки. Эта зона включает старые по возрасту поселения конопли в местах древних захоронений человека, возраст которых составляет 100 лет и более. Характерной особенностью зоны является снижение параметров и продукции конопли, что, возможно, связано с перенасыщением почвы необходимыми для ее жизнедеятельности ресурсами. Здесь конопля еще формирует моноценозы, что, возможно, связано, по Т. А. Работнову (1974), с насыщенностью почвы ее токсичными выделениями. С другой стороны, перенасыщение почвы калием, фосфором, кальцием и углеродом также оказывает неблагоприятное воздействие на жизнедеятельность других растений. Жизненность конопли подавлена — ее высота не превышает 60—150 см, окраска листьев и стеблей бледно-зеленая, что является показателем азотного голодания. Расселение конопли за пределы древних могил ограничивают суглинистый механический состав грунтов на окружающей территории, так как конопля предпочитает песчаные почвы, а также наличие сомкнутого растительного покрова. Анализ почвенно-геохимических условий местообитаний конопли отражает динамику ее избирательного отношения к условиям среды на разных стадиях сингенетической сукцессии (табл. 2). Отмечено повышенное требование к содержанию в почве углерода, азота, калия, фосфора и тяжелых металлов на стадии внедрения (I). На стадии процветания (II), в пределах ценоареала, по А. Н. Толмачеву (1974), она проявляет наименьшее избирательное отношение к узколокальным условиям. Она проявляет себя как активный вид, играющий в этой части ареала повышенную роль в сложении растительного покрова, несмотря на низкое содержание в почве питательных веществ. На стадии угасания (III) нехватка азота компенсируется повышенным содержанием в почве калия и фосфора, а также грубого гумуса. Содержание P_2O и K_2O в этих местообитаниях в 2—3 раза превышает таковое в фоновых почвах, а общее содержание гумуса неорганического происхождения может достигать 7—18%, что не характерно для зональных почв региона.

Таблица 2

Характеристика верхнего (0—0 см) горизонта почв под сообществами конопли

Местообитания на разных стадиях расселения конопли		Стадия внедрения (I)			Стадия процветания (II)				Стадия угасания (III)		
		Валки	Кюветы	Фон (без конопли)	Золотые валы	Залеж- ные земли	Пашни	Фон (без конопли)	Зимники	Древние могилы	Фон (без конопли)
Физико-химические показатели почв	П/н почвенного разреза	36	63	68	13	78	30	81	39	45	3
	НЧ	7.74	8.04	6.96	6.95	7.74	6.86	7.64	7.86	6.23	6.71
Мех. Состав Фракции, %	Качественное определение	Песчаные связан- ные	Суглини- стые	Песчаные связан- ные	Песчаные связан- ные	Суглеса- ные пы- леваты	Песчаные связан- ные	Суглеса- ные	Суглини- стые	Суглини- стые	Суглеса- ные
		Пыль (0.05—0.001 мм)									
	Физ. глина (<0.01 мм)	17.7	46.4	22.4	7.9	21.8	20.1	26.1	37.9	68.1	24.2
		10.2	34.8	8.2	7.5	12.0	9.7	13.0	21.4	49.6	12.0
		1.62	4.65	6.78	0.05	0.93	0.05	—	6.72	18.96	0.78
Орг. в- во, %	Гумус	1.62	2.70	0.78	0.03	0.54	0.03	—	3.90	11.0	0.45
	С. орг.										
	N _{Общ}	0.08	0.23	0.04	0.002	0.05	0.02	—	+	+	0.04
Биофильные элементы, мг/кг	Марганец (Mn)	7.5	112.0	5.8	14.4	15.0	10.5	14.7	14.5	37.5	20.0
	Кобальт (Co)	0.1	1.5	0.5	<0.1	0.3	0.1	0.3	0.3	0.7	<0.1
	Цинк (Zn)	0.8	2.2	0.6	1.7	0.1	1.8	0.2	1.4	2.0	1.5
	P ₂ O ₅	4.0	23.4	10.0	4.0	8.0	4.0	—	18.0	8.2	6.8
	K ₂ O	28.40	31.60	12.30	15.70	30.10	16.2	—	60.0	104.0	16.60
Тяжелые металлы, мг/кг	Никель (Ni)	<0.1	2.0	0.1	5.0	0.1	<0.1	0.4	<0.1	0.5	<0.1
	Хром (Cr)	<0.5	0.5	<0.5	<0.5	<0.5	<0.5	<0.5	<0.5	<0.5	<0.5
	Свинец (Pb)	<1	4.7	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1
	Кадмий (Cd)	0.1	0.8	<0.1	<0.1	0.1	0.1	<0.1	0.4	0.4	<0.1

Таким образом, в последние десятилетия расширению ареала конопли способствует увеличение площади местообитаний, подходящих для ее расселения, что обусловлено активизацией дорожного строительства, а также снижением уровня развития сельского хозяйства — увеличением площади залежных земель, нарушением агротехники возделывания зерновых, отсутствием контроля качества семенного фонда, расширением площади деградированных пастбищ. На первой стадии сингенетической сукцессии конопли предъявляет повышенные требования к содержанию в почве азота, калия и углерода. Высокое содержание тяжелых металлов не препятствует ее распространению. При отсутствии вмешательства человека конопля может формировать моноценозы, представляющие собой устойчивую сукцессионную стадию, существующую неопределенно долгое время (100 и более лет).

Меры борьбы с распространением конопли, наряду с прочими, должны включать: 1) жесткий контроль семенного фонда зерновых; 2) механическое уничтожение конопли в стадии вегетации до периода образования плодов. Для этих целей необходимо проводить скашивание конопли по кюветам, эрозионным ложбинам, обочинам грунтовых дорог, по зоогенным местообитаниям на пастбищах, а также на залежных землях. Кроме того, необходима широкая популяризация данных о вреде наркотиков среди населения, особенно среди молодежи.

Литература

- Аналитический доклад*, год 2000. Наркомания в России: угроза нации // <http://www.narcot.ru>.
- Воронов А. Т.* Геоботаника, М.: Высшая школа, 1973, 384.
- Головкин Б. Н.* Культурный ареал растений, М.: Наука, 1988, 182.
- Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комарова А. С., Смирнова О. В.* Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии), М.: Наука, 1988, 184.
- Пьянков В. И., Иванов Л. А., Ламберг Х.* Конструкционная цена растительного материала у растений с разными типами «экологических стратегий» // В кн.: Физиология растений, 2001, т. 48, 81—88.
- Работнов Т. А.* О современном состоянии изучения аллелопатии // Бюлл. МОИП. Отд. Биол., 1974, т. 79, вып. 4, 71—84.
- Работнов Т. А.* Фитоценология, М.: МГУ, 1978, 385.
- Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, М.: Сельхозгиз, 1938, 620.
- Сукачев В. Н.* О принципах генетической классификации в биогеоценологии // Избр. Труды, (отв. ред. Е. М. Лавренко), Л.: Наука, 1972, т. 1, 214—227.
- Толмачев А. И.* Введение в географию растений, Л.: ЛГУ, 1974, 244.
- Тооминг Х. Г., Каллис А. Г.* Значение и некоторые результаты исследований КПД растений и растительного покрова // В кн.: Проблемы биоценологии, (отв. ред. Е. М. Лавренко и Т. А. Работнов), М.: Наука, 1973, 203—213.

- Яценко-Хмелевский А. А. Семейство коноплевые (Cannabaceae) // В кн.: Жизнь Растений, М.: Просвещение, 1980, т. 5 (1),. 279—282.
- Grime J. P. Vegetation classification by reference to strategies // Nature, 1974, v. 250, P. 26—36.
- Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes, N. Y., 1979, 222 p.
- Harper J. L. Population biology of plants, L.; N. Y.: Acad. Press., 1977, 892 p.
- Law R. The cost of reproduction in *Poa annua* // Amer. Natur., 1979, v. 113, № 1, P. 3—16.

ПРОСТАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ, ВСЕЛЯЮЩИХСЯ В ВОДОЕМЫ БАСЕЙНА ВОЛГИ

Корнева Л. Г.

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина, РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия,
E-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru*

Волга — самая крупная река в Европе. Ее длина составляет 3 530 км, площадь водосбора — 1 360 000 км². Современная Волга представляет собой цепочку из 9 водохранилищ. Ивановское, Угличское и Рыбинское водохранилища принадлежат к Верхней Волге, Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское — к Средней, а Саратовской и Волгоградское — к Нижней. Волга протекает через три географические зоны: лесную, степную и зону полупустынь. Строительство волжских водохранилищ продолжалось длительный период с 1937 до 1981 гг. (табл. 1).

Таблица 1

**Некоторые биологические характеристики водохранилищ
Волжского бассейна (1 — Шекснинское, 2 — Ивановское,
3 — Угличское, 4 — Рыбинское, 5 — Горьковское, 6 — Чебоксарское,
7 — Куйбышевское, 8 — Саратовское, 9 — Волгоградское)**

Характеристики	Водохранилища								
	Верхняя Волга				Средняя Волга		Нижняя Волга		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Год создания	1963	1937	1940	1941	1955	1981	1957	1969	1961
Площадь, км ²	1670	327	249	4550	1591	1270	6450	1830	3120
Объем, км ³	6,5	1,1	1,2	25,4	8,8	4,6	57,3	12,9	31,4
Максимальная глубина, м	17	19	19	28	22	13	41	33	41
Средняя глубина, м	3,9	3,4	5,0	5,6	5,5	6,1	8,9	7,3	10,0
Коэффициент водообмена, год ⁻¹	0,8	7,9	9,8	1,4	6,0	24,3	4,2	19,1	8,0
Трофический статус	М	Е	М	М-Е	Е	Е	М-Е	М	М

Примечание: М — мезотрофный тип, Е — эвтрофный тип.

Водохранилища различаются по площади (249—6450 км²), объему (1,1—57,3 км³), максимальной (13—41 м) и средней (3,4—10,0 м) глуби-

не, коэффициенту условного водообмена ($1.4\text{--}24.4\text{ год}^{-1}$) и уровню трофии. Средние максимальные значения концентрации хлорофилла «а» (по данным 1989—1991 гг.) в водохранилищах могут варьировать от 7,7 (Волгоградское водохранилище) до 33,8 мкг/л (Горьковское) (Минеева, 1995). Средняя минерализация воды (по данным 1969—1974 гг.), постепенно увеличивается от Верхней (214 мг/л), Средней (261 мг/л) к Нижней Волги (286 мг/л) (Волга и ее жизнь, 1978). К северу от Рыбинского водохранилища расположено Шекснинское, связанное с ним стоком и отличающееся более низкой средней минерализацией вод (123 мг/л, по данным 1976—1977 гг.) (Былинкина и др., 1982). Строительство водохранилищ привело к изменению гидрологического и гидрохимического режима Волги. Уменьшился водообмен (Матарзин и др., 1987), увеличился уровень трофии (Волга и ее жизнь, 1978) и изменился ионный состав ее вод (Тарасов, Бесчетнова, 1987). В частности, по результатам многолетних наблюдений (1935—1980 гг.) на Нижней Волге произошло увеличение средней минерализации (с 261 до 303 мг/л), возрастание концентраций хлоридов (с 19,8 до 35,8 мг/л), сульфатов (с 9,8 до 60,7 мг/л), уменьшение концентраций аммонийного и увеличение нитратного азота. Увеличение содержания сульфатов и нитратов наблюдалось в 80-е годы прошлого столетия и в Верхней Волге (Иваньковском водохранилище) (Былинкина и др., 1993). По последним данным (1980—2000 гг.) отмечен достоверный рост общего минерального азота за счет нитратного в водах Волгоградского водохранилища (Шашуловская, Котляр, 2001). Все это значительно повлияло на состав сообществ фитопланктона водохранилищ бассейна Волги. Основные структурные перестройки происходили в составе двух основных компонентов планктонных сообществ водоемов: синезеленых и диатомовых водорослей (Волга и ее жизнь, 1978). Но наибольшие изменения наблюдались в соотношении видов диатомовых.

В 1964—1969 гг. по всей Волге обнаружен новый эвригалинный вид (Lange-Bertalott, 1996) *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.). *Bethge* (= *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl.) (Кузьмин и др., 1970), встречающийся обычно в широком диапазоне солености (0—30‰) с оптимумом при 1‰ (Paasche et al., 1975) и характерный для высокотрофных вод (Охупкин, 1994). Его появление совпало с периодом завершения заполнения основных крупных водохранилищ Волго-Камского каскада. До обнаружения в водохранилищах вспышки развития *Skeletonema subsalsum* отмечались в 1954—1964 гг. летом в Северном Каспии (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). Это обычный вид для фитопланктона и Азовского моря (Прошкина-Лавренко, 1963). Наибольшего обилия в 60-е годы *Skeletonema subsalsum* достигала в нижнем течении реки, где ее биомасса составляла $4,2\text{ г/м}^3$ (Волошко, 1972). В 1970—1975 гг. максимальная численность и биомасса этого вида в водохранилищах Волги ($1,6\text{--}13,5$ млн. кл./л; $0,3\text{--}5,7\text{ г/м}^3$ соответственно) наблюдались в летне-осенний период (Генкал, Кузьмин, 1980). Наибольшие их значения были обнаружены в водохранилищах Средней и Нижней Волги. Максимальная

численность *Skeletonema subsalsum* по многолетним наблюдениям в Рыбинском водохранилище с 1962 по 1981 гг. достоверно возрастала (рис. 1).

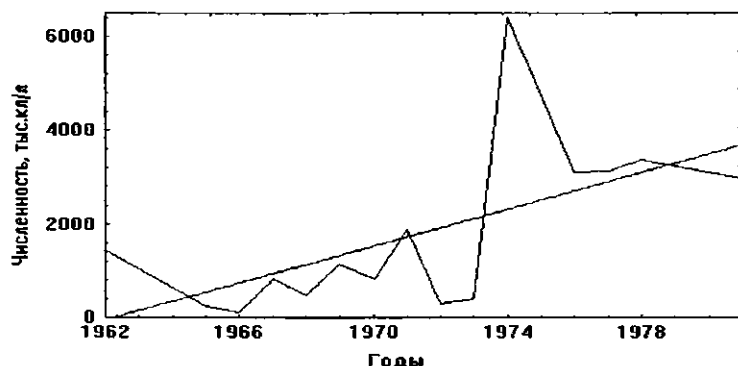


Рис. 1. Многолетнее изменение максимальной численности *Skeletonema subsalsum* в фитопланктоне Рыбинского водохранилища

В 1976—2000 гг. максимальные величины обилия этого вида в фитопланктоне Волги снизились по сравнению с 70-ми годами. Наибольшие значения его численности и биомассы достигали 4,3 млн. кл./л и $1,3 \text{ г/м}^3$ соответственно в летне-осенний период в водохранилищах Верхней Волги (табл. 2). Их величины убывали в направлении от Верхней к Средней (2,7 млн. кл./л, $0,670 \text{ г/м}^3$) и Нижней Волге (1,6 млн. кл./л, $0,275 \text{ г/м}^3$). В Шекснинском водохранилище впервые *Skeletonema subsalsum* обнаружена в 1976—1977 гг. (Корнева, 1989), где ее самая высокая численность не превышала 0,8 млн. кл./л, а биомасса $0,124 \text{ г/м}^3$ (табл. 2).

Таблица 2

Максимальная численность и биомасса *Skeletonema subsalsum* в водохранилищах Волги (1976—2000 гг.)

Водохранилище	Месяц, год	Численность, 10^3 кл./л	Биомасса, г/м^3
Иваньковское	Август 1991	3660	0,987
Угличское	Август 1991	4250	0,860
Рыбинское	Июнь 1978	3360	1,294
Шекснинское	Сентябрь 1977	813	0,124
Горьковское	Август 1992	1200	0,301
Чебоксарское	Июнь 1991	2530	0,454
Куйбышевское	Август 1991	2700	0,670
Саратовское	Август 1991	1450	0,275
Волгоградское	Август 1990	1630	0,212
Нижняя Волга	Август 1990	1072	0,168

В 1969—1972 гг. обычным для фитопланктона Волги стала *Thalassiosira incerta* Makar. — обитатель Каспийского и Аральского морей (Макарова и др., 1976). Численность вида увеличивалась от устья Камы и Куйбышевского водохранилища вниз по течению. Максимальных средних значений (до 100 тыс. кл./л) она достигала в Нижней Волге. В настоящее время во всех Волжских водохранилищах встречаются 4 солоноватоводных вида рода *Thalassiosira*: *T. incerta*, *T. pseudonana* (Hust.) Hasle et Heimdal., *T. weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle и *T. guillardii* Hasle (Волга и ее жизнь, 1978; Генкал, 1992). В 1985—1986 гг. в приустьевом пространстве р. Волги обнаружена *Talassiosira proschkinae* Makar., которая ранее была отмечена лишь в Каспийском море (Генкал, Лабунская, 1992). В последние годы в водохранилищах Средней и Нижней Волги обнаружено еще 2 вида *Thalassiosira*: *T. faurii* (Gasse) Hasle и *T. gessneri* Hust. (Генкал, Корнева, 2001) Однако все эти виды, за исключением *Thalassiosira incerta*, встречаются в р. Волге в очень незначительном количестве. В 1990 г. в Куйбышевском водохранилище обнаружен представитель морской флоры из рода *Hemiaulus*.

После создания в 1981 г. последнего в волжском каскаде Чебоксарского водохранилища и начала (1978 г.) поднятия уровня Каспийского моря (Иванов, 2000) в 1986 г. в водохранилищах Волги стал отмечаться новый вид (род) диатомовых *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. Это — космополит, галофил, предпочитающий эвтрофные воды (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Van Dam et al., 1994). Первоначально он был обнаружен в Саратовском водохранилище (Зеленевская, 1998). В 1988—2000 гг. *Actinocyclus* отмечен во всех водохранилищах Волги за исключением Угличского (Генкал и др., 1992; Генкал, Елизарова, 1996; Генкал и др., 1999; Лабунская, 1999; Корнева, 2001). В самом большом количестве *Actinocyclus normanii* встречался в водохранилищах Средней, Нижней Волги и в незарегулированном участке Нижней Волги (табл. 3). Численность и биомасса *Actinocyclus* снижались вдоль продольного профиля водохранилищ Волги в направлении с юга на север. Границей обильного развития вида было устье Камы (Корнева, 2001), как и у *Thalassiosira incerta*. Однако максимальная численность и биомасса *Actinocyclus* в более северном Шекснинском водохранилище (Белое озеро) была сопоставима с таковой, обнаруженной в Куйбышевском и в Волгоградском водохранилищах.

Антропогенная трансформация стока Волги привела к увеличению в планктоне обилия лимнофильного аборигенного вида *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. (= *Melosira binderana* Kütz.). Это — космополит, показатель высокотрофных вод, но индифферент по отношению к солености воды (Krammer, Lange — Bertalott, 1991, Van Dam et al., 1994). Его численность уже в первые годы существования (1955 — 1957 гг.) Ивановского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ была в них на несколько порядков выше, чем в незарегулированной части Средней и Нижней Волги (Приймаченко, 1973).

**Максимальная численность и биомасса *Actinocyclus normanii*
в Волжских водохранилищах (1989—2000 гг.)**

Водохранилища	Месяц, год	Численность, 10^3 кл./л	Биомасса, г/м ³
Иваньковское	Август 1997	Единичные экземпляры	—
Рыбинское	Июнь—июль 1995	136	0,880
Шекснинское	Август 1994	362	5,604
Горьковское	Август 2000	0,5	0,007
Чебоксарское	Август 1991	0,5	0,005
Куйбышевское	Август 1991	396	4,215
Саратовское	Август 1991	1092	9,307
Волгоградское	Август 1991	317	3,229
Нижняя Волга	Август 1991	3881	13,423

По многолетним наблюдениям ее максимальные величины в Рыбинском водохранилище достоверно увеличивались с 1954 по 1981 гг. (рис. 2).

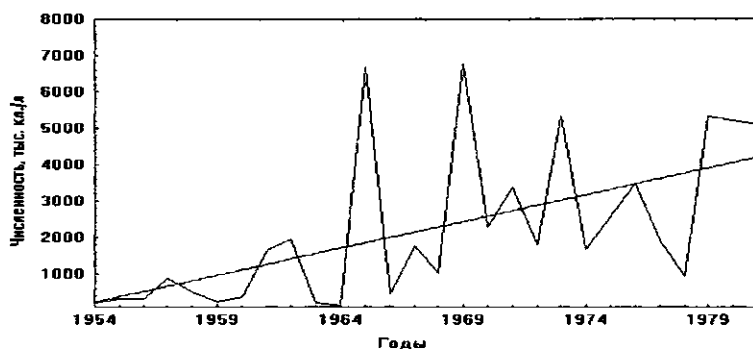


Рис. 2. Многолетнее изменение максимальной численности *Stephanodiscus binderanus* в фитопланктоне Рыбинского водохранилища

В 1978—2000 гг. наибольших значений этот показатель достигал в Рыбинском водохранилище (табл. 4).

Таблица 4

**Максимальная численность и биомасса *Stephanodiscus binderanus*
в водохранилищах Волги (1978—2000 гг.)**

Водохранилище	Месяц, год	Численность, 10^3 кл./л	Биомасса, г/м ³
Иваньковское	Август 1990, 1991	162	0,087
Угличское	Август 1978	1173	2,783
Рыбинское	Октябрь 1979	5320	12,563

Водохранилище	Месяц, год	Численность, 10^3 кл./л	Биомасса, г/м ³
Шекснинское	Октябрь 1976	883	1,252
Горьковское	Август—сентябрь 1989	620	1,161
Чебоксарское	Август 1991	410	0,397
Куйбышевское	Август—сентябрь 1989	704	1,670
Саратовское	Август—сентябрь 1989	62	0,115
Волгоградское	Август—сентябрь 1989	48	0,017
Нижняя Волга	Август 1990	10	0,002

Однако в 1989—2000 гг. обилие *Stephanodiscus binderanus* в этом водохранилище стало снижаться. Его численность не превышала 5,9 млн. кл./л, а биомасса 2,5 г/м³. В 80—90-х годах наметилась тенденция к снижению интенсивности вегетации этого вида и в Горьковском водохранилище (Охалкин и др., 1997). Данные маршрутных экспедиций по всей Волге в 1989—1991 гг. показали, что в верхневолжских водохранилищах его максимальная численность достигала 5,9 млн. кл./л, биомасса — 2,8 г/м³, в средневолжских водохранилищах — 0,7 млн. кл./л., 1,7 г/м³ соответственно, а в водохранилищах Нижней Волги и незарегулированной ее части — 62 тыс. кл./л, 0,12 г/м³.

Направленность распределения обилия этого вида в водохранилищах Волги сохранилась с 50-х годов — уменьшение с севера на юг. В конце 60-х годов в планктоне Волги стали доминировать показатели высокой трофии вод, мелкоклеточные виды рода *Stephanodiscus* (Волга и ее жизнь, 1978; Генкал, Кузьмин, 1978). Два из них — *Stephanodiscus hantzschii* Grun. и *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller достигают наибольшего развития в фитопланктоне волжских водохранилищ. В 1969 г. (Макарова и др., 1976) средняя численность *Stephanodiscus hantzschii* убывала в направлении с севера на юг (табл. 5), как и у *S. binderanus*. В 1960—1981 гг. максимальная биомасса этих видов в Рыбинском водохранилище достоверно увеличивалась (рис. 3).

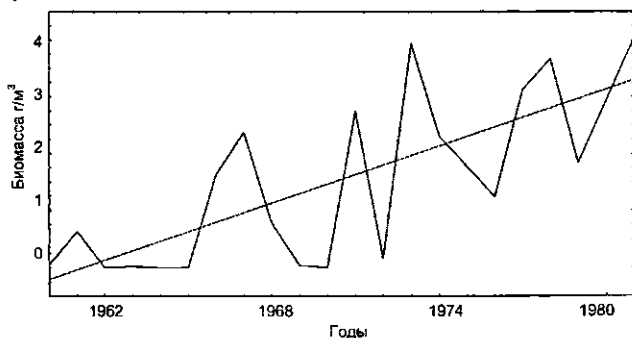


Рис. 3. Многолетнее изменение максимальной биомассы мелкоклеточных видов рода *Stephanodiscus* в фитопланктоне Рыбинского водохранилища

Таким образом, зарегулирование стока Волги привело к увеличению представленности в сообществах водохранилищ автохтонных лимнофильных видов диатомовых, устойчивых к высокому содержанию органического вещества, и пополнению флоры планктона лимнофильными эвригалинными видами, обитающими в южных опресненных морях. Количество последних вновь стало увеличиваться после 1978 г., начала новой трансгрессии Каспийского моря. При этом обилие аборигенных видов диатомовых снижалось с севера на юг, обилие же аллохтонных видов наоборот увеличивалось в этом направлении (табл. 5).

Таблица 5

Средняя и максимальная численность (10^3 кл./л) некоторых видов диатомовых в водохранилищах Волги (* — средняя численность)

Участок Волги	Автохтонные виды		Аллохтонные виды			
	<i>Stephanodiscus binderanus</i>	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	<i>Thalassiosira incerta</i>	<i>Actinocyclus normanii</i>	<i>Skeletonema subsalsum</i>	
	Годы наблюдений					
	1978—2000	1969*	1969*	1989—1997	1969—1975	1978—2000
	Источник сведений					
	Наши данные	Макарова и др., 1976	Макарова и др., 1976	Наши данные	Кузьмин и др., 1980	Наши данные
Верхняя	5320	250	0	136	6400	4250
Средняя	704	81	34	396	12860	2700
Нижняя	62	0	55	1092	13510	1630
Незарегулированная часть						
Нижней Волги	10	0	100	3881	6820	1072

Благодарности

Приношу свою искреннюю благодарность к.б.н. Д. Ф. Павлову за перевод статьи на английский язык. Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 01-04-48542.

Литература

Былинкина А. А., Трифонова Н. А., Кудрявцева Н. А., Калинина Л. А., Генкал Л. Ф. Гидрохимический режим Шекснинского водохранилища и водоемов Северо-Двинской системы // В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем, Л.: Наука, 1982, 45—76.

- Былинкина А. В., Калинина Л. А., Генкал Л. Ф., Петухова Л. А. Гидрохимический режим Ивановского водохранилища в 1984—1985 гг. // В кн.: Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование, СПб.: Гидрометеониздат, 1993, 183—204.
- Волга и ее жизнь, Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Волошко Л. Н. Динамика фитопланктона в нижней Волге и основных протоках ее Дельты // Гидроб. журнал, 1972, т. III, № 3, 28—33.
- Генкал И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги, СПб.: Гидрометеониздат, 1992. 128.
- Генкал И., Кузьмин Г. В. Новые данные о структуре панцирей видов *Stephanodiscus* Ehrh. (Bacillariophyta) // Бот. журнал, 1978, т. 63, № 9, 1309—1312.
- Генкал И., Кузьмин Г. В. О таксономии и биологии малоизвестных пресноводных видов *Skeletonema* Grev. (Bacillariophyta) // Гидроб. журнал, 1980, т. XVI, № 4, 25—30.
- Генкал И., Лабунская Е. Н. Новые и интересные диатомовые водоросли планктона Волги и Каспийского моря // Биология внутр. Вод. Инф. Бюлл., 1992, № 93, 8—14.
- Генкал И., Елизарова В. А. *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. — новый представитель Bacillariophyta в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод, 1996, № 1, 92—93.
- Генкал И., Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Новые данные о *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) // Альгология, 1999, т. 9, № 4, 58—69.
- Генкал И., Корнева Л. Г. Новые находки диатомовых водорослей (Centrophyceae) из волжских водохранилищ (Россия) // Альгология, 2001, т. 11, № 4, 457—461.
- Иванов В. П. Биологические ресурсы Каспийского моря, Астрахань: Изд-во Касп. НИРХа, 2000. 100.
- Корнева Л. Г. Альгофлора планктона водоемов Волго-Балтийской и Северодвинской водных систем // Рук. ДЕП в ВИНТИ. № 5531 — в 89. Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Паланина АН СССР, Борок, 1989. 70.
- Корнева Л. Г. О распространении *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. emend. Genkal et Korneva (Bacillariophyta) в водохранилищах бассейна Волги // Альгология, 2001, т. 11, № 3, 334—341.
- Кузьмин Г. В., Макарова И. В., Волошко Л. И. О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A.Cl. // Гидроб. журнал, 1970, т. 6, № 3, 32—38.
- Лабунская Е. Н. Структурные изменения фитопланктона низовий Волги (Россия) в текущем столетии // Альгология, 1999, т. 9, № 2, 70.
- Макарова И. В., Кузьмин Г. В., Рябкова Л. П. Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений, Л.: Наука, 1976, т. 13, 28—30.
- Матарзин Ю. М., Китаев А. Б., Кузнецова Л. А. Гидрохимия водохранилищ (гидрологические аспекты формирования состава и качества воды), Пермь, 1987. 95.
- Минеева Н. М. Формирование первичной продукции водохранилищ волжского каскада в современных условиях. Пигменты фитопланктона // Водные ресурсы, 1995, т. 22, № 6, 746—756.

- Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища, Тольятти: Изд-во Самарского науч. центра, 1994. 275.
- Охапкин А. Г., Микульчик И. А., Корнева Л. Г., Минеева Н. М. Фитопланктон Горьковского водохранилища, Тольятти: Изд-во Самарского науч. центра, 1997. 224.
- Приймаченко А. Д. Роль водохранилищ в географическом распространении планктонных водорослей // Гидроб. журнал, 1973, т. 9, № 5, 57—61.
- Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли Азовского моря, М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 190.
- Прошкина-Лавренко А. И., Макарова И. В. Водоросли планктона Каспийского моря, Л.: Наука, 1968. 295.
- Тарасов М. Н., Бесчетнова Э. И. Гидрохимия Нижней Волги при зарегулировании стока (1935—1980) // Гидрохимич. материалы, Л.: Гидрометеониздат, 1987. 120.
- Шашуловская Е. А., Котляр Г. Мониторинг загрязняющих веществ в биогидроценозе Волгоградского водохранилища // В кн.: Фундаментальные и прикладные аспекты функционирования водных экосистем: проблемы и перспективы гидробиологии и ихтиологии в XX веке, Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2001, 189—193.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa, Stuttgart, Jena: Gustav Fisher Verlag, 1991, Bd. 2/3, teil 3. 576 p.
- Lange-Bertalot H. Rote Liste der limnischen Kieselalgen (Bacillariophyceae) Deutschlands // Schriften — R. f. Vegetationskunde, 1996, 28, 633—677.
- Paasche E., Johansson S., Ewenses B. An effect of osmotic pressure on the valve morphology of the diatom *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge // Phycologia, 1975, v. 14, 205—211.
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // Netherlands Journal of Ecology, 1994, v. 28(1), 117—133.

**РАЗВИТИЕ *SCELETONEMA SUBSALSUM* (A.CL.)
BETHGE (BACILLARIOPHYTA)
В ДВУХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ
ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ**

Ляшенко О. А.

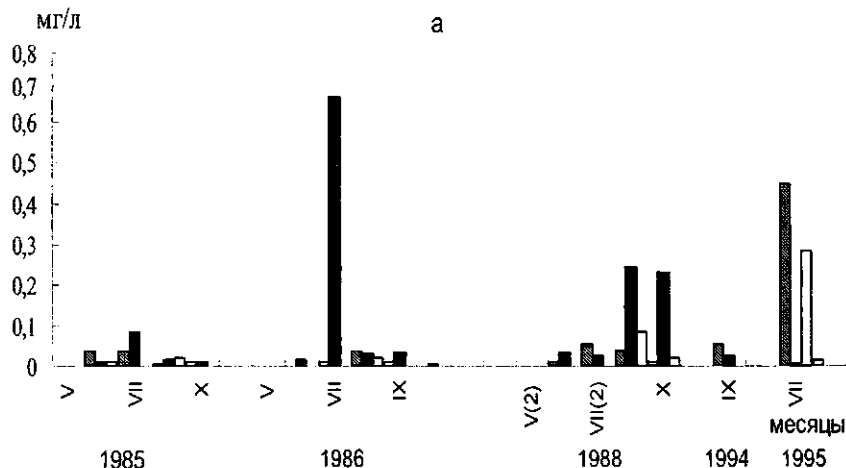
*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия
lyashenk@ibiw.yaroslavl.ru*

Skeletonema subsalsum — эвригалинный вид, обитающий как в морях (в том числе Каспийском), так и в пресных водоемах. Представители рода *Skeletonema* — преимущественно морские и солоноватоводные виды. Данные о развитии этой водоросли в р. Волге в период становления волжского каскада водохранилищ отрывочны (возникали проблемы с ее идентификацией, спорной была даже принадлежность к Bacillariophyta (Кузьмин и др., 1970), однако они позволяют предположить ее прогрессирующее развитие в волжских водохранилищах.

С 60-х годов этот вид упоминался в составе доминантов фитопланктона Нижней Волги и Волгоградского водохранилища (Волошко, 1969). Его присутствие, зачастую значительное, было отмечено в других водохранилищах каскада. В частности, по данным 1964—1969 гг., в Рыбинском и Угличском водохранилищах он отмечался часто, в Ивановском — редко (Кузьмин и др., 1970). Участие *Skeletonema subsalsum* в летнем доминирующем комплексе диатомовых водорослей в Ивановском водохранилище упоминается с начала 70-х годов, (Волга и ее жизнь, 1978), в Угличском водохранилище — с 1978 г. (Корнева, 1999).

Развитие *Skeletonema subsalsum* в фитопланктоне Ивановского и Угличского водохранилищ изучалось в период сезонных наблюдений с мая по октябрь в 1985—1986 и 1988 гг. Эпизодические наблюдения проводились также в 1994—1995 гг. на Ивановском водохранилище и в 1994—2000 гг. — на Угличском.

Планктонные водоросли концентрировались методом фильтрации, фиксировались уксусно-йодо-формалиновым фиксатором, затем подсчитывались в счетной камере. Биомасса определялась счетно-объемным методом. В двух обследованных водохранилищах *Skeletonema subsalsum* отмечалась по всей акватории в течение всего безледного периода — с мая по октябрь, однако максимальные показатели ее численности и биомассы наблюдались летом (рисунок). В Ивановском водохранилище численность *Skeletonema subsalsum* достигала: в одноименном плесе — 12×10^6 кл./л, в Волжском — $3,8 \times 10^6$ кл./л, Шошинском — 3×10^6 кл./л.



Плесы: Волжский Ивановский Шошинский

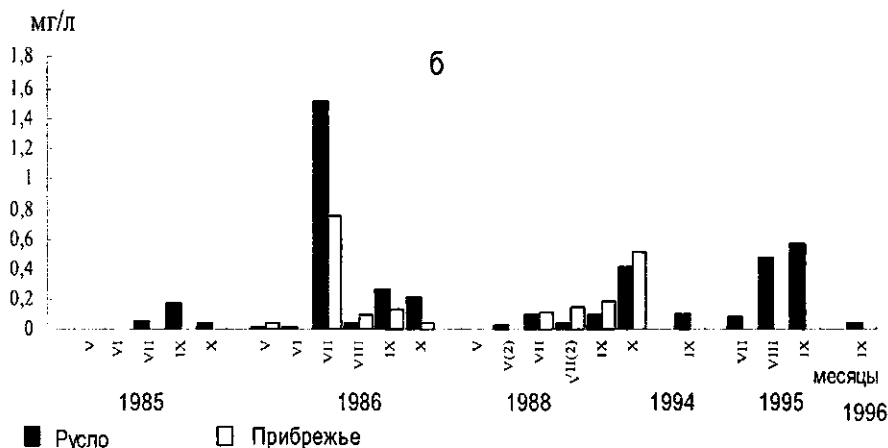


Рис. Изменения биомассы *Skeletonema subsalsum* в Ивановском (а) и Угличском (б) водохранилищах

В Угличском водохранилище максимальная численность — $14,5 \times 10^6$ кл./л наблюдалась в нижнем бьефе Ивановской ГЭС в июле 1986 г. при температуре воды 21°C . Максимальная биомасса *Skeletonema subsalsum* в среднем для водохранилища составила 1,53 мг/л. В то же время в течение двух лет из трех максимум количественных показателей развития этой водоросли в Угличском водохранилище отмечался осенью. Вид этот считается теплолюбивым (Диаомовые водоросли..., 1988), однако в 1988 г. его осенний максимум (в среднем 0,4 мг/л) был отмечен при температуре

воды 10—11°. В 1997—2000 гг. в нижней части Углицкого водохранилища численность этой водоросли не превышала 108×10^3 кл./л.

Skeletonema subsalsum наряду с *Aulacosira granulata* (Ehr.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim. и водорослями из рода *Stephanodiscus* формировала доминирующий комплекс диатомовых летнее-осеннего фитопланктона Углицкого водохранилища и соседствующего с ним Иваньковского плеса Иваньковского водохранилища. В Углицком водохранилище она составляла до 53% биомассы фитопланктона летом и до 60% — осенью, в Иваньковском в эти же периоды ее доля в биомассе была немногим более 20%. В сентябре 1994 г. и августе 1995 г. она доминировала также в фитопланктоне Волжского плеса Иваньковского водохранилища (до 50% биомассы).

Ценозообразующая роль *Skeletonema subsalsum* повышалась осенью, ее доля в общей биомассе фитопланктона достигала в среднем 33%, тогда как летом она не превышала 21%. В Углицком водохранилище в период наших наблюдений *Skeletonema subsalsum* была ведущим доминантом осеннего комплекса диатомовых (Ляшенко, 1999)

В Рыбинском и Горьковском водохранилищах *Skeletonema subsalsum* также является постоянным компонентом фитопланктона и входит в состав его доминирующего комплекса преимущественно в летнее-осенний период (Охапкин и др., 1997, Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища, 1999). Таким образом, можно говорить о ее значительной ценозообразующей роли в фитопланктоне всех водохранилищ Верхней Волги.

Литература

- Волга и ее жизнь, Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Волошко Л. Н. Фитопланктон нижней Волги и некоторых основных рукавов ее дельты // Гидроб. журнал, 1969, т. 5, № 2, 32—37.
- Диатомовые водоросли СССР, Л.: Наука, 1988, т. II, вып. 1. 116.
- Корнева Л. Г. Современное состояние фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // В кн.: Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги, Ярославль: ЯрГУ, 1999, 81—91.
- Кузьмин Г. В., Макарова И. В., Волошко Л. Н. О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. // Гидроб. журнал, 1970, т. 6, № 3, 95—97.
- Ляшенко О. А. Сезонная динамика и многолетние изменения фитопланктона и содержания хлорофилла в Углицком водохранилище // Биология внутренних вод, 2000, № 3, 52—61.
- Охапкин А. Г., Микульчик Н. А., Корнева Л. Г., Минеева Н. М. Фитопланктон Горьковского водохранилища, Тольятти: Изд-во Самар. науч. центра РАН, 1997. 223.
- Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища, Тольятти: Изд-во Самар. науч. центра РАН, 1999. 264.

НАРУШЕНИЯ ПОЧВЫ, СВЯЗАННЫЕ С ВЫРУБКОЙ ЛЕСА: СВЯЗЬ С БИОРАЗНООБРАЗИЕМ И ИНВАЗИЙНЫМИ СОРНЫМИ РАСТЕНИЯМИ

Нири Д. Г.¹, Мойр У. Х.¹, Филлипс Б. Г.²

¹ — *Rocky Mountain Research Station, 2500 S. Pine Knoll Drive,
Flagstaff, AZ, USA,*

E-mail: dneary@fed.fed.us and wmoir@fs.fed.us

² — *Coconino National Forest, 2323 East Greenlaw Lane,
Flagstaff, AZ, USA,*

E-mail: bphillips@fs.fed.us

Введение

Устойчивость — главная задача практически каждого менеджера или организации, занимающихся лесным хозяйством. Однако определение «устойчивости» и ее свойств — очень сложная и допускающая различные интерпретации задача (Moir and Mowrer, 1995). Т. Аллен и Е. Хекстра (Allen and Hoekstra, 1994), обсуждая концепцию устойчивости, отмечали, что при определении понятия устойчивости леса необходимо учитывать социальные нужды, профессиональную точку зрения управленцев и экологические модели, используемые для прогнозирования будущего состояния природных ресурсов. Хотя достижение целей «Монреальского Процесса» и «Декларации Сантьяго» должно гарантировать такое управление лесным хозяйством, которое гарантировало бы его устойчивость, критерии и индикаторы этого процесса и соглашения это, по существу, лишь предупредительные сигналы для того, чтобы привлечь внимание землепользователей до того, как экосистемы пришли в неустойчивое состояние (Moir and Mowrer, 1995).

Ключевой компонент вопроса устойчивости леса — биологическое разнообразие (Kimmins, 1997). Это первый критерий, указанный «Монреальским Процессом». Озабоченность проблемой биоразнообразия связана с современными высокими темпами потери ненарушенных естественных лесов и исчезновением видов в этих лесах, а также интенсификацией использования вторичных лесов. Хотя наибольшая опасность биоразнообразию леса исходит из постоянного преобразования лесных угодий, манипуляции растительными ресурсами и вырубка леса также могут изменить биоразнообразие. Все это требует внимательного рассмотрения. Это непростая задача, так как определения и свойства понятия о биоразнообразии сложны и все еще подвержены разной интерпретации (Westman, 1990; Moir and Mowrer, 1995).

Проблемы разнообразия растений

Существует мнение, что для сохранения разнообразия аборигенных растений необходим естественный режим изменений среды (Hobbs and Huenneke, 1992). Общеизвестно, но неправильное понимание этого заключается в том, что активное управление лесными ресурсами или их использование, такое как вырубка леса, всегда приводят к снижению биоразнообразия растений. Однако это не всегда так (Swindel et al., 1983; Pimentel et al., 1992). Уменьшение разнообразия растений обычно увязывается с увеличениями или снижениями частоты и интенсивности нарушений среды обитания, специфическими реакциями экосистем и изменениями типа нарушений, но не обязательно их механизма. Наименьшее разнообразие растений наблюдается на обоих концах спектра нарушений среды, наибольшее — посередине (Connell, 1978).

Леса — это естественно-динамичные экосистемы, статус которых снижается и повышается в ответ на нарушения (изменения) физических, химических и биологических факторов (Kauffman et al., 1997). Озабоченность, касающаяся вырубки леса и подготовительных работ на местах вырубки заключается в том, что частота и степень этих воздействий могут привести к потере целостности экосистемы и навсегда сдвинуть показатели экосистем, такие как разнообразие растений, на стабильный, но не нормальный и пониженный уровень.

Вопросы, связанные с вырубкой леса и подготовительными работами всегда были противоречивой частью споров о биоразнообразии, вследствие возможного влияния этих работ на изменения частоты, интенсивности и типа нарушений почвы. Главный же фактор, выступающий на передний план дебатов о биоразнообразии, касается внедрения неаборигенных видов растений (Westman, 1990). Ранее считалось, что неаборигенные виды, заселявшие вырубки, являются головной болью только специалистов по восстановлению и сохранению леса. По мере принятия в качестве международных стандартов критериев Монреальского Процесса (Kimmings, 1997) должна исследоваться проблема влияния инвазионных, неаборигенных, видов сорных растений на разнообразие аборигенных видов. Задача данной статьи — изучить роль и влияние, которые оказывают нарушения почвы при рубке леса и подготовительных работах на инвазийные виды.

Нарушения почвы

Большинство природных и антропогенных факторов действуют на лесные почвы. Уровень и направление воздействий (негативное или позитивное), связанных с использованием лесных ресурсов зависят от: (1) целей и задач землепользования, (2) устойчивости и пластичности экосистемы, (3) силы нарушающего воздействия. Сила («суровость») воздействия — важный момент, который требует внимания, поскольку

она проявляется в пределах некоего спектра, который может быть или не быть развернут в данном месте и в данное время.

Вырубка леса и связанное с ней исчезновение лесных местообитаний оказывают разные по степени воздействия на почву. Уровень силы воздействия на почву вследствие использования техники для вырубки или подготовки места работ зависит от метода, типа используемых машин, числа проходов оборудования через место вырубки, типа почвы, условий лесной подстилки, количества отходов, увлажнения и степени перемешивания почвы (Nearby et al., 2000). Повторяющиеся проходы машин (более 2 раз) увеличивают степень механического повреждения, особенно на влажных, мелкодисперсных почвах (Greacen and Sands, 1980).

Использование механизмов для подготовки места вырубки может оказывать различные воздействия на лесную подстилку, которые могут превосходить по силе воздействия собственно вырубки (Nearby et al., 2000). Хотя заготовка и транспортировка бревен, как и подготовка места работ, оказывают видимые физические воздействия, их химические и биологические последствия более тонки и продолжительны. Снижение содержания биогенных элементов может привести к замедлению роста аборигенных растений и создать возможности для заселения агрессивных инвазионных сорных растений (Morris et al., 1983).

Вырубка леса — воздействие на биоразнообразие

В большинство работ, рассмотренных в обзоре (Nearby et al., 2001), касающихся главным образом, воздействия вырубок, сообщается об отсутствии последствий или об увеличении разнообразия растений (табл. 1). Из 6 работ, рассмотренных в этом обзоре и касающихся только влияния вырубок, длительное снижение разнообразия растений не отмечено ни в одной работе. В одной отмечено увеличение разнообразия растений, в трех не отмечено изменений и в двух приводятся смешанные результаты. В других работах приводятся запутанные результаты, затрудняющие любое простое заключение, касающееся биоразнообразия.

В очень немногих работах исследовано влияние только механической подготовки места работ, без вырубки леса. Результаты большинства работ, в которых изучается действие подготовки места для вырубок, часто камуфлируются влиянием вырубок. В большинстве исследований отмечено, что подготовка мест вырубки не вызывает долговременных последствий или способствует увеличению разнообразия растений (Nearby et al., 2001). В тех случаях, когда разнообразие растений снижается в первый год после вырубки, через много лет оно или увеличивается или не отличается от того, которое было во время, предшествующее воздействию (Swindel et al., 1983, Michunas et al., 1999).

Обзор последствий вырубки, механизированной подготовки места проведения работ, контролируемого выжигания леса и применения гербицидов для разнообразия растений (литературные данные)

Вид деятельности	Изменения биоразнообразия растений			
	Увеличение	Без изменений	Снижение	Смеш. рез-ты
	Количество лит. источников			
Воздействие, однократное				
Вырубка	1	3	0	2
Механическое	3	1	0	1
Пожар	4	1	0	7
Гербицид	0	4	2	5
Комбинированное	2	1	1	3

Ограниченное выжигание является полезным инструментом для увеличения разнообразия травянистых растений. Однако при этом страдают древесные растения, которые не могут приспособиться к огню (DeBano et al., 1998). Из 12 работ, касающихся разнообразия растений и использования огня для манипулированием растительностью, в равном числе работ (по 4) отмечалось или увеличение биоразнообразия, или отсутствие эффекта, или смешанный результат. Ни в одной из работ не было отмечено одного только снижения разнообразия растений. Однако Дж. Шиммель и А. Гранстром (Schimmel, Granstrom, 1996) показали, что сильные пожары снижают разнообразие растений. В США это становится проблемой в случае неконтролируемых пожаров.

Инвазийные растения — влияние на биоразнообразие

Ниже приводятся результаты анализа нарастающей проблемы инвазионных видов растений в сосновых лесах (на основе желтой сосны *Pinus ponderosa*) запада США. Есть указания на то, что возросшая частота сильных неконтролируемых пожаров становится стимулом расширения ареалов инвазионных видов растений.

Экосистема желтой сосны

В местности Моголлон Рим в северной Аризоне сосредоточены наибольшие площади из 16,2 миллионов га в Северной Америке, занятых лесами из желтой сосны (*Pinus ponderosa*). Естественный лес состоит из открытого древостоя разновозрастных сосен с разнотравным подлеском. Слабые поверхностные пожары, случавшиеся с интервалом в 2—5 лет, уничтожили лесной опад, выжгли большую часть подроста и способствовали росту плотного, травянистого подлеска. Катастрофические верховые

пожары были редкими из-за отсутствия высокого легковоспламеняющегося сухостоя и массивного, широко распростертого полога, сформированного желтой сосной (Neary et al., 1999). Этот лес был подвержен таким неблагоприятным экологическим воздействиям, как заготовка и транспортировка бревен, выпас скота и подавление небольших пожаров. Интенсивный выпас овец и крупного рогатого скота, начавшийся с 70-х годов XIX века, привел к значительному сокращению подлеска и снижению количества хвороста, что привело к первой фазе сокращения пожаров и изменению их режима. Активная борьба с пожарами, начавшаяся с 30-х годов прошлого века и продолжающаяся по настоящее время, еще больше снизила их частоту.

Желтая сосна воспроизводится нерегулярно, когда оптимальные климатические условия способствуют появлению большого урожая семян, а влажность почвы достаточно велика. Частые до 1870 г. пожары прореживали густую поросль подлеска. После подавления пожаров, густая поросль, сформировавшаяся из обильного урожая 1914, 1917 и 1919 гг. развилась в излишне густой лес с большим количеством легковоспламеняющегося хвороста и сухостоя. Древостой с плотностью деревьев 12—20 стволов/га развился в «щетину» зарослей с плотностью до 1000—1200 стволов/га. Это привело к неблагоприятным последствиям для леса: снижению влажности почвы и доступности биогенных элементов, падению жизнеспособности желтой сосны, снижению разнообразия растений, численности и разнообразия животных, а также уменьшению количества ручьев. К тому же, площади, ежегодно выгорающие при неконтролируемых обширных пожарах, увеличились в течение последнего десятилетия 20-го века в 10 раз (Neary et al., 1999).

Пример, который дает сбор горючего лесного опада

Хотя исторически вырубка деревьев и сведение леса в экосистемах желтой сосны на Юго-Западе США по сравнению с другими лесами страны были нечастыми и мало интенсивными, такая ситуация скорее всего скоро изменится. Необходимость снижения количества легковоспламеняющегося лесного опада (хвороста) обязательно приведет к увеличению интенсивности воздействия на почву и росту площадей с нарушенным почвенным покровом до того уровня, который не наблюдался с начала 20-го века (Neary et al., 1999).

Опыт нашей работы в лесах желтой сосны в Северной Аризоне показывает, что многие нарушения почвенного покрова способствуют расселению пионерных, сорных растений и особенно неаборигенных (экзотических) видов. Расселение этих видов может представлять намного большую опасность для разнообразия растений, чем сами по себе рубки. Проиллюстрируем это на примере 16 изученных участков леса желтой сосны на вулканических почвах с прогрессирующим развитием деградации почв.

Степени воздействия и нарушений здесь были следующими: четыре нетронутых участка леса, в которых вырубki не проводились в течение последних 30 лет (участки U); четыре прореженных древостоя, более чем с 30% площади сосны были вырублены между 1987 и 1993 г. г (Т); четыре участка, прореженных аналогичным образом, проростки были выжжены в течение 3—4 лет прореживания (ТВ); четыре участка, выжженных неконтролируемым пожаром в 1996 г., погубившим более 90% основных деревьев (WF).

Последствия воздействия на почвы после неконтролируемого пожара в 1996 г., оцененные в 2000 г. на 64 участках, показаны в виде процента площади, занимаемой обнаженной почвой, сниженным количеством опада и площадью, занятой основной растительностью (желтой сосной) (табл. 2). Цифры в колонках, за которыми следуют одинаковые буквы не различаются статистически достоверно ($p < 0.05$) при оценке с помощью одностороннего анализа ANOVA (тест Крускал—Уоллис).

Таблица 2

**Последствия воздействий на лес, приводящих к нарушению
обнаженных почв, опада и основной территории**

Воздействие	N	Вид покрова		
		Почва	Опад	Основной лес
			%	
U ¹	16	9,9 а	70,5 а	0,5 а
Т	16	8,6 а	78,2 а	1,5 б
ТВ	16	8,9 а	74,4 а	3,5 с
WF	16	36,0 б	28,5 б	1,3 б

Примечание. ¹ Вид воздействия: U = нетронутый лес, Т = прореживание, ТВ = прореживание и выжигание, WF = неконтролируемый пожар.

Совершенно очевидно, что неконтролируемый пожар 1996 г. оказал наибольшее воздействие на лес, за счет снижения количества опада и обнажения почвенного покрова. В табл. 2 не показано механическое воздействие на почвы за счет вырубok, но можно предположить, что воздействие типа U (см. выше) вызвало наименьшие из связанных с вырубкой леса последствий. Затем, по мере убывания последствий, располагаются воздействия типов Т и ТВ. Участки, обследованные в 2000 г., с целью выявления последствий пожара 1996 г., находились вне площадей, на которых осуществлялись обработка, сбор и транспортировка бревен, следовательно, почвы на них не испытывали нагрузки от современного механизированного оборудования.

Существуют небольшие различия между участками U, Т и ТВ типов (табл. 2). Нами не анализировались такие, связанные с вырубкой леса, воздействия на почву, как ее уплотнение или эрозия, но в любом случае,

экзотические растения показывали реакцию на различные воздействия (Griffis et al., 2001). Среди обнаруженных после действия изученных факторов видов, были: *Chenopodium album*, *Salsola australis* (= *S. kali*, *S. iberica*), *Teloxys graveolens* (= *Chenopodium graveolens*, *C. incisum*), *Laennectia schiedeana* (= *Conyza schiedeana*), *Conyza canadensis*, *Verbascum thapsus*, *Linaria dalmatica*, *Pseudognaphalium viscosum* (= *Gnaphalium viscosum*); травы, *Bromus tectorum*, *Poa pratensis*, *Hordeum leporinum* и *Bromopsis inermis* (= *Bromus inermis*). Некоторые из последних были частью смеси семян, использовавшихся для реабилитации нарушенных земель. Эти растения размножаются семенами или вегетативно, обладают значительной способностью к распространению и быстро заселяют вновь нарушенные почвы. Кроме того, семена многих видов многочисленны и способны долго сохранять прорастаемость в почве. Характерно, что данные виды, вскоре после попадания на участки с нарушенными почвами и в последующие годы, фактически формируют монокультуры.

После того, как почвы были затронуты недавними вырубками, контролируемыми и неконтролируемыми умеренными или сильными пожарами, появление этих экзотических видов во флоре подлеска изменило характер флористического биоразнообразия. Разнообразие подлеска в вышеуказанных лесных участках было проанализировано в 1999 г. Определялось богатство видового состава (число таксонов местных и неаборигенных растений подлеска на участок) и равномерность распределения (класс обилия по Браун-Бланке был присвоен каждому растительному таксону подлеска на участке и просуммирован по всем таксонам для получения соответствующей величины для каждого участка). В деталях результаты описаны в работе Гриффиса с соавторами (Griffis et al., 2001) и суммированы в таблице 3.

Таблица 3

Среднее число таксонов и обилие экзотов после различных воздействий на лес

Вид воздействия	N	Средняя (lim)	Средняя (lim)	Значимость (p)	
		Число таксонов	Обилие экзотов	Сравн. с U	Сравн. с ТВ
U ¹	40	31,0 (13—45)	1,2 (0—5,6)		
T	39	29,6 (14—41)	1,3 (0—9,0)	0,424	
ТВ	40	34,6 (19—66)	4,0 (0—22)	0,006	
WF	33	30,4 (19—43)	12,7 (5—22)	<0,001	<0,001
All Plots	152	31,5 (13—66)	4,5 (0—22)		

Примечание. ¹ Вид воздействия: U = нетронутый лес, T = пореживание, ТВ = прореживание и выжигание, WF = неконтролируемый пожар.

В этой таблице показано, что прореживание не оказало влияния на число растительных таксонов в подлеске. На участках, на которых вы-

рубки не проводились в течение последних 30 лет (тип U), росли неаборигенные и инвазийные виды растений, но они никогда не были многочисленны. Появление сорных растений на этих участках, по-видимому, отражает нарушения, связанные с заготовкой леса 30 и более лет назад, а также нагрузку от пасущихся диких животных (главным образом, лося) и домашнего скота.

С другой стороны, более сильные нарушения почвенного покрова привели к резкому росту обилия сорных инвазионных видов. «Равномерностный» компонент разнообразия увеличился после прореживания деревьев и контролируемого выжигания (ТВ и WF участки). Это подчеркивает тот факт, что большое разнообразие, само по себе, может не быть желаемым в лесах желтой сосны, если содержание этого разнообразия заключается в обилии нежелательных сорных растений.

Многие инвазийные виды являются хорошим кормом для копытных и могут служить в течение короткого времени защитой от эрозии почвы. В то же время, предполагается, что они способствуют распространению пламени и увеличению пожароопасности древостоев, а также замедляют процесс сукцессий аборигенных видов. Эти возможные последствия требуют дальнейшего изучения.

Анализ проблем управления лесным хозяйством и выводы

Обзор литературы, опубликованной, главным образом, в течение последнего десятилетия, ясно указывает на то, что такие виды деятельности, нарушающие почвенный покров, как рубка леса и механизированная подготовка места работ, сами по себе не оказывают негативного, длительного воздействия на разнообразие растений. Во многих случаях рубки способствуют увеличению разнообразия растений на период, в течение которого угнетенные местные растения заново разрастаются на участках с нарушенной почвой. Растет количество доказательств того, что инвазии вредных сорных растений на участках с нарушенным почвенным покровом, представляют намного большую угрозу разнообразию растений, чем физические последствия рубок и подготовки места работ, сами по себе или в их сочетании. Специалисты лесного хозяйства должны быть знакомы с этим процессом и знать свойства инвазионных сорных видов, с которыми им придется столкнуться при планировании севооборотов для манипуляции растительным покровом.

В лесах желтой сосны в северной Аризоне (и в этих экосистемах в целом) состав, структура и функции экосистемы очень чувствительны к нарушениям почв, вызванным различными воздействиями, состоят ли они в рубке леса или подлеска, применении пестицидов, контролируемого выжигания или иных манипуляциях, направленных на достижение некоего будущего состояния леса. Экологические «сюрпризы» спрятаны и могут проявиться намного позже в тех лесах, которыми мы манипулируем. Как показывают приведенные нами примеры, спусковым механизмом этих

«сюрпризов» часто являются нарушения почвенного покрова. Запрограммированные цели манипулирования лесами и ландшафтами могут быть и, чаще всего бывают, смазаны менее желательными, непредвиденными или же совсем нежелательными как краткосрочными, так и долгосрочными последствиями.

Мы не до конца понимаем всю сложность процессов, происходящих в почве. Некоторые результаты нарушений почв, вызванных тяжелыми машинами, засевом экзотическими растениями, накоплением ксенобиотиков, избытком азотных удобрений, нарушением цикла углерода в почве и другими антропогенными воздействиями, могут быть сравнены с результатами тонкой настройки двигателя автомашины при помощи кувалды. Различие, конечно, заключается в том, что эволюция происходит и в том, неустойчивом хаосе, который мы оставляем за собой в лесах, в то время как автомобиль бывает разрушен. Игнорируемый или забытый урок управления лесами состоит в том, что надо обращаться с экосистемами с осторожностью. Мы не должны вторгаться в природу с мощными, в масштабе целых регионов, манипуляциями до тех пор, пока не поняты в более мелком масштабе процессы, предшествующие тем или иным последствиям. В противном случае, мы можем столкнуться с «законом непреднамеренных последствий». В распространенных в масштабе целого региона, излишне загущенных и подверженных значительному риску лесах на Западе США, могут произойти значительные, непредсказуемые и нежелательные явления, такие как катастрофические лесные пожары или обширные инвазии сорных растений.

Литература

- Allen T. F. H., Hoekstra T. W. Toward a definition of sustainability // In: Sustainable Ecological Systems: Implementing an Ecological Approach to Land Management. USDA Forest Service General Technical Report RM-247, 1994, 98—107.
- Connell J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs // Science, 1978, 199, 1302—1310.
- DeBano L. F., Neary D. G., Ffolliott P. F. Fire's effects on ecosystems. New York: John Wiley & Sons, 1998. 333 p.
- Graecen E. L., Sands R. Compaction of forest soils: a review // Australian Journal of Soil Research, 1980, 18, 163—189.
- Griffis K. L., Crawford J. A., Wagner M. R., Moir W. H. Understory responses to management treatments in northern Arizona ponderosa pine forest // Forest Ecology and Management, 2001, 146, 249—245.
- Hobbs R. J., Huenneke L. F. Disturbance and invasion: Implications for conservation // Conservation Biology, 1992, 6, 324—337.
- Kauffman J. B., Beschta R. L., Otting N., Lytjen D. An ecological perspective of

- riparian and stream restoration in the western United States // Fisheries, 1997, 22, 12—24.
- Kimmins R. J.* Biodiversity and its relationship to ecosystem health and integrity // The Forestry Chronicle, 1996, 73, 229—232.
- Michunas D. G., Schultz K. A., Shaw R. B.* Plant community responses to disturbance by mechanized military maneuvers // Journal of Environmental Quality, 1999, 28, 1533—1547.
- Moir W. H., Mowrer H. T.* Unsustainability // Forest Ecology and Management, 1995, 73, 239—248.
- Morris L. A., Prichett W. L., Swindel B. F.* Displacement of nutrients in windrows during site preparation of a flatwoods forest // Soil Science Society of America Journal, 1983, 47, 591—594.
- Neary D. G., DeBano L. F., Ffolliott P. F.* Fire impacts on forest soils: a comparison to mechanical and chemical site preparation // Tall Timbers Ecology Conference Proceedings, 2000, Tallahassee, FL, № 21, 85—94.
- Neary D. G., Edminster C. B., Gerritsma J.* Fire risk reduction in the Flagstaff, Arizona, wild land-urban interface: a source of bioenergy fuels and other forest // New Zealand Forest Research Institute, Forest Research Bulletin, 1999, № 211, 41—48.
- Neary D. G., Moir W. H., Phillips B. G.* Harvesting-related soil disturbance: Implications for plant biodiversity and invasive weeds // New Zealand Forest Research Institute, Forest Research Bulletin, 2001, № 223, 17—32.
- Pimental D., Stachnow U., Takacs D. A., Brubaker H. W., Dumas A.R., Meany J.J., Oneal J.A., Onsi D.E., Corzilius D.B.* Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems // Bioscience, 1992, 42, 354—362.
- Sackett S. S., Haase S. M., Harrington M. G.* Lessons learned from fire use for restoring southwestern ponderosa pine ecosystems // USDA Forest Service General Technical Report RM-278, 1996, 54—61.
- Shimmel J., Granstrom A.* Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest // Ecology, 1996, 77, 1436—1450.
- Swindel B. F., Conde L. F., Smith J. E.* Plant cover and biomass responses to clear-cutting, site preparation, and planting in *Pinus elliottii* flatwoods // Science, 1983, 219, 1421—1422.
- Westman W. E.* Managing for biodiversity // Bioscience, 1990, 40, 26—33.

МАКРОФИТЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В ВОДОЕМАХ И ВОДОТОКАХ БАССЕЙНА ВОЛГИ

Папченков В. Г.

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия,
E-mail: papch@mail.ru*

Волга с давних времен связывала северные и южные земли европейской части России и выступала в качестве основной транспортной магистрали, объединяющей территории от Балтийского до Черного и Каспийского морей. Еще в начале XVIII в. (1703—1709 гг.) была создана Вышневолоцкая водная система, соединившая Волгу с Балтийским морем через р. Тверцу, р. Мсту, озера Ильмень и Ладожское. В начале XIX в. (1810 г.) появилась Марининская водная система, соединившая р. Волгу с Балтийским морем посредством р. Невы, Ладожского и Онежского озер и рек Шексна, Ковжа, Вытегра. В 1811 г. вступила в строй Тихвинская водная система, соединившая р. Волгу с Балтийским морем через р. Неву, р. Мологу и оз. Ладожское. С 1829 г. стала функционировать система Северодвинского канала и стало возможным попасть из Волги в Белое море по рекам Шексна, Сухона, Северная Двина и Кубенскому озеру. С 30-х годов XX в. начинается создание Единой глубоководной транспортной системы. Появились Беломоро-Балтийский канал (1933 г.), канал им. Москвы, соединивший верхние участки р. Волги и р. Оки, Волго-Донской канал (1952 г.), обеспечивший прямой водный путь из бассейнов Волги и Каспийского моря в Азовское и Черное. На р. Волге были созданы Ивановское (1937 г.), Угличское (1940 г.), Рыбинское (1947 г.), Горьковское (1957 г.), Куйбышевское (1957 г.), Волгоградское (1960 г.), Саратовское (1968 г.) и Чебоксарское (1981 г.) водохранилища, с вводом в эксплуатацию которых практически завершилось полное зарегулирование Волги (Волга и ее жизнь, 1978; Литвинов, 2000), ставшей, таким образом, крупнейшей воднотранспортной трансконтинентальной магистралью России.

Появление системы крупных, слабопроточных водоемов, связанных между собой относительно небольшими по протяженности быстротечными участками прежней реки, не могло не вызвать активизации естественных миграций растений и животных. Интенсивная эксплуатация созданного транспортного пути способствовала массовому непреднамеренному заносу чужеродных организмов и распространению их из одних мест в другие. Желание человека повысить продуктивность созданных водных экосистем толкало к интродукции в них видов растений и животных, никогда прежде здесь не встречавшихся. Все это способствовало появлению в бассейне р. Волги большой группы организмов — вселенцев.

Несомненно заметный вклад в формирование разнообразия группы растений — вселенцев, жизнь которых связана с водными и сырыми околоводными экосистемами, помимо грузооборота по водным путям, дают железнодорожные и шоссейные перевозки добытых из водоемов и рек песка и гравия, а также сплавного леса.

Растения — вселенцы, встречающиеся в водоемах и водотоках бассейна Волги, по способу проникновения на новые территории могут быть подразделены на: 1) распространяющихся естественным путем мигрантов, 2) преднамеренно занесенных человеком адвентиков и 3) специально вселенных в тот или иной водоем интродуцентов. По происхождению выделяется 3 группы таких растений:

1. Растения, аборигенные в бассейне реки и расширяющие свой ареал путем естественного или связанного с деятельностью человека продвижения по Волге, ее притокам, водораздельным и пойменным водоемам бассейна с юга на север или с севера на юг.

2. Мигранты, адвентики и интродуценты из географически близких к бассейну регионов.

3. Растения интродуцированные и случайно занесенные из далеких от волжского бассейна регионов Евразии и с других континентов.

Растения 2-х последних групп могут длительное время сохраняться лишь в местах заноса, либо иметь тенденцию к медленному или быстрому расселению в пределах бассейна, мигрируя как с юга на север, так и с севера на юг.

Принадлежность первой группе мигрантов того или иного вида, прежде неизвестного в какой-то части бассейна, а потом там обнаруженного, далеко не всегда может быть очевидной и безусловно установленной. Но активное расселение некоторых таких видов в последнее 20—50 лет представляется несомненным. К их числу могут быть отнесены типичные для южных областей гидрофиты *Lemna gibba* L., *Vallisneria spiralis* L. и *Zannichellia palustris* L.; гелофиты *Alisma gramineum* Lej., *Bolboschoenus koshewnikowii* (Litv.) A. E. Kozhevnikov, *Phragmites altissimus* Benth., *Scirpus tabernaemontanii* Gmel., *Typha laxmannii* Lepech.

Все эти виды, кроме *Phragmites altissimus* и *Typha laxmannii*, уже известны на Верхней Волге, а *Alisma gramineum* на Рыбинском водохранилище сейчас, например, стала массовым растением. Довольно часто теперь в Ярославском Поволжье встречается ряска *Lemna gibba*, которая еще 10—15 лет назад и на Средней Волге отмечалась как редкий вид. Достаточно быстро по небольшим речкам и прудам расселяется *Zannichellia palustris*. Далеко на север проникли, но пока здесь еще редки, *Bolboschoenus koshewnikowii* и *Scirpus tabernaemontanii*. По водоемам — охладителям тепловых электростанций вплоть до Ярославской области поднялась *Vallisneria spiralis*, произрастающая в естественном состоянии в дельте Волги (Лисицына и др., 1993). Обитатель солончаковых лугов, болот и берегов водоемов юга *Typha laxmannii* добрался по водохранилищам Волги до Казани (Папченков, 1985). Под г. Ульяновском недавно

был обнаружен причерноморский и прикаспийский обитатель *Phragmites altissimus* Benth.

В противоположном направлении (с севера на юг) продвигается гораздо меньше водных растений. Одним из них, по-видимому, является *Potamogeton wolffgangii* Kihlm. — вид северных водоемов, проникший по Волге до устья р. Камы (Папченков, 1997). Очевидно, видам водных растений, приспособившимся к жизни в более сложных климатических условиях севера, труднее пройти путь возвратной адаптации, нежели видам южных и умеренных зон приспособиться к северному климату.

Растения — мигранты 2-й группы в водоемах бассейна Волги представлены *Potamogeton biformis* Hagstr., проникшим из водоемов Казахстана по нижневолжским водохранилищам до р. Оки; *Butomus junceus* Turcz., известным для сырых засоленных мест юга Западной Сибири и отмеченном недавно в Волжско-Камском крае (Лисицына, Папченков, 2000); *Persicaria hypanica* (Klok.) Tzvel., характерным для сырых песчаных берегов водоемов Украины и дошедшим до Волги у Казани, затем поднявшимся по ней до Рыбинского водохранилища; и др. (список подобных растений при дальнейшей работе несомненно будет расширен).

Еще более разнообразны представители 3-й группы — растения интродуцированные и случайно занесенные из далеких от волжского бассейна регионов Евразии и с других континентов. Классическим ее представителем является *Elodea canadensis* Michx., которая из Канады случайно была завезена на Британские острова в первой половине XIX в. (Ильинский, 1933), в конце того же века она уже была известна в европейской части России и интродуцирована на Урале (Гриневецкий, 1910; Дексбах, 1956), в 50-х годах буйствовала в водоемах Восточной Европы и звалась водяной чумой, в 70-е годы дошла до Байкала (Кожова, Ижболдина, 1992) и теперь имеет голарктический ареал. В бассейне Волги этот вид сейчас один из самых обычных.

Явно повторил судьбу элодеи североамериканский кипрей *Epilobium adenocaulon* Hausskn. В России впервые он был собран в конце прошлого века в Псковской губернии, в 50-х годах, судя по ставшим появляться сообщениям о его находках, начал стремительно расселяться и проник на восток вплоть до Приморского края (Скворцов, 1995). В бассейне Волги этот вид теперь обычен, нередко гибридизирует с местными представителями рода и явно вытесняет некоторые из них.

Похоже, что такое же стремительное расселение в Евразии будет со временем иметь и другой североамериканец — череда *Bidens frondosa* L., буквально в последние десятилетия ставший на юге и в средней полосе России видом нередким. В бассейн р. Волги этот вид проник во второй половине 70-х годов XX в. (Скворцов, 1982) и уже в конце 80-х — начале 90-х гг. отмечавшийся в Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском и Ивановском водохранилищах, а также на прилегающих к ним территориях (Лисицына, Артеменко, 1990; Масленников, Раков, 1992; Майоров, 1992; Папченков, Лисицына, 1992, 1993;

Папченков, Шпак, 1992; Голубева, Захарова, 1993; и др.), в конце 90-х обнаруженный в верхней части Угличского водохранилища (Папченков, Гарин, 2000) и не известный пока на Рыбинском водохранилище и к северу от него. В 1999 г. это растение уже было найдено М. А. Борисовой (гербарные материалы IBW) в г. Угличе (Ярославская обл.) у плотины Угличской ГЭС, поэтому кажется, что сомневаться о скором вселении его в Рыбинское водохранилище не приходится.

Тем не менее, экспедиция 2001 г. показала, что *Bidens frondosa*, добравшаяся к 1990 г. снизу вверх по р. Волге до входа в Костромское расширение Горьковского водохранилища (57°47' с. ш.) выше в последующие 12 лет не поднялась. Т. е. дальнейшего продвижения на север по Волге у этого растения пока так и не произошло. Вид почти «уперся» (немного не доходя) в 58-ю широту как поднимаясь по р. Волге с южных водохранилищ, так и опускаясь по ней с Ивановского водохранилища, и дальше на север пока не идет. Это позволяет признать правильным мнение Н. Н. Цвелева и В. Д. Бочкина (1992) о том, что дальнейшее распространение *Bidens frondosa* сдерживают климатические условия.

Проведенная в 2001 г. экспедиция показала, что *Bidens frondosa* на водохранилищах, в которые она проникла 10—15 лет назад, стала не только достаточно массовым видом с высокой жизнеспособностью и обильным плодоношением, но и видом с очень высокой гибридогенной активностью. Особенно широко распространенным и обильным в настоящее время стал гибрид *Bidens frondosa* с *B. tripartita* L. (= *B. x garumnae* Jeanjean et Debray), нередко гибридирующий с родительскими видами; довольно часто встречается *B. frondosa* L. x *B. radiata* Thuill., изредка — *B. cernua* L. x *B. frondosa* L. Интересно отметить, что в тех местах прибрежий водохранилищ, где поселяется *Bidens frondosa*, практически исчезает *B. tripartita*, которая замещается на *B. x garumnae* либо на продукт гибридизации последнего с *B. tripartita*. Это подтверждается тем, что среди более чем 50 гербарных листов растений, гапитуально похожих на *Bidens tripartita*, собранных в 2001 г. во многих местах Куйбышевского, Чебоксарского и Горьковского водохранилищ, не оказалось ни одного экземпляра, соответствующего этому виду — все они были его гибридами с *B. frondosa*.

Данный факт говорит о высокой жизнеспособности и активном расселении гибридов *Bidens frondosa*, которые к тому же в северной части бассейна р. Волги смогли продвинуться дальше, чем их родительский вид. Так, еще в 1997 г. на одном из прудов в окрестностях пос. Борок Некоузского р-на Ярославской области был обнаружен *Bidens x garumnae* (Папченков, Гарин, 2000), что примерно в 60 км к северу от крайней точки нахождения *B. frondosa*, распространяющейся вниз по р. Волге. В 2001 г. этот гибрид был собран в 20 км выше г. Ярославль в речной части Горьковского водохранилища. В том же году на этом водохранилище в черте г. Ярославля, а также на Рыбинском водохранилище возле г. Рыбинска собраны растения *Bidens frondosa* x *B. radiata*. Последнее из этих место-

нахождений удалено на северо-запад на 120 км от крайней точки распространения *B. frondosa*, расселяющейся по р. Волге снизу вверх.

Весьма активным в последнее время становится *Zizania latifolia* (Grieseb.) Stapf. — дальневосточный вид, завезенный в европейскую часть России в 1934 г. (Матвеев, Соловьева, 1997). В 50-е — 70-е годы XX столетия были предприняты многочисленные попытки расселить это растение в водоемах охотничьих хозяйств, на мелководьях вновь созданных водохранилищ и прудов. Были эти попытки не всегда удачными и интерес к интродукции этого вида постепенно угас. А в 80-е и, особенно в 90-е годы, он стал проявлять себя самостоятельно и расселяться из мест интродукции. На Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах этот вид в отдельных заливах сейчас занимает огромные площади и местами вытесняет обычный для данных местообитаний манник большой *Glyceria maxima* (C. Hartm) Holmb. Иначе обстоит дело на Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах, отличающихся резко переменным сезонным и межгодовым уровнем наполнения. На первом из них вид до сих пор сохраняется в небольшом числе экземпляров на защищенных от волнения мелководьях у пос. Борок (Некоузский р-н, Ярославская область) и у центральной усадьбы Дарвиновского гос. заповедника (Вологодская область). На Куйбышевском водохранилище по крайней мере до начала 90-х годов небольшая популяция вида существовала в одном из глухих заливов Свияжского отрога.

Еще более раннюю историю интродукции в России имеет канадский однолетний водный рис *Zizania palustris* L., первая попытка акклиматизации которого была предпринята еще в 60—70-е годы прошлого столетия (Матвеев, Соловьева, 1997). Но особенно многочисленными, в том числе и в бассейне р. Волги, эти попытки были в 50-е годы XX в. В отдельных местах это растение сохраняется и сейчас, однако самостоятельного его расселения не наблюдается.

Нельзя не обратить внимание на попытки интродукции в бассейне р. Волги тропических водных сорняков *Pistia stratioides* L. и *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, связанные с интересом к этим растениям, обусловленным их способностью к высокоэффективной очистки вод от различных загрязнений. Пока возможность естественного расселения здесь этих растений и нормального круглогодичного существования в естественных водоемах даже южной части бассейна р. Волги, выглядит иллюзорной, но она не исключена и подтверждением тому могут быть находки *Pistia stratioides* в 1989 г. в одном из водоемов дельты Волги, где она жила в сплаvine тростника, а затем, в 1991 г., — во всех внутренних водоемах г. Астрахани (Бармин, Кузьмина, 1993). В 1999 г. это растение в вегетирующем состоянии было встречено в октябре в подогретых водах, сбрасываемых с теплоэлектростанции (материалы гербария IBIW). Не менее удивительную способность приспосабливаться показывает *Eichhornia crassipes*, активно размножающаяся вегетативным путем с конца весны — начала лета до середины осени и в середине-конце лета

нередко цветущая в очистных сооружениях Подмосквья и некоторых прудах Москвы.

Из приведенного выше можно сделать следующие выводы:

1. Основной поток водных и околоводных растений идет с юга на север.

2. Темпы расселения вселенцев и их активность различны: одни из мест случайного заноса или преднамеренной интродукции практически не расселяются (*Butomus junceus*, *Phragmites altissimus*, *Typha laxmannii*, *Vallisneria spiralis*, *Zizania palustris*), другие начинают проявлять активность лишь после продолжительного периода адаптации (*Zizania latifolia*), третьи малоактивны и их расселение идет относительно медленными темпами (*Bolboschoenus koshewnikowii*, *Persicaria hypanica*, *Potamogeton biformis*, *P. wolffgangii*, *Scirpus tabernaemontanii*), четвертые расселяются достаточно быстро и на новых местах постепенно становятся нередкими видами (*Alisma gramineum*, *Lemna gibba*, *Zannichellia palustris*), пятые очень активны, быстро расселяются и быстро достигают высокого обилия (*Bidens frondosa*, *Elodea canadensis*, *Epilobium adenocaulon*).

3. Вселенцы, особенно наиболее активные из них, нередко вытесняют близкие по экологии аборигенные виды.

4. Вселенцы провоцируют вспышки гибридизационных процессов.

5. Некоторые возникшие при этом гибриды очень устойчивы и не менее активны, чем их родительские виды.

6. В сложных для вида — вселенца климатических условиях дальше могут распространяться его гибриды с местными видами.

Литература

- Бармин А. Н., Кузьмина Е. В. *Pistia stratioides* L. (Araceae) в водоемах г. Астрахани // Водная растительность внутр. водоемов и качество их вод. Матер. III конф. (Петрозаводск, сент. 1992), Петрозаводск, 1993, 25—26.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 352 с.
- Голубева М. А., Захарова Т. Ю. К водной и прибрежно-водной флоре Плесского музея — заповедника // В кн.: Плесский сборник, Плес, 1993, 1, 249—256.
- Гриневецкий Б. Б. К вопросу о распространении *Elodea canadensis* Michx. в России // Тр. Бот. сада импер. Юрьев. ун-та, Юрьев, 1910, т. 11, 225.
- Дексбах Н. К. Шестидесятилетие акклиматизации элодеи канадской на Среднем Урале и в Зауралье // Тр. Томск. ун-та, 1956, т. 142, 77—82.
- Ильинский А. П. Ареал и его динамика // Сов. Ботаника, 1933, № 5, 3—11.
- Кожова О. М., Ижболдина Л. А. Элодея канадская в Байкале // В кн.: Экол. Исслед. Байкала и байкальского региона, Иркутск, 1992, ч. 1, 151—165.
- Лисицына Л. И., Артеменко В. И. *Bidens frondosa* L. (Compositae) — новый вид флоры Нижнего Поволжья // Бюлл. МОИП. Отд. Биол., 1990, т. 95, № 4, 110—111.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений, М: Наука, 2000, 237 с.

- Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель цветковых растений, СПб: Гидрометеиздат, 1993, 220 с.
- Литвинов А. С. Энергия и массообмен в водохранилищах Волжского каскада, Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000, 83 с.
- Майоров С. Р. Дополнения к адвентивной флоре Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1992, т. 97, вып. 3, 118—121.
- Масленников А. В., Раков Н. С. Новые и редкие виды флоры Ульяновской области // Биол. науки, 1992, № 8, 46—52.
- Матвеев В. И., Соловьева В. В. Цицания. Самара: Изд-во Самар. ГПУ, 1997, 96 с.
- Папченков В. Г. Новые и редкие виды растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, 1696—1697.
- Папченков В. Г. Заметки о *Potamogeton gramineus* s. L. (*Potamogetonaceae*) // Бот. журн., 1997, т. 82, № 12, 65—76.
- Папченков В. Г., Гарин Э. В. Флористические находки в бассейне Верхней Волги // Бот. журн., 2000, т. 85, № 12, 97—101.
- Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн., 1992, т. 77, № 6, 94—98.
- Папченков В. Г., Лисицына Л. И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн., 1993, т. 78, № 7, 87—91.
- Папченков В. Г., Шпак Т. Л. Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн., 1992, т. 77, № 9, 84—94.
- Скворцов А. К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. III // Бюл. ГБС, 1982, вып. 124, 43—47.
- Скворцов А. К. К систематике и номенклатуре адвентивных видов рода *Epilobium* (*Onagraceae*) в России // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1995, т. 100, вып. 1, 74—78.
- Цвелев Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1992, т. 97, вып. 5, 99—106.

ВОЗМОЖНОСТИ ДЛЯ СОВМЕСТНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИНФОРМАЦИИ О РАСТЕНИЯХ: ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ И АБОРИГЕННЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ВОССТАНОВЛЕНИЯ

Дж. Скотт Петерсон, Марк У. Скиннер

*Министерство сельского хозяйства США,
Служба охраны природных ресурсов,
национальный центр данных о растениях,
Батон-Руж, Луизиана, США*

Введение

Общее число видов сосудистых растений в Северной Америке оценивается в 31246. Среди них 4294 (13,7% флоры) — интродуцированы. В настоящее время, 1400 сосудистых растений во флоре Северной Америки считаются имеющими инвазионный свойства. Некоторые виды, интродуцированные в США из Евразии, приведены в Таблице 1.

Таблица 1

Известные Евро-Азиатские виды сорных растений, интродуцированные в США

Латинское название	Название в США	Название в России
<i>Axyris amaranthoides</i>	Russian pigweed	Аксирис щирицевый
<i>Bromus tectorum</i>	Cheatgrass	Костер кровельный
<i>Centaurea repens</i>	Russian knapweed	Василек ползучий
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	Russian olive	Лох узколистный
<i>Euphorbia esula</i>	Leafy spurge	Молочай острый
<i>Salsola iberica</i>	Russian thistle	Солянка иберийская
<i>Salsola paulsenii</i>	barbwire Russian thistle	Солянка (?)
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>	Medusahead	?

Координация национальных усилий по проблемам, связанным с сорными растениями, осуществляется разными путями. Национальный Совет по инвазионным видам (NISC), образованный согласно приказу бывшего президента Билла Клинтон (Executive Order 13112) обеспечивает лидерство в национальном масштабе. Сфера деятельности Совета отражена на его сайте <<http://invasivespecies.gov>>. Был принят Национальный план управления и его также можно получить через указанный сайт.

Несколько Федеральных Агентств США сформировали Федеральный Межведомственный Комитет по контролю за вредными и экзотическими сорными растениями (FICMNEW), имеющий целью координацию усилий на национальном уровне. Комитет был вовлечен в разработку плана, направленного на «Раннее предупреждение и быстрое реагирование» для решения национальной проблемы инвазионных сорных растений <<http://refuges.fws.gov/FICMNEWFiles/FICMNEWHomePage.html>>. Отдельные агентства имеют собственные национальные группы, такие как «Специальные Силы по инвазионным видам Национальной Службы Охраны Ресурсов» (Natural Resources Conservation Service Invasive Species Task Force).

Источники информации

Многие источники информации об инвазионных сорных растениях становятся доступными через Интернет. Один из примеров такого сайта, где содержится обширный список источников информации доступен при выборе опции «Links» сайта PLANTS (затем переход на страницы об «Инвазионных и Вредных Растениях»). Некоторые из Интернет-сайтов, которые обеспечивают пользователей информацией, на местном уровне, уровне штата или региона, перечислены в Таблице 2. Вам предоставляется возможность войти в них через Интернет и опробовать некоторые из этих сайтов. Общие ссылки приведут вас к многим другим важным источникам.

Эти сайты предоставляют информацию о распространении инвазионных растений, номенклатуре, биологии, юридическом статусе, вредных эффектах и стратегиях управления и контроля. Восстановление местообитаний, нарушенных инвазионными видами — важнейший аспект проблемы и другие сайты, включая USDA PLANTS Database (<http://plants.usda.gov>) предлагают полезную информацию об этих видах деятельности.

Таблица 2

Источники информации об инвазионных растениях в Интернете

Название	Адрес	Содержание
Aquatic Plant Information System	http://www.wes.army.mil/el/aqua/apis/methods.html	Версии в сети и на компакт дисках
CalFlora	http://www.calflora.org http://www.calflora.org/	Флора Калифорнии
Center for Aquatic and Invasive Plants	http://aquatic.lifas.ufl.edu/welcome.html	База литературных данных по водным и инвазионным растениям

Название	Адрес	Содержание
Center for Invasive Plant Management	http://www.weedcenter.org	Управление проблемой инвазионных растений и сохранение здоровых экосистем на западе Северной Америки
INVADERS Database	http://invader.dbs.umt.edu/	Штаты Айдахо, Монтана, Орегон, Вашингтон и Вайоминг
Invasive Plant Atlas of New England	http://www.eeb.uconn.edu/invasives/ipane/	Штаты Коннектикут, Массачусеттс, Мэн, Нью-Гэмпшир, Род-Айленд, Вермонт
North American Weed Management Association	http://www.nawma.org	Северная Америка, с фокусом на запад; межведомственные стандарты картирования
Southeast Exotic Pest Plant Council	http://www.exoticpestplantcouncil.org/	Штаты от Флориды до Теннесси
Southern Weed Science Society	http://www.weedscience.msstate.edu/swss/	Юго-восток США, от Техаса до Вирджинии и Флориды; продажа компакт дисков по сорным видам (USD \$120)
Southwest Exotic Plant Information Clearinghouse	http://wapati.wr.usgs.gov/swepic/	Штаты Аризона, Колорадо, Нью-Мексико, Юта

В «Атласе инвазионных растений Новой Англии (IPANE)» тщательно собрана информация специалистов по сорным растениям, по гербариям отдельных штатов и заинтересованных организаций всего региона. Ключевая часть этого проекта — обучение «неспециалистов» поиску новых отчетов, сбору свидетельств и введение критически-важных данных в систему.

Информация об отдельных видах сорных растений становится все более доступной в электронной форме. Однако отсутствуют другие средства, такие как электронные определители, которые облегчили бы работу полевых биологов и специалистов по сорным растениям. Сейчас доступно только ограниченное количество таких средств. В качестве примеров



Рис. 1. Одна из наград сайта PLANTS'

укажем компакт-диск «Южного научного общества по сорным растениям» или компакт-диск «Информационная система по водным растениям». Однако они могут быть слишком дорогостоящими для среднего землевладельца и касаются только инвазионных сорных растений, а не представителей иных флор. Поскольку биологи работают в поле круглогодично и часто пытаются отличить инвазионные растения от близкородственных аборигенных видов, наиболее полезны определители, включающие все виды и основанные на морфологических признаках, которые очевидны в течение круглого года. Наиболее полезными могут быть ключи определения, основанные на множестве (но не одном) признаках.

Многие из наиболее ценных источников информации доступны только в виде книг или публикаций, таких как несколько великолепных региональных определителей сорных растений (например «Сорные растения Запада») или нескольких буклетов (Калифорнийский университет публикует «Определительный справочник сорных растений Гровера»), которые могут быть заказаны через Интернет.

Интернет-сайт «PLANTS»

Интернет-сайт PLANTS и база данных <<http://plants.usda.gov>>, которые были разработаны Национальным центром данных о растениях Службы охраны природных ресурсов Министерства сельского хозяйства США, касается информации о растениях в пределах США. В 2001 г. сайт посетили 29 миллионов пользователей Интернета и он получил премию «Best FEDS on the Web», которой присуждается GovExec.com США (Рис. 1). В течение 2001 г. сайт обеспечил информацией 1 миллион 200 тысяч пользователей. Дополнительное число пользователей было обслужено через различные приложения и системы, которые используют данные сайта как свою основу.

Веб-сайт PLANTS (рис. 2) обеспечивает доступ к различной информации о растениях, которая используется Службой охраны природных ресурсов, ее клиентами, кооперирующимися организациями и общественностью. На сайте дана информация о родах, видах и внутривидовых таксонах. Каждое описание растений включает следующую информацию: распространение, ключи для определения и сведения о виде, специальные и общие ссылки, раздел о сорняках, индикаторы ветлендов, характеристики растений 2 500 таксонов и сортов, юридический статус и общие характеристики. Другие темы, доступные через домашнюю страницу веб-сайта включают общие ссылки, альтернативные культуры, улучшенный поиск и проч.

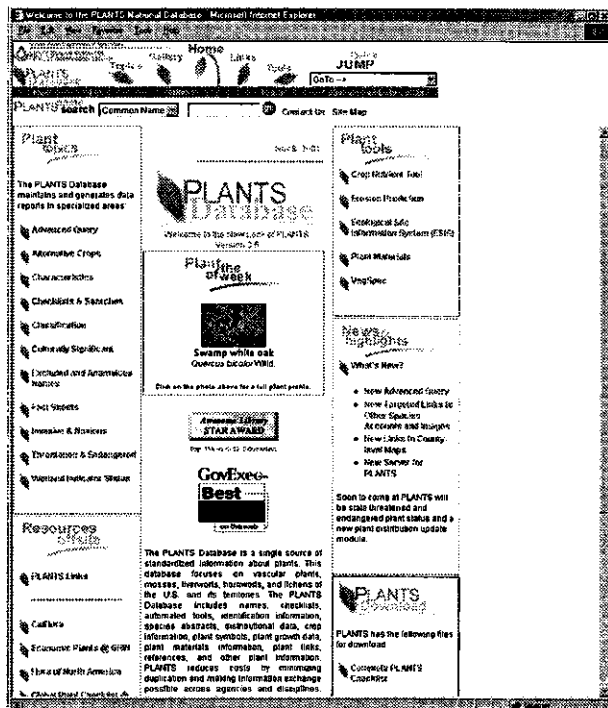


Рис. 2. Домашняя страничка сайта PLANTS

Распределение по штатам и графствам

Сайт PLANTS обеспечивает полное описание распределения сосудистых растений по штатам (включая Пуэрто-Рико и Виргинские острова). Эта информация была разработана в сотрудничестве, программой «Biota of North America Program» <<http://www.bonap.org>>. Данные на уровне графств доступны для 33 штатов и продолжают расширяться. Специальные ссылки на Интернет-атласы также представлены для тех штатов, для которых пока не разработаны собственные данные — таких как, Калифорния, Висконсин, Флорида и Юта. Список видов со-

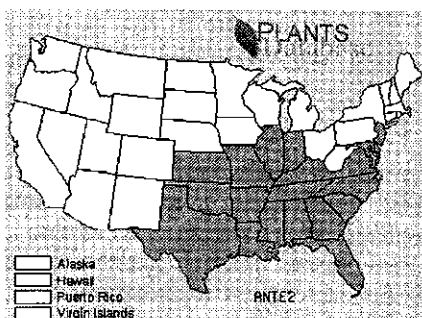


Рис. 3. Карта распределения по штатам

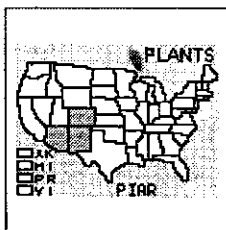


Рис. 4. Видовая карта, определяемая ее Plant Symbol-PIAR (*Pinus aristata*)

судистых растений Тихоокеанского бассейна разрабатывается Отделом систематики биологии-ботаники Смитсоновского института.

В описаниях растений для каждого рода в США, дается «расширяемая» (последовательно, пошагово увеличиваемый масштаб) карта (рис. 4) для всех таксонов в пределах данного рода. Это обеспечивает пользователя визуальной информацией о распределении различных таксонов и простой («нажатием кнопки») доступ к краткому описанию растений данного таксона.

В настоящее время, PLANTS практически готов к открытию «Раздела обновляемых данных о распределении», разработанного в сотрудничестве со «Службой инспекции здоровья животных и растений» (APHIS). Это позволит пользователям, вводить новые записи о проблеме растений — вселенцев на уровне штата и графства непосредственно. Цель проекта — улучшение данных о распространении видов растений. Этот раздел также служит для получения информации об инвазионных сорных растениях используемой системой «Раннего обнаружения и быстрого реагирования». Вводимые данные могут базироваться на опросных листах, публикациях или наблюдениях. Затем следует достоверность данных подтверждается и только полностью достоверные данные будут включаться в PLANTS. Данный раздел соответствует стандартам Северо-Американской ассоциации управления сорными растениями. Поэтому, разные заинтересованные агентства могут легко обмениваться информацией. Кроме того, в сотрудничестве с Центром по интеграции информации о природных катастрофах Геологической службы США, разрабатывается специальная система предупреждения о новых случаях появления инвазионных видов в штатах и графствах. Сотрудничество с «Атласом инвазионных растений Новой Англии» несомненно приведет к улучшению обмена данными по инвазионным растениям.

Буклеты, содержащие данные о растениях и практические руководства

Два наиболее популярных раздела сайта PLANTS' — «Буклеты данных о растениях (БДР)» и «Руководства». БДР это — всего лишь одно-двух страничный документ, а «Руководство» дает более детальные сведения. В этих разделах рассказано как использовать, распространять, контролировать и поддерживать растения. Большинство этих документов касаются аборигенных видов, которые используются для восстановления деградированных местообитаний. В настоящее время PLANTS, в сотрудничестве с их авторами, поддерживает 500 таких документов.

Инвазионные виды

Раздел инвазионных видов PLANTS предоставляет основную информацию об инвазионных, вредных и интродуцированных в США растениях. Многие списки были интегрированы в сайт PLANTS, включая формальный Федеральный и отдельный для разных штатов список вредных сорняков и инвазионных растений (1400 таксона, отобранных из 12 публикаций, касающихся инвазий в масштабе всей страны). Эти данные связаны ссылками с источниками информации, такими как правовые, с соответствующими описаниями растений, содержащими дополнительную информацию. Ссылки на внешние веб-сайты были разработаны и поддерживаются для обеспечения доступа к расширенной информации об этих растениях.

Другие сайты и иллюстрации

В каждое описание растений включены возможности простого («нажатием кнопки») доступа к различным высококачественным сайтам. Вызов такой «жесткой» ссылки открывает новое окно обозревателя с дополнительной информацией или фотографией соответствующего вида. В настоящее время работают следующие сайты:

- Atlas of Florida Vascular Plants (Атлас сосудистых растений Флориды)
<http://www.plantatlas.usf.edu/default.asp>
- Calflora (Калифорнийская флора)
<http://www.calflora.org/>
- Flora of North America (Флора Северной Америки)
http://hua.huh.harvard.edu/cgi-bin/Flora/flora.pl? FLORA_ID = 12395
- Integrated Taxonomic Information System (Интегрированная Таксономическая Информационная Система)
<http://www.itis.usda.gov/index.html>
- Native Plants Network (2,000 + propagation protocols) (Сеть Аборигенных Растений — описание способов возделывания более 2000 видов растений)
<http://www.nativeplantnetwork.org/network/search.asp>
- University of Wisconsin Herbarium (Гербарий Висконсинского Университета)
<http://wiscinfo.doit.wisc.edu/herbarium/index.html>
- US Forest Service-Fire Effects Information System (Лесная Служба США — Информационная Система Влияния Пожаров)
<http://www.fs.fed.us/database/feis/>

— USDA, Agricultural Research Service-Germplasm Resources Information System (MCX США, Сельскохозяйственная исследовательская служба — Система Информации о Банках Семян Растений)
<http://www.ars-grin.gov/npgs/tax/index.html>.

Усиленный запрос

Эта опция позволяет пользователю провести поиск 31 246 видов и внутривидовых таксонов, используя такие основные данные PLANTS, как информация о распространении, месте произрастания и таксономии. Дополнительный набор из более чем 2 000 растений, также может быть включен в поиск с использованием 100 признаков растений, относящихся к росту, размножению и использованию человеком. Данные могут быть или показаны на экране или загружены для интеграции в локальную систему.

Аудитория пользователей сайта PLANTS

PLANTS обслуживает широкий круг пользователей по всем США. Восемь процентов пользователей находятся за пределами США. Основную аудиторию составляют представительства NRCS и общественности (Таблица 3).

Таблица 3

Основные пользователи базы данных PLANTS Министерства сельского хозяйства США

Министерство сельского хозяйства США (U.S. Department of Agriculture)
Национальная служба охраны ресурсов (Natural Resources Conservation Service)
Лесная служба — Национальная система информации о природных ресурсах (Forest Service — Natural Resources Information System)
Служба инспекции здоровья животных и растений — Защиты растений карантина (Animal and Plant Health Inspection Service — Plant Protection and Quarantine)
Агенство фермерских служб (Farm Services Agency)
Сельское развитие (Rural Development)
Интегрированная таксономическая информационная система (Integrated Taxonomic Information System)
Другие Федеральные агенства, агенства штатов и проч.
Международная организация информации о растениях — Глобальный список растений (International Organization for Plant Information-Global Plant Checklist)
Общественность
Национальная классификация растительности (National Vegetation Classification)

Национальный центр данных о растениях обслуживается небольшим персоналом и разрабатывает данные при помощи сотрудничества с многими партнерами (некоторые из которых перечислены в таблице 4). Наш основной партнер — Программа «Биота Северной Америки», возглавляемая др. Джоном Картезом. Некоторые другие партнеры перечислены в таблице 4.

Таблица 4

Некоторые сотрудничающие организации и партнеры

Университет Олкорн (Alcorn State University)
Служба инспекции здоровья животных и растений (Animal & Plant Health Inspection Service)
Программа «Биота Северной Америки» (Biota of North America Program)
Музей Бишопа (Bishop Museum)
Университет Дьюк (Duke University)
Флора Северной Америки (Flora of North America)
Кентуккийское общество аборигенных растений (Kentucky Native Plant Society)
Университет штата Луизиана (Louisiana State University)
Ботанический сад Миссури (Missouri Botanic Garden)
Нью-Йоркский ботанический сад (New York Botanical Garden)
Северо-Каролинский АТ университет (North Carolina A&T University)
Программа растительных материалов Национальной службы охраны ресурсов (NRCS — Plant Materials Program)
Королевские ботанические сады — Эдинбург (Royal Botanic Gardens — Edinburgh)
Ботанический сад Санта-Барбары (Santa-Barbara Botanic Garden)
Смитсоновский институт — Ботаника (Smithsonian Institution — Botany)
Университет Южного Иллинойса (Southern Illinois University)
Южный Университет (Southern University)
Университет Калифорнии — Дэвис (University of California — Davis)
Гуамский Университет (University of Guam)
Университет Луизианы-Монроу (University of Louisiana-Monroe)
Университет Небраски — Омаха и Линкольн (University of Nebraska — Omaha & Lincoln)
Университет Северной Каролины (University of North Carolina)
Университет Техаса — Остин (University of Texas — Austin)
Университет Вайоминга (University of Wyoming)
Лесная служба США (US Forest Service)
Геологическая служба США (US Geological Survey)
Сельскохозяйственная исследовательская служба Министерства сельского хозяйства США (USDA Agricultural Research Service)
Университет штата Юта (Utah State University)

ОПАСНОСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВРЕДИТЕЛЕЙ В СВЯЗИ С ИМПОРТОМ ДЕЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ В США

Ткач Б. М.

**United States Department of Agriculture, Forest Service,
Forest Health Protection,
1400 Independence Avenue, Washington, DC 20250—1110, USA,
E-mail: btkacz@fs.fed.us*

Возрастающие во всем мире объемы торговли необработанной (деловой) древесиной увеличивают риск случайной интродукции вредителей в новые местообитания. Случаи интродукции инвазионных видов в США, имевшие место в прошлом, сопровождались значительными всплесками численности вредителей, что наносило экономический и экологический вред лесному хозяйству. Два подразделения министерства сельского хозяйства (МСХ) США — Служба инспекции здоровья животных и растений (APHIS) и Лесная служба (ЛС), разработали процесс оценки опасности интродукции вредителей, связанной с импортом необработанной древесины. Были проведены оценки опасности, связанной с импортом необработанных лесоматериалов из США, Новой Зеландии, Мексики и Южной Америки. Результаты этих оценок рассматриваются при разработке подходов для предотвращения интродукции инвазионных организмов.

Введение

Инвазийные организмы это — неаборигенные организмы, которые могут нанести экономический или экологический вред, при их интродукции в новые экосистемы (National Invasive Species Council, 2001). Рост международной торговли значительно увеличивает вероятность интродукции инвазионных организмов в новую среду. Необработанная древесина, особенно в виде бревен, представляет собой особую опасность как один из путей продвижения потенциальных инвазионных видов лесных вредителей (рис. 1).

В последние годы наблюдалось увеличение объемов импорта древесины в США (рис. 2). Основными источниками поступления делового кругляка хвойных пород являются Канада, Новая Зеландия, Южная Америка, Мексика и Центральная Америка (рис. 3). APHIS МСХ США является первичной организацией, отвечающей за предотвращение интродукции экзотических организмов в США через международную торговлю. ЛС МСХ США сотрудничает с APHIS в развитии процесса оценки опасности, связанной с импортом древесины (U.S. Department of Agriculture,

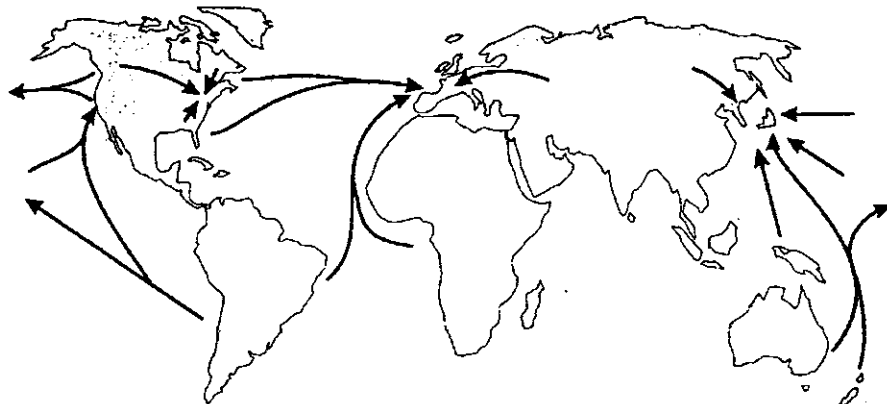


Рис. 1. Основные пути передвижения лесных товаров в международной торговле (по Liebhold et. al 1995)

1991). Обзор, имевших место случаев интродукции экзотических вредителей леса дал основу для понимания и предсказания последствий интродукции и последующего распространения организмов, которые могут транспортироваться с древесиной. Цели настоящей работ: обсудить последствия имевших место интродукций экзотических вредителей леса, представить описание процесса оценки опасности при импорте леса, дать обзор результатов завершенных оценок при импорте леса из России, Новой Зеландии, Мексики и Южной Америки, а также рассмотреть приложение результатов оценки опасности интродуцируемых вредителей для разработки мер регулирования в целях предотвращения интродукции инвазивных видов вредителей леса.

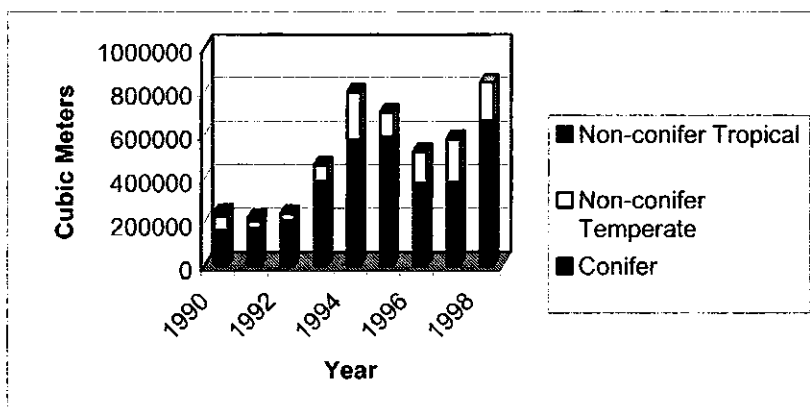


Рис. 2. Импорт круглого леса в США с 1990 г. по категориям и годам

Примеры интродукции инвазивных вредителей леса

Многие виды организмов переносятся через национальные границы, но не заселяют при этом новых мест обитания. Однако есть достаточно примеров того, как неаборигенные виды становятся опасными вредителями, из чего можно заключить, что инвазийные виды представляют значительную опасность. Результаты интродукции инвазивных видов могут быть выражены как сильные вспышки, приводящие к экономическим и экологическим потерям. Подсчитанный экономический ущерб, связанный с инвазивными видами в США превышает 136 миллиардов долларов в год (табл. 1) (Pimentel et al., 2000). Примеры инвазивных насекомых и патогенных организмов, оказавших существенное влияние на Северо-Американские леса включают следующие виды: Европейский непарный шелкопряд (*Lymantria dispar*), хермесы (*Adelges piceae*, *A. tsugae*), Азиатский усач (*Anoplophora glabripennis*), грибы, паразитирующие на растениях (*Cryphonectria parasitica*, *Ophiostoma ulmi*, *Cronartium ribicola*). Вселение этих видов привело к ежегодным экономическим потерям порядка 4,2 миллиардов долларов, за счет снижения продук-

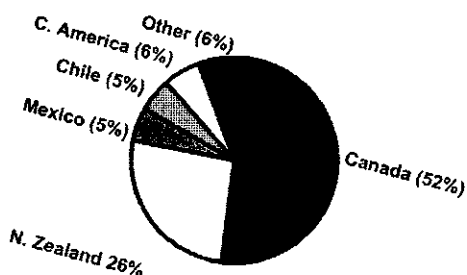


Рис. 3. Импорт круглого леса хвойных пород в США из разных стран в 1997 г.

ции древесины, вызванного понижением темпов роста и ростом количества погибших деревьев, а также в связи с увеличением расходов на мероприятия по контролю и управлению (Pimento et al., 2000). Интродукции инвазивных вредителей в Северо-Американские леса привели к огромным и необратимым изменениям в естественных лесных экосистемах, включая: смену видов растений,

разрушения местообитаний диких животных, деградацию прибрежных сообществ, увеличение количества легковоспламеняющегося отпада (хвороста), увеличение ущерба от аборигенных насекомых и патогенных организмов, потерю биоразнообразия (U.S. Department of Agriculture, 1991; Liebhold et al., 1995; Wallner, 1996; Mattson, 1998).

Оценка опасности интродукции вредителей при импорте леса

Предотвращение интродукций — первая линия защиты от инвазивных видов лесных насекомых и патогенных организмов. С этой целью APHIS и ЛС МСХ США выполнили серию работ по оценке опасности путей распространения инвазивных вредителей леса при импорте ле-

соматериалов. Эти работы преследовали следующие цели: определить инвазийные организмы, которые могут интродуцироваться с импортом древесины; оценить вероятность их интродукции и акклиматизации в США и оценить потенциальные экономические и экологические последствия расселения этих видов для лесных ресурсов США.

Таблица 1

Установленные ежегодные потери, связанные с некоторыми интродукциями неаборигенных видов в США (по Pimentel et al., 2000)

Тип организма	Потери и ущерб (млн. долларов)	Стоимость контроля (млн. долларов)	Общие потери (млн. долларов)
Растения	24,410	9,651	34,061
Млекопитающие	37,105	0,5	37,105,5
Птицы	1,900	Не определено	1,900
Рептилии и амфибии	1	4,6	5,6
Рыбы	1,000	Не определено	1,000
Членистоногие	17,644	2,411	20,055
Моллюски	1,206	Не определено	1,306
Микробы	32,100	9,100	41,200
Все организмы			136,630

Система оценки опасности вредителей была построена таким образом, чтобы быть всесторонней, логичной, практически применимой, приспособленной к обучению и открытой для оценки. Система согласуется со стандартами США по оценке опасности вредителей, которая приводится в разделе 7 Кодекса Федеральных Положений, подсекция 319,40—11, а также международным стандартам (FAO, 1996).

Первый шаг в оценке опасности вредителей — сбор информации об импортируемой продукции. Для получения соответствующих данных оцениваются запрос разрешения на ввоз и другая информация, описывающая происхождение и обработку товара, предложенного для импорта. Юридические советники также собирают данные агентств в США и зарубежных странах, связанные с предложенными для импорта товарами и касающиеся прошлых случаев перехвата или интродукции вредителей. Следующий шаг в процессе — описание потенциально-опасных вредителей путем определения какой именно вредитель, или потенциальной вредитель, может быть связан с данным видом лесного товара. Вредитель растений, свойства которого отвечают одному из нижеприведенных критериев, считается проблемным и в дальнейшем подвергается оценке:

1. Чужеродный вредитель растений, не встречающийся в США;
2. Чужеродный вредитель растений, встречающийся в США но не до-

стигший пределов своего экологического распространения и способный к дальнейшему распространения в США;

3. Чужеродный вредитель растений, встречающийся в США, достигший возможных пределов своего экологического распространения и способный к дальнейшему распространения в США, но отличающийся генетически таким образом, что существует возможность увеличения вреда от него;

4. Аборигенный для США вид, достигший возможных пределов своего экологического распространения и способный к дальнейшему распространения в США, но отличающийся генетически таким образом, что существует возможность увеличения вреда от него;

5. Аборигенный или чужеродный вид, способный к распространению вредителя растений, свойства которого отвечают одному из вышеприведенных критериев.

Оценки риска отдельных вредителей («индивидуальные оценки риска») закончены для набора потенциально-проблемных видов вредителей, отобранных в разнообразных местообитаниях (места происхождения лесного товара) и относящихся к разным таксономическим группам. Оценки фокусируется на тех организмах, о которых доступна биологическая информация. Однако отсутствие биологической информации о каждом насекомом или патогене означает не они должно приравняться потенциальным вселенцам с низкой степенью риска вселения этих видов (USDA Forest Service, 1993). Путем разработки детальных процедур оценки для известных вредителей, которые обитают в разнообразных местах на импортируемых бревнах (т.е., на поверхности коры, в коре и глубоко в древесине) могут быть разработаны эффективные меры по уничтожению известных и сходных неизвестных вредителей, населяющих одинаковые места.

Риск, связанный с интродукцией экзотических лесных вредителей, является функцией вероятности интродукции вредителя и потенциальных последствий его расселения. Величина риска (высокая, средняя или низкая) присваивается одному из следующих биологических элементов, базирующихся на доступной биологической информации и субъективной оценки коллектива, занимающегося оценкой:

1. Вероятность интродукции. Установить вероятность того, что вредитель появится и успешно расселится в Соединенных Штатах. Экзотические организмы считаются успешно расселившимися если они формируют самоподдерживающуюся, свободно живущую популяцию в данном месте (U.S. Congress, Office of Technology Assessment, 1993).

А. Присутствие в материале, в котором обитает вредитель («дерево или растение-хозяин»). Установить вероятность того, что какой либо вредитель растений присутствовал на, вместе или в лесной продукции во время ее импортирования. Факторы, которые необходимо рассмотреть включают историю выявления («перехвата»), способность к широко-масштабному увеличению популяции, распространение вредителя

в источнике, из которого он появился, жизненный цикл вредителя, способность к поиску растения — хозяина, взаимоотношения с другими видами, ареал растения-хозяина, распространение дерева-хозяина и способность вредителя переживать стандартные операции по рубке и обработке леса.

- Б. Возможность вселения. Установить вероятность того, что вредитель растений переживет процесс транзита и появится в Соединенных Штатах необнаруженным. Факторы, которые необходимо рассмотреть включают: стадии жизненного цикла, находясь на которых вредители переживут транзит с наибольшей вероятностью, способность организма пережить условия стандартной обработки и перевозки, а также способность укрываться в материале, в котором перевозится вредитель и степень трудности его обнаружения в пункте доставки.
- В. Возможность расселения. Установить вероятность того, что вредитель растений успешно расселится после вселения в Соединенные Штаты. Факторы, которые необходимо рассмотреть включают: численность и жизненные стадии перемещенных организмов, специфичность материала, в котором обитает вредитель, вероятность, того что он встретит подходящую среду обитания, репродукционный потенциал вредителя.
- Г. Потенциал расширения ареала. Установить вероятность расширения ареала вредителя растений за пределами первоначально колонизированной территории. Факторы, которые необходимо рассмотреть включают: способность вредителя к естественному распространению, способность использовать деятельность человека для своего распространения, способность к быстрому формированию рас или иных форм, распространение и обилие подходящих растений-хозяев, а также прогноз возможного расширения ареала.

2. Последствия интродукции. Установить возможные последствия расселения вредителя в Соединенных Штатах.

- А. Возможность экономического ущерба. Установить возможно ли влияние вредителя на экономику, если он сформируют устойчивую популяцию. Факторы к рассмотрению включают: экономическое значение растения-хозяина, потери урожая, влияние на связанные виды индустрии, а также стоимость и эффективность уничтожения вредителя или контроля его численности.
- Б. Возможность нанесения экологического ущерба. Установить возможные экологические последствия формирования популяции вредителя в Соединенных Штатах. Факторы к рассмотрению включают: возможность к дестабилизации экосистем, снижение биоразнообразия, снижение или элиминация ключевых видов, или видов, находящихся под угрозой исчезновения, а также побочные эффекты мер по контролю над вредителем.
- В. Социальные и политические последствия. Установить последствия распространения вредителя через социальные или/и политические

факторы. Факторы к рассмотрению включают: возможность эстетического ущерба, ущерб потребителям, политические последствия и влияние на международную торговлю.

Результаты оценок опасности вредителей, выполненные ранее

ЛС США выполнила, по заданию APHIS, ряд оценок опасности вселения вредителей при импорте лиственницы (*Larix spp.*) из Сибири и Российского Дальнего Востока (USDA Forest Service, 1991), сосны замечательной (*Pinus radiata*) и дугласии, выращенных на плантациях в Новой Зеландии (*Pseudotsuga menziesii*) (USDA Forest Service, 1992), а также выращенных на плантациях и в естественных условиях Чили сосны замечательной, и чилийских видов *Nothofagus dombeyi* и *Laurelia philippiana* (USDA Forest Service, 1993). Кроме того, оценены бревна *Pinus* и *Abies* из Мексики (Tkacz et al., 1998) и бревна и щепа *Eucalyptus* из Южной Америки (Kliejunas et al., 2001). Эти мероприятия определили потенциальных лесных вредителей, которые могут быть интродуцированы в США на бревнах и представляют значительный риск для лесных ресурсов и экосистем в США.

Российские лесные вредители, представляющие риск для Северо-Американских лесов включают: чешуекрылых *Lymantria dispar*, *Lymantria monacha*, жука *Ips typographus*, древесных нематод *Bursaphelenchus* spp., грибы *Lachnellula willkommii* и *Heterobasidion* spp. Потенциальный экономический ущерб от интродукции этих лесных вредителей из России велик (табл. 2). Этот ущерб может быть связан со снижением темпов роста лесов, повышенной гибелью деревьев, повреждением деревьев-хозяев и увеличением затрат на управление лесными ресурсами. Интродукция этих экзотических вредителей из России и их последующее расселение в Северо-Американских лесах может привести к значительным изменениям в лесных экосистемах, таких как: изменение видового состава деревьев, сведение лесов, разрушение местообитаний диких животных, деградация прибрежно-водных сообществ, увеличение количества сухостоя и потеря биоразнообразия.

Основными потенциальными вредителями, выявленными при оценке бревен из Новой Зеландии являются: древесная оса *Sirex noctilio* вместе со связанным с ней грибом *Amylostereum areolatum*), грибок *Leptographium truncatum*, термит *Kalotermes brouni*, ложные короеды *Platypus apicalis* и *P. gracilis* и жук *Prionoplus reticularis*.

Для Чилийской сосны замечательной такие виды включают: жуков *Hylurgus ligniperda*, *Hylastes ater* и *Orthomicus erosus*, древесную осу *Urocerus gigas*, грибы *Ophiostoma* spp. и возбудитель гнили *Sphaeropsis sapinea*. Жуки, указанные выше, могут быть потенциальными распространителями аборигенного вида гнили *Leptographium wagneri* и могут привести к десятипроцентному увеличению потерь за счет этого заболевания

Потенциальные экономические потери от интродукции некоторых лесных вредителей из России (по U.S. Department of Agriculture, 1991)

Вредитель	В лучшем случае (млн. долларов)	В худшем случае (млн. долларов)
Листоеды (<i>Lymantria</i> spp.)	35,049	58,410
Нематоды (<i>Bursaphelenchus</i> spp.)	33	1,670
Жук (<i>Ips typographus</i>)	210	1,500
Корневая гниль (<i>Heterobasidion</i> spp.)	84	344
Лиственничная гниль (<i>Lachnellula willkommii</i>)	25	240

растений (в настоящее время эти потери для Западных Штатов составляют 31 миллион в год). Организмы, вызывающие опасения в Чилийских лесах включают также *Callisphyrus semicaligatus*, *Chilecomadia valdiviana*, *Calydon submetallicum*, *Rhyephenes maillei*, *Epistomentis* spp., *Gnathotrupes* spp., грибы *Ophiostoma* spp. и *Ceratocystis* spp.

Оценка вредителей, связанных с мексиканскими сосной и дугласией (Tkacz et al., 1998) выявила большое число организмов, которые могут нанести вред при их вселении в новых экосистемы. Некоторые из этих видов вредителей были привлечены свежерубленными деревьями, в то время как другие связаны с бревнами не напрямую. Только несколько потенциальных вредителей связаны с сосной и дугласией как своеобразные «попутчики», передвигаясь, скорее всего прикрепившись к поверхности коры деревьев. Эти виды включают: *Pineus* spp., *Pterophylla beltrani*, *Lophocampa alternata*, *Hylesia frigida*, *Hypoderma* spp. and *Lophodermella* spp. Насекомые, обитающие внутри коры и древесины, имеют большую, чем «попутчики» вероятность транспортировки с бревнами. Эти виды включают: жуков *Dendroctonus mexicanus*, *Ips bonansea* *Scolytus mundus*. Мексиканские виды, вызывающие опасения и обитающие в глубине коры, включают *Coptotermes crassus*, *Synanthedon cardinalis*, *Monochamus clamator rubiginosus*, *Fusarium circinatum* *Ophiostoma abietinum* и *Ceratocystis collifera*. Вследствие того, что они обитают глубоко в древесине, этих вредителей труднее извлечь из бревен.

Среди насекомых и патогенных организмов, найденных на эвкалипте (*Eucalyptus* spp.) из Южной Америки (Kliejunas et al., 2001), восемь организмов (или групп) были отнесены к потенциально опасным для США: *Sarsina violescens*, *Scolytopsis brasiliensis*, *Xyleborus retusus*, *Xyleborus biconicus*, *Xyleborus* spp., *Chilecomadia valdiviana*, *Chydarteres striatus*, *Retrachyderes thoracicus*, *Trachyderes* spp., *Steirastoma breve*, *Stenodontes spinibarbis*, *Phoracantha semipunctata*, *P. recurva*, *Erythricium salmonicolor*,

Ceratocystis fimbriata *Botryosphaeria dothidea*, *Botryosphaeria obtusa*, *Botryosphaeria ribis*. Хотя некоторые из этих видов присутствуют в США, нынешняя неопределенность их таксономии вызывает опасения в плане патогенности и вирулентности экзотическим форм или вариантов.

Регулирование импорта древесины

Когда с использованием описанного выше подхода идентифицированы потенциальные риски, связанные с определенными путями интродукции вредителей, могут приниматься меры, направленные на предотвращение интродукции инвазионных лесных вредителей. Детальный список доступных мер по снижению ущерба был составлен APHIS после завершения оценки опасности при импорте древесины из России (USDA APHIS, 1991). Эта оценка вместе с оценками опасности для древесины из Новой Зеландии (USDA Forest Service, 1992) и Чили (USDA Forest Service, 1993) стала основой для разработки в 1995 г. Окончательных Правил Импорта Бревен и Других видов необработанной древесины (Title 7, Code of Federal Regulations, Parts 300 and 319). Законодательство установило общие запретительные и ограничительные меры, общие разрешения, процедуры получения разрешений, требования к импорту отдельных видов древесных изделий, универсальные варианты импортирования, стандарты обработок и охраны, а также стандарты оценки опасности вредителей. Были выданы разрешения для импорта необработанной древесины из Канады и прилегающих штатов Мексики. При этом подразумевалось, что наличие общих покрытых лесами границ создает условия для естественного передвижения и распространения вредителей леса. Однако оценка опасности, выполненная для бревен *Pinus* и *Abies* из Мексики (Tkacz et al., 1998), позволила заключить, что существует значительный риск, связанный с передвижением сырых лесоматериалов в США из прилегающих штатов Мексики. Вследствие своих размеров и конфигурации прилегающие штаты Мексики имеют экологические и геологические особенности, значительно отличающиеся от прилегающих районов США. Горные леса аридного юго-запада США и прилегающих штатов Мексики могут рассматриваться как «биологические острова», каждый из которых имеет экосистемы уникального характера (Warshall, 1995). Существование естественных барьеров распространения, выживания и колонизации привело к различиям в распространении растений-хозяев, насекомых и патогенных организмов. APHIS были предложены поправки к законодательству об импорте необработанной древесины из Мексики для того, чтобы аннулировать общее разрешение для прилегающих штатов и разрешить импорт только окоренной и обработанной химикатами древесины. ЛС и APHIS продолжают сотрудничество в оценке опасности вредителей и путей распространения инвазионных видов лесных вредителей. Это вселяет уверенность в то, что баланс между охраной лесных ресурсов Северной Америки и свободной торговлей будет сохранен через разумный, научно-

обоснованный процесс принятия управленческих решений. Все мероприятия по оценке опасности вредителей, проведенные до настоящего времени, осуществлялись с помощью ученых из стран-экспортеров. Продолжение сотрудничества между торговыми партнерами является абсолютно необходимым для снижения риска непреднамеренного межконтинентального передвижения инвазионных видов.

Литература

- FAO, *International Standards for Phytosanitary Measures*. Import Regulations: Guidelines for Pest Risk Analysis // Rome, Italy: Secretariate of the International Plant Protection Convention, Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1996, Publ. No. 221 p.
- Kliejunas J. T., Tkacz B. M., Burdsall H. H. Jr., DeNitto G. A., Eglitis A., Haugen D. A., Wallner W. W. Pest risk assessment of the importation into the United States of unprocessed *Eucalyptus* logs and chips from South America // Gen. Tech. Rep. FPL-GTR-124. Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, 2001, 134 p.
- Liebholt A. M., MacDonald W. L., Bergdahl D., Mastro V. C. Invasion by exotic forest pests: A threat to forest ecosystems // *Forest Science Monograph*, 1995, 30, 1—49.
- National Invasive Species Council. Meeting the Invasive Species Challenge: National Invasive Species Management Plan, 2001, 80 p.
- Mattson W. J. Exotic insects in North American forests: ecological systems forever altered // In: Britton, K.O., ed. *Exotic pests of eastern forests*. Asheville, NC: Tenn. Exotic Pest Plant Council & U.S. Department of Agriculture, For. Serv., 1998, 187—194.
- NAPPO *Standard for Plant Pest Risk Analysis*. North American Plant Protection Organization, NAPPO Document 934.004, 1993, 9 p.
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R., Morrison D. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States // *Bioscience*, 2000, 50 (1), 53—65.
- Tkacz B. M., Burdsall H. H., Jr., DeNitto G. A., Eglitis A., Hanson J. B., Kliejunas J. T., Wallner W. W., O'Brien J. G., Smith E. L. Pest risk assessment of the importation into the United States of unprocessed *Pinus* and *Abies* logs from Mexico // Gen. Tech. Rep. FPL-GTR-104. Madison, W.I: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, 1998, 116 p.
- U.S. Congress, Office of Technology Assessment. *Harmful Non-Indigenous Species in the United States*. OTA-F-565 Washington, DC: U.S. Government Printing Office, 1993, 391 p.
- U.S. Department of Agriculture, Forest Service. *Pest Risk Assessment of the Importation of Larch from Siberia and the Soviet Far East*. Miscellaneous Publication, Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1991, № 1495.
- U.S. Department of Agriculture, Forest Service. *Pest Risk Assessment of the Importation of *Pinus radiata* and Douglas-fir Logs from New Zealand*. Mis-

- cellaneous Publication Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1992, № 1508.
- U.S. Department of Agriculture, Forest Service. Pest Risk Assessment of the Importation of *Pinus radiata*, *Nothofagus dombeyi*, and *Laurelia philippiana* Logs from Chile. Miscella neous Publication. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1993, № 1517.
- U.S. Department of Agriculture, Forest Service. Gypsy Moth Management in the United States: a cooperative approach. Final Environmental Impact Statement. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1995.
- Wallner W. E. Invasive pests ('biological pollutants') and US forests: whose problem, who pays? // EPPO Bulletin, 1996, 26, 167—180.
- Warshall P. The madrean sky island archipelago: a planetary overview // In: DeBano, L. F., Ffolliott, P. F., Ortega-Rubio, A., [and others], tech. coords. Biodiversity and management of the madrean archipelago: the sky islands of southwestern United States and northwestern Mexico, 1994, September 19—23, Tucson, AZ. Gen. Tech. Rep. RM-GTR-264. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, 1995, 6—18.

НАТУРАЛИЗАЦИЯ АДВЕНТИВНЫХ И КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ РОССИИ

Цвелев Н.Н.

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, Россия,
E-mail: tzvelev@herb.bin.ras.spb.ru*

Благодаря высокому развитию головного мозга, человек получил почти неограниченные возможности совершенно особой, очень быстрой эволюции без изменения строения своего тела, которую, в отличие от обычной медленной «биогенной» эволюции других организмов биоты, можно назвать «техногенной». Отсюда берет начало тенденция не просто приспосабливаться к среде обитания, а напротив видоизменять, приспосабливать среду обитания соответственно своим желаниям и нуждам. Необратимые антропогенные изменения поверхности Земли, ведущие к значительному сокращению ареалов других ее обитателей и к вымиранию многих из них, стали особенно заметными во второй половине недавно закончившегося тысячелетия, но лишь в его последнее столетие человеком была, наконец, осознана важность сохранения имеющегося биологического разнообразия. Вырубка лесов, распашка степей и лугов, осушение болот и болотистых лугов, разработка обнажений различных пород, загрязнение водоемов стали основными причинами вымирания аборигенных видов растений и, в первую очередь, более редких и наименее «активных» из них, не способных приспособляться к новым условиям, создаваемым деятельностью человека. На Северо-Западе России примером вымершего вида может служить *Saussurea esthonica* Baer ex Rupr., еще 30 лет назад встречавшаяся на ключевых болотах у родникового ручья близ пос. Большая Пудость в окрестностях г. Гатчины. Этот ручей попытались использовать для водоснабжения построенных поблизости домов, результатом чего было полное его осушение и гибель множества обитавших по его берегам редких видов.

Однако антропогенное воздействие на окружающую нас природу имеет и другую сторону: человек значительно обогащает флору отчасти за счет сознательно распространяемых им интродуцируемых растений, имеющих пищевое, кормовое, декоративное, техническое или лекарственное значение, некоторые из которых оказались способными натурализоваться, отчасти за счет непреднамеренно распространяемых им инородных, обычно называемых адвентивными растений. Многие из последних оказываются неспособными к расселению и быстро погибают (так называемые «эфемерофиты»), другие живут более длительное время,

формируя малоподвижные клоны или колонии (так называемые «колонифиты»), третьи успешно размножаются, но занимают более свободные от местных видов нарушенные местообитания (особенно окраины дорог), и лишь немногие из них способны полностью натурализоваться.

Наблюдая антропогенные изменения во флорах, нетрудно прийти к выводу о постепенном возрастании сходства флор в пределах одной и той же климатической зоны как за счет выпадения из их состава более редких, отчасти эндемичных видов, так и за счет натурализации наиболее «активных» пришельцев из других флор. В умеренно-теплой зоне Северного полушария все большее количество европейских, азиатских и североамериканских видов становятся распространенными циркумполярно. Тот же процесс и не менее быстрыми темпами идет и в тропической зоне, где многие сорняки и одичавшие виды имеют почти повсеместное, пантропическое распространение, причем во многих случаях уже невозможно определить истинную родину таких видов.

Очень многие исследователи адвентивных видов отмечают преимущественное продвижение более южных инородных видов на север, а не наоборот. Отчасти это связано с преимущественной перевозкой товаров (особенно продовольственных) с юга на север, но основной причиной обычно более южного происхождения адвентивных видов является некоторая «аридизация» антропогенных местообитаний, к которой ведут уже обычные вырубки лесов и осушение болот, не говоря уже о прокладке железных и шоссейных дорог, по обочинам и склонам насыпей которых могут продвигаться далеко на север не только степные, но и некоторые полупустынные виды. Так на Северо-Западе России у железных дорог близ ст. Гатчина — Товарная и особенно близ д. Кузнецовка в окрестностях г. Себежа за счет заносов сформировались настоящие степные фитоценозы с типчаками (*Festuca valesiaca* Gaud. s. l.), тонконогом (*Koeleria cristata* (L.) Pers. и *K. delavignei* Czern. ex Domin), видами *Salvia* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenzl и другими степными растениями.

Успешно натурализовавшиеся как адвентивные, так и интродуцированные виды в последнее время часто называют «инвазийными», то есть вторгшимися на изучаемую территорию, инородными видами от латинских слов «invado (invasi, invasum)» — вторгаться или «invasio» — вторжение. Стоит отметить, что существует еще довольно большая группа дикорастущих видов, обычно называемых «археофитами», которые тоже пришли на изучаемую территорию с человеком или при переходе его к земледелию, фактически являясь тоже по происхождению адвентивными. На Северо-Западе России, включающей Ленинградскую, Псковскую и Новгородскую области, а также г. Санкт-Петербург, таких видов — археофитов около 80, хотя некоторые из них могли проникнуть сюда и до появления человека.

Приведем еще некоторые цифровые данные из недавно опубликованного «Определителя сосудистых растений Северо-Западной России»

(Цвелев, 2000). Из 2 730 сосудистых растений, приведенных в этой книге, 1 564 вида составляют аборигенную фракцию флоры и 1 166 видов (около 43 процентов) ее антропогенную фракцию, хотя между обеими фракциями нет резкой границы. Антропогенная (появившаяся в результате деятельности человека) фракция, в свою очередь, делится на 2 фракции второго порядка: намеренно распространяемую человеком, или интродуцируемую — 697 видов, и ненамеренно распространяемую человеком, или адвентивную — 469 видов.

Значительная часть интродуцированных видов Северо-Западной России по разным причинам не способна размножаться без помощи человека. К ним принадлежит особенно много декоративных травянистых растений, в том числе такие широко распространенные, как *Paonia officinalis* L., *Phlox paniculata* L., *Callistephus chinensis* (L.) Nees и др., а также некоторые деревья и кустарники, среди которых имеются почти повсеместные виды, например, *Caragana arborescens* Lam., *Syringa vulgaris* L., *Spiraea chamaedrifolia* L., *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim. и др.

Культивируемых видов, хотя бы в слабой степени способных самостоятельно размножаться и дичать, около 118, из которых лишь 35 смогли войти в естественные фитоценозы и полностью натурализоваться. На некоторых из таких «инвазийных» видов стоит остановиться подробнее. Прежде всего, к ним принадлежат некоторые из декоративных деревьев и кустарников, размножающихся орнитохорно, с помощью поедающих их плоды местных птиц. Особенно широко распространилась североамериканская ирга — *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, довольно часто встречающаяся в наших лесах. Вслед за нею, но более быстрыми темпами, расселяется введенная в культуру позднее ирги черноплодка — *Aronia mitschurinii* Skvorts. et Maitul., по-видимому, полученная И. В. Мичуриным в результате гибридизации нескольких североамериканских видов. Черноплодка, как правило, обильно плодоносит, и, по нашим наблюдениям, дрозды предпочитают ее плоды плодам аборигенной рябины (*Sorbus aucuparia* L.). В меньшей степени расселяются сибирская ягодная яблоня — *Malus baccata* (L.) Borkh. (несмотря на охотное поедание ее плодов снегирями и свиристелями), *Viburnum lantana* L. и *Cotoneaster lucidus* Schlecht. Более успешно выходят из культуры некоторые розы (*Rosa* L.) и виды свидины — *Swida alba* L. и *S. sericea* (L.) Holub, а восточноазиатская *Rosa rugosa* Thunb. вполне натурализовалась и стала одним из характерных растений песчано-галечных побережий Финского залива, занимая здесь те же местообитания, в которых она растет на побережье Тихого океана. Самостоятельно расселяются, но преимущественно вдоль железных дорог, *Padus virginiana* (L.) Mill., *Grossularia uva-crispa* (L.) Mill. и *Berberis vulgaris* L., а также анемохорный американский клен — *Acer negundo* L.

Из травянистых растений, введенных в культуру человеком, по способности натурализоваться, в первую очередь, следует отметить кавказ-

ский субальпийский вид *Heracleum sosnowskyi* Manden. В 50—70-е годы прошлого столетия этот вид усиленно внедряли в культуру в качестве силосного кормового растения, однако позднее культура его была заброшена, хотя он сохранялся на окраинах полей и близ ферм. Лишь в последние десятилетия XX в. этот вид стал быстро внедряться в естественные фитоценозы — на луга, лесные поляны, склоны оврагов, вытесняя местные виды и формируя почти чистые заросли. Для скота в свежем виде он несъедобен из-за покрывающих все растение жгучих волосков. В настоящее время с ним приходится вести борьбу, которая редко бывает успешной, так как срубание стеблей этого двулетника ведет к продлению жизни особей еще на 1—2 года.

Натурализовались и довольно широко распространились из культуры 2 травянистые лианы: североамериканский *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray и *Calystegia spectabilis* (Brummitt) Tzvel., происходящая от гибридизации американской *Calystegia inflata* Sweet с аборигенной *C. sepium* (L.) R. Br. Эти виды обычно входят в состав прибрежного высокотравья особенно по побережью Финского залива. Во многих местах обычно также близ берегов водоемов можно встретить большие группы довольно широко культивируемых в садах североамериканского вида *Aster novi-belgii* L. и близкого к нему гибридогенного *A. salignus* Willd. Менее активно распространяются из садов и парков североамериканские золотарники — *Solidago serotinoidea* A. et. D. Löve и *S. canadensis* L., а еще раньше на луга и лесные поляны распространилась европейская маргаритка (*Bellis perennis* L.). Хорошие шансы на натурализацию имеют и широко культивируемые в садах сложноцветные: *Helianthus tuberosus* L., *Inula helenium* L., *Rudbeckia laciniata* L. и *Calendula officinalis* L., а также очень декоративная *Impatiens glandulifera* Royle, нередко образующая большие заросли по берегам водоемов и в оврагах. Декоративный североамериканский *Lupinus polyphyllus* Lindl. прежде подсаживался лесниками в леса в качестве кормового и обогащающего почву растения, но в настоящее время, особенно в более западных районах, он стал очень активно расселяться, вытесняя многие редкие боровые виды. Вполне натурализовались, но встречаются преимущественно у железных дорог, такие кормовые растения, как *Medicago sativa* L., *M. varia* Martin. и *Onobrychis viciifolia* Scop.

Способны дичать и местами вполне натурализовались такие декоративные растения, как *Lavatera thuringiaca* L. (ее особенно много на известняковых карьерах в низовьях Волхова), *Saponaria officinalis* L. (преимущественно вдоль дорог и по берегам рек), *Dianthus barbatus* L. (распространяется из садов и парков в леса и на лесные поляны). Некоторая тенденция к одичанию заметна даже у таких садовых растений, как *Narcissus poeticus* L. и виды *Hemerocallis* L., но за счет выбрасывания их корневищ садоводами. В окрестностях пос. Выра на р. Оредеж на осушенном ключевом болоте нами наблюдалось массовое развитие такого обычно не дичающего огородного растения, как *Rheum rhabarbarum* L.

Из 469 ненамеренно распространяемых человеком видов флоры Северо-Западной России около 80 (например, *Sambucus racemosa* L., *Pastinaca sativa* L., *Bunias orientalis* L., *Convolvulus arvensis* L. и др.) могут быть отнесены к археофитам, занимающим как бы промежуточное положение между аборигенными и адвентивными растениями. Среди настоящих адвентивных (заносных) растений наиболее многочисленны не плодоносящие, а иногда и нецветущие «эфемерофиты» и «колонофиты», причем 168 из них были найдены только в одном местонахождении и в настоящее время там не встречаются. Вполне натурализовавшихся адвентивных растений на Северо-Западе России 53 вида, причем большинство их расселяется вдоль дорог, особенно железных — так называемые «железнодорожные» растения. Из последних стоит упомянуть такие почти повсеместные виды, как *Sisymbrium loeselii* L., *S. altissimum* L., *S. wolgensense* Bieb. ex Fourn., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Lepidium densiflorum* Schrad., *Erysimum marschallianum* Andr., *Amaranthus retroflexus* L., *A. albus* L., *A. blitoides* S. Wats., *Chaenorrhinum minus* (L.) Lange. Несколько реже встречаются *Hordeum jubatum* L., в последние годы быстро распространяющийся вдоль дорог, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, несколько видов *Bromus* L., *Kochia densiflora* (Moq.) Aellen, *Salsola tragus* L., *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., *Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schulz, *Diploaxis viminea* (L.) DC., *Camelina microcarpa* Andr., *Oenothera rubricaulis* Klebahn, *Geranium sibiricum* L., *Mulgedium tataricum* (L.) DC. и др.

Почти повсеместными сорными растениями стали североамериканские *Conyza canadensis* (L.) Cronq. и *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt. Американские однолетники *Galinsoga ciliata* (Raf.) Blacke и *G. parviflora* Cav. можно найти почти на каждом газоне в городах. Азиатская *Impatiens parviflora* DC. стала встречаться не только на сорных местах у дорог и в населенных пунктах, но и в сыроватых лесах, нередко конкурируя здесь с аборигенной *I. noli-tangere* L. Очень быстро вдоль дорог и троп распространяется североамериканский *Juncus tenuis* Willd., ставший за последние десятилетия одним из обычных растений. Вполне натурализовались, очень «активны» и способны вытеснять местные виды широко известная «водяная чума» — *Elodea canadensis* L. и *Epilobium adenocaulon* Hausskn. с очень близким видом *E. pseudorubescens* A. Skvorts. Только в последние десятилетия стали активно распространяться в естественных фитоценозах (в лесах и на лесных полянах) среднеевропейский вид *Noccaea coerulescens* (J. et C. Presl) F. K. Mey. и североамериканский — *Geum macrophyllum* Willd., из которых последний, вероятно, также окажется способным к вытеснению местных растений.

Много редких адвентивных видов, но преимущественно эфемерофитов и колонофитов, найдено в последние годы В. И. Поповым на территории торгового порта. В частности, обнаруженная им (Попов, 1994: 126) небольшая популяция субтропического вида *Commelina communis* L., состоящая из карликовых, но нормально плодоносящих особей. Северо-

американские однолетники *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen и *Ambrosia artemisiifolia* L., считающиеся карантинными сорняками, с каждым годом все чаще встречаются у дорог и в населенных пунктах. Они, как правило, цветут, но из-за позднего цветения не успевают приносить плоды и, по-видимому, существуют только за счет новых заносов. Конечно, не исключено, что со временем они смогут приспособиться к нашему климату, ускорив прохождение онтогенеза.

Стоит остановиться еще на небольшой группе иноземных растений, интродуцированных в Россию с парковыми или газонными травосмесями. Уже со второй половины XVIII в. вошло в моду использование западноевропейских, сначала французских, а затем немецких травосмесей для различных парков (Hylander, 1943). Некоторые сведения о таких парковых растениях, которых в Северо-Западной России около 50, имеются в нашем «Определителе» (Цвелев, 2000) и в статье М. Е. Игнатьевой и Г. Ю. Конечной (2000). К ним принадлежат такие среднеевропейские по происхождению виды как *Poa chaixii* Vill., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilm., *Carex brizoides* L., *Phyteuma spicatum* L., *P. nigrum* F.W. Schmidt, *Primula elatior* L., *Colchicum autumnale* L., *Pimpinella austriaca* Mill., *Chaerophyllum aureum* L., *C. hirsutum* L., *Poterium sanguisorba* L. и др., причем они сохранились не только в ныне существующих парках, но и на обычно небольших участках лугов, лесов и лесных полян, бывших когда-то помещичьими парками, а в настоящее время производящих впечатление вполне естественных. Не случайно А.О. Хааре (1979), обнаруживший такие виды во многих местонахождениях преимущественно в бассейнах р. Мги и Тосны, принял их за позднеледниковые реликты, пришедшие сюда с юго-запада. Многие из таких парковых видов малоактивны и не распространяются, нередко существуя только в виде небольших колоний, а иногда и одиночных особей (например, *Carex umbrosa* Host). Однако к ним, вероятно, принадлежат и более активные виды, например, *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl и *Trisetum flavescens* (L.) Beauv., ставшие довольно обычными для наших лугов и лесных полян. По-видимому, к самостоятельному распространению способны и такие растения, как *Pimpinella austriaca*, *Heracleum sphondylium* L., *Primula elatior*, *Colchicum autumnale* и некоторые другие. Во всяком случае, представители газонно-парковых травосмесей, к которым, вероятно, принадлежат и обычные в лесах и на лесных полянах виды *Bellis perennis* и *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm., составляют существенную часть инвазийных растений Северо-Западной России.

Стоит остановиться еще на географическом происхождении натурализовавшихся на Северо-Западе России видов (исключая археофиты). Большинство их, 306 видов, происходит из более южных районов Евразии, хотя некоторые лишь едва заходят в Западную Сибирь или Юго-Западную Азию. Только в Европе (преимущественно в средней ее части) распространены 130 видов, а только в Азии (обычно на ее востоке) — 39 видов. К растениям американского и преимущественно североамериканского

происхождения принадлежат 76 видов, однако среди них особенно много вполне натурализовавшихся и активно распространяющихся видов, например, *Elodea canadensis*, *Juncus tenuis*, виды *Amaranthus* и *Lepidium*, *Echinocystis lobata*, *Epilobium adenocaulon*, *Geum macrophyllum*, виды *Oenothera*, *Lupinus polyphyllus*, *Amelanchier spicata*, *Aronia mitschurinii*, *Swida sericea*, *Acer negundo*, виды *Galinsoga*, *Conyza canadensis*, *Lepidotheca suaveolens*, *Aster novi-belgii* и др. Четыре вида, в том числе очень активный *Heracleum sosnovskyi*, происходят с Кавказа. Имеется даже один южноафриканский по происхождению вид — *Plastobrassica brachypoda* (Thell.) Tzvel., найденный нами на железнодорожных путях у ст. Гатчина — Товарная. После нашей находки этот вид был найден еще в Удмуртии и в окрестностях г. Владивостока.

По систематическому составу большинство натурализовавшихся видов принадлежат к наиболее крупным семействам внетропических цветковых растений. Заметно преобладают виды 4 семейств: *Asteraceae* — 83, *Poaceae* — 63, *Brassicaceae* — 58, *Fabaceae* — 41. Далее по количеству видов идут: *Lamiaceae* — 28, *Chenopodiaceae* и *Apiaceae* — 27, *Rosaceae* — 21, *Polygonaceae* — 20, *Scrophulariaceae* — 17, *Ranunculaceae* и *Boraginaceae* — 15. Довольно высокое положение *Brassicaceae* в этом списке вполне понятно, так как это семейство вообще отличается обилием сорных и рудеральных видов.

Нам остается определить, чего больше — пользы или вреда от инвазийных видов, инородных пришельцев, вторгающихся в нашу аборигенную флору? Мы уже отмечали, что они постепенно обогащают флору, увеличивая число составляющих ее видов. Внедрение в леса таких деревьев и кустарников, как *Amelanchier spicata*, *Aronia mitschurinii* и *Malus baccata*, пока приносит больше пользы, чем вреда, открывая возможности их использования человеком и давая ценный дополнительный корм для птиц. Натурализация таких красивоцветущих декоративных растений, как *Rosa rugosa*, *Dianthus barbatus*, *Impatiens glandulifera*, *Lavatera thuringiaca*, *Saponaria officinalis*, видов *Aster* и *Solidago*, *Sisyrinchium septentrionale* Bicknell, лекарственного девясила (*Inula helenium* L.) и др. также пока не вредит естественным фитоценозам, хотя не менее декоративный *Lupinus polyphyllus*, как мы уже отмечали, стал наносить существенный вред, активно вытесняя редкие виды местной флоры. Несомненно, еще более вредной оказалась натурализация *Heracleum sosnovskyi*, что заставляет в будущем очень осторожно, с учетом возможных последствий относиться к интродукции инородных растений.

Многочисленные адвентивные виды, освоившие окраины дорог и пустыри в населенных пунктах, обычно не наносят существенного вреда местной флоре, однако некоторые из них (например, *Conyza canadensis*) могут стать сорняками полей и огородов. Кроме того, среди адвентивных видов очень нежелательно присутствие несъедобных для скота, ядовитых или колючих видов (например, видов *Euphorbia* или *Carduus acanthoides* L.), которые могут размножиться на пастбищах, а также видов с ал-

лергенной пылью, подобных широко известным в этом отношении *Ambrosia artemisiifolia* и *Cyclachaena xanthiifolia*. Виды *Galinsoga*, а иногда и *Xanthoxalis* вредят газонам и цветникам, в изобилии разрастаясь на грядках. Как мы уже отмечали, к вытесняющим местные виды из естественных фитоценозов принадлежат такие очень «активные» адвентивные виды, как *Elodea canadensis* и *Epilobium adenocaulon*. Последний, по-видимому, полностью вытеснил с ключевых болот Карельского перешейка прежде нередкий там вид *E. obscurum* Schreb. Возможно, уже в ближайшее время окажутся способными вытеснять местные виды и такие активно распространяющиеся из парков и пригородных лесов адвентивные растения, как *Geum macrophyllum*, *Impatiens parviflora* и *Pimpinella austriaca*. Лишь немногие заносные растения, имеющие хозяйственную ценность, например, эстрагон (*Artemisia dracunculus* L.) и солодка (*Glycyrrhiza korshinskyi* Grig.), большая и устойчивая колония которой была обнаружена в последнее время Л. В. Аверьяновым (1999), могут быть использованы для посадок на дачные участки.

Литература

- Игнатьева М. Е., Конечная Г. Ю. Флора исторических парков Санкт-Петербурга. // В кн.: Формирование растительного покрова на урбанизированных территориях, Новгород: Изд-во ун-та., 2000, 72—78.
- Попов В. И. О новых и редких адвентивных видах окрестностей Санкт-Петербурга. // Бот. журнал, 1994, т. 79, № 7, 124—127.
- Хааре А. О. Новое местонахождение реликтовых видов в Ленинградской области. // Новости сист. высш. раст., 1979, т. 15, 24—247.
- Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России, СПб.: Изд-во хим.-фарм. акад., 2000, 782 с.
- Hylander N. Die Grassameneinkommlinge schwedischer Parke mit besonderer Berücksichtigung der *Hieracia silvaticiformia*. // Symb. Bot. Upsal., 1943, v. 7, № 1, 1—432.

ЗАНОС И ВНЕДРЕНИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРУ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 50 ЛЕТ

Ульянова Т. Н.

Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова,
190000, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, Россия,
E-mail: xenia@vul.usr.pu.ru

Выявление новых заносных растений на территории любой страны — чрезвычайно важная проблема. В работах отечественных (Малышев, 1981; Колесников, 1976 и др.) и зарубежных исследователей (Kloot, 1987; Westor, 1979; и др.) показано насыщение региональных флор мира заносными видами, и, как следствие этого, наблюдается вымирание туземных видов, что в итоге приводит к унификации флор земного шара. Заносные виды, не имея на новой территории возможности внедряться в чужие для них растительные сообщества, первоначально поселяются на открытых, рудеральных местообитаниях. В новых условиях они лишены сдерживающих их распространение факторов — болезней и вредителей, поражающих эти виды на родине. В дальнейшем именно они становятся злостными рудеральными и сеgetальными сорняками на новых территориях. Как показали наши 30-летние исследования на территории бывшего СССР, в настоящее время в его флоре насчитывается около 1500 видов сеgetальных и рудеральных растений. К наиболее вредоносным нами отнесено около 300 видов (20%), характеризующихся особенно частой встречаемостью (75—100%) и обилием (3—5 баллов) (Ульянова, 1989). Анализ географического происхождения этой группы видов показывает, что почти все они занесены в разное время, иногда очень отдаленное, в различные регионы бывшего СССР, из различных флористических областей. Следует подчеркнуть, что большинство далее приведенных видов произрастает у себя на родине в более благоприятных условиях (35—50° с. ш.), поэтому и на территории бывшего СССР они практически все оказались в его южных регионах.

Растениеводство нашей страны базируется в основном на растениях, интродуцированных из различных центров происхождения культурных растений Н. И. Вавилова (1965). Например, широко распространенная в южных районах кукуруза (*Zea mays* L.) по своему происхождению центрально-американское растение. Злостные ее засорители на всей территории возделывания в бывшем СССР (Кавказ, Средняя Азия, Дальний Восток) — американские виды: *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. trifida* L., *A. psilostachya* DC., *Xanthium strumarium* L., *X. spinosum* L., *Amaranthus retroflexus* L., *A. blitoides* S. Wats., *A. albus* L., а также заносное восточно-

азиатское растение *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. В последние годы (около 20 лет назад) к этим видам на Северном Кавказе (Краснодарский и Ставропольский край) добавились еще два американских вида — *Solanum cornutum* Lam. и *Galinsoga parviflora* Cav. Абсолютно все перечисленные американские виды являются в настоящее время злостными засорителями не только кукурузы, но и посевов хлопчатника на всей территории Средней Азии (Ульянова, 1995; 1998).

Буквально в последние 30 лет были занесены из Северной Америки и внедрились на территории России и других стран СНГ (Украина, Белоруссия, Грузия) в посевы сельскохозяйственных культур *Helianthus lenticularis* Dougl. ex Lindl., *Solanum cornutum* Lam., *S. carolinense* L., *S. triflorum* Nutt., *Cenchrus pauciflorus* Benth, *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen (Ульянова, 1998).

С большой уверенностью можно сказать, что наиболее «агрессивным» видом на территории бывшего СССР и конкретно России является *Ambrosia artemisiifolia* L., хотя дальнейшее распространение остальных видов этого рода (*A. trifida* L., *A. psilostachya* DC.) также вызывает большую тревогу, в смысле засорения посевов сельскохозяйственных культур.

Ambrosia artemisiifolia L., Амброзия полыннолистная — яровой однолетник. Происхождение — Северная Америка. Это свето- и теплолюбивое растение. Распространение: Северная, Центральная и Южная Америка; в Европе — Австрия, Англия, Бельгия, Венгрия, Италия, Франция, Югославия; в России — южные края и области, европейская часть, Приморский и Хабаровский край; также Украина, Казахстан и республики Закавказья. Экологически растение приурочено к условиям средних широт. На своей родине — в Северной Америке, сорняк обильно произрастает в пределах 35—50° с. ш. Продвижение ее на север лимитируется в основном такими факторами как длина дня и температурный режим. Это растение короткого дня, его вегетационный период составляет 150—170 дней, и его распространение возможно до 55° с. ш. На территории бывшего СССР амброзия полыннолистная распространилась в пределах 43—48° с. ш. — Приморский край, Казахстан, Европейская часть, Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Чечено-Ингушетия, Краснодарский и Ставропольский край, Волгоградская, Ростовская, Днепропетровская, Донецкая, Закарпатская, Запорожская, Кировоградская, Крымская, Николаевская, Черкасская области. На 5,8 млн. га объявлен карантин по амброзии. В Адыгее на 1 м² пахотного горизонта насчитывают до 26 тыс. семян, обладающих всхожестью до 5 лет. Свежие семена имеют 5—6 месяцев покоя (Москаленко, 2001).

Как и все корнеотпрысковые многолетние сорняки особенно сильную тревогу вызывает *Ambrosia psilostachya* DC., Амброзия голометельчатая. Происхождение — Северная Америка. Распространение — Европа, Канада, США, Австралия, в России — Башкирия, Волгоградская, Самарская, Оренбургская, Саратовская области, Краснодарский и Став-

ропольский край. Карантин по амброзии голометельчатой наложен на общей площади 1 140 га. Размножается в основном корневой порослью, корневищами и отрезками корней, однако присутствует и семенное размножение. Почва для прорастания должна прогреться до 13—15° С в первой половине мая, но всходы появляются и летом. Почки на корнях очень близки друг к другу (через 1—2 см), в итоге образуется масса побегов, и, как следствие, зарослевая популяция (Москаленко, 2001).

***Ambrosia trifida* L.**, Амброзия трехраздельная — самый северный вид. Происхождение: Северная Америка. Распространение: в Америке — Канаде и США; в Европе — Бельгия, Нидерланды, Норвегия, Швеция; в России — Башкирия, Воронежская, Волгоградская, Оренбургская, Пензенская, Саратовская области, Хабаровский, Краснодарский, Ставропольский край, Чечено-Ингушетия. Карантин наложен на площадь 51 178 га. Однолетний яровой сорняк. Потенциальный ареал амброзии трехраздельной может быть в пределах 60° с.ш. Созревает раньше амброзии польнннолистной.

***Helianthus lenticularis* Dougl.**, Подсолнечник сорный однолетний. Его Родина — Северная Америка. Распространен по всей Европе и бывшему СССР. В России встречается в Башкирии, Краснодарском крае, Оренбургской, Самарской, Екатеринбургской, Читинской, Волгоградской областях; в Казахстане — в Актюбинской, Кустанайской, Павлодарской, Семипалатинской, Уральской, Целиноградской областях; в Узбекистане — в Ферганской области. Образует смешанные популяции, дает всходы в посевах в конце апреля, холодостоек.

***Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen.** (*Iva xanthifolia* Nutt.), Циклахена дурнишниковидная. В СССР занесена из США. Распространена в южных и средних областях России, произрастает также на Украине, Кавказе, во многих странах Европы. Образует одновидовые заросли на рудеральных местообитаниях, тормозит ход сукцессий. В последние годы растения начали засорять посевы (Ульянова, 1998).

В последние 50 лет на территории бывшего СССР появилось несколько видов рода *Solanum*, которые начали очень активно распространяться сначала в открытых и рудеральных местообитаниях, а затем освоили и пашню, начав засорять посевы. К ним относятся следующие виды:

***Solanum rostratum* Dun.**, Паслен клювовидный, колючий. Происхождение: Северная и Центральная Америка. Распространение: Австралия, Австрия, Болгария, Германия, Дания, Чехословакия. В России основные очаги в Ставропольском и Краснодарском краях, в Калмыкии, Ростовской области, Приморском крае, Кабардино-Балкарии и Северной Осетии; на Украине — Днепропетровская, Донецкая, Запорожская, Кировоградская, Крымская, Ворошиловградская, Николаевская, Одесская, Херсонская области; в Казахстане и Азербайджане. Поздний яровой сорняк. Одно растение образует от 200 до 500 тыс. семян, размножается очень быстро.

Основное кормовое растение для колорадского жука и картофельной моли (Ульянова, 1991).

Solanum carolinense L., Паслен каролинский. Корнеотпрысковый многолетник, опасный агрессивный карантинный сорняк. Корень до 2,5 м. Происхождение: США, Канада, где является злостным сорняком. В бывшем СССР: Абхазия, Аджария, Грузия, в России — Приморский край. Засоряет все культуры и необработанные земли в субтропической зоне. Размножается семенами, корневой порослью, отрезками корневищ, почти не поддается уничтожению. Образует густые заросли, вытесняя всю остальную растительность. Переносчик вирусных болезней томатов (Москаленко, 2001).

Solanum triflorum Nutt., Паслен трехцветковый. Происхождение: Северная Америка. Распространение: Северная Америка, Германия, в России — Омская область и Алтайский край. Всего в России занято 4 737 га (Ульянова, 1991).

Cenchrus tribuloides L., Ценхрус якорцевый. Однолетний злак. Происхождение: Северная Америка. Распространение: Северная и Южная Америка, Аргентина, Австралия. Украина — Днепропетровская, Харьковская, Херсонская области. Обычно размножается семенами, но, вырванный с корнем и оставленный на земле, образует придаточные корни вдоль всего стебля и укореняется, продолжая расти. Всходы появляются в мае, а затем, при увлажнении почвы в течение всего лета. Особенно сильно вредит тропическим культурам (Ульянова, 1998).

Необходимо отметить еще очень агрессивный вид североамериканской флоры — *Hordeum jubatum* L., занесенный в 20-е годы на юг Дальнего Востока (в окрестности г. Владивостока и Уссурийска). В настоящее время этот вид практически стал рудерально-сегетальным растением всего региона, создавая одновидовые заросли, не поедаемые скотом, и засоряя посевы. Являясь декоративными в фазу колошения, эти растения приносят явный вред животным и людям в фазу созревания плодов, когда осыпаются остистые колоски. Сейчас уже отмечено появление этого вида не только на Дальнем Востоке, но и в Сибири; и уже не только как рудерального, но и как сегетального сорняка. Помимо этого нами отмечено появление этого вида в посевах и посадках сельскохозяйственных культур Северного региона, в Магаданской области (Ульянова, 1998).

В настоящее время на Сахалине широко распространена ястребинка *Hieracium aurantiacum* L., занесенная сюда с Карпат вероятно в начале 30-х годов. В «Определителе растений Дальневосточного края» этот вид для советского Дальнего Востока еще не приводится, однако во флоре СССР (т. 30, с. 653) данный вид уже указан для о. Сахалин. По нашим наблюдениям, проведенным в 1974 г., обилие данной ястребинки так велико, что горные и долинные луга, пастбища и склоны сопки в момент ее цветения приобретают оранжево-красный цвет. В результате этого большая часть разнотравных лугов на о. Сахалин (особенно в южной его

части) превращается в одновидовые заросли, не поедаемые скотом. Ястребинка — корневищный многолетник, имеющий укореняющиеся надземные побеги. Этот вид очень быстро распространяется, размножаясь вегетативно и семенами. (Ульянова, 1998).

Вызывает тревогу расселение на Северо-Западе России (Ленинградская, Новгородская, Псковская области) «беглеца» из садовой культуры — североамериканского плодового дерева ирги колосистой — *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch. Вероятно, птицы разносят плоды этого растения, в результате чего вид стал обычным в лесах указанного региона. Безусловно, что на местах, занятых иргой колосистой могли и должны были поселиться местные древесные или кустарниковые виды, которые из-за ирги потеряли эту возможность. Такое быстрое и широкое расселение этого вида может привести к непредсказуемым последствиям. Также здесь начал свое безудержное шествие по открытым и нарушенным местообитаниям мелколепестничек канадский — *Conyza canadensis* (L.) Cronq. Зброшенны пашни, выбитые пастбища, лесные поляны, обочины дорог местами выглядят как специально засеянные этим растением. Одновременно вид стал настоящим сорняком огородов (Ульянова, Кондратенко, Иванов, 1992). В целом мы видим, что многие виды американской флоры, например из родов *Amaranthus*, *Ambrosia*, *Cyclachaena*, *Galinsoga*, *Solanum* и др., обладают на территории бывшего СССР значительными адаптационными возможностями.

Одновременно есть угроза появления в России следующих видов из сем. Выонковые:

1. *Ipomea hederacea* L., Ипомея плющевидная. Семена были обнаружены в 2000 в 446 случаях в посадках зерновых культур из США. Восточные, центральные и юго-западные районы США. Засоряет посевы сои, кукурузы, сады (Москаленко, 2001).

2. *Ipomea lacunosa* L., Ипомея ямчатая. Семена были обнаружены в 2000 в 461 случае в посадках зерновых культур из США.

3. *Jacquemonthia tamnifolia* (L.) Griseb., Жаквемонтия. Семена часто обнаруживают при досмотре сои из США. Засоряет сою и кукурузу (Москаленко, 2001).

И из сем. Гречишные

4. *Emex spinosa* (L.) Campd., Эмекс колючий. Плоды часто обнаруживают в грузе пшеницы из США и Австралии. Распространено в США, странах Латинской Америки, Африки, Австралии, Италии, Франции (Москаленко, 2001).

Интересными являются и следующие факты, связанные с переселением растений из Европейской части СССР в США. Так, например, соянка калийная (*Salsola kali* L.) впервые занесена в США в 1873—1874 гг. с семенами льна из России, где этот вид произрастает как в европейской, так и в азиатской части страны в открытых сообществах и является злостным сорняком сельскохозяйственных культур. В США, как

известно, в настоящее время он отнесен к наиболее злостным сорнякам. В 50-е годы XX столетия в западные районы США занесен из нашей страны галофит скученный (*Halogeton glomeratus* (Bieb.) C. A. Mey.), засоривший там миллионы гектаров засушливых овечьих пастбищ. В связи с ядовитостью растений погибла масса овец. Эгилопс трехдужимый (*Aegilops triuncialis* L.) у себя на родине, в Кавказском и Переднеазиатском очагах, встречается в очень незначительных количествах в посевах зерновых культур. Будучи же занесенным на пастбища западных районов США, он стал там весьма конкурентоспособным видом (Бантинг, 1977; Крафтс, Роббинс, 1964).

В связи с тем, что заносные виды первоначально поселяются на нарушенных человеком или природными факторами местообитаниях, территориально их экологическая ниша на земном шаре увеличивается и остановить этот процесс невозможно. Поэтому следует, насколько это возможно, свести к минимуму возможный вред, наносимый чужеродными видами. Для этого необходимо наблюдение за заносными растениями, изучение их экологии и причин, которые могут привести к их дальнейшей экспансии. Представляется государственно важной задачей организация флористической службы мониторинга заносных растений с целью предотвращения инвазий, или, по крайней мере, наиболее раннего их выявления и, при необходимости, осуществления мер борьбы с ними.

Литература

- Бантинг А. И. Сельскохозяйственная экология в настоящем и будущем. // В кн.: Стратегия борьбы с вредителями, болезнями и сорняками в будущем, М.: Колос, 1977, 22—41.
- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений // Избранные труды. Ред В.Н. Сукачев, М.-Л.: Наука, 1965, т. 5, 9—104.
- Колесников Б. П. Проблемы охраны растительного мира // Журнал общей биологии, 1976, т. 37, № 5, 635—648.
- Крафтс А., Роббинс И. Химическая борьба с сорняками, М.: Колос, 1964, 456 с.
- Малышев А. И. Изменение флор земного шара под влиянием антропогенного давления. М.: Высшая школа, 1981, № 3, 5—20.
- Москаленко Г. П. Карантинные сорные растения России, М., 2001, 275 с.
- Ульянова Т. Н. Адвентивные растения в сегетальной флоре Северного Кавказа // В кн.: Сб. науч. тр. по прикл. бот. ген. и сел. (Ред. К. З. Будин), Л.: ВИР, 1991, т. 139, 20—24.
- Ульянова Т. Н. Адвентивные растения как источник пополнения видового состава сегетальной флоры СССР // В кн.: Проблемы изучения адвентивной флоры СССР, (Ред. В.Н. Тихомиров), М.: Наука, 1989, 18—20.
- Ульянова Т. Н. Географические истоки адвентивных растений в сегетальной флоре СССР // В кн.: Сб. науч. тр. по прикл. бот. ген. и сел. (Ред. К.З. Будин), Л.: ВИР, 1991, т. 39, 126—132.

- Ульянова Т. Н. Адвентивные растения: злостные сорняки в сеgetальной флоре России // В кн.: Состояние и пути совершенствования интегрированной защиты посевных с.х. культур от сорной растительности, (Ред. Ю. Я. Спиридонов), Пушкино: Изд-во ВНИИ фитопатологии, 1995, 18—21.
- Ульянова Т. Н. Сорные растения во флоре России и других стран СНГ, СПб., 1998, 343 с.
- Ульянова Т. Н., Кондратенко В. И., Иванов И. А., Малькова Е. А. Сорные растения Новгородской, Вологодской и Архангельской областей // Науч.-тех. бюл. ВИР, СПб., 1992, вып. 229, 69—74.
- Kloot, P. M. The naturalized flora of South Australia. The documentation of its Development // Adelaide Bot.Gard., 1987, 1, 81—90.
- Westor L. L. Naturalization of plants in Hawaii // Proceedings of IV Pacific Scientific Congress Committee C, Section B., Moscow, 1979, 57—60.

ЭКОЛОГИЯ *TAMARIX RAMOSISSIMA* НА ЗАПАДЕ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ И В ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

Патрик Б. Шафрот

*U.S. Geological Survey, Fort Collins Science Center,
2150 Centre Ave., Building C, Fort Collins, CO 80526, USA,
E-mail: Pat_Shafroth@usgs.gov*

Введение

Прибрежные зоны сильно подвержены вторжениям неаборигенных (экзотических) растений. Значительные колебания условий среды и доступность влаги обеспечивают условия для колонизации таких местообитаний многими формами сорных (чужеродных) растений (Planty-Tabacchi et al., 1996; Tickner et al., 2001). В результате, в прибрежных зонах экзотические виды зачастую составляют большую долю флоры, чем на более высоких местообитаниях (DeFerra, Naiman, 1994). Некоторые из этих видов становятся инвазийными (т. е. «широко распространившимися, устойчивыми и оказывающими негативные воздействия» — в понимании Mack et al. (2000) и deWaal et al. (1994).

При использовании земельных и водных ресурсов обычно сталкиваются с задачей контроля инвазийных видов и восстановления местообитаний до более «естественного» состояния. Информация об экологии инвазийных видов в пределах их естественного ареала может быть полезной для понимания динамики и механизмов инвазий растений в новом ареале. В аспекте проблемы инвазий растений наиболее обычными в приложении такого подхода стали исследования естественных растительноядных или патогенных видов, которые могут ограничить рост популяции растения в пределах естественного ареала, но отсутствуют в «новом» ареале, в котором оно распространяется (DeLoach, 1997). Исследования также были направлены на определение генотипов, вселившихся из пределов естественных ареалов растений, для лучшего понимания механизмов инвазий (см. например, Novak, Mack, 1993). Генетические изменения в пределах новых ареалов, такие как появление новых гибридов (Vila et al., 2000; Gaskin, Schaal, 2002), а также пост — инвазийные адаптации (Siemann, Rogers, 2001) могут оказывать влияние на конкурентоспособность видов — вселенцев. Другие аспекты экологии растения в пределах естественного ареала также могут быть полезными, однако обычно они не изучаются. Например, информация об общей экологической толерантности и конкурентных взаимоотношениях может дать представление о том, почему определенные местообитания были заселены вселенцами и какие могут подвергаться будущему вторжению.

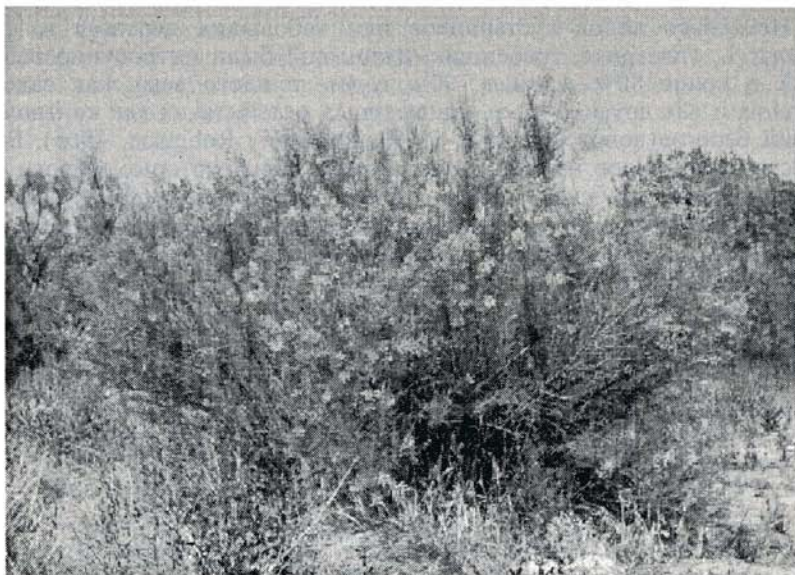


Рис. 1. *Tamarix* sp., растущий вдоль р. Арканзас, шт. Колорадо, США. Данный экземпляр, имеет высоту примерно 2 м (фото П. Б. Шафрота)

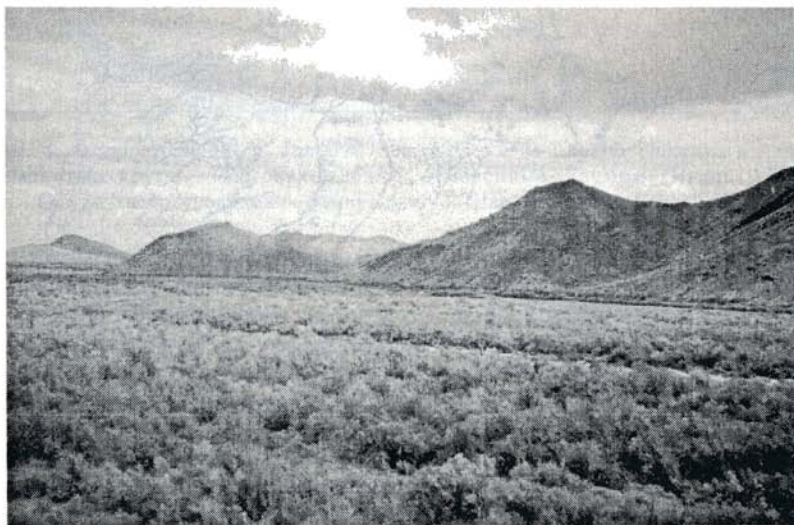


Рис. 2. Плотная инвазия *Tamarix* spp. вдоль р. Гила, шт. Аризона, США. Дно долины на данном снимке имеет ширину приблизительно 3 км и изображенная растительность почти полностью представлена *Tamarix* spp. (фото П. Б. Шафрота)

Несколько видов кустарников или небольших деревьев из рода *Tamarix* L. (тамарикс, гребенщик, джингиль) были интродуцированы в США в конце 80-х — начале 90-х годов прошлого века, как садовые растения и для других, более утилитарных целей, таких как контроль за эрозией берегов водотоков (рис. 1) (Baum, 1967; Robinson, 1965). Большинство этих видов не стали инвазийными, но некоторые широко распространились, особенно в 1930—1960 гг. (Robinson, 1965), и стали доминирующими видами растительности заливных площадей многих рек запада США, заменив в некоторых случаях естественные леса из *Populus* и *Salix* (рис. 2).

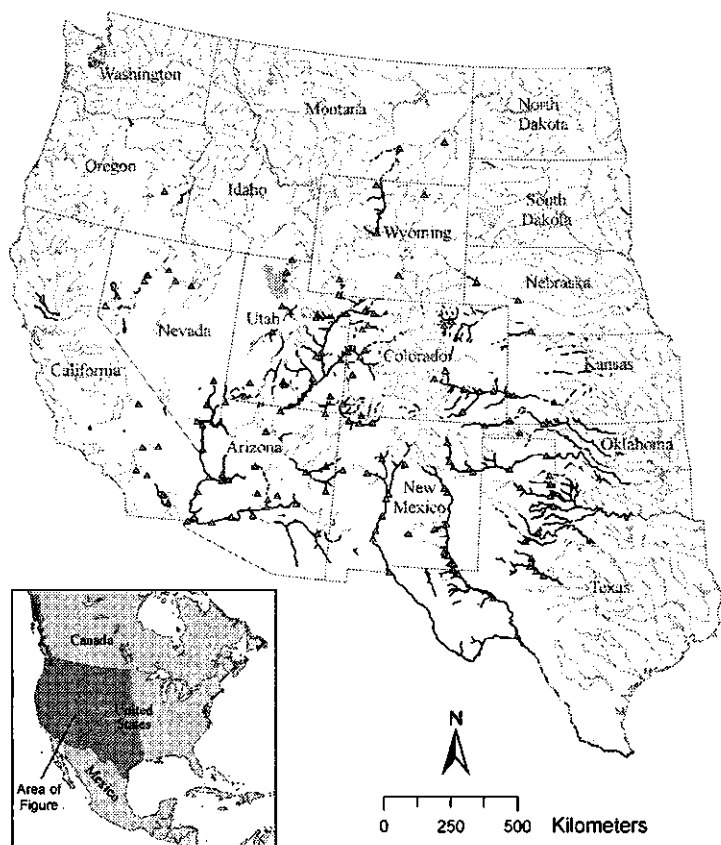


Рис. 3. Распространение инвазийного *Tamarix* spp. на западе США. Сплошные линии представляют площади, занятые тамариксом, пунктирные — переходные площади или примеры «разбросанных инвазий» по Робинсону (Robinson, 1965). Треугольники — наблюдения, сделанные водомерными постами Геологической службы США с 1997 по 2002 гг. (J. M. Friedman, неопубликованные данные).

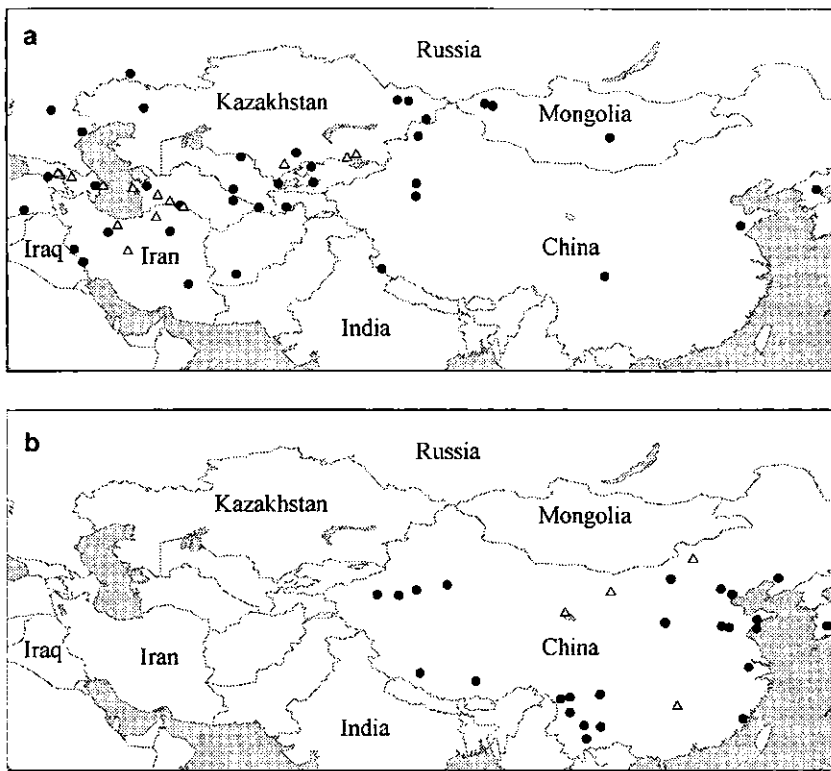


Рис. 4. Распространение а) *Tamarix ramosissima* и б) *Tamarix chinensis* в Азии. Замкнутые круги — местонахождения, отмеченные Баумом (Baum, 1978). Открытые треугольники — по Гаскину и Шaalю (Gaskin, Schaal, 2002)

Разные авторы и в разное время в Северо-Американской литературе к инвазийным тамариксам относили *Tamarix ramosissima*, *T. pentandra*, и *T. chinensis*. Современные работы по изучению последовательностей ДНК *Tamarix* spp. в их естественных и новых ареалах указывают, что наиболее инвазийными в Северной Америке видами являются *T. ramosissima* Ledeb., *T. chinensis* Loug. и гибриды между этими двумя видами (Gaskin, Schaal, 2002). В западной части Северной Америки, натурализовавшиеся популяции *Tamarix* spp. встречаются в большинстве штатов к западу от 100° з. д., а также в южных частях некоторых провинций Канады и северных районах Мексики (рис. 3). В пределах ареала в целом популяции наиболее обычны и имеют максимальные плотности на понижениях рельефа, вдоль рек, приблизительно между 30° и 45° с. ш., включая реки Колорадо, Рио-Гранде, Пекос и Гила.

Природный ареал *Tamarix chinensis* простирается от центрального

Китая до Японии (Baum, 1978), хотя во многих случаях появление этого вида может быть результатом культивации. В данной работе я концентрируюсь на *Tamarix ramosissima*, который имеет более широкий географический ареал, включая большую часть Центральной Азии (рис. 4а).

Сборы из северной части его ареала описаны с юга России, приблизительно 51° с. ш. (Berezutskii, Zabaluev, 1999; Baum, 1978), а из южной части ареала — приблизительно от 41° в восточной Турции до 126° в Северной Корее. Обычно *Tamarix ramosissima* встречается как компонент многовидовых зарослей в пределах пойменных лесов («тугаи»). Такие могут быть встречены плотные, одновидовые заросли, но они менее обычны для Северной Америки (Mailun, 1973). Аналогично приречным лесам запада Северной Америки, в Центрально-Азиатских тугаях часто доминируют виды родов *Populus*, *Salix*, *Tamarix*, и *Elaeagnus*. Исторически некоторые из наиболее широко распространенных тугайных лесов располагаются вдоль крупнейших рек Центральной Азии, таких как Или, Сыр-Дарья и Аму-Дарья.

Имеется обширная научная литература, главным образом русскоязычная, по экологии и динамике тугайных лесов и составляющих их видов. Последние исследования в этом регионе выявили физические условия местообитаний (например, характеристики почв и грунтовых вод), ассоциации видов и динамику сообществ, связанных с *Tamarix ramosissima*. В данной работе я представляю часть обзора по некоторым аспектам экологии *Tamarix ramosissima* (одного из наиболее инвазивных видов запада Северной Америки) в пределах его природного и нового ареалов. Информация по экологии видов в их естественном ареале представлена для того, чтобы помочь американским ученым и землепользователям в их усилиях к пониманию экологии и динамики этих видов в занятых ими новых ареалах и показать в целом возможность использования такого подхода к изучению инвазивных видов. Более детальный и объемный обзор литературы по экологии тугайных лесов Центральной Азии готовится к печати.

Экология инвазивных видов *Tamarix* spp. на западе Северной Америки

Исследования в Северной Америке указывают, что успешная инвазия некоторых видов из рода *Tamarix* (включая *T. ramosissima*) стала возможной, поскольку в сравнении с аборигенными древесными пионерными видами они могут расселяться при более широком спектре условий, а также имеют более высокую устойчивость к засухе, засолению почвы и пожарам. Другим вероятным фактором является отсутствие растительноядных видов животных в новых ареалах, что также вносит вклад в их высокую конкурентоспособность в этих ареалах (Mack et al., 2000; DeLoach, 1997; Rusanov, 1949).

Интенсивное строительство плотин и зарегулирование стока рек на западе Северной Америки в 1930—1960 гг. привело к обнажению от-

крытых (не залитых водой) донных отложений и изменениям времени и интенсивности разливов. Во многих случаях изменившиеся в результате зарегулирования условия местообитаний оказывались более соответствующими потребностям к их заселению тамариксом, а не аборигенными видами. Например, период рассеивания семян у тамарикса длиннее (май-октябрь), чем у аборигенных видов родов *Populus* и *Salix*. Это позволяет семенам тамарикса развиваться на открытых, влажных, аллювиальных осадках, в то время, когда семена аборигенных видов отсутствуют (Shafroth et al., 1998). На западе Северной Америки тамарикс более устойчив к засухе и засолению, чем аборигенные виды родов *Populus* и *Salix* (Vandersande et al., 2001; Smith et al., 1998; Shafroth et al., 1995). Соответственно тамарикс имеет преимущество перед этими растениями в тех ситуациях, когда почвы засолены естественно или где концентрация солей увеличилась вследствие изменений систем, таких как прекращение разливов в результате зарегулирования стока. Кроме того, тамарикс имеет преимущества в естественно — засушливых местообитаниях (имеющих, тем не менее более доступную влагу, чем на возвышенностях) или в местах, которые стали суше в результате деятельности человека, например — откачивания грунтовых вод или изменения режима стока (Stromberg, 1998; Shafroth et al., 2000).

Пожары становятся все более важным типом нарушений прибрежных экосистем запада Северной Америки (Busch, 1995; Ellis, 2001). От пожаров погибают, в первую очередь, аборигенные виды рода *Populus*, тогда как виды родов *Tamarix*, *Tessaria* и в меньшей степени *Salix* способны к последующему восстановлению (Busch, 1995; Ellis, 2001). Тамариксы могут способствовать увеличению ущерба от пожаров, так как они характеризуются формированием больших количеством омертвевших стволов и легковоспламеняющихся многоствольных форм (Ohmart, Anderson, 1982). Зарегулирование стока косвенным образом способствует пожарам в прибрежных экосистемах, поскольку мертвые, легковоспламеняющиеся растительные остатки накапливаются при отсутствии разливов, смывавших и выносивших эти остатки, способствуют их разложению (Ellis et al., 1998).

Экология *Tamarix ramosissima* в Центральной Азии

При исследованиях тугайной растительности в Центральной Азии зачастую используется подход изучения по экологическому профилю, в соответствии с которым производятся детальные наблюдения топографии, растительности, почв и грунтовых вод по трансекту, располагающемуся вдоль долины реки (см., например, Dikareva, 1992). Выводы о динамике растительности и устойчивости видов обычно выводятся из различий условий, связанных с почвами и грунтовыми водами, которые ассоциированы с зарослями разного возраста. Это аналогично подходу, применяемому в лесной экологии («последовательно-временной под-

ход»), хотя большая часть литературы по тугаям Центральной Азии в большей степени основана на общих описаниях, а не на целенаправленных измерениях разновозрастных лесных зарослей вдоль определенной реки. Некоторое внимание, в контексте формирования условий местообитания для новых тугаев, уделяется флювиальным геоморфологическим процессам и временной динамике седиментации, но в качестве основных действующих факторов, вызывающих изменения, рассматриваются глубина нахождения грунтовых вод, соленость и длительность паводка. В результате применения такого подхода, литература из бывшего Советского Союза дает сведения о толерантности *Tamarix ramosissima* к различным глубинам залегания грунтовых вод и солености почв — вопросам, которые не были тщательно изучены, до настоящего времени, на западе Северной Америки (см. например, Kuzmina, Novikova, 1997; Kuzmina, Treshkin, 1997).

В дополнение к информации о почвах и грунтовых водах опубликованы многочисленные описания растительных ассоциаций, характерных для тугайных лесов. *Tamarix ramosissima* растет в различных ассоциациях. Хороший пример дает его распространение вдоль р. Тарим в западном Китае (Petrov, 1961). На низких, молодых поверхностях пойм (приблизительно 0,5 м над уровнем грунтовых вод) с обильными пресными грунтовыми водами распростертый *Tamarix ramosissima* произрастает среди растительных комплексов, включающих пятна гидрофильных травянистых однодольных, таких как *Phragmites communis* и *Typha* spp., а также представителей разнотравья, например *Glycyrrhiza* spp. На следующей, наиболее высокой флювиальной поверхности (первая терраса; около 1—1,5 м над уровнем поймы), *Tamarix ramosissima* — один из видов древесных растений (вместе с *Elaeagnus angustifolia*, *Hippophae rhamnoides* и *Halimodendron halodendron*), растущих в подросте или между древостоем с доминированием *Populus pruinosa* и *P. diversifolia*. *Tamarix ramosissima* не входит в состав растительных ассоциаций на второй террасе, располагающейся на высоте около 4—5 м над первой. Здесь угнетенные древостои из рода *Populus* окружены более засухо- и солеустойчивыми кустарниками, такими как *Halimodendron halodendron*, *Lycium turcomanicum* и *Tamarix hispida*. Наконец, вдоль южного края долины р. Тарим *Tamarix ramosissima* зачастую занимает переходную зону между тугаями из *Populus* и песчаными дюнами — барханами. Другие примеры ассоциаций, включающих *Tamarix ramosissima*, широко представлены в литературе по Центральной Азии (см. например, Kuzmina, Novikova 1997).

Прогноз будущего распространения в Северной Америке

Несмотря на то, что распространение *Tamarix ramosissima* в юго-западной части США в последние декады в целом замедлилось, он продолжает заселять новые местообитания в северной и южной частях своего

Северо-Американского ареала (D. G. Smith, личное сообщение). Сотрудничество ученых из северных (например, Россия, Казахстан, Канада, США) и южных (например, Туркменистан, Иран, Мексика, США) пределов ареала *Tamarix ramosissima* может обеспечить данные об генетической принадлежности и устойчивости к климатическим условиям растений, произрастающих на двух континентах, предоставляя возможность предсказывать будущее распространение этого вида на незанятые в настоящее время местообитания. В садах *Tamarix ramosissima* может переносить низкие температуры до $-51,4^{\circ}$ и $-41,7^{\circ}$ в естественных условиях (Rusanov, 1949) и толерантен к засыпанию слоем снега глубиной более 80 см (Krupennikov, 1951). Эти сведения позволяют предположить, что *Tamarix ramosissima* обладает потенциалом для продолжения колонизации новых местообитаний в северных частях его Северо-Американского ареала. Меньше данных о его южном ареале и, по крайней мере, в некоторых местах *Tamarix chinensis* и его гибриды могут быть более обычными в южных регионах Северной Америки (J. Gaskin, личное сообщение).

Заключение

Хотя тамариск уже распространен на значительной части его потенциального ареала в Северной Америке, наверняка можно еще много почерпнуть из информации, полученной в его естественном ареале. В некоторых случаях исследования общей экологической устойчивости определенных видов уже выполнены исследователями, работающими в естественном ареале растения. Знание этих существующих работ несомненно послужит более точному формулированию гипотез исследователей, работающих в новом ареале и в некоторых случаях может исключить необходимость излишних исследований в пределах нового ареала. Разработка моделей, предсказывающих будущее распространение, может быть значительно усилена при включении в них генетических и климатических данных, полученных в пределах естественного ареала. Применение данных из природного ареала к конкретному примеру с инвазией тамариска на западе Северной Америки может выявить сильные и слабые стороны использованного подхода, который может быть применен или усовершенствован в отношении к новым инвазиям.

Благодарности

Благодарю Ю. Дгебуадзе, Д. Ф. Павлова, Ю. Слынько, Г. Смита и всех других, кто организовал и проводил прекрасный симпозиум в Борке. Русскоязычные работы, использованные в нашей рукописи, были переведены для автора Евгением Г. Головкиным. Т. Фанчер подготовил рис. 3 и 4.

- Baum B. R. Introduced and naturalized tamarisks in the United States and Canada (Tamaricaceae) // Bailey, 1967, 15 (1), 19—25.
- Baum B. R. The genus *Tamarix*. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem, 1978, 209 p.
- Berezutskii M. A., Zabaluev S. A. New and rare species in the flora of Saratov region // Bulletin of the Moscow Society of Investigators of Nature, Biology Department, 1999, 104 (2), 58 (In Russian).
- Busch D. E. Effects of fire on southwestern riparian plant community structure // The South western Naturalist, 1995, 40, 259—267.
- DeFerrari C. M., Naiman R. J. A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington // Journal of Vegetation Science, 1994, 5, 247—258.
- DeLoach C. J. Biological control of weeds in the United States and Canada // In J. O. Luken and J. W. Thieret, editors, Assessment and management of plant invasions, Springer-Verlag, New York, 1997, 172—194.
- DeWaal L. C., Child L. E., Wade P. M., Brock J. H. Ecology and management of invasive river side plants. John Wiley and Sons Ltd., West Sussex, England, 1994, 217 p.
- Dikareva T. V. Present state and dynamics of vegetation in the Tedzhen River delta // Problems of Desert Development, 1992, 5, 74—77. (Translated from Russian).
- Ellis L. M., Crawford C. S., Molles M. C. Comparison of litter dynamics in native and exotic riparian vegetation along the Middle Rio Grande of central New Mexico, U. S. A. // Journal of Arid Environments, 1998, 38, 283—296.
- Ellis L. M. Short-term response of woody plants to fire in a Rio Grande riparian forest, Central New Mexico, U. S. A. // Biological Conservation, 2001, 97, 159—170.
- Gaskin J. F., Schaal B. A. Hybrid *Tamarix* widespread in U. S. invasion and undetected in native Asian range // Proceedings of the National Academy of Sciences, 2002, 99, 11256—11259.
- Krupennikov I. A. The effect of soil salinity and moisture on tamarisk // Ministry of High Education. Kishenevsky State University, Scientific Notes. Moldavian publishing House, 1951, 3 (1). (In Russian).
- Kuzmina J. V., Novikova N. M. Ecological-dynamic characteristics of vegetation communities in the Amu-Darya and Syr-Darya river deltas // In V.S. Zalataev, editor, Ecosystems of river floodplains: structure, dynamics, resource potential. Russian Academy of Sciences, Water Problems Institute, Moscow, 1997, 472—543. (In Russian).
- Kuzmina J. V., Treshkin S. E. Soil salinization and dynamics of tugai vegetation in the south eastern Caspian Sea region and in the Aral Sea coastal region // Soil Science, 1997, 6, 726—734. (In Russian).
- Mack R. N., Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H., Clout M., Bazzaz F. A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control // Ecological Applications, 2000, 10, 689—710.
- Mailun Z. A. Tugai vegetation. // In: Vegetation cover of Uzbekistan and ways of its efficient utilization, «FAN» Publishing House, Uzbek SSR, Tashkent, 1973, 2, 303—375. (In Russian).
- Novak S. J., Mack R. N. Genetic variation in *Bromus tectorum* (Poaceae): introduction dynamics in North America // Can. Journal of Botany, 1993, 71, 1441—1448.

- Ohmart R. D., Anderson B. W. North American desert riparian ecosystems // In: G. L. Bender, editor, Reference Handbook on the deserts of North America. Greenwood Press, Westport, Connecticut, U. S. A., 1982, 433—479.
- Petrov M. P. Comparative description of tugai vegetation of the Amu Darya and the Tarim rivers (Southern Sinkiang) // Transactions of the Tashkent State University, New Series, Botany, 1961, 187, 64—76. (In Russian).
- Planty-Tabacchi A.-M., Tabacchi E., Naiman R. J., DeFerrari C., Decamps H. Invasibility of species-rich communities in riparian zones // Conservation Biology, 1996, 10, 598—607.
- Robinson T. W. Introduction, spread and areal extent of saltcedar (*Tamarix*) in the western states // United States Geological Survey Professional, 1965, 491-A.
- Rusanov F. N. Tamarisks of Central Asia. Academy of Sciences of the Uzbek SSR, Botanical Garden, Tashkent. Publishing house of the Academy of Sciences of the Uzbek SSR, 1949. (In Russian).
- Shafroth P. B., Friedman J. M., Ischinger L. S. Effects of salinity on establishment of *Populus fremontii* (cottonwood) and *Tamarix ramosissima* (saltcedar) in southwestern United States // Great Basin Naturalist, 1995, 55, 58—65.
- Shafroth P. B., Auble G. T., Stromberg J. C., Patten D. T. Establishment of woody riparian vegetation in relation to annual patterns of streamflow, Bill Williams River, Arizona // Wetlands, 1998, 18, 577—590.
- Siemann E., Rogers W. E. Genetic differences in growth of an invasive tree species // Ecology Letters, 2001, 4, 514—518.
- Smith S. D., Devitt D. A., Sala A., Cleverly J. R., Busch D. E. Water relations of riparian plants from warm desert regions // Wetlands, 1998, 18, 687—696.
- Tickner D. P., Angold P. G., Gurnell A. M., Mountford J. O. Riparian plant invasions: hydrogeomorphological control and ecological impacts // Progress in Physical Geography, 2001, 25, 22—52.
- Vandersande M. W., Glenn E. P., Walworth J. L. Tolerance of five riparian plants from the lower Colorado River to salinity, drought, and inundation // Journal of Arid Environments, 2001, 49, 147—159.
- Vila M., Weber E., D'Antonio C. M. Conservation implications of invasion by plant hybridization // Biological Invasions, 2000, 2, 207—217.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ КОМБИНАЦИЙ СОЛЕНОСТИ И ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ НА УСТОЙЧИВОСТЬ БАЙКАЛЬСКОЙ АМФИПОДЫ *GMELINOIDES FASCIATUS* (STEBB.)

Вербицкий В. Б.¹, Березина Н. А.²

¹ — Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославской обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия

E-mail: verb@ibiw.yaroslavl.ru

² — Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург, Университетская наб., 1, Россия,

E-mail: gaas@zin.ru

В 60—70-е годы прошлого столетия байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* был интродуцирован в 22 озера и водохранилища Северо-Западной, Центральной и Восточной части России, в которых он успешно натурализовался (Задоевко и др., 1985). Из этих водоемов *G. fasciatus* широко расселился в другие пресноводные экосистемы России и Эстонии, и в настоящее время область его распространения охватывает 48—74° с.ш. и 25°—110° в.д. (Panov, Berezina, 2002). В последнее время *G. fasciatus* начал вселяться и в солоноватые водоемы и в 1999 г. впервые обнаружен в восточной части Финского залива Балтийского моря (Panov et al., 1999). С целью прогноза дальнейшего распространения этого вида в солоноватые воды Балтийского бассейна была изучена соленостная резистентность *G. fasciatus* и получено, что верхней границей толерантности этого бокоплава является соленость 5—7‰, при этом для успешного развития яиц гмелиноидеса необходимо снижение солености до 2‰ (Березина и др., 2001). Вместе с тем известно, что диапазон соленостной толерантности беспозвоночных зависит от температуры среды обитания и значительно сужается при отклонении от ее оптимальных величин (Kinne, 1964). В связи с этим цель настоящей работы состояла в экспериментальном изучении показателей устойчивости *G. fasciatus* в зависимости от температуры и солености среды обитания.

Материал и методы

Материал для экспериментов был собран в мае 2000 г. на мелководном участке в месте впадения р. Сутки в Рыбинское водохранилище (58°01', 38°12'). Бокоплав *G. fasciatus* типичен в прибрежной зоне большинства

верхневолжских водохранилищ (Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1971; Волков, Потина, 1977; Перова, 1992; Скальская, 1994; Щербина и др., 1997). Для экспериментов отбирали самцов *G. fasciatus* длиной тела от 6,5 до 12,3 мм. Для акклимации их размещали в аквариумы площадью 1800 см² с различными сочетаниями солености (0,2, 2,0, 5,0‰) и температуры (12—14, 16—22, 23—26° С) воды (табл. 1).

Таблица 1

Экспериментальные условия и выживаемость амфипод *G. fasciatus* во время акклимации

Варианты	Температура, °С	Соленость, ‰	Период акклимации, сут	Уровень выживания, %
I ₁	22.2—25.6	0.2	41	100
I ₂	22.2—25.6	2.0	31	100
I ₃	22.2—25.6	5.0	32	0
II ₁	16.0—23.6	0.2	41	100
II ₂	16.3—23.0	2.0	31	100
II ₃	16.3—23.0	5.0	32	25
III ₁	12.9—14.3	0.2	41	100
III ₂	12.7—14.3	2.0	31	100
III ₃	12.7—14.2	5.0	32	50

В дальнейшем при описании температурных условий акклимации называем температуры варианта I—III — высокими, IV—VI — переменными, VII—IX — низкими. Экспериментальные среды готовили на основе отфильтрованной пресной воды, имеющей минерализацию 200 мг/л. Ее ионный состав: Ca²⁺ — 30,5, Mg²⁺ — 16,0, Na⁺ — 8,2, K⁺ — 5,3, HCO₃⁻ — 107,5, SO₄²⁻ — 27, Cl⁻ — 5,5 мг/л. Путем растворения в этой воде морской соли содержание солей с ней повышали до 2 и 5 г/л. Все аквариумы помещали в залитые водой пластиковые лотки, в которых при помощи терморегуляторов поддерживали определенный температурный режим. Время прогрева аквариума в зависимости от разницы начальной и конечной температур составляло 3—6 ч. Отклонения температуры от заданных значений не превышали 0,8—1,5° С. Аквариумы были установлены в помещении при рассеянном солнечном свете с дополнительным освещением люминесцентными лампами в течение 16 ч (с 7 до 23 ч). В каждом варианте опыта уровень кислорода и pH воды, количество и тип корма (сушеные березовые листья), а также изначальная плотность (100 экз./аквариум) рачков были одинаковы.

После периода акклимации измеряли значения теплового (КТМ) и соленостного (КСМ) максимумов, акклимированных к разным условиям среды бокоплавов. Для определения КТМ бокоплавов по 1 экз. помещали в пробирки (объемом 15 мл) с отфильтрованной водой. Штатив с про-

бирками, установленный в прозрачную кювету с проточной водой, подключали к термостату. Начальная температура воды в кювете совпадала с температурой воды в аквариуме в момент отлова рачков. Термостат включали в режим повышения температуры с постоянной скоростью $0,2^{\circ}\text{C}$ в минуту (Ушаков, 1988). КТМ определяли по температуре в момент полного обездвиживания рачков. Всего проведено 22 серии определений КТМ у 290 экз. В качестве показателя устойчивости к высокой солености, по аналогии с показателем теплоустойчивости, использовали критический соленостный максимум, или КСМ. Для его определения бокоплавов (по 1 экз.) из разных экспериментальных сред переносили в воду с соленостью, превышающей исходную на 1‰. Через каждые 10 мин. соленость повышали на 1‰. Соленость, при которой особи теряли двигательную активность, считали КСМ. Во время этих опытов температуру поддерживали примерно равной температуре воды в аквариуме в момент отлова рачков. Также измеряли исходный КСМ, т. е. устойчивость рачков до начала акклимации. Для каждого варианта испытывали не менее 15 экз., всего — 148 экз.

Результаты и обсуждение

В течение периода акклимации выживаемость бокоплавов в вариантах с соленостью 0,2 и 2‰ — 100%. При солености 5‰ с ростом температуры возрастала смертность и наибольший уровень выживания (50%) отмечали при низких температурах. Резистентность бокоплавов к солености 5‰ резко снижалась при высоких температурах и к концу периода акклимации их смертность составила 100%. Значения КТМ при разной солености возрастали с ростом температуры (табл. 1). В пресной воде при температурах $12,5$ — $17,0^{\circ}\text{C}$ наблюдали увеличение значений КТМ с повышением температуры акклимации ($r^2 = 0,67$ при $P < 0,01$), а в диапазоне температур $17,0$ — $24,0^{\circ}\text{C}$ отмечали стабилизацию показателя на одном уровне ($r^2 = -0,18$ при $P > 0,1$) (рис. 1).

На графике в этом диапазоне температур находится «плато теплоустойчивости». Уровень теплоустойчивости у бокоплавов из солоноватой воды был на $1,5$ — $2,5^{\circ}\text{C}$ ниже ($\text{КТМ} = 33,6^{\circ}\text{C} + 0,8$), чем из пресной воды. Многочисленные исследования теплоустойчивости, проведенные у разных групп пресноводных животных (инфузорий, моллюсков, пиявок и ракообразных, гидр), выявили общую закономерность, смысл которой состоит в том, что организмы, обитающие при более высоких температурах среды, имеют более высокую теплоустойчивость (Александров, 1956; Ушаков, 1956; Полянский, 1957). В то же время, рядом исследователей (Fray, 1967, 1971; Дрегольская, Коротнева, 1980) было показано наличие так называемых «зон регуляции» температур, в диапазоне которых не наблюдается рост теплоустойчивости с ростом температуры. Ранее наличие подобных закономерностей выявлено у ветвистоусых ракообразных (Вербицкий, Вербицкая, 1999, 2000 а, 2000 б).

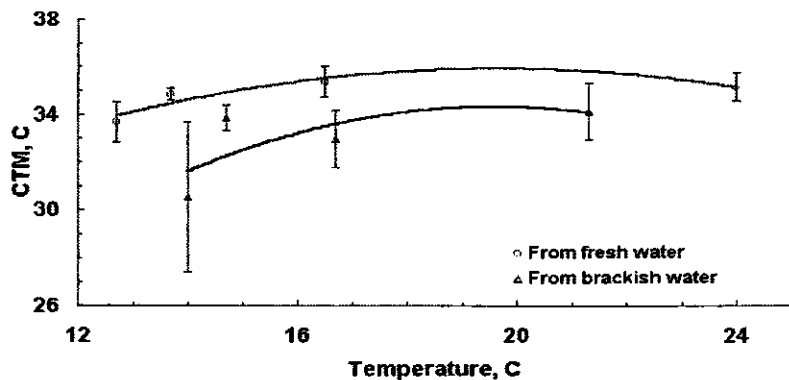


Рис. 1. Критический тепловой максимум (КТМ) бокоплавов *G. fasciatus* из пресной (1) и солоноватой (2) воды в зависимости от температуры акклимации. По оси абсцисс — температура среды акклимации, °C, по оси ординат — значения КТМ, °C

Уровень устойчивости к высокой солености у бокоплавов *G. fasciatus* в зависимости от условий акклимации различен (рис. 2).

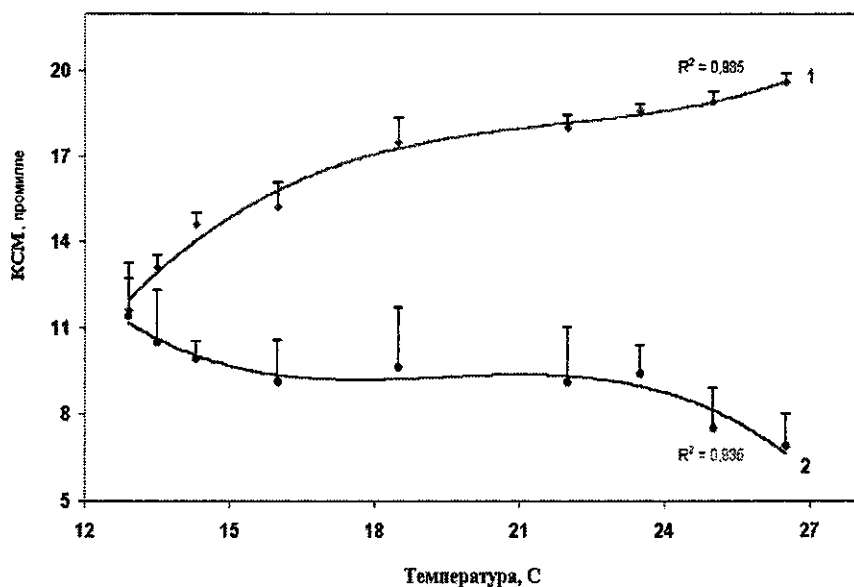


Рис. 2. Зависимость показателей КСМ от температуры среды акклимации. По оси абсцисс — температура среды акклимации, °C, по оси ординат — значения КСМ, ‰, 1 — пресная вода, 2 — солоноватая 2—5‰

Значения КСМ бокоплавов, акклимированных в пресной воде при высоких температурах, в среднем несколько выше, чем у рачков при более низких температурах. По-видимому, при акклимации бокоплавов в условиях высокой температуры наряду с повышением теплоустойчивости происходило и повышение устойчивости к высокой солености среды. Подобную особенность, как повышение теплоустойчивости и стойкости к другим повреждающим факторам в результате развития или акклимации при повышенной температуре, отмечали также у других беспозвоночных (Полянский, 1957; Комендантов и др., 1985). В частности, у моллюсков с ростом температуры среды акклимации отмечали повышение осмолярности их внутренней среды и возрастание соленостной резистентности (Хлебович и др., 1983).

С ростом солености среды акклимации наблюдали снижение значений КСМ у *G. fasciatus*. У бокоплавов, содержавшихся при солености 2‰ и 5‰ и разной температуре, отмечали значительное снижение значений КСМ по сравнению с контролем, при этом показатели бокоплавов из низких температур были несколько выше. Также при солености 5‰ отмечали значительное увеличение смертности бокоплавов с ростом температуры среды (см. табл. 1, рис. 2). Тенденцию к сужению толерантных диапазонов и в целом снижение устойчивости к солености среды с ростом температуры акклимации отмечали также для моллюсков (Комендантов и др., 1985). При этом моллюски, акклимированные при более низких температурах, выживали в более широком спектре солености. В опытах с озерным бокоплавом *Gammarus lacustris* показано, что высокая температура, являясь в норме необходимым условием интенсивного роста, в сочетании с низким уровнем минерализации воды, повышала смертность рачков (Бекман, 1954).

Из полученных результатов следует, что при высокой температуре (23—26°С) в пресной воде происходило возрастание устойчивости *G. fasciatus* к высокой солености, чем при более низких температурах. В сочетании же с неблагоприятным фактором (в данном случае с возрастанием солености среды до 2‰ и более) высокая температура негативно влияет на этих пресноводных бокоплавов, снижая их выживаемость и устойчивость к фактору солености. Подобные явления, наблюдаемые у разных беспозвоночных, по всей видимости, подтверждают общую закономерность, когда один фактор среды, находясь за пределами оптимума, и, соответственно, требуя дополнительных затрат со стороны организма, при малейшем отклонении от оптимума другого фактора влияет на организм негативно. Поскольку при низких температурах (12—14°С) и солености акклимации (до 2 и 5‰) отмечали наибольшие КСМ и уровень выживания бокоплавов, можно заключить, что эти температуры наиболее благоприятны для их акклимации в солоноватой воде. При температурах 22—26°С устойчивость *G. fasciatus* к повышению солености значительно падает.

Заключение

В экспериментах по определению показателей теплоустойчивости и соленостной устойчивости у бокоплавов *Gmelinoides fasciatus*, акклиматизированных в воде с разным сочетанием температуры и солености были выявлены следующие закономерности:

1. Теплоустойчивость *G. fasciatus* возрастала пропорционально температуре среды акклиматизации независимо от ее солености, но в то же время уровень теплоустойчивости у бокоплавов из солоноватой воды был на 1,5—2,5° С ниже, чем у бокоплавов из пресной воды.

2. При исследовании зависимости уровня теплоустойчивости этих бокоплавов от температуры среды акклиматизации выявлено наличие диапазона температур (17—24° С), в котором показатель теплоустойчивости стабилизируется на одном уровне.

3. Выживаемость бокоплавов *G. fasciatus* при акклиматизации в воде соленостью 5‰ значительно снижалась с ростом температуры акклиматизации.

4. В пресной воде при температурах 23—26° С возрастает устойчивость бокоплавов к высокой солености, а при температурах 12—14° С — снижается. При возрастании солености среды до 2—5‰ наиболее устойчивыми были особи, акклиматизированные при температурах 12—14° С.

Исходя из полученных результатов, мы можем предположить, что в естественных условиях бокоплав *G. fasciatus* способен расселяться в солоноватых водах со средним уровнем летних температур, возможно, что их распространение в солоноватые воды в южных регионах будет лимитироваться повышенными температурами.

Литература

- Александров В. Я. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования // ДАН СССР, 1952, т. 133, № 1, 149—152.
- Березина Н. А., Хлебович В. В., Панов В. Е., Запорожец Н. В. Соленостная резистентность интродуцированной в бассейн Балтийского моря амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebb) // ДАН, 2001, т. 379, № 3, 414—416.
- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Температурная адаптация планктонных Дарнииды в природе и эксперименте // Тез. докл. III Всеросс. междунар. симпозиума «Физиологические механизмы природных адаптаций», Иваново, 1999, 20—21.
- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Теплоустойчивость *Daphnia longispina* (O. F. Müller, 1785) (Crustacea: Cladocera) и ее зависимость от температуры среды обитания // Биол. внутр. вод, 2000, № 3, 62—67.
- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Критический тепловой максимум ветвистоусых ракообразных и его зависимость от температуры среды обитания. // Тез.

- межд. научн. конф. «Проблемы гидроэкологии на рубеже веков», СПб.: ЗИН РАН, 2000, 32.
- Дрегольская И. Н., Коротнева Н. В. Динамика теплоустойчивости организма гидры в зависимости от краткосрочной температурной акклимации // Экология. 1980, № 5, 84—87.
- Задоев И. Н., Лейс О. А., Григорьев В. Ф. Результаты и перспективы акклиматизации байкальских гаммарид в водоемах СССР // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ, 1985, вып. 232, 30—34.
- Комендантов А. Ю., Хлебович В. В., Аладин Н. В. Особенности осмотической и ионной регуляции двусторчатых моллюсков в зависимости от факторов среды // Экология, 1985, № 5, 39—46.
- Перова С. Н. Состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1992, № 94, 34—40.
- Полянский Ю. И. Температурные адаптации у инфузорий. 1. Зависимость теплоустойчивости *Paramecium caudatum* от температуры условий существования // Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 11, 1630—1646.
- Скальская И. А. О расселении байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1994, № 96, 35—40.
- Ушаков Б. П. Теплоустойчивость мускулатуры мидий и пиявок в связи с условиями существования вида // Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 7, 953—964.
- Ушаков Б. П. Теплоустойчивость ракообразных в связи с условиями существования вида // Изв. АН СССР, Сер. биол., 1956, № 5, 67—75.
- Ушаков В. Б. Физиологическая модель стабилизирующей формы естественного отбора на клеточном уровне // Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1988, т. 24, № 1, 89—93.
- Хлебович В. В., Аладин Н. В., Комендантов А. Ю. Осмотическая регуляция у *Dreissena polymorpha* при разных сочетаниях температуры и солености среды // В кн.: Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения. Сб. 7, Л., 1983, 223—224.
- Щербина Г. Х., Архипова Н. Р., Баканов А. И. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилища // В кн.: Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья, Тольятти, 1997, 108—114.
- Kinne O. The effect of temperature and salinity on marine and brakish water animals. II. Salinity and temperature combinations // Oceanogr. Mar. Biol., 1964, № 2, 281—339.
- Panov V. E., Berezina N. A. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) // In: (Leppäkoski E., Olenin S. & Gollasch S., eds) Invasive Aquatic Species of Europe. Dordrecht: Kluwer Publ., 2002.
- Panov V. E., Krilov P. I., Telesh I. V. The St. Petersburg harbour profile // In: (Gollasch, S. & E. Leppäkoski, eds) Initial risk assessment of alien species in Nordic coastal waters. Nord. NCM, Copenhagen, 1999, v. 8, 225—244.

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ
EOCYZICUS ORIENTALIS DADAY,
1914 (CRUSTACEA, CONCHOSTRACA)
В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ**

Добрынина Т. И.

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия
E-mail: ad@ibiw.jaroslavl.ru*

Eocyzicus orientalis Daday, 1914 — единственный представитель рода *Eocyzicus* на территории России и сопредельных государств (Добрынина, 1995). Описан Дадаем (Daday, 1914) по материалам, собранным им самим и рядом исследователей в пяти районах Азии: Узбекистан, бассейн р. Амударьи, водоем в окрестностях г. Нукус (42°30' с. ш. и 59°15' в. д.); северо-запад Китая, водоем в окрестностях г. Кашгар (39°30' с. ш. и 76° в. д.); Азербайджан, водоем в низовье р. Куры (39° с.ш. и 48° в. д.); северо-восток Ирана, водоем в восточной части Хорасана (37° с.ш. и 59° в. д.); Индия, водоем в окрестностях г. Бомбея (19° с. ш. и 73° в. д.). В дальнейшем *E. orientalis* был повторно обнаружен Смирновым (Smirnov, 1936) на территории Азербайджана в 15 км от г. Сабирабад в ирригационном канале около с. Покровка (39°55' с. ш. и 48°38' в. д.). Другие местонахождения вида не были известны. На основании этого материала можно было отнести *E. orientalis* к редким и эндемичным видам Юго-Западной Азии, предпочитающим аридные и полуаридные ландшафты, с ареалом распространения от 19° с. ш. до 42°30' с. ш. и от 48° в. д. до 76° в. д. В Европе вид не был зафиксирован.

Материал

Полевые сборы *E. orientalis* проведены автором в небольших постоянных и временных водоемах, рыбоводных прудах и рисовых чеках юга России (Краснодарский край, Астраханская, Ростовская, Волгоградская области) и сопредельных государств (Украина, Молдавия, Азербайджан, Узбекистан) в 70—80-е годы. Также использованы коллекционные материалы, присланные автору коллегами и хранящиеся в Институте биологии внутренних вод РАН, пос. Борок Ярославской обл.

Выявлены следующие новые местонахождения вида: Краснодарский край, пос. Горячий ключ, мальковый пруд рыбхоза, 06.06.1979 г.; там же, г. Приморск-Ахтарск, мальковый пруд рыбхоза «Ахтарский», 12.06.1979 г.; Ростовская обл., с. Кагальник, пруд рыбокомбината «Взморье», 13.06.1979 г.; окрестности г. Ростов-на-Дону, временный водоем, 10.06.

1979 г.; Астраханская обл., пруды осетрового рыбозавода в дельте р. Волги, 02.06.1975 г.; Волгоградская обл., пруд Ергенинского рыбхоза, 22.06.1976 г.; окрестности г. Волгограда, временный водоем, 15.06.1972 г.; Украина, Херсонская обл., пруд Украинского осетрового рыбозавода, 04.06.1981 г.; Молдавия, Дубоссарская обл., с. Оксентия, пруды Приднестровского рыбхоза, 30.06.1989 г.; Азербайджан, пос. Банк, мальковые пруды Куринского осетрового рыбозавода, 05—18.06.1984 г., 08—15.06.1986 г.; Азербайджан, пос. Али-Байрамлы, пруд Али-Байрамлинского рыбозавода, 06.06.1981 г.; Азербайджан, пос. Варвара, пруды Варваринского рыбозавода, 28.05.1981 г.; Туркменистан, бассейн р. Мургаб, побережье в южной части Ташкепринского водохранилища, 19.06.1979 г.; Узбекистан, Каракалпакия, временный водоем в окрестностях г. Нукус, 26.06.1987 г.; там же, рисовые чеки и канал около оз. Кара-Терень, 03.07.1987 г.; там же, Караузякский р-н, рисовый чек около с. Маданият, 20.06.1987 г.; там же, Янгиарыкский р-н, рисовые чеки, 10.06.1992 г.; Узбекистан, Сырдарьинская обл., рисовые чеки левобережья р. Сырдарья, 07.05.1988 г.; Узбекистан, окрестности г. Ташкента, рисовый чек, 12.06.1992 г.; Узбекистан, окрестности г. Самарканда, временный водоем, 03.06.1975 г.

Таким образом, за последние 30 лет зафиксировано появление *E. orientalis* в полупустынной и степной зонах Восточной Европы. По сравнению с первой половиной XX-го столетия ареал вида расширился на север с $42^{\circ}30'$ с. ш. (Узбекистан, окрестности г. Нукуса) до $48^{\circ}30'$ с. ш. (Волгоградская обл.) и на запад с 48° в. д. (Азербайджан, низовье р. Куры) до $28^{\circ}15'$ в. д. (Молдавия, Дубоссары). При описании *E. orientalis* Дадай (Daday, 1914) указывает на нахождение вида, помимо аридной зоны Западной и Центральной Азии, в окрестностях г. Бомбея. Последующие исследования фауны конхострак Индии (Bond, 1934; Nayar, Nair, 1968; Battish, 1981) не подтвердили присутствия там *E. orientalis*, что позволяет усомниться в достоверности указания Дадая на нахождение вида так далеко на юге и притом в тропиках, и считать южной границей ареала 37° с. ш. (северо-восток Ирана, провинция Хорасан), восточной границей $69^{\circ}17'$ в. д. (Узбекистан, окрестности г. Ташкента). Расширение ареала *E. orientalis* на северо-запад связано с интенсивным разведением рыбы в прудовых хозяйствах на юге России, Украине и в Молдавии. Очевидно, *E. orientalis* был интродуцирован вместе с личинками рыб в рыбоводные пруды Краснодарского края и Ростовской области из рыбоводников Закавказья и в дальнейшем с зарыблением новых прудов распространился по другим южным районам Восточной Европы. Вселение вида в более северные водоемы степной зоны и в лесостепную зоны не отмечено. В Западной Европе вид не зарегистрирован.

E. orientalis — весеннее-летняя и моноциклическая форма. Вид обитает во временных и мелких постоянных водоемах, которые характеризуются неустойчивым режимом по ряду параметров — уровню воды, температуре, pH, кислороду, солености. Выклев рачков из яиц начинается

весной при температуре воды выше 10° С. Наиболее оптимальный диапазон для вылупления и дальнейшего развития составляет 20—30° С, с 35° С число вылупившихся науплиев резко снижается, а при 40° С эмбрионы перестают развиваться. Половозрелость наступает после 11—16 постларвальной стадии. Мелкоразмерные особи проходят большее число постларвальных линек по сравнению с крупноразмерными. Так, рачки из рисового чека около оз. Кара-Терень только после 16-ой линьки достигли размера 4,5 мм и стали половозрелыми, в то же время в рисовых чеках около р. Сырдарьи самки размером 6,3 мм уже после 11-ой линьки стали яйценосными. Обработка полевого материала из различных географических районов показала, что минимальная длина раковины половозрелых особей составляет 4,2 мм, максимальная — 11,6 мм, причем на раковинах крупных экземпляров насчитывается более 40 линий роста. Несмотря на большое количество ювенильных стадий, рачки способны в короткие сроки достичь половозрелости и отложить яйца до высыхания воды в водоеме. Плодовитость самок *E. orientalis* колеблется от 57 до 5054 яиц в одной кладке. Самки сбрасывают яйца в воду перед линькой или во время линьки. Яйца имеют шаровидную форму, их наружная оболочка гладкая, без выростов. Диаметр яиц составляет 121—143 мкм. В зависимости от температурного режима и времени существования водоема активная фаза жизненного цикла длится от трех недель до двух месяцев. Все остальное время года популяции *E. orientalis* представлены покоящимися яйцами, для которых характерен ангидриобиоз. Высокая плодовитость самок и наличие диапаузирующих яиц подстраховывает популяцию в случае неблагоприятных условий. В рыбоводных прудах *E. orientalis* предпочитает прибрежные участки. Рачки науплиальных и первых постларвальных стадий распределяются относительно равномерно по всей толще воды. По мере роста они опускаются в придонный слой и к концу онтогенеза около 90% рачков концентрируется у дна. В прудах, где выращивают мальков рыб, *E. orientalis* обычно развивается в больших количествах (несколько тыс. экз./м³). Рачки взмучивают мелкие фракции грунта по всему водоему, что препятствует развитию фитопланктона и рачков-фильтраторов, приводит к существенному снижению кислорода, а иногда к заморным явлениям, и негативно сказывается на выращивании молоди рыбы.

Литература

- Добрынина Т. И. Подотряд Conchostrac // В кн.: Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995, 30—32, 222—231.
- Battish S. K. On some conchostracans from Punjab with the description of three new species and a new subspecies // Crustaceana, 1981, v. 40, № 2, 178—196.

- Bond R. M.* Report on phyllopod Crustacea (Anostraca, Notostraca and Conchostraca) including a revision of the Anostraca of the Indian Empire // *Memoirs of Connecticut Academy of Sciences*, 1934, v. 10, 29—62.
- Daday D. E.* Monographie systematique des Phyllopo des Conchostraces // *Annales des sciences naturelles, Zoologie*, 1914, 9e serie, t. 20, 39—330.
- Nayar C. K., Nair K. K. N.* On a collection of Conchostraca (Crustacea: Branchiopoda) from South India, with description of two new species // *Hydrobiologia*, 1968, v. 32, № 1—2, 219—224.
- Smirnov S.* Zweiter Beitrag zur Phyllopoden-fauna Transkaukasiens // *Zoologischer Anzeiger*, 1936, bd.113, helf 11/12, 311—320.

ПРОНИКНОВЕНИЕ ЧУЖЕЗЕМНЫХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ НАСЕКОМЫХ НА ТЕРРИТОРИЮ РОССИИ

Ижевский С. С.

*Всероссийский научно-исследовательский институт
карантина растений, Москва*

Появление в региональной энтомофауне нового вида неминуемо вызывает нарушение сложившихся консортивных (в т. ч. и трофических) связей и влечет за собой неизбежные изменения природной среды.

На территорию России как на любую другую идет постоянное самостоятельное (активное) проникновение и антропогенный (пассивный) занос чужеземных растительноядных насекомых (фитофагов) (таблица). Именно этот процесс мы называем инвазией.

Миграционный поток из сопредельных территорий, как правило, состоит из видов, имеющих в фауне России. В строгом смысле эти виды нельзя назвать чужеземными: они вполне «свои». Однако при этом возможна инвазия популяций с новыми свойствами (например, с повышенной резистентностью особей к пестицидам). Но случается, что в таком миграционном потоке оказываются истинно чужеземные виды. Это виды, которые успели сформировать в сопредельных с Россией странах вторичные ареалы. Так было с колорадским жуком, самостоятельно проникшим к нам из Польши, так было с американской белой бабочкой, залетевшей из Венгрии. Так, вероятнее всего будет с диабротикой, которая вернее всего залетит к нам из Украины.

Пассивно, с любыми товарами и продукцией, а также на транспортных средствах может быть занесено огромное количество видов насекомых. И не только из стран, с которыми Россия имеет прямые межгосударственные контакты, но и с территории стран, никак с Россией не связанными — в результате реэкспорта.

Судьба чужеземных инвазионных видов на новой территории может быть различной. Значительная часть их по разным причинам не обосновывается. Вероятно, многих из них не успевают отметить даже энтомологи.

Некоторые из чужеземных видов успешно обосновываются на новой территории и довольно быстро образуют плотные популяции. Как только плотность их популяции превышает допустимое пороговое значение, они приобретают статус вредителей.

Существует третья промежуточная группа. Ее представители также обосновываются, но образовавшиеся популяции длительное время находятся на низком уровне плотности. Судьба таких видов может сложиться по-разному. Они могут постепенно исчезнуть, могут длительное время оставаться на низком уровне плотности, но могут резко ее повысить и

перейти в ранг вредителя. Никто не знает количества видов, относящихся к первой группе. Количество видов во второй группе может быть оценено с большей или меньшей точностью. И абсолютно точно известно количество видов, относящихся к третьей группе. Большая их часть, хотя и не вся, носит статус карантинных видов. По нашим данным, собранным для всей территории бывшего СССР, к 1990 г. общее количество обосновавшихся адвентивных видов, входящих во вторую и третью группы, приближалось к 100.

Происхождение адвентивных растительноядных насекомых различно. Большая их часть — виды восточно-азиатского происхождения. Их занос был в основном связан с многолетней интродукцией плодовых, цитрусовых и декоративных субтропических культур. Преимущественно они обосновались на территории закавказских и среднеазиатских республик СССР. Ныне это самостоятельные государства. Вместе с независимостью они получили и целый «букет» проблем, связанных с адвентивными вредными насекомыми.

Т а б л и ц а

Происхождение и современный ареал инвазийных карантинных видов в России (количество/процент)

Вид	Современный ареал	Источник заноса в европейскую часть России
Происхождение — Азия (4/50%)		
Восточная плодожорка (<i>Cydia molesta</i> (Busck.))	Космополит	Зап. Европа
Калифорнийская щитовка (<i>Quadraspidiotus perniciosus</i> Comst.)	Азия, Сев. Америка, Европа, Африка	Сев. Америка, Европа
Персиковая плодожорка (<i>Carposina niponensis</i> (Wals.))	Азия	отсутствует
Табачная белокрылка (<i>Bemisia tabaci</i> Gen.)	Космополит	в теплицы — Европа
Происхождение — Северная Америка (3/37%)		
Американская белая бабочка (<i>Hyphantria cunea</i> Drug.)	Сев. Америка, Азия, Европа	Европа (Венгрия)
Калифорнийский трипс (<i>Frankliniella occidentalis</i> (Perg.))	Америка, Азия, Европа, Африка	Европа (Голландия)
Филлоксера (<i>Viteus vitifoliae</i> (Fitch.))	Америка, Европа, Азия, Африка	Европа (Франция, США)
Происхождение — Южная Америка (1/13%)		
Картофельная моль (<i>Phthorimaea operculella</i> Zell.)	Южн. Америка, Азия, Европа	Европа (Болгария? Греция?)

Среди адвентивных видов на территории России помимо юго-восточно азиатских есть и австралийские, и южноамериканские, и средиземноморские. Есть и немалое количество представителей североамериканской флоры и фауны, которые в данной аудитории должны вызывать особый интерес.

Оказывается, мы обмениваемся не только делегациями, но и своеобразными «подарками», среди которых есть и весьма «дорогие». Достаточно обратиться к таблице, чтобы убедиться в этом: инвазия и обоснование каждого вида влекут за собой многомиллионные убытки, которые с годами отнюдь не сокращаются.

Изучение истории инвазий, несомненно поучительно. Обращение к ней позволяет многое понять и дает пищу к размышлению. Почему, например, как мы в свое время обнаружили с Джеком Колсоном, интенсивность обоснования вредоносных чужеземных видов в наших странах одинакова? И в России и в США новый чужеземный вредитель обосновывается в среднем каждые три года.

Но основной смысл обращения к истории все же, как мне кажется, заключается в возможности прогнозирования новых инвазий. Мы должны стараться, если не предотвращать, то хотя бы снижать экологический и экономический ущерб от них.

Что же ждет нас в ближайшее время?

Как я полагаю, наибольшие шансы для обоснования на новой территории имеют две группы чужеземных растительноядных насекомых. Первая — насекомые-полифаги. Помимо указанных в таблице можно упомянуть еще ряд трипсов, японского жука.

Вторая — виды, трофически связанные с ранее интродуцированными их кормовыми растениями. Из таковых в Европе наибольшее распространение получили важнейшие сельскохозяйственные культуры: картофель, томат, табак, кукуруза, подсолнечник.

Всеми перечисленными культурами в Палеарктике в той или иной мере питаются многочисленные аборигенные многоядные насекомые. Некоторые из них стали реальными вредителями (например, кукурузный мотылек (european corn borer) (*Ostrinia nubilalis*) — на кукурузе, подсолнечниковая огневка (large clouded knot horn) (*Homoiosoma nebulellum*) — на подсолнечнике). Однако большую угрозу представляют неарктические виды, специализирующиеся на питании указанными растениями.

Попадая на европейский континент «вдогонку» за основными своими кормовыми растениями и обосновываясь на них, именно такие виды приобретают здесь статус наиболее опасных вредителей. Можно не сомневаться, что далеко не все растительноядные насекомые, способные стать в Палеарктике «вредителями», уже проникли сюда. Большая их часть «отстала» от своих кормовых растений и не вышла за пределы первичного ареала. Но процесс межконтинентальных переносов насекомых не прекращается; напротив, он имеет тенденцию к ускорению.

Поскольку сама по себе инвазия нового вида еще не означает появление нового вредителя, оптимальным являлось бы одновременное решение двух задач: составление прогноза проникновения на территорию чужеземного растительноядного насекомого (собственно инвазию) и прогноза вероятности его акклиматизации (acclimatization) и обоснования (establishing).

Для решения задачи, по нашему мнению, необходимо и достаточно руководствоваться алгоритмом, включающим 6—7 последовательных шагов. Любая дополнительная информация, естественно, будет повышать достоверность прогноза. Прежде всего, следует установить первичный ареал растения-мишени (1). Затем следует собрать сведения по питающимся им насекомым и охарактеризовать их по пищевой специализации и специфичности (2). Далее, изучить характер личиночного и имагинального питания (3). Установить способность к активным миграциям (4). Оценить возможность и характер антропогенного переноса (5). И, наконец, определить, имеются ли климатические аналоги на территории двух зон (6).

Понятно, что с наибольшей точностью ответить на все эти вопросы можно в процессе исследований на территории страны-донора.

За неимением такой возможности приходится проводить виртуальные исследования. Именно таким способом мною был проведен анализ риска инвазии на территории России неарктических фитофагов подсолнечника.

В результате из 169 видов насекомых, трофически связанных с культурным подсолнечником в Северной Америке, были отобраны 6 наиболее вероятных кандидатов на инвазию. Я отнюдь не исключаю вероятность заноса и других видов из составленного списка. Вероятность составления точного прогноза инвазий — едва ли может быть выше вероятности составления долгосрочного прогноза погоды. Поэтому, страхуя себя, я делаю более общий прогноз: из представителей 43 семейств неарктических представителей трех семейств: Tephritidae (fruit flies), Cecidomyiidae (gall gnats) и Curculionida (weevils).

СОВРЕМЕННАЯ РОЛЬ ВИДОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ ПОНТО-КАСПИЙСКОГО КОМПЛЕКСА В ЭКОСИСТЕМЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Калайда М. Л.

Казанский государственный университет, Казань, Россия,
E-mail: kalayda@mi.ru

В Куйбышевском водохранилище широко представлены виды — акклиматизанты различного происхождения. Среди них особое место занимают понто-каспийские реликты: различные виды амфипод, кумовые раки, мизиды, многощетинковые черви и пиявки, моллюски дрейссена и монодакна.

Такие качества как способность обитать в пресной воде, высокая жизнестойкость и склонность к массовому развитию, обитание на поверхности грунта сделали эти виды перспективными для акклиматизации в водохранилищах России в 60-х годах XX столетия. Формы каспийского происхождения для вселения брались главным образом в дельте Дона и Днепра. Для заселения водохранилищ Волги посадочный материал брался из дельты Дона (Иоффе, 1974). Каспийские виды в дельте Дона проявляют себя как более реофильные и оксифильные организмы, заселяющие преимущественно песчаные и илисто-песчаные грунты.

Интродукция мизид и монодакны и ее результаты

Вселение гидробионтов в Куйбышевское водохранилище было начато в 1957 г. (Лукин, Иоффе, Егерев, 1968) и продолжалось до 1968 г. Вселялись 4 вида мизид и моллюск монодакна. Первые результаты акклиматизации мизид и монодакны в Куйбышевском водохранилище приводятся в работах И.В. Егерева (1970, 1975) и других авторов (Лукин, Иоффе, Егерев, 1968). Мизид завозили из дельты Дона (1957—1963, 1965 и 1967 гг.) и Цимлянского водохранилища (1964, 1965—1966 годы). В период с 1957 по 1963 гг. это происходило осенью, а в последующем — весной. За 1957—1967 гг. в Куйбышевское водохранилище было выпущено 22.102 миллиона экземпляров мизид (Курбангалиева, 1974). В основном это были *Paramysis intermedia* и *P. lacustris*. Мизиды *P. ullskyi* и *P. baeri* были представлены малым количеством. В 60-х годах *P. ullskyi* была представлена единичными экземплярами в приплотинном участке Куйбышевского водохранилища. К 1970 г. большее количество мизид наблюдалось в средних и нижних районах Куйбышевского водохранилища (Егерев, 1970). С 1964 г. мизиды начали встречаться и в пище

рыб — в желудках окуня, берша (с 1966 г.), судака (с 1969 г.) (Егерева, 1975). В последующие годы численность *P. ullskyi* возрастала и к 80-ым годам этот вид составлял до 40% численности мизид (Бондаренко, 1983). В 80-х годах в нижних участках водохранилища на участках с песчано-илистым грунтом в благоприятных условиях численность мизид достигала 5—6 тыс. экз./м², а в годы с неблагоприятными погодными условиями — 100—200 экз./м². В верхних участках водохранилища в настоящее время мизиды являются обычными в Камском и Волжском отрогах водохранилища и встречаются в пище берша (*Stizostedion volgense*) с частотой 18%. Максимальная численность *P. ullskyi* отмечается в осенний период (40—200 экз./м²). Однако необходимо отметить, что этот вид мизид в небольших количествах отмечался на этом участке р. Волги и до ее зарегулирования. Кроме мизид в Куйбышевское водохранилище с 1965 по 1970 гг. вселялся моллюск из настоящих пластинчатожаберных моллюсков Сердцевидок *Hypanis (Monodacna) colorata* (Eichw.) (Егерева, 1970). В 1965 г. отлов моллюска производился в Цимлянском водохранилище, и в Куйбышевское водохранилище всего было выпущено 1100 экземпляров. Затем с 1966 по 1970 гг. монодакну завозили из Таганрогского залива Азовского моря. Предполагалось выпустить большое количество моллюсков, однако большая их часть погибла при транспортировке. В 70-х годах был сделан вывод о том, что положительных результатов вселения монодакны нет (Курбангалиева, 1974). Нами в последние годы в Камском отроге Куйбышевского водохранилища найдены разноразмерные особи моллюска *M. colorata*. В осенних пробах обнаружены молодые экземпляры (3—5 мм) численностью 20—80 экз./м² и сделан вывод об их успешной акклиматизации (Калайда, 2001). Необходимо однако отметить, что в составе пищевых комков рыб в наших материалах монодакна не встречалась. Ее кормовое значение в регионе Средней Волги пока не велико.

Самоакклиматизанты Понто-Каспийского комплекса

Биологические особенности видов каспийского происхождения позволили им не только акклиматизироваться в условиях Куйбышевского водохранилища при их интродукции, но и привели к появлению самоакклиматизантов. Это гаммариды, кумовые раки, корофиум, дрейссена, пиявки и многощетинковые черви — хипания.

Hypania invalida Grube.

Так как в Куйбышевское водохранилище полихеты не вселялись, то представляет интерес факт интродукции двух видов полихет (*Hypania invalida* Grube и *Hipaniola kowalewskii* Grimm) в количестве 15,4 тысяч экземпляров в июне 1960 г. в Волгоградское водохранилище, которые были завезены из дельты Дона. Волгоградское водохранилище располагается ниже Куйбышевского по р. Волге. Возможно, что *H. invalida* проникла в Куйбышевское водохранилище из Волгоградского. В приплотинной части Куйбышевского водохранилища *H. invalida* появилась

в 1977—1978 гг., в 1981 г. она была обнаружена в Тетюшском плесе, в 1982 г. — в районе с. Новодевичье, затем в районе г. Ульяновска (Милосидов, 1986). При этом численность полихет на русловых участках достигала $14\text{--}4727 \text{ экз./м}^2$, а биомасса — $0,24\text{--}35,54 \text{ г/м}^2$. Черви встречались на глубине от 10 м и больше. Летом 1993 г. *H. invalida* была обнаружена в небольшом количестве ($40\text{--}80 \text{ экз./м}^2$) на илисто-песчаном грунте русловой части Свяжского залива, т. е. почти на 400 км выше приплотинной части водохранилища (Калайда, 1996). В 1994 и 1995 гг. *H. invalida* становится одним из массовых представителей зообентоса в Волжском и Камском плесах. С осени 1994 г. *H. invalida* присутствуют в составе пищевых комков такого ценного представителя ихтиофауны как стерлядь. Если частота встречаемости червей в составе зообентоса — 28%, то в пищевых комках она значительно выше — до 46%. Максимальное количество червей в составе пищевого комка — 141 экз. Средняя масса червей, встреченных в пищеварительных трактах стерляди летом, составила 12,78 мг, а осенью — 7,98 мг. В Куйбышевском водохранилище *H. invalida* встречается на глубинах — от 2 до 20 м. Летом на глубинах около 3—4 м встречаются черви более мелкие (4—8 мм), а на глубине более 9 м доля крупных *H. invalida* возрастает. Ведущим фактором, определяющим распределение полихет, является характер грунта, что связано как с условиями питания, так и с особенностями их биологии — трубкообразованием. *H. invalida* встречается на илистых и илисто-песчаных грунтах. Максимальная численность и биомасса *H. invalida* в настоящее время отмечены на илистом грунте на глубине 20 м — 2400 экз./м^2 и $23,73 \text{ г/м}^2$. Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1953) отмечал, что максимальная численность и биомасса *H. invalida* составляют 5500 экз./м^2 и $15,4 \text{ г/м}^2$ соответственно. Ему пришлось наблюдать так называемые «корофидные грунты» при высокой плотности рачков. Мы могли бы отметить наличие «хипаниевых грунтов» на ряде участков Волжского плеса. Биомасса *H. invalida* на них значительно выше, чем указанная максимальная биомасса Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1953). Это связано с увеличением индивидуальных размеров тела червей. Трубки *H. invalida* в условиях водохранилища длинные, плотные, илистые. Размеры *H. invalida* в условиях ее естественного ареала обитания достигают 10—14 мм, но преобладают особи длиной до 10 мм (Иоффе, 1974). В Волжском отроге длина червей варьирует от 2,0 до 29,7 мм. Осенью большинство особей (64,5%) имеют длину от 9 до 15 мм. Летом и осенью особи разного размера присутствовали на различных глубинах. Корреляция между длиной червей и глубиной оказалась летом отрицательной умеренной ($r = -0,444$), а осенью — слабой положительной ($r = 0,235$). Индивидуальная масса червей варьирует от 0,5 до 28 мг. Черви имеют тенденцию к большей скорости роста на меньших глубинах. Корреляция между массой червей и глубиной летом была отрицательной умеренной ($r = -0,354$), а осенью очень слабой положительной ($r = 0,146$). По линейно-весовым показателям выделяются две группы *H. invalida* летом

(1,5—3 мг и 8,5—9,5 мг) и три группы осенью (1,25—2,55, 4,0—5,5 мг и 7,5—20 мг), из которых существенно преобладали крупноразмерные черви — от 10 до 16 мм длиной при массе от 7,5 до 20 мг (63,3%). Половой зрелости в естественном ареале *H. invalida* достигают при длине 7—8 мм (Йоффе, 1974). В Волжском отроге в настоящее время половозрелые самки встречаются от 7,5 до 26,2 мм. Большинство из них (84,2%) имели длину более 10 мм. Масса половозрелых особей варьировала от 5,5 до 20 мг, из них 85,7% имели массу более от 9 до 17 мг. В начале 90-х годов число яиц в полости тела *H. invalida* варьировало от 15 до 122 (Калайда, 1996). В 2000 г. в сентябре в полости тела половозрелых самок насчитывалось от 4 до 289 яиц (рис. 1). У 57,7% особей число яиц варьировало от 100 до 200, у 30,8% — менее 100 и у 11,5% — более 200. Самые мелкие черви, представляющие новую генерацию, встречаются в начале сентября (около 2 мм и 1 мг). К весне следующего года эти особи достигают длины около 4 мм и массы 1,5—2 мг. К середине лета эти черви достигают 10—14 мм при массе от 9 до 16 мг, становятся половозрелыми и приступают к размножению. Некоторые особи, не достигшие половой зрелости летом, приступают к размножению весной следующего года. В условиях верхней части Куйбышевского водохранилища выявлены два периода размножения *H. invalida* — весной и в конце лета. Массовое размножение происходит, вероятно, в августе. Продолжительность жизни червей составляет от 10 до 14 месяцев.

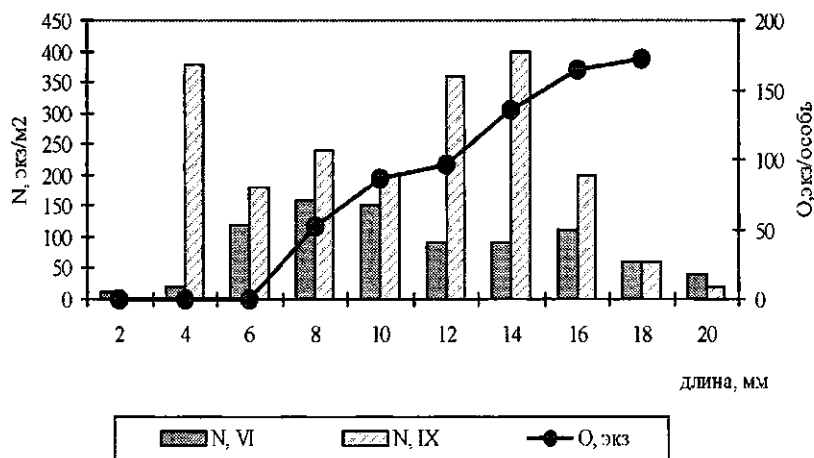


Рис. 1. Численность *Hypania invalida* в июне (N, VI) и сентябре (N, IX) 2000 г. на илистых грунтах на глубине 8,5 м и среднее количество яиц в теле самок (O, экз./особь) в зависимости от длины тела. **П р и м е ч а н и е:** По левой оси ординат — численность червей (экз/м²); по правой оси ординат — среднее количество яиц в теле самок (экз/особь); по оси абсцисс — классы по длине тела (мм).

Подводя итог, можно сделать вывод о высокой степени акклиматизации полихеты *H. invalida* в Куйбышевском водохранилище, она стала одним из массовых представителей илистых и илисто-песчаных грунтов и приобрела ряд приспособительных изменений: у нее увеличались размеры и масса тела, отмечается меньшая плодовитость.

«Каспийские» биоценозы

Полихеты в условиях Куйбышевского водохранилища освоили пелофильные биоценозы. В связи с этим возникает вопрос о взаимоотношении типичных аборигенных пелофилов — олигохет и личинок хирономид с полихетами. Как показали проведенные исследования, в условиях заиленных участков русла доминируют по численности и биомассе *Limnodrillus hoffmeisteri* или *Isochaetides michaelsoni*, на втором месте — *H. invalida*, на третьем месте — *Chironomus* f. *l. semireductus* или другие формы личинок хирономид, на четвертом месте пиявки — *Herpobdella octoculata*. Всего в составе такого типичного пелофильного биоценоза около 35 видов зообентосных организмов.

В настоящее время нами выделен новый тип биоценоза — эпипелофильный, который не был характерен для р. Волги и для Куйбышевского водохранилища в предыдущий период. Этот тип биоценоза формируется на заиленном песчаном грунте с большей плотностью. Особенностью этого биоценоза является доминирование в нем представителей понто-каспийской фауны, обитающих на поверхности заиленного песка. В состав биоценоза входят полихеты, гаммариды, корофиум. Подобный тип биоценоза — «каспийский» — отмечал Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1953) в низовьях Дона и Днепра на жестких и песчанистых грунтах в условиях хорошей аэрации.

Amphipoda, Cumacea.

В псаммофильных и пелофильных биоценозах в последнее время отмечается возрастание количественных показателей гаммарид (*Dikergammarus haemobaphes* Eich., *Pontogammarus crassus* Sars, *P. abbreviatus* Sars, *P. obesus* Sars.), *Corophium curvispinum*, кумовых раков *Pterocuma sowinskyi*.

Рачки *C. curvispinum* массового встречаются в Камском отроге на глубинах до 10 м на заиленном песке численностью 20—240 экз./м². Очень интересным является факт значительного возрастания численности рачков в местах проведения гидромеханизированных работ. На намытых песчаных биотопах численность рачков возрастает до 2100 экз./м², из которых до 1800 экз./м² — *C. curvispinum*. В Волжском и Камском отрогах *Pterocuma sowinskyi* встречается в небольших количествах — 20—60 экз./м² на псаммофильных биотопах. Кумовые раки, мизиды и бокоплавы входят в состав пищи берша (*Stizostedion volgense*).

***Caspiobdella fadejewi* (Epstein).**

В 2001 г. в верхней части Волжского отрога впервые в наших сборах была массово представлена в составе зообентоса пиявка *Caspiobdella fadejewi*, которая, вероятно, проникла в Куйбышевское водохранилище из бассейна Дона (Жохов, 2001). Максимальная численность и биомасса *C. fadejewi* отмечалась на русловых участках Волги с глубинами 10—12 м на псаммофильных биоценозах (240 экз./м²; 0,72 г/м²). На пойменных участках Волжского отрога с глубинами 1,5—2 м на заиленных песчаных субстратах ее численность колебалась от 20 до 60 экз./м² при биомассе 0,08—0,38 г/м². Ранее *C. fadejewi* была обнаружена в Куйбышевском водохранилище Л. Н. Лапкиной, А. М. Свирским и Т. И. Жариковой (2001) в единичном экземпляре на 1 леще во время экспедиции 1987 г.

***Aspidogaster limacoides* Diesing.**

Из паразитов рыб в последние годы в пищеварительных трактах синца и плотвы встречается *Aspidogaster limacoides* (Калайда, Любарская, 2000), распространение которого связывается с проникновением дрейссены из дельты Волги (Жохов, 2001). Степень зараженности рыб достаточно высока — 18,2%, при интенсивности заражения 3—32 экземпляра в одной рыбе.

***Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*.**

С 1998 г. в Волжском и Камском отрогах в бентосных сборах встречается *Dreissena bugensis* Andrussow. В среднем она составляет 5—15% от численности *D. polymorpha* Pall. на русловых и пойменных участках. В 2001 г. *D. bugensis* обнаружена нами и в Нижнекамском водохранилище. *D. bugensis* в основном встречается в литофильных биоценозах правого берега Волги. Для поселения она использует различные типы субстратов: камни, древесину, крупных моллюсков рода *Unio*.

В 2001 г. в Волжском плесе в районе г. Казани были обнаружены массовые совместные поселения *D. polymorpha* и *D. bugensis*, вместе с которыми встречались губки *Spongilla lacustris* L. и бокоплавы *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichw.), *Pontogammarus crassus* (Grimm) и *P. obesus* (G. Sars). В совместных друзах общее число моллюсков варьировало от 13 до 45 экземпляров. Во всех друзах преобладали по количеству *D. bugensis* (60,9—71,8%). *D. bugensis* встречалась длиной от 4 до 33 мм и массой от 9 до 5503 мг. Основу популяции (40,5%) составляют особи массой от 1,4 до 2,1 г при длине раковины от 22 до 27 мм.

D. bugensis в Свияжском заливе в 2000 г. имела большую плотность в прибрежье по сравнению с руслом. Если на русловых участках с глубинами 8—12 м в июле и сентябре ее биомасса составила соответственно 2,97 и 19,67 г/м², то на прибрежных участках с меньшей заиленностью и каменистыми грунтами в эти же периоды ее биомасса достигала соответственно 16,58 и 47,25 г/м². Наибольшая биомасса *D. polymorpha* отмечалась на илистых и илисто-песчаных грунтах (134—253 г/м²). Эти типы

грунта присутствовали на русловых и пойменных участках с глубинами 6—9 м. На слабо заиленных каменистых грунтах и песчаных с глубинами до 3 м биомасса дрейссены была значительно ниже — 16,2—18,5 г/м². Максимальная численность и биомасса *D. polymorpha* в разные годы достигают соответственно 2120—8560 экз./м² и 164—1348 г/м² (рис. 2) при средней биомассе 6—10 г/м² (до 95% от общей биомассы зообентоса).

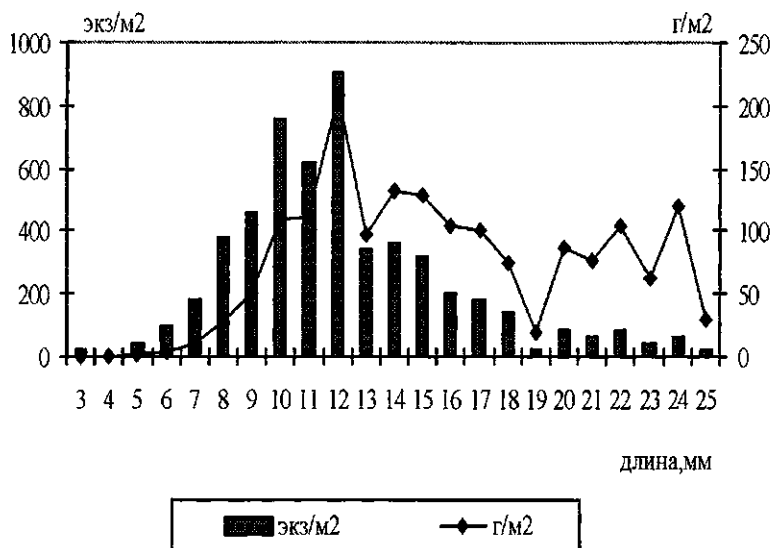


Рис. 2. Численность и биомасса *D. polymorpha* разных размерных групп в июле 2000 г. в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища. Примечание: По левой оси ординат — численность моллюсков (экз./м²); по правой оси ординат — биомасса (г/м²); по оси абсцисс — длина раковины (мм).

Зависимость сырой массы моллюсков *D. bugensis* (вместе с раковиной, W_b , мг) от их линейных размеров (L , мм), рассчитанная по результатам сборов 2001 г., выражается уравнением: $W_b = (0,11 \pm 0,04) L (3,04 \pm \pm 0,11)$, где показаны границы доверительного интервала при надежности 0,99. Относительные ошибки коэффициента пропорциональности и показателя степени в уравнении регрессии не превышают соответственно 13,5% и 1,4%, коэффициент корреляции между W_b и L составляет 0,99. Характеристика размерно-возрастной структуры популяции *D. bugensis* в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища по результатам проведенного анализа представлена в таблице. Средние размерно-весовые характеристики приведены с указанием величины стандартного отклонения соответствующего параметра.

**Размерно-возрастная структура популяции *D. bugensis* в Волжском плесе
Куйбышевского водохранилища в сентябре 2001 г.**

Возраст	Длина, мм	Высота, мм	Толщина, мм	Масса, мг	Высота/Длина
0+	9,8±3,1	7,0±1,1	4,5±0,9	125±76	0,63±0,03
1+	13,9±1,1	8,8±1,1	5,8±0,7	338±78	0,63±0,03
2+	16,9±1,3	10,2±0,5	7,2±0,4	578±90	0,64±0,04
3+	21,8±2,0	13,1±1,2	9,3±1,6	1223±217	0,60±0,03
4+	24,4±1,4	14,7±1,0	11,2±1,0	1864±223	0,61±0,03
5+	26,9±1,2	15,8±1,2	12,0±0,9	2507±310	0,60±0,01
6+	30,5±1,1	18,0±1,3	17,0±1,2	4534±645	0,60±0,03

Вселенцы понто-каспийского комплекса в составе ихтиофауны

Из представителей понто-каспийского морского фаунистического комплекса в состав ихтиофауны Куйбышевского водохранилища попали тюлька (*Clupeonella cultriventris caspia* Svetovidov), бычок кругляк (*Neogobius melanostomus* Pall.), звездчатая пугловка (*Benthophilus stellatus* Sauvage) и черноморская пухлощекá игла-рыба (*Syngnathus nigrolineatus caspius* Eichw.). *C. cultriventris caspia* впервые появилась в 1964 г. в нижних участках водохранилища и стала массовой к 1967 г. *S. nigrolineatus caspius* появилась в Сусканском заливе в 1962 г., стала постоянно встречаться в верхнем участке Волжского отрога с 1995 г., в устье реки Казанка среди нитчатых водорослей с 1996 г. Предполагается, что ее молодь попала из Цимлянского водохранилища по Волго-Донскому каналу или вместе с мизидами при работах по их акклиматизации. *N. melanostomus* в Волжско-Камском плесе стал ловиться в зимний период с 1997 г., ранее обнаруживаемый в пище налима. *B. stellatus* в последнее время встречается на биотопах с песчаным грунтом в Волжском и Камском отрогах на глубинах до 10 м, попадает в бентосных сборах.

Заключение

Проведенные исследования выявили, что акклиматизация и самовселение гидробионтов Понто-Каспийского комплекса привели к изменениям в структуре зообентосных сообществ в Куйбышевском водохранилище. Понто-Каспийские вселенцы стали доминантами не только в большинстве типичных биоценозов Средней Волги, но и сформировали новый, эпипелофильный тип биоценоза. Виды-вселенцы натурализовались и стали важными компонентами пищи ценных видов рыб. Высокая значимость Понто-Каспийских вселенцев в экосистеме Куйбышевского водохранилища обуславливает необходимость в продолжении изучения их биологии и взаимоотношений с аборигенными видами.

Литература

- Бондаренко Л. Ф. Мизиды приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища // В кн.: Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов, Казань, 1983, 157—158.
- Егерева И. В. Краткие итоги работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных // Закономерности формирования кормовой базы и ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. Тр. Тат. Отд. ГосНИОРХ, 1970, вып. 11, 48—50.
- Егерева 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, 252—237.
- Жохов А. Е. Паразиты-вселенцы бассейна Волги: современное состояние проблемы // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. 27—31 августа 2001 г., Борок, Россия: Тез. Докл., Ярославль, 2001, 262264.
- Иоффе Ц. И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных // Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 100, 226 с.
- Калайда М. Л. К вопросу об акклиматизации полихет в Куйбышевском водохранилище // В кн.: VII съезд гидробиологического общества РАН, Казань, 1996, т. 1, 189—192.
- Калайда М. Л. Виды-акклиматизанты понто-каспийского комплекса в формировании зообентоса Куйбышевского водохранилища, Казань, 2001, 38 с.
- Калайда М. Л., Любарская О. Д. К вопросу о зараженности паразитами синца в Куйбышевском водохранилище // Проблемы охраны здоровья рыб в аквакультуре. Сборник тезисов докладов научно-практической конференции 21—22 ноября, М., 2000, 69—70.
- Курбангалиева Х. М. Конспекты лекций по гидробиологии, Казань, 1974, 69 с.
- Лукин А. В., Иоффе Ц. И., Егерева И. В. Современное состояние работ по акклиматизации рыб и кормовых животных в Куйбышевском водохранилище // В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР, М.: Наука, 1968, 145—148.
- Моловцов В. П. Распространение полихеты *Hypania invalida* Grube в Куйбышевском водохранилище // Рыбное хозяйство, 1986, № 5, 59—40.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Экология каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне // Зоологический журнал, 1953, т. 32, вып. 2, 203—211.

ЗООПЛАНКТОН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА КАК КОРМОВАЯ БАЗА РЫБ-ПЛАНКТОФАГОВ

Крылов А. В., Добрынин А. Э.,
Кияшко В. И.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия

Зоопланктон — вторичное звено в трофической цепи водных экосистем, играет большую роль в их структурно-функциональной организации. Потребляя фито- и бактериопланктон, принимает участие в процессах самоочищения, используется в мониторинге экологического состояния водных объектов разного типа и является важнейшим компонентом пищи многих видов рыб.

Структурная организация зоопланктона при влиянии рыб-планктофагов неоднократно исследовалась и описана для водных объектов различного типа. Были получены результаты в рыбоводных прудах, где после зарыбления наблюдалось резкое падение биомассы зоопланктона до минимальных величин (Брагинский, 1957). В масштабе Рыбинского водохранилища при изучении роли снетка в структурных перестройках планктонного сообщества было отмечено, что в центре скоплений, где наибольшая плотность рыб, биомасса зоопланктона уменьшается в несколько раз, но в течение суток восстанавливается за счет переноса планктеров (Иванова, 1982).

Активное заселение и развитие в водохранилищах Верхней Волги нового вида-планктофага — черноморско-каспийской тюльки (*Clupeonella cultriventris* Nordmann) — заставляет вновь обратиться к этому вопросу. Настоящие исследования были проведены с целью характеристики пелагического зоопланктона Рыбинского водохранилища как кормовой базы рыб-планктофагов, а также выяснения особенностей его организации в зонах скопления рыб.

Материалы и методы

Интегральные по вертикальному столбу воды пробы зоопланктона были собраны планктонобатором объемом 10 л в июне, августе и сентябре 2000 г. на 17—20 станциях, охватывающих всю акваторию Рыбинского водохранилища. Обработка проб проводилась по стандартной методике (Киселев, 1956). Структурная организация сообществ оценивалась по численности, биомассе и числу видов зоопланктеров, индексу Шеннона и доминирующим видам.

Результаты и их обсуждение

В летний период были зарегистрированы высокие показатели численности (от 33 до 100, в среднем 46 тыс./м³) и биомассы (от 1 до 8, в среднем 3,8 г/м³) зоопланктона, что характеризовало Рыбинское водохранилище, как водоем «выше средней кормности» (Пидгайко, Александров, Иоффе и др., 1968). Наибольшего количественного развития зоопланктон достигал в Моложском и Шекснинском плесах за счет наиболее богатого развития в зонах седиментации (табл. 1).

Основу численности на большинстве участков составляли *Copepoda*, лишь в Шекснинском плесе доминировали *Cladocera* (табл. 1). По биомассе на всех плесах преобладали ветвистоусые ракообразные, причем их максимальное относительное обилие фиксировалось в Шекснинском плесе.

Таблица 1

Средние величины количественного развития зоопланктона
Рыбинского водохранилища в летний период 2000 г.

Плес	Численность				Биомасса			
	Общая, тыс. экз./м ³	Rota- toria, %	Cope- poda, %	Clado- cera, %	Общая, г/м ³	Rota- toria, %	Cope- poda, %	Clado- cera, %
Шекснинский	56,8	5,7	45,3	48,9	3,9	0,1	4,3	95,6
Моложский	78,0	6,5	48,9	44,5	4,9	0,1	8,4	91,6
Главный	44,2	7,1	50,1	42,8	3,2	0,2	7,5	92,3
Волжский	38,9	15,3	49,3	35,7	2,8	3,8	23,2	76,3

Среди доминирующих по численности видов отмечены науплиальные стадии *Cyclopoida*, *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Daphnia galeata* Sars, *D. cristata* Sars, *Bosmina longispina* (Leydig). По биомассе доминировали крупные виды *Cladocera* — *Daphnia galeata*, *D. cristata*, *Bosmina longispina*.

В осенний сезон численность зоопланктона на акватории водохранилища составляла в среднем 35 тыс. экз./м³, биомасса — 0,3 г/м³. Снижение биомассы зоопланктона в осенний сезон характеризовало водохранилище как малокормный водоем. Максимальная плотность организмов регистрировалась на участках Шекснинского плеса — 33 тыс. экз./м³ и 0,9 г/м³, минимальная — на участках Центрального плеса — 18,5 тыс. экз./м³ и 0,2 г/м³. Наибольшего относительного обилия по численности достигали ветвистоусые — в среднем 50%. Среди доминирующих по численности видов отмечались *Bosmina longispina* и *Euchlanis dilatata* Ehrenberg. По биомассе, как и в летний период, первенствовали ветвистоусые ракообразные, составляя в среднем 83,1% от общей за счет доминирования *Bosmina longispina*.

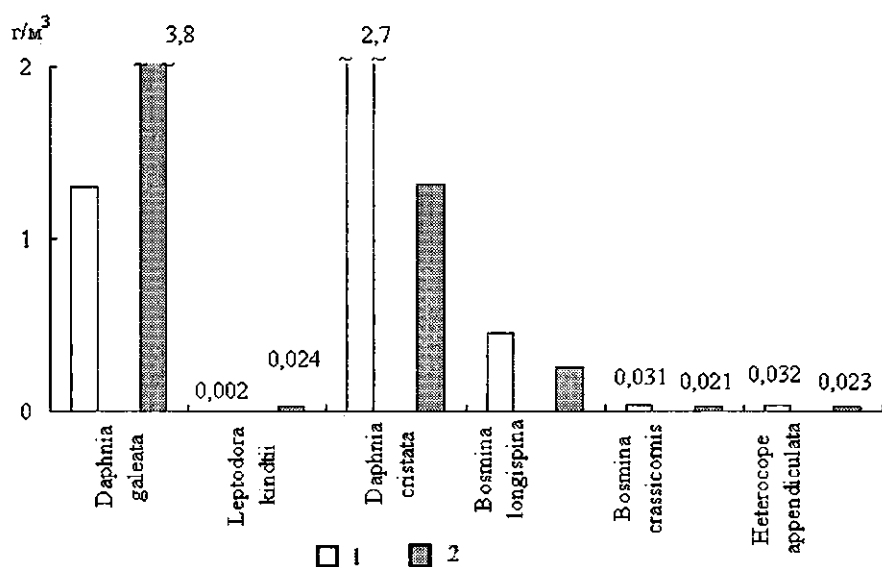
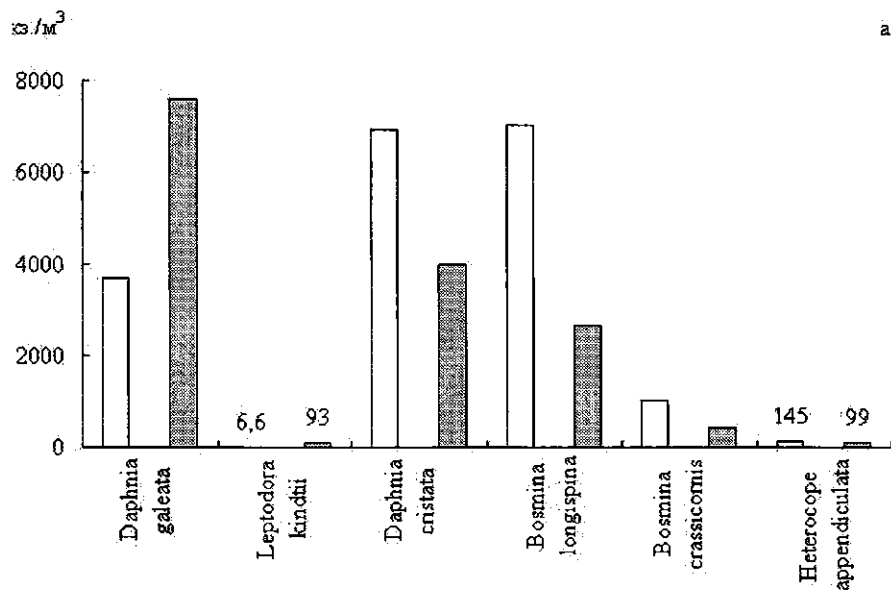


Рис. Численность (а) и биомасса (б) некоторых видов организмов зоопланктона:
1 — в присутствии тюльки; 2 — без тюльки

Анализ содержимого желудков тюльки показал, что в летний период основу питания составляли веслоногие ракообразные — *Calanoida* (19,7%), копепоидитные стадии *Cyclopoida* (в среднем 5,3%), ветвистоусые ракообразные — представители pp. *Leptodora* (в среднем 29,1%), *Bythotrephes* (в среднем 12,9%), *Daphnia* (в среднем 20,1%), *Bosmina* (в среднем 9,2%). В осенний период основу питания составляли *Bosmina* (в среднем 38,1%), *Bythotrephes* (в среднем 33,4%), *Cyclopoida* (в среднем 15,4%), *Daphnia* (в среднем 9,7%), *Chydoridae* (в среднем 8,4%), *Leptodora* (в среднем 5,2%). Не сложно заметить сходство в составах доминирующих видов в зоопланктоне и в пищевых комках тюльки. Об этом свидетельствует и высокий коэффициент корреляции — $r = 0,66$ ($p = 0,001$). Основные различия касаются крупных видов ракообразных — *Leptodora*, *Bythotrephes* и *Heteroscope*, которые, по всей видимости, не образуют достаточно плотных скоплений для уловов планктонобаторометром, но плотность которых достаточна для избирательного питания тюльки.

При общей тенденции сходства ядра видов, доминирующих в сообществах зоопланктона и видов, используемых планктофагами в пищу, мы можем ожидать наличие структурных перестроек ценозов при массовом скоплении рыб. В летний период при большей плотности рыб-планктофагов на различных участках акватории водохранилища наблюдалось сокращение численности и биомассы *Daphnia galeata* в 2 и 2,5 раза соответственно, *Leptodora kindtii* (Focke) — в 13,3 и в 10 раз (рис. а, б). Однако высокие плотности рыб являются не только фактором выедания крупных организмов, но и маркером скоплений организмов животного планктона. Так, в летний период на участках, где были зафиксированы планктофаги, регистрировалось более высокие численности и биомассы *Daphnia cristata* (в 2 и в 2,1 раза), *Bosmina longispina* (в 2,7 и 1,8 раза), *B. crassicornis* Lilljeb. (в 2,5 и 4 раза); *Heteroscope appendiculata* Sars (в 1,5 и 1,4 раза).

В осенний период именно на участках с наибольшей численностью рыб-планктофагов отмечались наибольшее развитие *Bosmina longispina*, *B. crassicornis*, *Daphnia cucullata* Sars, *Diaphanosoma brachyurum* (Levin), ювенильных стадий развития *Cyclopoida*. В целом были получены некоторые достоверные корреляционные зависимости между количеством развитием некоторых видов зоопланктеров и плотностью рыб-планктофагов (табл. 2).

В целом, на начальном этапе исследований, мы можем заключить, что по уровню развития зоопланктона Рыбинское водохранилище относится к средnekормным водоемам и вполне способно обеспечить пищевые потребности рыб-планктофагов, в том числе и вида-вселенца — черноморско-каспийской тюльки. Выявлено, что наличие плотных скоплений рыб вызывает снижение численности и биомассы крупных видов зоопланктеров, но одновременно может служить маркером наиболее богатых сообществ.

Основные корреляционные зависимости между количественным развитием некоторых видов зоопланктеров и плотностью рыб-планктофагов

Показатели	Коэффициент корреляции
Численность <i>Daphnia cristata</i>	0,69
Численность <i>Bosmina crassicornis</i>	0,78
Численность <i>Calanoida</i>	-0,77
Биомасса <i>Daphnia cristata</i>	0,63
Биомасса <i>Bosmina crassicornis</i>	0,66
Биомасса <i>Calanoida</i>	-0,65

N = 45; p < 0,05

Работа поддержана грантом РФФИ № 01-04-48542.

Литература

- Брагинский Л. П. Динамика прудового зоопланктона и ее изменения под влиянием удобрений // Автореф. дисс. канд. наук, Киев, 1957, 17 с.
- Иванова М. Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек, Рыбинск, 1982, 145 с.
- Киселев И. А. Методы исследования планктона // В кн.: Жизнь пресных вод, М. — Л., 1956, т. 4, ч. 1, 183—265.
- Пидгайко М. Л., Александров Б. М., Иоффе Ц. И., Максимова Л. П., Петров В. В., Саватеева Е. Б., Салазкин А. А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов северо-запада СССР // Изв. ГосНИОРХ, т. 67, 1968, 205—228.

**ПИЯВКИ *CASPIOBDELLA FADEJEWI* (EPSTEIN, 1961)
И *ACIPENSEROBDELLA VOLGENSIS* (ZYKOFF, 1903) —
ВСЕЛЕНЦЫ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ
ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ**

Лапкина Л. Н., Свирский А. М.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия
E-mail: lapkina@ibiw.yaroslavl.ru, svirs@ibiw.yaroslavl.ru

Семейство рыбьих пиявок (*Piscicolidae*) согласно классификации В. М. Эпштейна делится на 3 подсемейства и насчитывает 120 видов, паразитирующих на рыбах пресных, солоноватых и морских водоемов (Эпштейн, 1989). Пиявки *Caspiobdella fadejewi* и *Acipenserobdella volgensis* отнесены к подсемейству *Piscicolinae*. В его инфраструктуре 8 триб, включающих 15 родов, 48 видов, обитающих в континентальных водах Северного полушария. *C. fadejewi* и *A. volgensis* включены в состав трибы *Piscicolini*, насчитывающей 12 видов, большая часть которых, в том числе и названные виды — представители Палеарктики, не встречающиеся в другой части Голарктической области — Неарктике (Эпштейн, 1989). Первоначально оба вида входили в р. *Piscicola* Blainville, 1818. Ревизия системы рыбьих пиявок, предпринятая В. М. Эпштейном на основании строения их полового аппарата и других особенностей, позволила перевести пиявку *Piscicola fadejewi* в р. *Caspiobdella* Epstein, 1966, а *Piscicola volgensis* (Зыков, 1903) выделить в особый р. *Acipenserobdella* Epstein, 1969 (Эпштейн, 1969). Новая классификация, по мнению Е. И. Лукина, хорошо отражает естественные эколого-географические группы пиявок. К одной из них, к группе палеарктических эндемиков с ограниченным распространением, он отнес обсуждаемые виды, поместив их в подгруппу представителей каспийской фауны (Лукин, 1976)¹. К этой подгруппе, согласно Е. И. Лукину, принадлежат 5 видов пиявок, в том числе виды р. *Caspiobdella*: *C. tuberculata* Epstein, 1966, *C. caspica* Selensky, 1915 и *C. fadejewi*. «К ней же, возможно, близок род *Acipenserobdella* с единственным видом *A. volgensis*». (Лукин, 1976, стр. 142). Литературные данные свидетельствуют, что *C. fadejewi* ранее обитала в реках (Ворскле, Дунае, Днестре, Днепре, Доне, Северском Донце) и водохранилищах (Береславском, Варваровском, Кар-

¹ Большинство видов р. *Piscicola* рассредоточено по другим зоогеографическим областям, например, в Неарктике — *P. punctata* (Verrill, 1871), либо относятся к другим группам в Палеарктике, в частности *P. geometra* (L., 1761) — транспалеаркт, или к другим подгруппам в группе эндемиков, как *P. respirans* Troschel, 1850 — бореальный вид.

ловском, Цимлянском) Азово-Черноморского бассейна и отсутствовала в многочисленных сборах пиявок с Волги (Эпштейн, 1962, 1963, 1969; Лукин, 1976). Первый факт обнаружения в Волге этого вида зарегистрирован Ю. С. Донцовым (1969) в Волгоградском водохранилище при исследовании им 26 видов частичковых рыб (3 499 экз.) на наличие у них пиявок в период с 1963 по 1967 гг. *C. fadejewi* была найдена только в верхней зоне водохранилища (Каюковская воложка и Балаковский рукав), хотя обследовались также его средняя и нижняя зоны. Пиявки были сняты с 2 видов рыб: густеры *Blicca bjoerkna* (26 экз.; экстенсивность 7,68%; средняя интенсивность — 1 экз.) и леща *Abramis brama* (соответственно, 256 экз.; 12,5%; 3,6 экз.) (Донцов, 1969). Это событие прошло незамеченным, и в книге «Волга и ее жизнь» (1978) не отражено — список паразитофауны рыб Волги не включает в себя *C. fadejewi* (Изюмова, 1978).

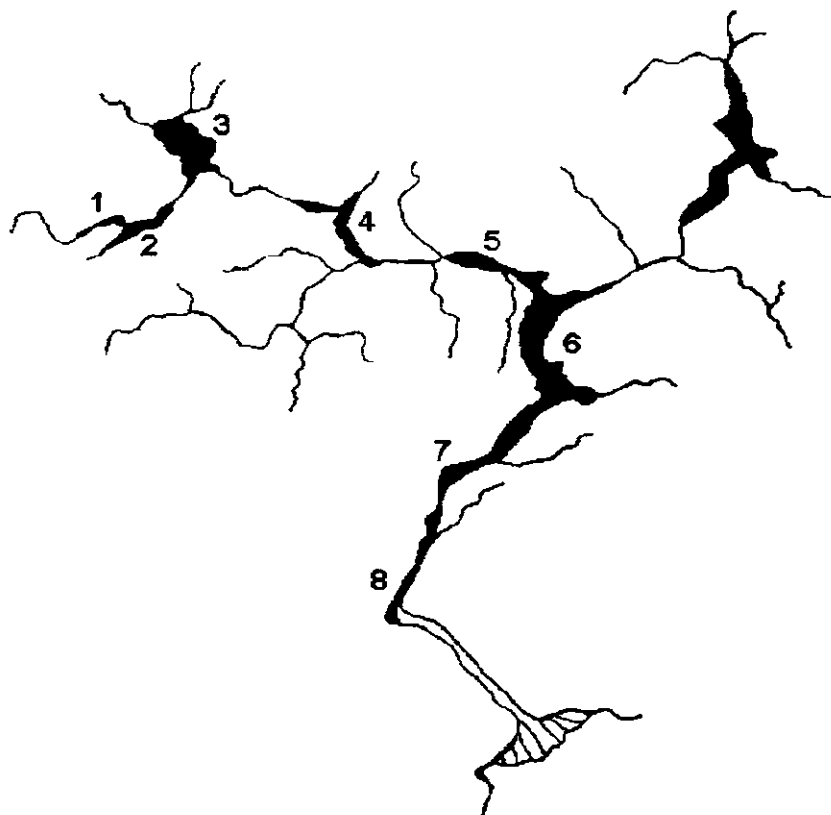


Рис. 1. Схема волжских водохранилищ: 1 — Ивановское, 2 — Угличское, 3 — Рыбинское, 4 — Горьковское, 5 — Чебоксарское, 6 — Куйбышевское, 7 — Саратовское, 8 — Волгоградское

В конце семидесятых годов в Рыбинском водохранилище собрана большая коллекция пиявок с 6 видов рыб, в которой впервые широко представлена *C. fadejewi*, наряду с традиционной для этого водоема *Piscicola geometra* L (Эпштейн, Лапкина, 1980). По мнению В. М. Эпштейна появление *C. fadejewi* вдали от исторически сложившегося ареала этого вида (реки и водохранилища Азово-Черноморского бассейна) связано с проникновением его в Волгу по каналу Волго-Дон. Экспедиционные сборы 1981 и 1987 гг., выполненные летом в волжских водохранилищах (рис. 1), подтвердили, что пиявка *C. fadejewi* встречается по всему волжскому каскаду (табл. 1), а в некоторых водохранилищах (Иваньковском и Угличском) экстенсивность инвазии леща достигает 100% (Лапкина, Котов, 1983).

Таблица 1

Зараженность леща пиявкой *C. fadejewi* в волжских водохранилищах

Водохранилище	Осмотрено рыб, экз.	Инвазировано рыб, экз.	Обнаружено пиявок, экз.	Экстенсив- ность, %	Средняя интенсив- ность, экз.
Июнь—июль 1981 г.					
Иваньковское	43	43	1200	100,0	27,9
Угличское	12	12	669	100,0	55,8
Рыбинское	363	222	1465	61,1	6,6
Горьковское	139	112	1329	80,6	11,9
Чебоксарское	11	1	2	9,1	2,0
Куйбышевское	65	58	486	89,2	8,3
Август—сентябрь 1987 г.					
Рыбинское	61	21	51	33	2,4
Горьковское	75	60	317	80,0	5,2
Чебоксарское	30	28	303	93,3	10,8
Куйбышевское	20	18	400	90,0	22,2
Саратовское	20	20	440	100,0	22,0
Волгоградское	59	47	522	79,7	11,1

Распределение пиявки *C. fadejewi* в каждом из водоемов неравномерно и отчасти зависит от антропогенной нагрузки, испытываемой биотопом. Как правило, выше крупных городов рыба поражена пиявками сильнее, чем ниже по течению, куда впадают городские стоки. В Рыбинском водохранилище показатели зараженности леща *C. fadejewi* положительно коррелируют с удаленностью мест его обитания от г. Череповца — основного поставщика в Шекснинский плес водохранилища бытовых и промышленных стоков (рис. 2). Последние содержат ароматические и полиароматические углеводороды, тяжелые металлы и прочие высокотоксичные загрязнители.

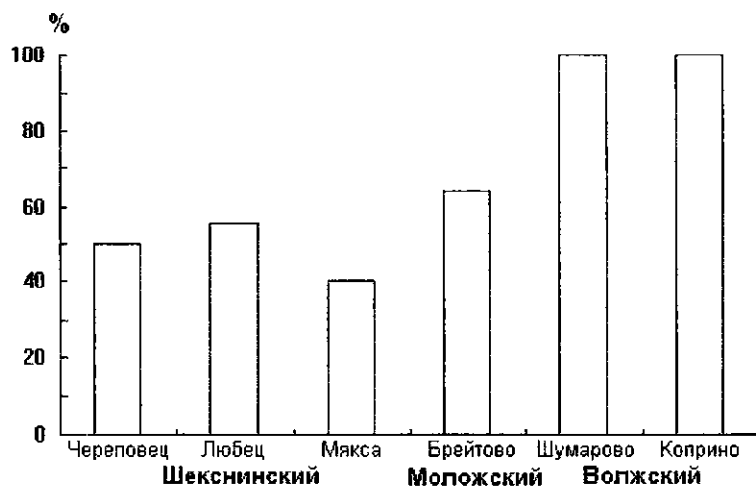


Рис. 2. Схема Рыбинского водохранилища и диаграмма экстенсивности заражения (%) леща пиявкой *Caspiobdella fadejewi* в разных плесах. По оси ординат: экстенсивность заражения, %

Помимо *P. geometra* и *C. fadejewi* в водохранилищах Верхней и Средней Волги авторами впервые обнаружена пиявка *A. volgensis*: в Рыбинском водохранилище в 1992 г., Горьковском — в 1997 г. В первом случае найдено 10 экз. среди 570 особей *C. fadejewi*, снятых с лещей, во втором — 1 и 21 экз., соответственно. Ранее, во время экспедиции 1987 г., этот вид червей был отмечен нами южнее — в Куйбышевском (на 1 леще) и Волгоградском водохранилищах (на 1 стерляди *Acipenser ruthenus* и 4-х лещах). Тогда было найдено всего 6 экз. при просмотре 265 лещей, 55 стерлядей, 6 сомов *Silurus glanis*, 5 судаков *Stizostedion lucioperca*, 4 язей *Leuciscus idus*. Ни в Горьковском, ни в Рыбинском водохранилищах в тот год *A. volgensis* не была отмечена, как впрочем, и в экспедиции 1981 г. при обследовании 633 лещей из 6 волжских водохранилищ (табл. 1).

Ихтиопаразитологические исследования проводились в бассейне р. Волги на протяжении 100 лет до ее зарегулирования. Они обобщены Е. А. Богдановой и Н. П. Никольской (1965). Эти авторы свидетельствуют: «В Волге наблюдается слабая зараженность рыб пиявками» (Богданова, Никольская 1965, стр. 11). Сводка паразитофауны рыб реки в то время включала 5 видов пиявок, в их числе — *Piscicola volgensis*¹. Ее находили несколько раз с 1903 г. (когда пиявка впервые была описана В. П. Зыковым) на стерляди *Acipenser ruthenus*, осетре *Acipenser guldentstadtii*, севрюге *A. stellatus* (Плотников, 1909; Шеголев, 1922; Бенинг, 1924) у г. Саратова; южнее Саратова — у пункта Тумак (Догель, Быховский, 1939); севернее Саратова — г. Вольск (Никольская, 1940). Позже *P. volgensis* отмечена на молоди осетровых в Нижней Волге (Дубинин, 1952) и на шипе *A. nudiventris* (Эпштейн, 1962), и не обнаружена в районе Верхней и Средней Волги (Изюмова, Шигин, 1958). После зарегулирования реки вид долго сохранял прежний ареал: его отмечали в Волгоградском водохранилище (Решетникова, 1967; Иванов, 1969; Донцов, 1969; Изюмова, 1978) и не упоминали в паразитофауне Куйбышевского (Кошева, 1961), Горьковского (Барышева, 1960; Маштаков, 1979) и Рыбинского водохранилищ (Изюмова, 1978). В настоящее время этот вид пиявки внесен в список паразитов рыб Верхней Волги (Жохов, 2000, 2001).

Новое родовое название *Acipenserobdella*, данное пиявке *P. volgensis* В. М. Эпштейном (1969), отражает ее специфичность по отношению к хозяину — осетровым рыбам. Редкие находки ее на карповых считались случайными (Решетникова, 1967; Донцов, 1969; Эпштейн, 1987). Но в водоемах Верхней и Средней Волги пиявка *A. volgensis* обнаруживалась нами всегда на леще. В Верхней Волге осетровые представлены только стерлядью, а в Средней — Горьковском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах, кроме того, малочисленными популяциями русского и

¹ Остальные в сводке: *Piscicola geometra*, *Cystobranchnus* (= *Piscicola*) *fasciatus* Kollar, 1842, *Cystobranchnus mammillatus* (Malm, 1863), *Hemiclepsis marginata* (Müller, 1774).

сибирского осетров, причем последний является акклиматизантом. В Ивановском и Угличском водохранилищах стерлядь отнесена к исчезающим видам, а в Рыбинском — к редкому (случайному) виду, подвергнувшемуся реинтродукции. Таким образом, в рассматриваемом регионе, специфичные хозяева пиявки *A. volgensis* — осетровые, весьма малочисленны, в отличие от леща, который распространен здесь повсеместно и является обычным видом с высокой численностью во всех водохранилищах (Слынько и др., 2000). Пиявки-эврифаги *C. fadejewi* и *P. geometra*, паразитируя на многих видах рыб, в том числе на осетровых и леще, составляют мощную конкуренцию *A. volgensis*. По нашим и литературным данным *P. geometra* использует более 30 видов рыб в качестве хозяев; *C. fadejewi* — на половину меньше, отдавая предпочтение лещу. При этом, если зараженность пиявками *P. geometra* носит ярко выраженный сезонный характер (летом у всех видов рыб она практически равна нулю), то *C. fadejewi* присутствует на рыбе (табл. 2) круглый год. Широкий видовой спектр рыб-хозяев у этих пиявок, наряду с другими причинами, способствовал значительному повышению их численности в волжских водохранилищах (Лапкина и др., 2002). Эти обстоятельства, а также то, что их ареалы, перекрывают места наибольшего распространения *A. volgensis*, усугубляют для последнего вида межвидовую конкуренцию.

Таблица 2

Соотношение сезонной зараженности леща *A. brama* пиявками *C. fadejewi* и *P. geometra* в Рыбинском водохранилище

Месяц	Осмотрено рыб, экз.	Экстенсивность инвазии, %	Средняя интен- сивность, экз. <i>C. fadejewi</i>	% от всех пиявок	
				<i>C. fadejewi</i>	<i>P. geometra</i>
Январь	36	86,1	4,8	81	19
Февраль	22	92,0	6,8	85	15
Март	30	93,3	5,2	87	13
Апрель	15	86,7	6,8	86	14
Май	56	85,7	19,4	91	9
Июнь	25	76,0	15,5	100	0
Июль	10	60,0	16,5	100	0
Август	0	—	—	—	—
Сентябрь	153	64,1	3,5	99	1
Октябрь	16	62,0	4,7	100	0
Ноябрь	48	45,0	2,2	89	11
Декабрь	22	90,0	4,5	96	4

Сравнение показателей плодовитости 3 видов пиявок, их резистентности к питанию на случайном, неподходящем хозяине, свидетельствуют также не в пользу конкурентоспособности *A. volgensis*. Но некоторые особенности их репродуктивного поведения, носящие адаптивный характер, позволяют им в период размножения обеспечивать себе и потомству большую безопасность в сравнении с пиявками *P. geometra* и *C. fadejewi*¹. В отличие от них, особи *A. volgensis* часто спариваются на теле хозяина, а не только на субстрате. Это сокращает время поиска полового партнера, повышает вероятность его встречи. Продолжительность спаривания, когда пиявки особенно уязвимы для хищника, соответствует у них нескольким минутам, а не многим часам как у червей конкурентных видов. Родительские особи *A. volgensis* охраняют коконы, пока их хитиновая оболочка не затвердеет — прикрывают их телом в первые часы после кладки.

В свою очередь пиявка *C. fadejewi* чувствительнее *P. geometra* к неблагоприятным природным и антропогенным факторам среды. Она уступает последней по многим жизненно важным параметрам. А именно: эмбриональный период ее длиннее, как и весь цикл «от яйца до яйца»; особи мельче и короче, задняя присоска небольших размеров и поэтому плавательные способности *C. fadejewi* хуже, чем у *P. geometra*; в отсутствии хозяина молодые и взрослые каспиобделлы быстрее теряют способность к инвазии и гибнут раньше, чем писциколы (Лапкина, 1986). Несмотря на это, и сравнительно недавнее проникновение пиявки *C. fadejewi* в водоемы Волжского бассейна, система «*C. fadejewi* — лещ», достаточно устойчива и стабильность ее, как и высокая конкурентоспособность эктопаразита, обеспечивается рядом причин. В Рыбинском водохранилище присутствует одна весенняя генерация писциколид и несколько генераций каспиобделл и их коконов разных возрастов. Коконы в десятки раз токсикорезистентнее червей, и в случае гибели последних (в частности при антропогенном загрязнении), обеспечивают дальнейшее существование популяции. Относительная и абсолютная плодовитость пиявки *C. fadejewi* много выше таковой у *P. geometra*. (Лапкина, 1986). Численность леща, потенциального хозяина *C. fadejewi*, преобладает над численностью судака и щуки — основных хозяев *P. geometra* (Герасимов, Поддубный, 1999).

Таким образом, высказывание В. М. Эпштейна, сделанное им в 1980 г. по поводу обнаружения этого вида пиявок в Рыбинском водохранилище не лишены основания: «Внезапное появление *C. fadejewi* в большом количестве в водоеме, весьма удаленном от исторически сложившегося ареала этого вида, представляет несомненный интерес. Можно

¹ Знания о пиявке *A. volgensis* весьма ограничены и сводятся к ее краткому морфологическому и систематическому описаниям (Эпштейн, 1969; Лукин, 1976). Мы имели возможность в течении месяца, после снятия 10 пиявок с лещей, наблюдать за их жизнью в лабораторных условиях.

предположить, что это событие произошло недавно, и что *C. fadejewi* еще не успела вытеснить *P. geometra*, как это произошло в водохранилищах Волго-Дона, Северского Донца и других водоемах» (Эпштейн, Лапкина, 1980, с. 117).

На сегодня судьба вселенцев такова: *C. fadejewi* серьезный конкурент издавна обитающей по всей Волге пиявке *P. geometra* (на леще, наиболее распространенном и массовом виде ихтиофауны волжских водохранилищ, *C. fadejewi* всегда доминирует и составляет более 80% от обнаруживаемых пиявок); *A. volgensis* расширила ареал к северу, находится на стадии приспособления к новому хозяину — лещу (сем. карповых), но остается редким видом в водохранилищах Верхней и Средней Волги.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 01-04-48543.

Литература

- Барышева А. Ф. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища в первый год его существования // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, вып. 3 (6), 273—282.
- Бенинг А. Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов, 1924, 398 с.
- Богданова Е. А., Никольская Н. П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Изв. ГосНИОРХ, Л.: Лениздат, 1965, т. 60, 5—109.
- Герасимов Ю. В., Поддубный С. А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ, Ярославль, 1999, 171 с.
- Догель В. А., Быховский Б. Е. Паразиты рыб Каспийского моря // Тр. по комплексному изучению Каспийского моря АН СССР, 1939, вып. 7, 1—152.
- Донцов Ю. С. Материалы по пиявкам рыб Волгоградского водохранилища // В кн.: Материалы XXIII научн. конф., Волгоград. пед. ин-та, 1969, 110—112.
- Дубинин В. Б. Паразитофауна молоди осетровых рыб Нижней Волги // Ученые записки ЛГУ, 1952, № 141, 238—251.
- Жохов А. Е. Список паразитов рыб водоемов бассейна Верхней Волги // В кн.: Каталог растений и животных бассейна Волги. Биоразнообразие, Ярославль, 2000, 278—308.
- Жохов А. Е. Паразиты рыб Рыбинского и Горьковского водохранилищ // В кн.: Экологические проблемы Верхней Волги, Ярославль, 2001, 421—424.
- Зыков В. П. Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губернии // Бюлл. МОИП, 1903, т. XVII, № 1, 1—48.
- Иванов В. П. Паразитофауна осетровых Волго-Каспийского бассейна // В кн.: Паразиты животных Волгоградской области. Волгоград, 1969, 306—311.
- Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб Волги и волжских водохранилищ // В кн.: Волга и ее жизнь, Л.: Наука, 1978, 248—252.
- Изюмова Н. А., Шигин А. А. Паразитофауна рыб Волги в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ // Тр. Биол. ст. «Борок», 1958, т. 3, 364—383.

- Кошева А. Ф. Паразитофауна промысловых рыб Куйбышевского водохранилища (в первый год его существования) // Тр. Куйбышевск. мед. ин-та, 1961, т. 16, 79—97.
- Лапкина Л. Н. Биолого-экологические особенности рыбных пиявок *Caspiobdella fadejewi* (Epstein) и *Piscicola geometra* L. // В кн.: Биология и экология водных организмов, Л.: Наука, 1986, 195—207.
- Лапкина Л. Н., Комов В. Т. Новые данные о нахождении пиявки *Caspiobdella fadejewi* в волжских водохранилищах // Паразитология, 1983, т. 17, № 1, 70—72.
- Лапкина Л. Н., Жарикова Т. И., Свирский А. М. Зараженность рыб пиявками (сем. Piscicolidae) в волжских водохранилищах // Паразитология, 2002, т. 36, № 2, с. 132—139 (в печати).
- Лукин Е. И. Фауна СССР. Пиявки, Л.: Наука, 1976, 484 с.
- Маштаков А. В. Экологический анализ паразитофауны леща Горьковского водохранилища // Физиология и паразитология пресноводных животных, Л., 1979, 168—176.
- Никольская Н. П. Изучение паразитарно-бактериальных заболеваний рыб реки Волги. Фонды ВНИОРХ, 1940.
- Плотников В. Пиявки из окрестностей г. Саратова // Работы Волжск. биол. ст. Саратов, 1909, т. 3, № 5, 1—17.
- Решетникова А. В. Паразиты рыб нижнего бьефа Волжской ГЭС им. 22 съезда КПСС // Тр. Волгоградского отд. ГосНИОРХ, 1967, т. 3, 299—320.
- Слынько Ю. В., Кияшко В. И., Яковлев В. Н. Список видов рыбообразных и рыб бассейна р. Волги // В кн.: Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Биоразнообразие, Ярославль: изд-во ЯрГУ, 2000, 252—277.
- Шеголев Г. Г. Список пиявок, собранных Волжской биологической станцией // Работы Волжской биол. станции, 1922, т. VI, № 4, 241—246.
- Эпштейн В. М. Класс пиявки // Определитель паразитофауны пресноводных рыб СССР, М.-Л., 1962, 617—622.
- Эпштейн В. М. Рыбы пиявки пресных вод и морей СССР // Автореф. дис. канд. биол. наук. Харьков, 1963, 16 с.
- Эпштейн В. М. Ревизия родов *Piscicola* и *Cystobranchnus* (Hirudinea, Piscicolidae) // Проблемы паразитологии // Тр. 6-й научн. конф. общ. паразитологов УССР, Киев, 1969, т. 2, 86—287.
- Эпштейн В. М. Тип Кольчатые черви — Annelida // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР, Л.: Наука, 1987, т. 3, 340—373.
- Эпштейн В. М. Щетинконосные, черепахи и рыбы пиявки мировой фауны (системный подход к классификации и филогении) // Автореф. дисс. докт. Наук, Л., 1989, 34 с.
- Эпштейн В. М., Лапкина Л. Н. Новые сведения о биологии и географическом распределении *Caspiobdella fadejewi* (Epstein) // Тез. докл. IX конф. Украинск. паразит. общ-ва, 1980, 116—117.

ВЛИЯНИЕ МАССОВЫХ ИНВАЗИЙНЫХ ВИДОВ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСА ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Перова С. Н., Щербина Г. Х.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия
E-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru, gregory@ibiw.yaroslavl.ru.

Распространение каспийских видов по Волге, начавшееся еще тысячи лет назад после окончания ледниковой эпохи, продолжается и теперь (Карпевич, 1975). Сооружение водохранилищ, рост интенсивности судоходства, усиление загрязнения промышленными и бытовыми стоками, акклиматизационные мероприятия и многие другие факторы привели к значительным изменениям в фауне Волги. Гидротехническая реконструкция превратила реку с незаиленным дном и постоянным течением в систему слабопроточных водоемов с илистыми грунтами. Распространению некоторых видов и форм способствовало уменьшение течения, другие активно расселялись с судами. Особенно расширился ареал и численность дрейссены, заселившей водохранилища значительно интенсивнее, чем это было в реке, где течение сносило ее велигеры, а минеральные взвеси ухудшали условия питания (Мордухай-Болтовской и др., 1974).

Горьковское водохранилище, заполненное в 1955—1957 гг., — водоем озерно-речного типа. Его акваторию можно разделить на речную и озерную части, различающиеся по морфометрическим и гидрологическим особенностям. В речной части сохраняется значительная проточность, препятствующая заилению. Грунт представлен чистыми или слабозаиленными песками. В расширенной озерной части, отличающейся слабой проточностью преобладают серые илы. Сразу после сооружения водохранилища в нем появился моллюск *Dreissena polymorpha*, который успешно расселился и уже на второй год существования стал массовым видом (рис. 1). Процесс расселения дрейссены в Горьковском водохранилище проходил гораздо быстрее, чем в Ивановском и Рыбинском, в которых она стала массовым видом только на 15-й год существования водоемов (Волга и ее жизнь, 1978).

Вселение в водохранилище этого моллюска привело к распространению биоценоза *Dreissena polymorpha* — самого продуктивного в различных водоемах. Хотя частота встречаемости дрейссены в Горьковском водохранилище в 1981 г. несколько выше (24%) чем в 2000 г. (20%), однако средние величины численности и биомассы возросли в несколько раз (табл. 1).



Рис. 1. Карта распространения массовых видов-вселенцев в Горьковском водохранилище

Таблица 1

Средняя (ср.) и максимальная (макс.) биомасса (Б, г/м²) и численность (Ч, экз./м²) дрейссены в Горьковском водохранилище в различные годы

Год	Б ср.	Б макс.	Ч ср.	Ч макс.
1981	332,2±111,5	686,5	209±70	440
2000	617,1±321,2	1771,1	1092±682,6	3260

В 2000 г. в нижнем участке речной части Горьковского водохранилища (от Костромского расширения до г. Кинешма) впервые обнаружен второй вид рода *Dreissena* — *D. bugensis* (рис. 1). На большинстве станций численность бугской дрейссены составляла всего 1—2% от общей численности дрейссенид и только в районе г. Плес ее доля возрасла до 17%. Причем, на всех станциях отсутствовала молодь *D. bugensis*, а встречались особи размером от 24 до 34 мм, что соответствует возрасту +2—+3. На этих же станциях встречалась *D. polymorpha* размером от 3 до 26 мм, и доля ее сеголетков составляла около 70% от общей численности. В 50—60-х годах в волжских водохранилищах проводились акклиматизационные мероприятия, направленные на улучшение кормовой базы рыб. С этой целью в водоемы вселялись беспозвоночные каспийского комплекса — мизиды, моллюски, полихеты (Мордухай-Болтовской и др., 1974). В период с 1962 по 1965 гг. в водохранилище было интродуцировано 2 вида байкальских соровых гаммарид — *Micrurus possolskii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* (Steb.) (Юоффе, 1968). Последний вид успешно

расселился по всему водохранилищу и в дальнейшем проник во все водоемы Верхней Волги. В 1994 г. гмелиноидес впервые отмечен в оз. Белом (Щербина и др., 1997). В конце 70-х и начале 80-х, когда возросло влияние антропогенных факторов на качество воды и в водоеме усилились процессы заиления и эвтрофикации (Шахматова, Кравченко, 1983), *G. fasciatus* встречался редко и единично. Однако в начале 90-х годов в результате снижения антропогенной нагрузки экологические условия улучшились, и бокоплав снова стал обычным для Горьковского водохранилища видом (рис. 1). Типичный обитатель прибрежья и зоны зарослей, гмелиноидес редко опускается глубже 2—3 м, но в биоценозе дрейссены он встречался на глубинах от 6 до 13 м, достигая при этом высокой численности и биомассы. В кишечниках бентосоядных рыб, пойманных в биоценозе дрейссены Горьковского водохранилища, обнаружено от 2 до 5 особей *G. fasciatus*. Каспийская полихета *Hypania invalida* впервые была обнаружена в Горьковском водохранилище в 1992 г. (Щербина, 2001). К настоящему времени этот вид полностью заселил речной участок от г. Плес до г. Юрьевец (рис. 1). Если на Каспии максимальные размеры гипании составляют 11 мм, то в Горьковском водохранилище встречаются особи размером 25—29 мм, т. е. при продвижении на север максимальные размеры *H. invalida* возросли более чем в два раза. В настоящее время гипания является постоянным пищевым компонентом густеры, леща и плотвы речного участка Горьковского водохранилища. До конца 70-х годов Горьковское водохранилище считалось бедным по макрозообентосу, отличавшемуся низкой средней биомассой (3—4 г/м²) и однообразным видовым составом (Митропольский, Бисеров, 1982). В первой половине 80-х годов, когда происходило формирование стабильного на песчаных грунтах биоценоза дрейссены, средняя биомасса возросла до 8,5 г/м² (Бисеров, 1988). Наиболее существенный рост продуктивности произошел в конце 80-х годов — до 23 г/м² (Перова, 1992). В первой половине 90-х годов наблюдалось значительное увеличение видового разнообразия макрозообентоса на стандартных станциях: 1989 г. — 31 вид, 1993 г. — 58, 1995 г. — 71 вид. Особенно заметно возросло число видов моллюсков и личинок насекомых. Эти изменения наиболее заметны были в русловых участках, где чаще отмечен биоценоз дрейссены (Перова, 1998). Распространение в Горьковском водохранилище биоценоза *Dreissena polymorpha*, который характерен для глубин от 2 до 15 м, существенно улучшило условия обитания многих представителей донной фауны и привело к повышению продуктивности донных сообществ. В процессе своей жизнедеятельности моллюск фильтрует большое количество воды, обогащая грунт органическим веществом и способствуя самоочищению водоема. Агглютинаты и фекалии дрейссены служат кормом хирономидам, олигохетам и другим донным беспозвоночным. Максимальная численность олигохет, пиявок и инвазионных видов, *Gmelinoides fasciatus* и *Hypania invalida*, наблюдалась в биоценозе *D. polymorpha* (рис. 2) (Щербина, 2001).

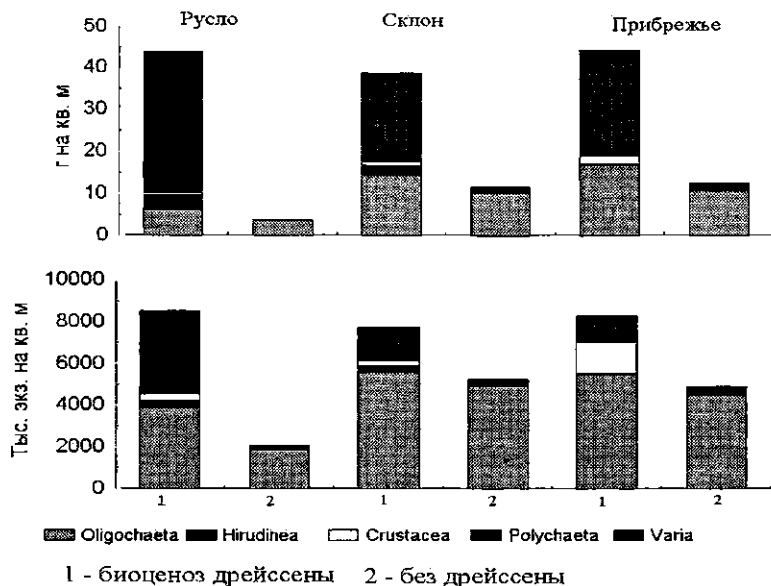


Рис. 2. Средняя численность и биомасса основных групп макрозообентоса в различных зонах Горьковского водохранилища летом 1992 г.

Причём, численность и биомасса донных макробеспозвоночных тесно связана с интенсивностью фильтрационной деятельности дрейссены, особенно в русловой части речного участка. В мае биомасса макрозообентоса в биоценозе дрейссены была в 1,8 раза выше, чем на станциях, где дрейссена отсутствовала, а в июле аналогичное превышение составило 11,5 раза. На станциях, расположенных на склоне, весеннее превышение биомассы составило 2,4, а летнее — 3,4 раза (табл. 2).

Таблица 2

Средняя численность (Ч, экз./м²) и биомасса (Б, г/м²) макрозообентоса в различных зонах речного участка Горьковского водохранилища весной и летом 1992 г.

Русло				Склон			
Весна		Лето		Весна		Лето	
Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
<u>3483</u>	<u>21,91</u>	<u>8190</u>	<u>43,93</u>	<u>13462</u>	<u>46,45</u>	<u>7703</u>	<u>38,56</u>
3571	12,00	2058	3,81	9220	19,38	5250	11,45

Примечание. Над чертой численность и биомасса макрозообентоса в биоценозе дрейссены, под чертой — то же самое на станциях, где друзы дрейссены отсутствовали.

Изменения в донной фауне Горьковского водохранилища, связанные с появлением в нем инвазионных видов *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, *Gmelinoides fasciatus* и *Hypania invalida*, привели к повышению продуктивности донных сообществ и улучшению кормовой базы бентосоядных рыб.

Работа поддержана РФФИ (проекты № 99-04-49089 и 01-04-48542).

Литература

- Бисеров В. И. Зообентос Горьковского водохранилища в первой половине 80-х годов // Биология внутренних вод: Информ бюл., Л.: Наука, 1988, № 77, 25—28.
- Волга и ее жизнь, Л.: Наука, 1978, 348 с.
- Иоффе Ц. И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. Изв. ГосНИОРХ, Л., 1968, т. 67, 7—29.
- Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов, М.: Пищевая промышленность, 1975, 432 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А., Иоффе Ц. И. Изменения в фауне Волги под влиянием антропогенных факторов // Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги «Волга-2», Борок : АН СССР, 1974, 7—11.
- Митропольский В. И., Бисеров В. И. Многолетняя динамика зообентоса в Горьковском водохранилище // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ, Л.: Наука, 1982, 145—153.
- Перова С. Н. Состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ бюл., СПб.: Наука, 1992, № 94, 34—40.
- Перова С. Н. Структура макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод, 1998, № 3, 29—33.
- Шахматова Р. А., Кравченко А. А., Ерофеева А. Н. Зообентос Горьковского водохранилища // Эколого-фаунистические исследования в нечерноземной зоне РСФСР, Саранск: Мордовский университет, 1983, 64—70.
- Щербина Г. Х. Аутоакклиматизация Каспийской полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) в бассейне Верхней Волги // Зоол. журн., 2001, № 3, 278—284.
- Щербина Г. Х., Архипова Н. Р., Баканов А. И. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // В кн. Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Зоопланктон, зообентос, Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна, Гидробиол. об-во РАН, 1997, 108—114.

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БОРЕАЛЬНО-АРКТИЧЕСКИХ И ПОНТО-КАСПИЙСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ВОЛЖСКОМ КАСКАДЕ

Ривьер И. К.

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия
E-mail: rivier@idiw.yaroslavl.ru*

Расселение — одно из основных свойств живой природы, важнейшее экологическое свойство вида. К заметному ускорению темпов расселения в середине XIX века привела гидростроительная деятельность человека. Многие гидробионты начали встречаться в местах, несвойственных им ранее.

По мнению И. И. Николаева (1985), возросшие в последние десятилетия XX века темпы расселения видов, определяются исключительно антропогенными факторами: гидростроительством, направленной акклиматизацией, судоходством, эвтрофированием. Роль этих факторов в расселении различается. Изменение природы водоемов в результате зарегулирования стока рек и эвтрофирования ведет к ускорению расселения видов в пределах ареала. В результате воздействия второй группы факторов, акклиматизации, судоходства и строительства крупных каналов, виды оказываются далеко от своих ареалов, на других континентах, за пределами таких географических преград, которые естественным путем они не смогли бы преодолеть. Все большую роль в таком расселении играет интенсивное трансокеаническое судоходство. Первые находки нововселенцев обычно обнаруживаются в портовых водах.

Акклиматизация — целенаправленное вселение видов все же влекло за собой внесение нежелательных организмов, которое ухудшало результаты акклиматизации или отрицательно воздействовало на всю экосистему водоема.

Активность расселения и приживания видов в новых условиях зависят от многих причин и факторов. По исследованиям И. И. Николаева (1985) в Балтике, Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1960) в Понтокаспии этих факторов несколько. Расселение идет от многовидовых популяций к маловидовым. Так, если центр видообразования полифемоидей — котловина Каспия, где их 23—25 видов, то на запад в сторону Азово-Черноморского бассейна расселились 4—1 вид, на восток в сторону Арала — 4 вида; на север, в Волжские водохранилища: Волгоградское, а также Цимлянское — 3—4 вида, далее вверх по Волге на север —

в Куйбышевское — 1 вид. На юг за пределы Волго-Каспийского бассейна (Турция оз. Гельджик) — 1 вид. На север за пределы Волго-Каспийского бассейна — 1 вид, за пределы континента — 1 вид.

Далеко от центра видообразования таксономической группы наиболее активно расселяются виды с более широким экологическим диапазоном (выраженные эврибионты) — это солоноватоводные (эстуарные) и литоральные виды. Среди полифемоидей — это лиманные понтоазовские виды или северо-каспийские из опресненной мелководной зоны *Cercopagis* (*Cercopagis*) *pengoi*, *Cornigerius*, *Podonevadne*. Южно-каспийские полифемоидеи: *Cercopagis* (*Cercopagis*) *mironyx*, *C. (C.) longiventris*, *Polyphemus exiguus* и т. д. — за пределами Среднего и Южного Каспия не встречаются. Таким же образом среди океанических стеногалинных полифемоидей расселяется неретический вид *Pleopis polyphemoides* (Rivier, 1998). Байкальский сорovýй, прибрежный вид *Gmelinoides fasciatus* не только успешно акклиматизирован во многих водоемах. На Верхней Волге он прижился давно, но последние годы уже активно расселился до оз. Белого, далеко от места его выпуска (Рыбинское и Горьковское водохранилища).

Объясняют успех расселения вида еще два положения, доказать которые столь очевидными примерами не удастся. Это только теоретические предположения. Майром (1974) высказана гипотеза, согласно которой вид в процессе своей эволюции проходит стадию, когда его способность к саморасселению наиболее выражена, максимальна. Широкие адаптационные свойства вида обычно связаны с его высоким полиморфизмом. Здесь примеры среди зоопланктеров самые разнообразные. Так, большая изменчивость *C. (C.) pengoi*, например, и *Cornigerius maeoticus maeoticus* (который дает морфы *C. m. bicornis*, *C. m. lacustris* и т. д.) совпадает с их эврибионтностью. Среди «северных вселенцев» имеются и другие примеры. Устойчивый морфологически вид *Cyclops kolensis* заселил всю Волгу, включая Волгоградское водохранилище, слабо проточные участки Дельты, Угличское, Ивановское водохранилища, озера Волговерховья, даже в оз. Байкал многочислен тот же *Cyclops kolensis*.

Второе теоретическое положение — это то, что виды — нововселенцы, образующие многочисленные популяции в новых водоемах, находят свободный биотоп, ненаселенную «нишу» и какое-то время, не испытывая конкуренции или давления близких форм, дают всплеску численности. Это положение может быть более уверенно высказано при вселении вида в новообразованный водоем, например, водохранилище. Но ведь виды вселяются в древние, казалось бы, несомненно сложившиеся экосистемы (Балтийское море, Великие озера Америки). Могут ли быть в таких системах «свободные экологические ниши»? Наверное, главное условие успешного внедрения вида заключается не в том, что он попал туда из балластных вод или при акклиматизации, или другим путем, а главное условие в том, что это древняя сложившаяся экосистема в наше

время расшатана, соотношение видов и групп нарушено, многие виды на грани исчезновения. Возможно, такое нестабильное состояние водоема и дает возможность инвазий видов, вносящих еще большую перестройку в антропогенно нарушенную экосистему.

Однако некоторые экосистемы, это обычно гипотермические озера — гиганты, более устойчивы к инвазии. Их котловины до сих пор сдерживают напор вселенцев. По мнению И. И. Николаева (1985), чем более стабильна и антропогенно ненарушена экосистема, тем меньше опасность вселения туда новых видов. Это как бы некоторая консервативность экосистемы. К таким зонам относится профундаль Ладоги, Онеги, Байкала.

Как уже упоминалось, наибольшего успеха достигают вселенцы во вновь образующихся экосистемах, какими и являются водохранилища, где водоем возникает вновь, заливая лесные почвы, поля, территории городов. Естественно, чем короче жизненный цикл гидробионтов, тем быстрее они заселяют новые акватории. Так, известно, что фито- и зоопланктон в водохранилище формируются за 2—3 года, зообентос за 3—4 года, ихтиоценоз за 10—15 лет (Волга и ее жизнь, 1978).

Создание Мариинской, Северо-Двинской систем 150—200 лет назад создало возможность проникновения в Волгу зоопланктонных форм из озер, расположенных на северо-западе, таких как Онега, Ладога, Белое, Кубенское и др. Однако озерные виды встречались в Волге и раньше единичными экземплярами, иногда образуя небольшие, нестабильные популяции в затонах, пойменных участках. Только создание озеровидных плесов создало условия настоящего вселения северных видов в Волжский бассейн. Вопросу расселения «северных вселенцев» посвятил много своих исследований Николай Андреевич Дзюбан (Дзюбан, 1963; Дзюбан, Урбан, 1968; Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). «Северные» планктонные виды преобладают среди вселенцев в Волжском каскаде, что естественно связано с течением Волги с севера на юг.

К северным вселенцам, расселяющимся в волжских водохранилищах, Н. А. Дзюбаном были отнесены: *Heterocope appendiculata*, *Cyclops kolensis*, *Limnosedra frontosa*, *Daphnia cristata*, *Bosmina longispina*, *Bythotrephes longimanus*. Кроме *C. kolensis* — это стенолимнофилы, развивающиеся летом в наиболее чистых участках пелагиали.

Пятнадцатилетние исследования зимнего, подледного зоопланктона показали, что существует целый холодолюбивый, зимний комплекс лимнических видов: 8 видов р. *Notholca*, среди них гигантская форма сходная с таковыми Ладоги и Байкала — *N. squamula frigida*, достигающая 500 мкм, гигантские синхеты — до 200—300 мкм *Synchaeta verrucosa* и *S. lakowitziana*, холодолюбивый *Conochiloides natans* — до 600 мкм и т. д. В Рыбинском водохранилище была обнаружена обычная в Белом и Сиверском озерах *Daphnia longiremis*. Эти виды образуют только зимние популяции, а летом они находятся в покоящихся стадиях,

весной некоторое время продолжают встречаться в более глубоких холодных слоях или центральных наименее прогреваемых весной акваториях водоема.

Зимний подледный комплекс, входящий в своеобразный подледный биоценоз, следует рассматривать в качестве настоящего нововселения, новообразования в Волжских водохранилищах. Зимние биоценозы не только своеобразны по своему составу, куда входят виды из арктических или высокогорных водоемов. Они характерны по своему функционированию. Плотные скопления зоопланктов обнаруживаются у нижней кромки льда, но наиболее высокие биомассы регистрируются вблизи окисклина. Процессы образования метана, сопровождаются и деятельностью метаноокисляющих бактерий, здесь же развиваются водоросли, способные к гетеротрофному росту, концентрируются простейшие, колониальные, ветвистые, диатомиды, циклопы. В количественном отношении металимниальные зимние биоценозы не уступают летним. Одни циклопы, в частности кольский циклоп, образует биомассу до 60 г/м^3 (Ривьер, 1986). Весной этот вид по всей Волге — основной кормовой объект планктоноядных рыб. Успешное развитие кольского циклопа в водохранилищах Волги обеспечено его сложным циклом размножения. Считалось, что этот моноциклический вид размножается подо льдом и сразу после его таяния. Молодь развивается до июня, достигает до IV копепоидитной стадии, переходит в диапаузу в наилке, где проводит весь безледный период. После становления льда всплывает из наилки и начинает расти. Оказалось, что такой цикл только у 97—99% численности популяции. Небольшая часть популяции (1—3%) созревает быстро и размножается с января всю зиму. Еще одна часть популяции продолжает лежать в диапаузе на дне зимой. Видимо, эти особи находятся в диапаузе не один год. Имея такие биолого-экологические расы *C. kolensis* как бы страхует себя от любых неблагоприятных нарушений в среде и сохраняется в виде популяций с высокой численностью.

Функционирование комплекса, состоящего из зимних видов, связано с продолжительностью периода ледостава, который, например, на Рыбинском водохранилище составляет в среднем 155 суток, но длится и до 190 суток. Продолжительность жизнедеятельности зимнего комплекса на Нижней Волге естественно короче.

«Северные вселенцы» (кроме зимнего комплекса) включают группу стенолимофилов, куда входит крупный рачок — битотреф. Во всем Волжском каскаде он населяет открытые озеровидные плесы, избегая зон, подверженных влиянию сточных вод. В Рыбинском водохранилище *Bythotrephes* дает максимальную зарегистрированную плотность — около 1000 экз./м^3 . Наибольшая численность наблюдается в годы максимального прогрева водохранилища. Огромное широтное распространение вида, его экологическая пластичность совпадают с его морфологической изменчивостью. Возможно, в данном случае мы имеем пример той фазы

в эволюции вида, когда он активно расселяется и успешно адаптируется к конкретной среде.

Другие «северные вселенцы», такие как *Limnosida frontosa*, *Heteroscope appendiculata* — крупные формы, активно выедаемые рыбами, также населяют пелагиаль. Они немногочисленны (до 1000—1500 экз./м³), но образуют заметную биомассу до 1—1,5 г/м³ (Столбунова, 2001; Соколова, 2001).

Bosmina longispina — один из доминантов в количественном отношении в зоопланктоне Рыбинского водохранилища. Рачек активно потребляется рыбами-планктофагами, в частности, северным вселенцем — снетком.

Daphnia cristata встречалась в Рыбинском водохранилище всегда, *D. longiremis* была обнаружена нами только в зимних биоценозах.

Учитывая многочисленные исследования, приводимые величины биомассы, можно утверждать, что в Волжском каскаде «северные вселенцы» образуют основу зоопланктона, и как крупные планктонные ракообразные являются избираемым кормом рыб.

Роль южной понто-каспийской фауны в планктоне Волжских водохранилищ значительно более скромная. До Куйбышевского водохранилища дошел *Cornigerius maeoticus maeoticus* (сообщения в 1991 и 1995 гг. В. И. Бычека и А. Ф. Тимохиной). В Куйбышевском водохранилище совместно обитают два хищных вида северного и южного происхождения — *H. appendiculata* и *H. caspia*. *Calanipeda aquae dulcis* — многочисленна во всей Нижней Волге. Это один из южных наиболее активно расселяющихся видов, который везде достигает значительных величин численности. В Волгоградском и Цимлянском водохранилищах обитают 4—5 видов полифемоидей: *Cornigerius maeoticus maeoticus* (и его разновидности), *Podonevadne trigona ovum*, *C. (Cercopagis) pengoi* и *Bythotrephes*. В этих водоемах совместно присутствуют близкие хищные формы *C. (Cercopagis) pengoi* и *Bythotrephes*. Однако каковы их пищевые спектры, как они воздействуют на зоопланктон и конкурируют друг с другом — эти вопросы остаются неизученными.

Заселение Нижней и Средней Волги полифемоидеями идет не из Северного Каспия, а из Азовского моря и Цимлянского водохранилища. Подонида, внедрившиеся в Волгоградское и Куйбышевское водохранилища, — это понто-азовские, а вовсе не Каспийские подвиды. Они имеют значительные морфологические отличия, разную степень изменчивости. Азовские подвиды более пластичны экологически. По-видимому, и расселяется на север тоже понто-азовский *C. (C.) pengoi*. Если рассмотреть карту расселения полифемоидей по рекам, текущим на юг, впадающим в Черное, Азовское и Каспийское моря, то в западном направлении полифемоидеи по рекам продвинулись значительно дальше на север. Возможно, здесь сказываются климатические факторы. Первым расселяется в северном направлении азовский *Cornigerius maeoticus maeoticus*. Этот подвид настолько морфологически пластичен, что в Цимлянском водо-

хранилище встречается кроме этой формы особи, попадающие под диагнозы *Cornigerius bicornis*, *C. lacustris*. Кроме того, образуются все возможные переходные морфы от типичной к этим двум. В тех группах животных, где имеется ряд постепенных переходов от одного вида к другому и нет «пробелов» между ними, наблюдается состояние усиленного видообразования (Дорогостайский, 1923; Кожов, 1962). Такие процессы наблюдаются в группе Polyphemoidea, в р. *Bythotrephes*, *Cornigerius*, *Podonevadne*. Глубоководная котловина Среднего и Южного Каспия, благодаря своеобразию своей фауны ракообразных, — пример так называемого «скопления видов», наблюдающегося и в древних пресных озерах (Байкал, Танганьика и т. д.) (Майр, 1974). Однако большинство видов из «скопления» в своем распространении ограничены областью глубоких котловин этих озер, не распространяются за их пределы. Иначе ведут себя виды, населяющие мелководья таких водоемов. Они активно расселяются за их пределы. Так, расселились далеко за пределы мелководного Северного Каспия *C. (C.) pengoi*, *Cornigerius* и *Podonevadne*. Этот процесс происходил несколько десятков тысяч лет назад при образовании Манычского пролива (Мордухай-Болтовской, 1960) и продолжается на наших глазах.

В заключении можно предположить, что не только перечисленными факторами стимулируется процесс расселения видов. Огромные объемы сброса подогретых вод ТЭС, подогретых, загрязненных биогенами и органическими веществами городских и промышленных сточных вод, создают очаги, где поселяются и размножаются, распространяясь на значительные акватории, виды южного происхождения, характерные для эвтрофированных, осолоненных вод. Чем больше будут изменяться, отдаляясь от естественного состояния водные экосистемы, тем большая вероятность вселения в них чужеродных видов.

Литература

- Волга и ее жизнь, Л.: Наука, 1978, 330 с.
- Дзюбан Н. А. Северные вселенцы в Куйбышевское водохранилище // В. кн.: Матер. I науч.-техн. совещ. по изуч. Куйбышев. водохр., Куйбышев, 1963, вып. 3, 48—58.
- Дзюбан Н. А., Урбан В. В. Численность и распределение некоторых северных вселенцев в зоопланктоне Куйбышевского водохранилища // Тез. докл. конф. по изуч. водоемов бассейна Волги, Тольятти, 1968, 110—111.
- Дорогостайский В. Ч. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал // Сб. трудов проф. и препод. Иркутск. ун-та, 1923, вып. 5.
- Кожов М. М. Биология оз. Байкал, М.: Изд. АН СССР, 1962, 314 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция, М.: Мир, 1974, 460 с.

- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне, М. — Л.: Изд. АН СССР, 1960, 260 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги, Л.: Наука, 1976, 67—82.
- Николаев И. И. Некоторые аспекты экологии стихийного расселения гидробионтов // Сб. тр. ГосНИОРХ, Л., 1985, вып. 232, 81—90.
- Ривьер И. К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ, Л.: Наука, 1986, 168 с.
- Соколова Е. А. Структура популяции *Limnæida frontosa* Sars в Рыбинском водохранилище // Тез. докл. Амер.-Росс. симп. по инвазионным видам, Ярославль, 2001, 212—213.
- Столбунова В. Н. Развитие *Heteroscope appendiculata* Sars в Рыбинском водохранилище // Тез. докл. Амер.-Росс. симп. по инвазионным видам, Ярославль, 2001, 214—215.
- Rivier I. K. The Predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodoridae of the world. Leiden, 1998, 213 p.

РАЗВИТИЕ *HETEROSCOPE APPENDICULATA* SARS
(CALANOIDA, TEMORIDAE)
В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Столбунова В. Н.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия
E-mail: sia@ibiw.yaroslavl.ru

Heteroscope appendiculata вселился в водохранилища Верхней Волги после ее зарегулирования и образования глубоководных озерных плесов. Как типичный обитатель крупных озер Северо-Запада, рачок занял естественную для него экологическую нишу пелагического стенолимнофила. *Heteroscope* изучался в Ивановском, Угличском, Рыбинском и Шекснинском водохранилищах (рис. 1).

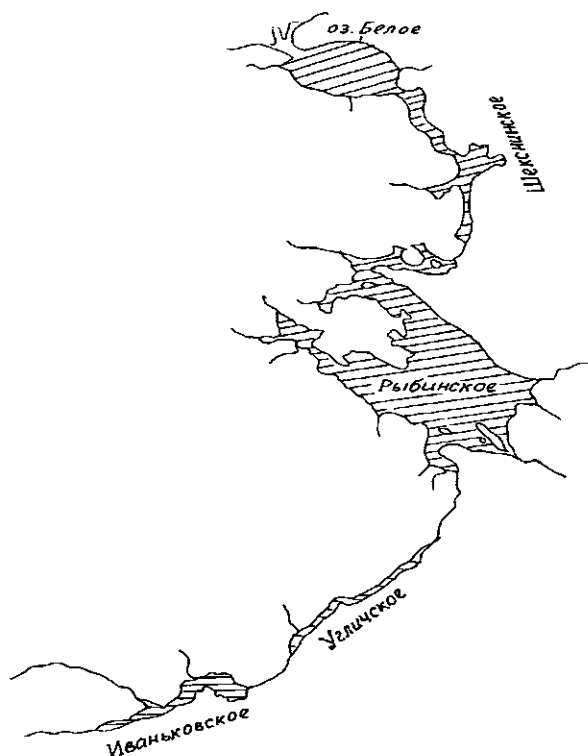


Рис. 1. Схема расположения водохранилищ Верхней Волги

В речной участок верховьев Волги он попадает из Верхневолжских озер, постепенно погибая на порогах и перекатах. Только единичные особи, оказавшиеся в участках с пониженными скоростями течения, находят благоприятные условия для своего развития. По многолетним регулярным наблюдениям, проводимым в Ивановском и Угличском водохранилищах с 1973 по 1995 гг., *Heterocope* постоянно не встречался. Он был отмечен лишь в 1978, 1987, 1990, 1992 и 1995 гг. и, в основном, указан для приплотинного участка. Его количественные показатели были малы и колебались в пределах: 11—37 экз./м³ и 0,001—0,01 г/м³. В Рыбинском водохранилище этот крупный северный вселенец, проникающий с водами р. Шексны из оз. Белого, более многочисленный. Он ежегодно появляется в водоеме в мае, в период весеннего прогревания воды до 10—12° С. К концу месяца *Heterocope* представлен, в основном, копепоditными стадиями. В конце июня — начале июля при температуре воды 18—20° С половозрелая часть популяции достигает 75%; особи приступают к размножению. С увеличением численности самцов появляются самки со сперматофорами (рис. 2). Как правило, самки не вынашивают яйцевого мешка, быстро сбрасывают его в воду (Рылов, 1930). С августа и осенью, со снижением температуры воды до 10—13° С, численность рачка уменьшается. К ноябрю *Heterocope* совсем выпадает из планктона; подо льдом не отмечен (Ривьер, 1986).

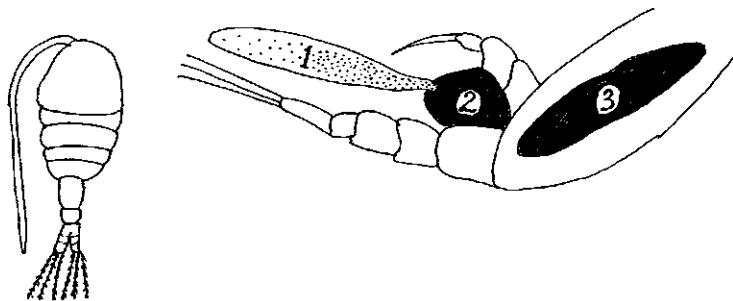


Рис. 2. Этап размножения *Heterocope appendiculata* (Рыбинское водохранилище, 27 июня 2001 г.), 1 — сперматофор, 2 — клеящая субстанция, 3 — яичник

При изучении структуры популяции рачка в один и тот же период в различных участках водохранилища было показано, что соотношение самцов и самок, а также степень созревания его копепоditов были неодинаковы. Популяции из участков, расположенных ближе к берегам и более прогреваемых, отличались ранним созреванием по сравнению с центральными. Сезонные изменения численности рачка в различные годы показывают, что его максимальное количество наблюдается в июне — июле (рис. 3). В 2001 г. наибольшая численность *Heterocope* была в конце июня (850 экз./м³) в Моложском плесе, менее подверженном эвтрофированию и загрязнению, а также в обширном озеровидном Главном (440 экз./м³), сохраняющем некоторые черты олиготрофии (рис. 4).

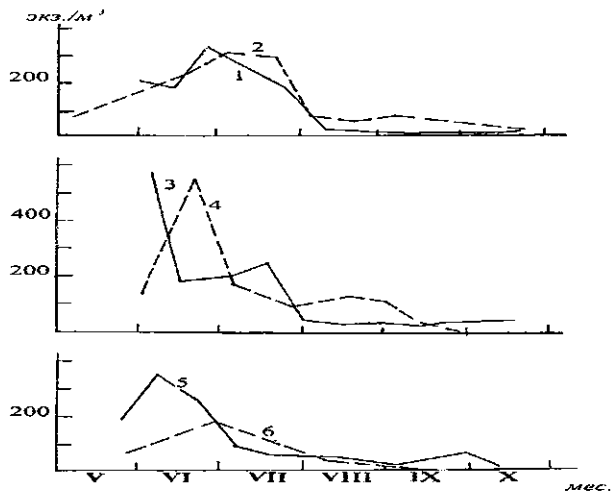


Рис. 3. Сезонная динамика численности *Heteroscope appendiculata* (экз./м³) в Рыбинском водохранилище в разные годы. 1 — 1967 г., 2 — 1978 г., 3 — 1985 г., 4 — 1990 г., 5 — 1993 г., 6 — 1995 г.

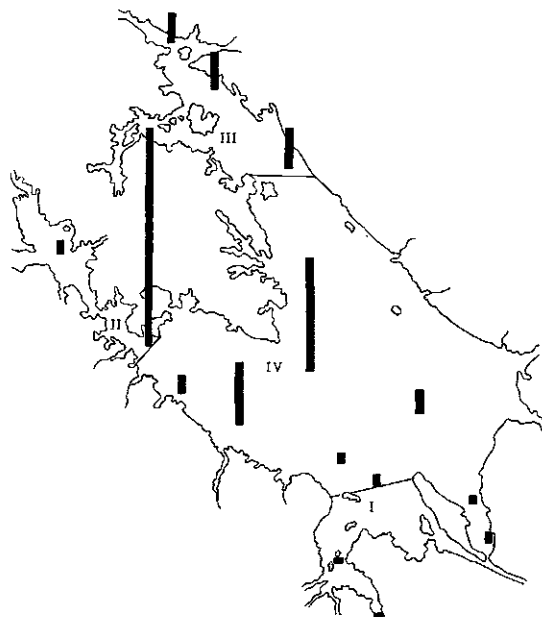


Рис. 4. Распределение численности *Heteroscope appendiculata* (экз./м³) в конце июня 2001 г. в Рыбинском водохранилище. Плесы: I — Волжский, II — Моложский, III — Шекснинский, IV — Главный. Масштаб: в 1 см 100 экз./м³

Сопоставление средних численностей *H. appendiculata* в водохранилище по многолетним наблюдениям, проводимым с 1959 по 1997 гг., указывает на возрастание этого показателя за последние годы (рис. 5). В Шекснинском водохранилище в конце июня 2001 г. средняя плотность *Heteroscope* была в 2,8 раза больше, чем в этот период в Рыбинском, и составляла 427 экз./м³. Максимальная численность рачка отмечалась в оз. Белом, составляя 1135 экз./м³. На значительное развитие *Heteroscope* в этом водоеме указывалось и ранее (Пихтова, 1989).

Благодаря крупным размерам (2,0—2,2 мм), *H. appendiculata* является ценным избираемым кормовым объектом и в настоящее время составляет основную пищу тюльки — доминанта планктоноядных рыб в Рыбинском водохранилище (Кияшко, Слынько, 2001).

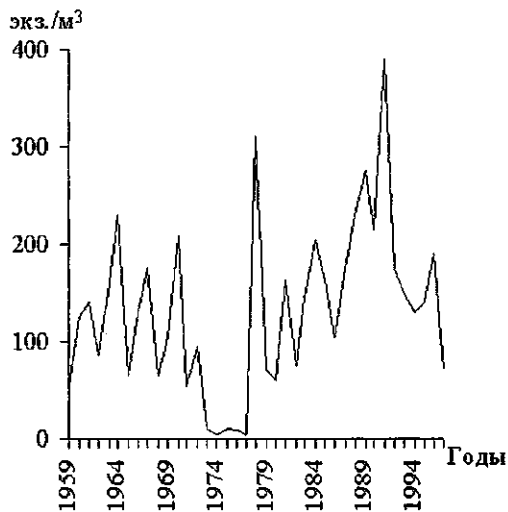


Рис. 5. Многолетняя динамика численности *Heteroscope appendiculata* (экз./м³) в Рыбинском водохранилище

Литература

- Кияшко В. И., Слынько Ю. В. Изменение структуры пелагических скоплений рыб открытых плесов Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской тюльки // Тез. докл. амер.-рос. симпоз. по инваз. видам, Ярославль, 2001, 87—89.
- Пихтова Т. С. Экология и основные черты биологии массовых видов зоопланктона озера Белого // В кн.: Биологические ресурсы и рациональное использование водоемов Вологодской области, Л., 1989, вып. 293, 29—38.
- Ривьер И. К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ, Л.: Наука, 1986, 160 с.
- Рылов В. М. Пресноводная фауна. Пресноводные Calanoida, Л., 1930, 288 с.

ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В ДОННЫХ СООБЩЕСТВАХ КАСПИЯ: ВЛИЯНИЕ НА БИОРАЗНООБРАЗИЕ

Филиппов А. А., Аладин Н. В.

Зоологический Институт РАН, С.-Петербург, Россия

E-mail: aral@zin.ru

Введение

Каспийское Море — самый большой эпиконтинентальный водоем на Земле. Его площадь — 436000 км², объем — 77000 км³, максимальная глубина — приблизительно 1000 м. (Зенкевич, 1963). Пониженная соленость на большей части акватории (не более 14‰) обеспечивает сосуществование здесь большого количества пресноводных, солоновато — водных и морских видов. Всего в донных сообществах моря зарегистрировано около 380 видов и групп макробеспозвоночных, их которых 310 — автохтонные виды (Яблонская, 1985).

В XX столетии в Каспии появилось 18 новых видов донных макробеспозвоночных, которые проникли сюда в результате спонтанных, намеренных и неумышленных интродукций (табл.).

Т а б л и ц а

Виды-вселенцы в донных сообществах Каспийского моря

№	Вид	Оби- лис	Водоем- источ- ник	Способ вселе- ния	Год вселе- ния	Литературный источник
	Hydrozoa					
1	<i>Blackfordia virginica</i> Mayer	++	Ч-А	Сл	50-е	Логвиненко, 1959
2	<i>Bougainvillia megas</i> (Kinne)	++	Ч-А	Сл	50-е	Зевина, 1962
3	<i>Moerisia maeotica</i> (Ostroumov)	++	Ч-А	Сл	50-е	Наумов, 1968
	Kamptozoa					
4	<i>Barentsia benedeni</i> (Foetinger)	++	Ч-А	Сл	50-е	Зевина, 1968 а
	Polychaeta					
5	<i>Nereis diversicolor</i> O. F. Muller	+++	А	Пл	1939	Зенкевич и др., 1945
6	<i>Mercierella enigmatica</i> Fauvel	+++	Ч-А	Сл	50-е	Зевина, 1962

№	Вид	Оби- лис	Водоем- источ- ник	Способ вселе- ния	Год вселе- ния	Литературный источник
	Cirripedia					
7	<i>Balanus improvisus</i> Darwin	+++	Ч-А	Сл	50-е	Саенкова, 1956
8	<i>B. eburneus</i> Gould	+++	Ч-А	Сл	50-е	Зевина, 1957
	Decapoda					
9	<i>Palaemon elegans</i> Rathke	+++	Ч	Сл	30-е	Макаров, 1940
10	<i>P. adspersus</i> (Rathke)	+++	Ч	Сл	30-е	Бенинг, 1936
11	<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould)	+++	Ч-А	Сл	50-е	Небольсина, 1959;
	Bivalvia					
12	<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmel.)	+++	Ч	Сл	20-е	Богачев, 1928
13	<i>Dreissena bugensis</i> (Andr.)	++	Ч-А	Сл	90-е	Orlova et al., 1998
14	<i>Abra ovata</i> (Phil.)	+++	А	Пл	40-е	Саенкова, 1956
15	<i>Monodacna colorata</i> (Eichw.)	++	А	Сл	50-е	Саенкова, 1960
	Gastropoda					
16	<i>Lithoglyphus naticoides</i> Pfeiffer	+	Ч-А	Сл	60-е?	Бисерова, 1990
17	<i>Tenellia adspersa</i> (Nordmann)	++	Ч-А	Сл	80-е?	Анцулевич, Старобогатов, 1990
	Bryozoa					
18	<i>Conopeum seurati</i> (Canu)	+++	Ч-А	Сл	50-е	Зевина, 1959

П р и м е ч а н и е. Обилие: +, редкий вид, ++, обычный вид, +++, массовый вид; водоем-источник: Ч — Черное море, А — Азовское море; способ вселения: Сл — случайный, Пл — плановый.

Плановая акклиматизация новых видов в Каспии проводилась с 30-х годов прошлого столетия и имела своей целью увеличение разнообразия беспозвоночных и улучшение условий питания промысловых рыб. Спонтанные вселения, очевидно, имели место в течение всей истории водоема, но заметно активизировались в 50—60-х годах, после того, как были введены в строй Волго-Донской и Волго-Балтийский каналы. Данные водные пути соединили Каспийское Море с бассейнами Черного и Бал-

тийского морей и, таким образом, предоставили новые возможности для проникновения в Каспий чужеродных элементов (Карпевич, 1975).

Среди видов донных беспозвоночных, появившихся в Каспийском Море в последнем столетии, наибольшее развитие получили полихеты *Nereis diversicolor*, двустворчатые моллюски *Abra ovata* и *Mytilaster lineatus*, десятиногие *Palaemon elegans* и *Rhithropanopeus harrisii* и усоногие раки *Balanus improvisus* и *B. eburneus*. После вселения они сформировали многочисленные популяции и существенно трансформировали структуру донных сообществ Каспия (Яблонская, Осадчих, 1996). Имеющиеся данные по влиянию указанных видов на аборигенную фауну будут проанализированы ниже.

Виды-вселенцы и их влияние на аборигенные виды

Среди всех видов-вселенцев наиболее выраженное негативное воздействие на аборигенные виды донных беспозвоночных оказал двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus*. Митилястер попал в Каспийское море в 1917—1920 гг. в ходе транспортировки катеров из Черного моря в Каспийское (Богачев, 1928; Шорыгин, Карпевич, 1948) и впервые был обнаружен в море в 20-х годах в окрестностях Баку. Численность и биомасса *M. lineatus* после вселения подвергались существенным колебаниям. В Южном Каспии массовое развитие (до $300\text{—}500\text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$) этих моллюсков наблюдалось в 30—50-х годах. При этом биомасса их превышала на порядок биомассу всех остальных донных организмов. В 60—70-х годах обилие *M. lineatus* постепенно снизилось (до $5\text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в 1976 г.) и данный вид перестал входить в число доминирующих видов зообентоса Южного Каспия.

В Среднем Каспии массовое развитие митилястера наблюдалось в 40—60-х годах (до $90\text{—}130\text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$), но к 1976 г. здесь также наблюдалось уменьшение их обилия (до $6\text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$). В Северном Каспии биомасса *M. lineatus* была низкой до 50-х годов. Существенный рост ее наблюдался в конце 50-х — начале 60-х годов (до $30\text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$) и в 1983—1990 гг. (до $50\text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$) (Малиновская, 2000). Таким образом, чем дальше от места вселения, тем позже наблюдались всплески численности данного вида, и тем меньшая максимальная биомасса регистрировалась.

Оценка влияния *M. lineatus* на местные виды затруднена в связи с недостатком количественных данных о состоянии зообентоса Каспийского Моря в период, предшествующий его вторжению. Считается, что появление *M. lineatus* в Среднем и Южном Каспии повлекло за собой полное вымирание *Dreissena caspia* Eichw. и *Dreissena elata* (Andr.), которые ранее были широко распространены в этих районах (Логвиненко, 1965). Кроме того, в Южном Каспии отмечалось исчезновение нематод *Monhystera bulbosa* Grimm, что также приписывается влиянию *M. lineatus* (Chesunov, 1983, цит. по Чепалыга, Тарасов, 1997).

После снижения количества *M. lineatus* в 70-х годах биомасса выживших видов рода *Dreissena* в Среднем и Южном Каспии существенно возросла, и в Среднем Каспии они снова стали доминировать в донных сообществах (Яблонская, Осадчих, 1996). Таким образом, первоначальный неблагоприятный эффект *M. lineatus* на местные виды зообентоса впоследствии был частично нивелирован.

Полихеты *Nereis diversicolor* преднамеренно ввозились в Каспийское Море из Азова в 1939, 1940 и 1941 гг. В 1944 г. черви были найдены в животах осетров, пойманных в юго-западной части Северного Каспия (Спаский, 1945), а в 1945 они были найдены в бентосе Северного Каспия (Шорыгин, Карпевич, 1948). Впоследствии черви распространились по всему Каспийскому Морю (Яблонская, 1985). В Северном Каспии постепенное увеличение биомассы *N. diversicolor* (от 1,6 до 4,1 г·м⁻²) наблюдалось в 40—80-х годах, но к концу 90-х годов его биомасса снова снизилась до 1,5 г·м⁻² (Малиновская, 2000). В Среднем Каспии в 50—70-х годах биомасса *N. diversicolor* варьировала между 2 и 3 г·м⁻² (Яблонская, Осадчих, 1996), но в 80-х годах здесь также наблюдалось некоторое уменьшение его обилия (до 1 г·м⁻² к 1987 г.) (Романова, Осадчих, 1994). В Южном Каспии, также как в Северном, в 60—70-х годах наблюдался рост обилия *N. diversicolor* (от 1 до 6 г·м⁻²) (Яблонская, Осадчих, 1996). Дальнейшая динамика поселений *Nereis* в Южном Каспийском Море плохо изучена.

Нереис — практически единственный вид, чье влияние на аборигенную фауну тщательно исследовалось после его вселения, но при этом разные авторы на основе одних и тех же данных приходили к диаметрально противоположным заключениям. Большинство исследователей сходилась во мнении, что нереис не повлиял отрицательно на местную фауну (Бирштейн, Спаский, 1952; Саенкова, 1956; Карпевич, 1975). Несмотря на то, что после его вселения наблюдалось некоторое снижение обилия Chironomidae и Oligochaeta, этот факт не рассматривался как достаточное свидетельство неблагоприятного влияния *N. diversicolor*. Тем не менее, детальный анализ пространственного распространения и сезонной динамики местных форм в Северном Каспии (Лебедев, 1955) ясно показал отрицательное воздействие *N. diversicolor* на Chironomidae, Oligochaeta, Amphipoda и двусторчатых моллюсков рода *Adacna*. Это влияние было выражено как в уменьшении среднего обилия местных видов, так и в вытеснении их из общих мест обитания вновь появившимся видом.

В Среднем и Южном Каспии структура донных сообществ после появления нереис также существенно изменилась. В Среднем Каспии распространение *N. diversicolor* сопровождалось существенным снижением биомассы Chironomidae (от 0,5 г·м⁻² — в середине 30-х годов до 0,05 г·м⁻² — в 1976 г.). Кроме того, так же как и в Северном Каспии, здесь наблюдалось очевидное разделение областей распространения Chironomidae и *N. diversicolor* (Яблонская, 1985). Низкая численность хирономид в Южном Каспии усложняет анализ их взаимоотношений

с нерейсом. Поэтому наиболее полезной в данном случае могла быть экспертиза тех участков, где хирономиды встречались в наибольших количествах. О. А. Гримм (1876) в описании своего путешествия по Каспийскому морю в 1874 г., упоминает, что в Красноводском и Балханском заливах хара «населена преимущественно красными личинками двукрылых» (стр. 42) (имея ввиду, очевидно, хирономид, (по мнению авторов настоящей статьи)). В 70-х годах Chironomidae этом районе были чрезвычайно редки (Никитина, Васильев, 1979). Реконструкция палеоценозов также свидетельствовала о существенном снижении их обилия в этом районе в середине XX-го в. (Чепалыга, Тарасов, 1997). Последнее могло быть связано только с расселением здесь *Nereis*.

Двустворчатые моллюски *Abra ovata* преднамеренно вселялись в Каспийское Море в 1940, 1947 и 1948 гг. (Карпевич, 1975). Впервые моллюски были найдены в Северном Каспии в 1955 г. (Саенкова, 1956; Карпевич, 1975), после чего наблюдалось постепенное их распространение по всему морю.

В Северном Каспии в 40—70-х годах регистрировалось увеличение биомассы *A. ovata* с максимумами в конце 50-х и в конце 70-х годах (16 и 26 г · м⁻² соответственно) (Яблонская, Осадчих, 1996). В 90-х годах имело место некоторое снижение обилия абры на фоне существенных его колебаний (Малиновская, 2000). В Среднем Каспии максимальное обилие этих моллюсков было зарегистрировано в 1962 г. (62 г · м⁻²), а в 70-х годах наблюдалось некоторое уменьшение их биомассы и последующая ее стабилизация на уровне 7—12 г · м⁻² (Романова, Осадчих, 1994). В Южном Каспии в 50—70-х годах биомасса абры резко возросла (до 74,5 г · м⁻² к 1979 г.) (Яблонская, Осадчих, 1996), а в 80-х годах было отмечено ее снижение (Романова, Осадчих, 1994).

Таким образом, также как и в случае с *M. lineatus*, после вселения *A. ovata* наблюдались существенные колебания обилия моллюсков с максимумами, зарегистрированными тем позже, чем далее от места вселения производились наблюдения.

Большинство исследователей указывали, что расселение *A. ovata* в Каспийском море проходило без каких-либо неблагоприятных последствий для местных видов (Зенкевич, 1963; Карпевич, 1975). Только некоторые авторы (Чепалыга, Тарасов, 1997) выражали противоположную точку зрения. Они отмечали, что *A. ovata* вытеснила церастодерму и автохтонных каспийских кардиид из исходных местообитаний. Такое вытеснение, по мнению вышеуказанных авторов, стало возможным благодаря большей конкурентоспособности *A. ovata*, которая обладает более высокой скоростью фильтрации и способна выживать в условиях дефицита кислорода. Тем не менее, явных доказательств конкурентных взаимоотношений абры с автохтонными видами не приводилось и, следовательно, высказанные предположения требуют дальнейшей проверки. Что касается замещения аброй сердцевидки *Cerastoderma*, этот процесс неоднократно отмечался как в Каспийском море, так и на Арале

(Зенкевич, 1947; Романова, 1979; Филиппов, 1995). Такое замещение, как правило, имеет краткосрочный и обратимый характер и, по-видимому, не может рассматриваться как пример отрицательного воздействия абы на аборигенные виды бентоса.

Креветки *Palaemon adspersus* и *P. elegans* были завезены в Каспийское море случайно в 1931, 1933 и 1934 гг. в ходе акклиматизации кефали (Шорыгин, Карпевич, 1948). В конце 30-х годов они были зарегистрированы у западного побережья Среднего Каспия (Бенинг, 1936; Макаров, 1940). Впоследствии креветки распространились по всему морю за исключением областей пониженной солености в Северном Каспии (Карпевич, 1975). Количественные данные относительно обилия креветок в Каспийском море очень малочисленны. Известно, что эти ракообразные очень часто наблюдались в большом количестве (Карпевич, 1975), их биомасса в Южном Каспии достигала $166 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (Касымов, 1987).

Оценка влияния креветок на местную Каспийскую фауну усложняется отсутствием данных об их количественном развитии. Зенкевич Л. А. (1963) полагал, что креветки могли конкурировать в Каспии с мизидами. Так как большая часть рациона креветок состоит из донных беспозвоночных (Малиновская, 1961), очевидно, эти ракообразные могли способствовать снижению численности популяций местных видов. Интересно, что в Аральском море расселение *P. elegans* стало причиной вымирания единственного имевшегося в данном водоеме вида бокоплавов, *Dikerogammarus aralensis* (Хусаинова, 1968; 1971). Тем не менее, в Каспийском море признаков неблагоприятного влияния креветок на местные виды донных беспозвоночных не было отмечено.

Краб *Rhithropanopeus harrisii*, как и многие другие виды-вселенцы, появился в Каспийском Море после открытия Волго-Донского канала. Впервые *R. harrisii* был найден в Каспийском Море в 1958 г. около острова Кулалы. Из Северного Каспия крабы расселились судами (взрослые раки) и течениями (личинки) вдоль западного берега Среднего Каспия и далее по всему морю. В середине 60-х годов краб стал одним из главных компонентов донных сообществ по всему морю, достигнув биомассы $80 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ и численности $240 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$ (Яблонская, 1985).

Влияние краба на местную фауну Каспийского Моря плохо исследовано. Будучи всеядной формой, он может поедать мелких ракообразных, червей, гидроидов, мелких моллюсков, хотя известно, что растительность и молодь моллюсков преобладают в его питании. Таким образом, его влияние на донные сообщества может быть очень существенным и подобным таковому бентосоядных рыб (Яблонская, 1985). Некоторые палеолимнологические данные позволяют предположить, что крабы ответственны за недавнее снижение обилия мелких гастропод (семейство *Hydrobiidae*) в Южном Каспии (Чепалыга, Тарасов, 1997). Это предложение находит косвенное подтверждение при анализе пространственного распределения крабов и гидробиид в Аральском море (Филиппов, 1995). Тем не менее, данных для определенного заключения о взаимоотношении

крабов и мелких гастропод явно недостаточно и сделанное предложение нуждается в дополнительной проверке.

Усоногие раки *Balanus improvisus* и *B. eburneus* также проникли в Каспийское Море после строительства Волго-Донского канала. *B. improvisus* был найден впервые в Северном и Среднем Каспии в 1955 г. (Саенкова, 1956), и через год уже отмечался на всей акватории Каспийского моря. *B. eburneus* был найден в Каспийском море впервые в 1956 г. (Зевина, 1957). В последнее время эти организмы постоянно наблюдались в сообществах обрастаний, формируя биомассу до $10 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ (Зевина, 1979).

Вселение баянусов является, вероятно, единственным примером положительного влияния вселенцев на местную фауну. Некоторые авторы (Осадчих, 1963; Зевина, 1968 б) указывали, что распространение *Balanus* в Северном Каспии не сопровождалось вытеснением аборигенов, более того, обилие некоторых местных видов увеличивалось. По-видимому, домики баянусов, трансформируя исходные биотопы, создавали тем самым более благоприятные условия для местных видов и предоставляли им укрытия от воздействия волн и выедания рыбами. Кроме того, они создавали дополнительную поверхность для прикрепления некоторых сидячих видов (Карпевич, 1975).

Заключение

В 30—90-х годах XX в. во многих районах Каспийского моря наблюдались существенные флуктуации обилия доминирующих видов донных беспозвоночных (как аборигенных, так и вселенных). Поскольку эти колебания происходили на фоне относительно устойчивого гидрологического режима, можно предположить, что вызваны они были биотическими факторами, среди которых одним из наиболее существенных было появление новых видов. Среди новых видов донных беспозвоночных, по-видимому, только *M. lineatus* стал причиной вымирания некоторых местных видов. Других случаев исчезновения аборигенов из-за конкуренции с вселенными видами отмечено не было, хотя последние, по-видимому, могли вызвать сокращение размеров популяций некоторых представителей местной фауны. Таким образом, в целом появление новых видов привело к некоторому увеличению биоразнообразия донных сообществ Каспийского моря, но в то же время усилило риск вымирания аборигенных форм. Учитывая уникальность фауны Каспия, интенсификацию в последние годы спонтанных вселений и достаточно непредсказуемый характер воздействия новых видов, совершенно очевидна необходимость разработки специальной программы по предотвращению появления нежелательных элементов в Каспийском море.

Исследование частично финансировалось Российским Фондом Фундаментальных Исследований (проект № 01-04-49550).

- Анциулевич А. Е., Старобогатов Я. И. Первое обнаружение моллюсков отряда Nudibranchia (= Tritoniformes) в каспийском море // Зоол. Журн., 1990, т. 69 (11), 138—140.
- Бенинг А. Л. Проникновение в Каспийское море некоторых новых для него животных // Природа, 1936, 4, 107—108.
- Бириштейн Я. А., Спасский Н. Н. Донная фауна Каспийского моря до и после вселения *Nereis succinea*. Акклиматизация нереис в Каспийском Море, М.: Издательство МОИП, 1952, 115—145.
- Бисерова Л. И. Встречаемость и распределение *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Lithoglyphidae) в дельте Волги // Гидробиол. журн., 1990, т. 26 (2), 98—100.
- Богачев В. В. *Mytilaster* в Каспийском море // Русский Гидробиол. журн., 1928, т. 7, № 8/9, 187—189.
- Гримм О. А. Каспийское Море и его Фауна // В кн.: Труды Арало-Каспийской экспедиции. Приложение к трудам Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей, (Ред. Гримм А. О.), СПб., 1876, вып. 2, тетрадь 1, 168. с.
- Зенкевич Л. А. Моря СССР. Фауна и биологическая продуктивность моря, М.-Л.: Советская наука, 1947, т. 2, 588 с.
- Зенкевич Л. А. Биология Моей СССР, М.: Наука, 1963, 739 с.
- Зенкевич Л. А., Бириштейн Я. А., Карпевич А. Ф. Первые успехи реконструкции фауны Каспийского моря. // Зоол. журн., 1945; т. 24 (1), 25—30.
- Зевина Г. Б. Усоногие раки (*Balanus improvisus* Darwin и *B. eburneus* Gould) и гидротехнических сооружений Каспийского моря // ДАН СССР, 1957, т. 113 (2), 450—453.
- Зевина Г. Б. Новые организмы в Каспийском море // Природа, 1959, № 7, 79—80.
- Зевина Г. Б. Каспийские обрастания и их изменения за последние десять лет (с 1951 по 1961 гг.). // Океанология, 1962, т. 2 (4), 715—726.
- Зевина Г. Б. Тип Внутриворончатые Enteropneusta // В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского Моря, М.: Пищевая промышленность, 1968 а, 65—67.
- Зевина Г. Б. Роль вселенцев в обрастаниях на Каспийском море // В кн.: Акклиматизация Рыб и Беспозвоночных в Водоемах СССР, М., 1968 б, 86—94.
- Зевина Г. Б. Вселенцы и аутовселенцы в Каспийское море // В кн.: Комплексные Исследования Каспийского Моря, М.: Изд-во МГУ, 1979, т. 6, 108—119.
- Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов, М.: Пищевая промышленность, 1975, 432 с.
- Касымов А. Г. Животный мир Каспийского моря, Баку: Элм; 1987, 155 с.
- Лебедев Н. В. О взаимоотношении *Nereis succinea* с местными формами бентоса Северного Каспия // Вестник Московского университета. Серия физико-математических и естественных наук, 1955; т. 1, 2, 89—118.
- Логвиненко Б. М. Новейшие вселенцы в Каспийском море // Природа, 1959, № 2, 100—101.
- Логвиненко Б. М. Об изменении в фауне каспийских моллюсков рода *Dreissena* после вселения *Mytilaster lineatus* (Gmel.) // Биологические Науки, 1965, т. 4, 14—20.
- Макаров А. К. Новая для Каспийского моря черноморская креветка // Природа, 1940, № 4, 84.

- Малиновская А. С. О биологии креветок, акклиматизированных в Аральском море // В кн.: Сборник Работ по ихтиологии и гидробиологии, Алма-Ата: Издательство АН КазССР, 1961, 3, 113—124.
- Малиновская Л. В. Роль вселенцев в формировании донной фауны Северного Каспия. Виды-вселенцы в Европейских Морях России // Научный Семинар: 27, 2000; Мурманск. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2000, 57—59.
- Наумов В. Д. Тип Кишечнополостные Coelenterata // В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря, М.: Пищевая промышленность, 1968, 43—50.
- Небольсина Т. К. Краб в Каспийском море // Природа, 1959; № 6, 116.
- Никитина Е. Н., Васильев В. И. Донные беспозвоночные Краснодарского залива и их роль в формировании мест откорма зимующих водоплавающих птиц // В кн.: Комплексные исследования Каспийского моря, ред. Маев Е. Г. М.: Изд-во МГУ, 1979, 6, 119—123.
- Осадчих В. Ф. Бентос северной части Каспийского моря в условиях зарегулирования стока Волги // Зоол. журн., 1963, т. 42(2), 184—196.
- Романова Н. Н. О взаимоотношениях между *Cerastoderma lamarcki* и *Abra ovata* у западного побережья Северного Каспия // Моллюски, Л., 1979, 109—110.
- Романова Н. Н., Осадчих В. Ф. Многолетние изменения в донной фауне Среднего и Южного Каспия // В кн.: Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса, Астрахань: КаспНИРХ, 1994, 20, 189—191.
- Саенкова А. К. Новое в фауне Каспийского моря // Зоол. Журн., 1956, т. 35(5), 678—679.
- Саенкова А. К. Цветная монодакна в Каспийском море // Природа, 1960, № 11, 111.
- Спаский Н. Н. Нахождение в водах Северного Каспия кольчатого червя *Nereis succinea* // Зоол. журн., 1945, т. 24 (1), 33.
- Филиппов А. А. Макробоентос прибрежной зоны северной части Аральского моря в современных полигалинных условиях: численность, биомасса, пространственное распределение // Труды ЗИН РАН, 1995, т. 262, 103—166.
- Хусаинова Н. З. Биологические основы акклиматизации рыб и беспозвоночных в Аральском море // В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР, М., 1968, 100—104.
- Хусаинова Н. З. Новейшие изменения биологических процессов в Аральском море // Биологические науки, 1971, № 1, 176—190.
- Чепалыга А. Л., Тарасов А. Г. Интродукция атлантических видов в Каспий: судьба эндемичных таксонов и биосистем // Океанология, 1997, т. 37 (2), 261—268.
- Шорыгин А. А., Карневич А. Ф. Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема, Симферополь: Крымиздат; 1948, 107 с.
- Яблонская Е. А. Каспийское Море. Фауна и биологическая продуктивность, М.: Наука; 1985, 277 с.
- Яблонская Е. А., Осадчих В. Ф. Влияние океанологических условий на формирование бентоса // Гидрометеорология и гидрохимия морей. СПб.: Гидрометеиздат; 1996; VI, Каспийское море, вып. 2, Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности, 263—278.
- Orlova M. I., Khlebovich V. V., Komendantov A. Yu. Potential eurihalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Russian Journal of Aquatic Ecology, 1998, v. 7, 17—28.

РОЛЬ ВИДОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ В СТРУКТУРЕ МАКРОЗООБЕНТОСА ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Щербина Г. Х.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия
E-mail: gregory@ibiw.yaroslavl.ru

Стихийное расселение растений и животных осуществлялось и до появления человека, но его деятельность значительно ускорила этот процесс. Строительство многочисленных каналов и водохранилищ способствовало быстрому расселению многих видов беспозвоночных. В большинстве случаев их вселение в новый водоем сопровождалось «взрывом» численности, который характерен для аутоакклиматизантов (Карпевич, 1975). Таким образом, проблема инвазии и интродукции видов всегда была важной, т. к. появление новых видов часто влекло за собой глубокие и даже катастрофические нарушения в экосистемах.

Задолго до зарегулирования Волги происходил процесс иммиграции некоторых каспийских видов макробеспозвоночных в верхние ее участки. В Верхнюю Волгу проникли моллюск *Dreissena polymorpha* (Pall.), узкопалый рак *Astacus leptodactylus* Esch., мизиды *Paramysis ullskyi* Czern.

После зарегулирования Волги многие каспийские вселенцы (подавляющая часть которых являлись оксифильными животными) вымерли из-за ухудшения условий обитания в результате антропогенного загрязнения. Одновременно с вымиранием одних каспийских видов происходил процесс распространения вверх по Волге тех видов, которые могли адаптироваться к изменившимся условиям обитания.

В Верхней Волге остались только дрейссена и узкопалый рак. Мизиды *Paramysis ullskyi* в 1955—1958 гг. обнаружена р. Шексне в 78 км выше Рыбинского водохранилища, а после перестройки Волго-Балтийского водного пути она исчезла, по-видимому, под влиянием минеральных взвесей (Волга и ее жизнь, 1978).

С начала 50-х годов в бассейне Волги наблюдались два основных пути вселения донных макробеспозвоночных: самопроизвольное расселение и акклиматизация их с целью повышения кормовой базы рыб.

Только за период с 1948 по 1963 гг. в различные водоемы СССР было акклиматизировано 66 видов донных макробеспозвоночных (Бердичевский и др., 1968), основу которых составляли ракообразные (42 вида) и моллюски (17 видов). В волжские водохранилища наиболее часто вселялись 4 вида каспийских мизид (*Paramysis lacustris* (Czerniavskyi), *P. intermedia* (Czerniavskyi), *P. ullskyi* Czerniavskyi и *P. baeri* Czerniavs-

куи), которые были выпущены в 1957—1958 гг. и в Рыбинское водохранилище. Сюда же с 1956 по 1959 гг. переселялась дальневосточная креветка *Palaemon modestus*. Все переселенные ракообразные погибли после первой зимовки и дальнейшие акклиматизационные мероприятия в Рыбинском водохранилище не проводились (Волга и ее жизнь, 1978).

Кроме мизид в Волгоградское водохранилище из дельты Дона в 1960 г. вселили два вида полихет (*Hypania invalida* Grube и *Hypaniola kowalevskyi* Grimm) в количестве 15,4 тыс. экз. (Июffe, 1968). Последний вид в дальнейшем не был обнаружен в водохранилище, а *H. invalida* постепенно расселилась во всех волжских водохранилищах. В Горьковское водохранилище в 1962—1965 гг. вселяли два вида байкальских сомовых гаммарид (*Micrurus possolskyi* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stebb.), последний из которых успешно прижился в водохранилище и в настоящее время отмечен во многих водоемах Северо-Запада России. Следует отметить, что ни один вид из мизид, вселенных в волжские водохранилища так и не проник в бассейн Верхней Волги. Байкальский бокоплав *G. fasciatus* и каспийская полихета *H. invalida*, после некоторого периода адаптации в середине 80-х годов интенсивно расселились на значительной части акватории верхневолжского бассейна (рис. 1). Причем, бокоплав *Gmelinoides fasciatus* расселился благодаря своей подвижности, в то время как полихета *H. invalida*, ведущая сидячий образ жизни и не имеющая подвижной личиночной стадии, расселилась посредством донных тралений, вместе с друзьями дрейссены (Щербина, 20016).

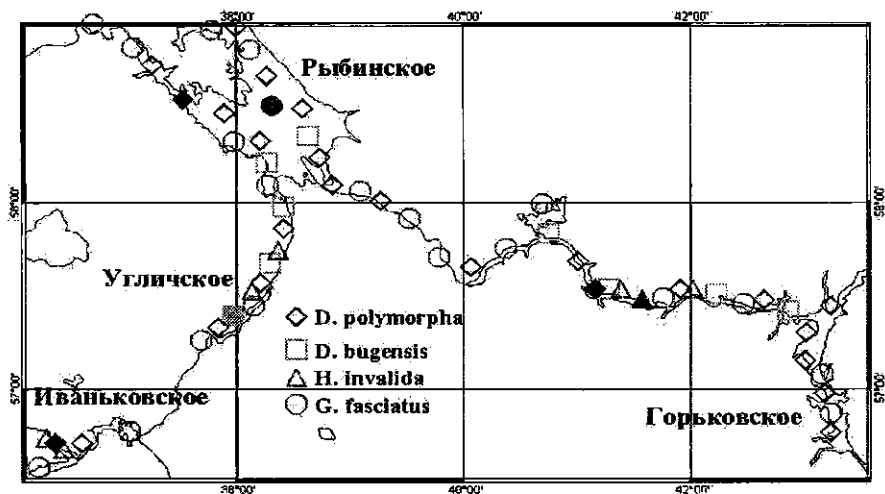


Рис. 1. Карта-схема распространения видов вселенцев в верхневолжских водохранилищах. Закрашенным символом отмечено местоположение максимальной численности вида вселенца

К саморасселяющимся видам из Каспия и Азова в водохранилища Волги, кроме моллюсков из рода *Dreissena* (*D. polymorpha* и *D. bugensis*), можно отнести два вида олигохет из рода *Potamothrix* — *P. vejnovskyi* и *P. heusheri* (табл. 1).

Таблица 1

Список донных макробеспозвоночных, вселившихся
в бассейн Верхней Волги

Вид	Дата находки	Литературный источник
Polychaeta		
<i>Hypania invalida</i> Grube	1989 г.	Щербина и др., 1997
Oligochaeta		
<i>Potamothrix vejnovskyi</i> (Hrabě)	1969 г.	Семерной, 1974
<i>P. heusheri</i> (Bretscher)	1969 г.	—»—»—
<i>Psammoryctides moravicus</i> Hrabě	1986 г.	Щербина, 1998
Mollusca		
<i>Dreissena bugensis</i> Andrussov	1997 г.	Orlova et al., 2000
<i>D. polymorpha</i> Pall.	1953 г.	Фенюк, 1959
Crustacea		
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Steb.)	1986 г.	Щербина, 1996

Олигохеты не играют существенной роли в структуре донных сообществ верхневолжских водохранилищ, хотя на отдельных станциях они входят в состав субдоминантных видов. Остальные виды донных макробеспозвоночных в настоящее время играют значительную роль в экосистеме верхневолжских водохранилищ, что и послужило поводом остановиться более подробно на их характеристике.

Dreissena polymorpha впервые отмечена в Иваньковского водохранилища в 1953 г. (Фенюк, 1959). В Рыбинском водохранилище она впервые обнаружена в 1954 г. и уже к 1968 г. дрейссена расселилась по всем плесам водохранилища (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972). Значительно быстрее проходил процесс расселения *D. polymorpha* в Горьковском водохранилище, где она уже на второй год существования водоема (1956 г.) стала массовым видом (Мордухай-Болтовской, 1961).

D. bugensis впервые зарегистрирована в Рыбинском водохранилище Г. И. Биочино в 1997 г. (Orlova et al., 2000). Осенью 2000 г. бугская дрейссена впервые отмечена в Угличском и Горьковском водохранилищах. Вселение в бассейн Верхней Волги двух видов дрейссены — *D. polymorpha* и *D. bugensis* привело к образованию одноименных биценозов, самых продуктивных в различных водоемах. Располагаясь на склонах речных участков водохранилищ и на глубине от 4 до 7 м в озерной части водоемов, дрейссена перехватывает значительную часть

органических веществ, препятствуя их поступлению в русловые участки и профундаль водохранилищ, т.е. является своеобразным биологическим фильтром. В водохранилищах Верхней Волги в биоценозе дрейссены значительную роль играют пиявки, олигохеты, полихеты и ракообразные, которые используют продукты ее жизнедеятельности в качестве корма и строительного материала для трубок-домиков. Многочисленны среди друз дрейссены хищные малоподвижные пиявки из родов *Erpobdella* и *Helobdella*, пищей которым служит молодь олигохет, полихет и хирономид (Лукин, 1976). Исследования, проведенные в русловой зоне речного участка Горьковского водохранилища летом 1992 г. показали, что на биотопе слабо заиленных песков, где друзы дрейссены отсутствовали, численность и биомасса основных групп макрозообентоса значительно меньше, чем таковые в биоценозе дрейссены (табл. 2).

Таблица 2

Средняя численность (Ч, экз./м²) и биомасса (Б, г/м²) основных групп макрозообентоса на русловых станциях речного участка Горьковского водохранилища в 1992 г.

Полихеты		Олигохеты		Пиявки		Ракообразные		Общий бентос	
Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
<u>3260</u>	<u>29,69</u>	<u>3890</u>	<u>6,32</u>	<u>320</u>	<u>3,30</u>	<u>350</u>	<u>0,57</u>	<u>8190</u>	<u>43,93</u>
0	0	1908	3,61	0	0	17	0,02	2058	3,81

Примечание. Над чертой численность и биомасса основных групп в биоценозе дрейссены, под чертой — то же самое на станциях, где друзы дрейссены отсутствовали.

Кроме участия в процессе самоочищения велика роль дрейссены как кормового объекта моллюскоядных рыб. Самым активным потребителем обеих видов дрейссенид в верхневолжских водохранилищах является плотва, темп роста и упитанность которой значительно возрастают при переходе на питание моллюском (Поддубный, 1966; Баранова, 1984). Наиболее ярко это было прослежено в оз. Плещеево. До вселения *D. polymorpha* в озеро здесь существовали две группировки плотвы: первая, относительно быстрорастущая, обитала в прибрежье и питалась в основном моллюсками из родов *Valvata* и *Bithynia* и некоторыми массовыми видами хирономид, приуроченных к зоне зарослей. В пелагиали оз. Плещеево обитала вторая тугорослая группировка, основу пищи которой составлял зоопланктон, а в период нереста ряпушки — ее икра (Поддубный и др., 1989). После вселения дрейссены в 1986 г. в оз. Плещеево (Жгарева, 1992) плотва, обладая большой пищевой пластичностью и имея мощные глоточные зубы, очень быстро перешла на потребление *D. polymorpha*, что сопровождалось увеличением ее темпа роста и максимальных размеров. Если в 1991 г. (на шестой год после вселения в озеро дрейссены) только у 60% рыб в кишечниках была обнаружена

Структура пищевого комка различных размерных групп *Rutilus rutilus*
оз. Плещеево в 1996 г.

Показатели	Размерная группа плотвы, см						
	12—15	15.1—18	18.1—21	21.1—24	24.1—27	27.1—30	30.1—33
Минимальная и максимальная масса рыбы, гр.	30—40	45—80	80—140	125—210	165—350	280—415	385—540
Число исследованных рыб, экз.	11 (7)	11 (10)	18 (11)	16 (10)	16 (13)	7	6
Общий индекс потребления, ‰	6.7±1.4	44.3±8.1	66.9±11	171.4±32	249.9±31	234.8±36	284.7±42
Частный индекс потребления дрейссены, ‰*	0	37.32	62.61	107.83	241.04	234.15	284.40
	0	84.2	93.6	62.9	96.4	99.7	99.9
Средняя численность потребленных дрейссен, экз./особь	0	5.1	19.4	45.5	45.6	45.9	50.7
Встречаемость дрейссены, %	0	60	55	80	100	100	100
Средняя масса потребленной дрейссены, мг	0	24.3	35.3	49.2	121.6	176.7	262.1
Средняя длина потребленной дрейссены, мм	0	4.7	5.7	6.5	8.1	11.0	13.4
Минимальная и максимальная численность потребленных дрейссен, экз./особь	0	1—33	1—59	1—160	1—259	8—87	12—83

Примечание. * Над чертой — среднее значение частного индекса потребления дрейссены; под чертой — % от общего индекса потребления.

дрейссены и максимальные размеры плотвы составляли 23,9 см (Касьянов, Изюмов, 1995), то в 1996 г. число питающихся дрейссеной рыб возросло до 77%, а максимальный размер рыб в уловах составил 33 см (Щербина, 1999) т. е. за пять лет он увеличился почти на 10 см.

Переход плотвы на питание дрейссеной и другими моллюсками в оз. Плещеево происходит только при достижении ею длины более 15 см, что связано, по утверждению Н. О. Ланге (1967), с третьей и последней сменной формы глоточных зубов, после которой она способна потреблять моллюсков и дробить их раковины. Причем, у старших возрастных групп плотвы (размер более 24 см) частота встречаемости дрейссены достигает 100%, а частный индекс ее потребления составляет 96,4—99,9% от общего индекса потребления (табл. 3).

Как показал анализ сезонной динамики питания плотвы в Рыбинском водохранилище, уже в марте, подо льдом, плотва начинает потреблять дрейссену. В апреле интенсивность питания значительно возрастает и достигает максимума в летние месяцы (табл. 4).

Таблица 4

**Сезонная динамика интенсивности питания плотвы
Рыбинского водохранилища в 1997—1999 гг.**

Месяц	Число исследованных рыб	% питающихся рыб	Индекс потребления, ‰*
Март	148 (27)	18	64,15
Апрель	104 (57)	55	68,40
Июль	12 (11)	92	99,68
Август	38 (38)	100	295,43
Сентябрь	10 (5)	50	172,00

Примечание. Здесь и в табл. 4 в скобках указано число рыб, в кишечниках которых обнаружена пища. * — средняя величина индекса потребления рассчитана только по питающимся рыбам.

В 80—90-х годах на долю биоценоза дрейссены приходилось около 25% площади дна глубоководной зоны Рыбинского водохранилища. Причем, в начале 80-х годов средняя биомасса дрейссены в одноименном биоценозе составляла 594,8 г/м², а в начале 90-х годов она возросла до 1341,8 г/м². Учитывая площадь, занимаемую биоценозом дрейссены и ее среднюю биомассу, общие запасы моллюска в Рыбинском водохранилище составляли 732 623 т, из которых 60% (439 574 т) имели размер до 20 мм, т. е. являлись кормовыми (Щербина, 1999). При среднегодовом Р/В-коэффициенте равном 2,1, коэффициенте использования моллюсков равном 50% и кормовом коэффициенте равном 10, потенциальная рыбопродукция моллюскоядных рыб в Рыбинском водохранилище может составить ежегодно только за счет дрейссены 46 155 т.

При проведении экспериментальных исследований в 1991—1992 гг. установлено, что различная плотность поселений дрейссены по разному влияла на структуру донных сообществ мезокосмов объемом $1,5 \text{ м}^3$, особенно в первой половине эксперимента (Щербина, 2001 а). В мезокосмах с биомассой дрейссены $0,5 \text{ кг/м}^2$ и без дрейссены динамика основных групп макрозообентоса, его трофической структуры доминирующих видов и некоторые другие основные характеристики существенно не различались, но значительно различались в мезокосмах с биомассой поселений дрейссены $1,5 \text{ кг/м}^2$ (рис. 2).

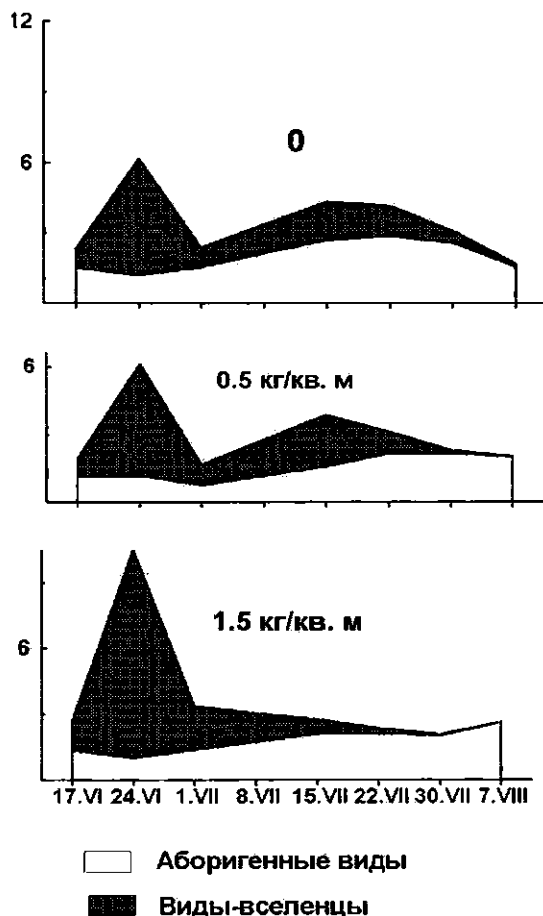


Рис. 2. Динамика численности основных групп макрозообентоса в различных вариантах экспериментальных мезокосм

Более значительный рост количественных показателей в последнем варианте — результат фильтрационной деятельности дрейссены, способствовавшей активному поступлению в илы органического вещества в виде агглютинатов и фекалий — источника пищи для детритофагов-собирателей и глотателей, которые служат пищей для многих мало-подвижных хищных пиявок. При этом, основу численности и биомассы макробеспозвоночных в первой половине эксперимента составили гетеротопные виды (главным образом личинки хирономид), вселившиеся в мезокосмы после заполнения их водой, в то время как динамика аборигенных видов в различных вариантах существенно не различалась (рис. 2).

Каспийская полихета *Hypania invalida* впервые обнаружена в небольшом заливе Ивановского водохранилища летом 1989 г. (Щербина и др., 1997), а в 1991—1992 гг. ее биомасса на отдельных станциях составляла 65—96 г/м². Рекордная биомасса (125 г/м²) *H. invalida* зарегистрирована в речном участке Горьковского водохранилища в биоценозе дрейссены на глубине 13 м. Высокая биомасса полихеты в Ивановском и Горьковском водохранилищах свидетельствует об ее аутоакклиматизации в этих водоемах. Следует отметить, что максимальная численность и биомасса *H. invalida* в Горьковском и Ивановском водохранилищах значительно превосходят аналогичные показатели в остальных волжских водохранилищах (табл. 5). Летом 1993 г. *H. Invalida* впервые обнаружена в р. Москве (Львова и др., 1996).

Таблица 5

Максимальная численность (Ч) и биомасса (Б) полихеты *Hypania invalida* в некоторых Волжских водохранилищах

Местоположение станции, год	Грунт	Ч, экз./м ²	Б, г/м ²	Литературный источник
Саратовское водохранилище, озерная часть, 1979	Серый ил	1400	—	Дзюбан, Слободчиков, 1980
Куйбышевское водохранилище, Приплотинный плес, русло, 1978	Серый ил	1280	—	Там же
Тетюшский плес, русло, 1984	Серый ил	4727	35.54	Миловидов, 1986
Свияжский залив, 1995	Песчанистый ил	1320	8.32	Калайда, 1996
Горьковское водохранилище, ниже г. Плес, русло, 1992	Песок + дрейссена	14550	125.4	Щербина, 20016
Ивановское водохранилище, д. Лисицы, русло, 1992	Песок + дрейссена	15850	96.6	Там же

В результате промера, взвешивания и вскрытия многочисленных особей *H. invalida* установлено, что ее размеры, индивидуальная масса и плодовитость при продвижении на север существенно возросли (Щербина, 2001 б). Трубки *H. invalida* располагаются в другах между раковинами или возвышаются на 1/3 над дном, что делает полихету весьма доступным кормовым объектом для многих бентосоядных рыб. В кишечниках леща и густеры, пойманных в биоценозе дрейссены Горьковского водохранилища обнаружено от 40 до 80 экз. *H. invalida* размером 5—25 мм. В кишечниках лещей из Куйбышевского водохранилища число потребленных полихет у одной особи достигало 160—180 экз.

В 1962—1964 гг. в Горьковское водохранилище были интродуцированы два вида байкальских бокоплавов, из которых *Gmelinoides fasciatus* весьма успешно расселился по всему водоему (Июффе, 1968). Основной причиной вселения в водохранилище байкальских бокоплавов послужило отсутствие здесь и в верхневолжских водохранилищах понто-каспийских амфипод, в массе обитающих в водоемах Нижней и Средней Волги. Только в 1956 г. в Горьковском водохранилище была отмечена единичная находка *Pontogammarus sarsi* (Sow.) (Мордухай-Болтовской, 1961). За весь последующий период с 1957 по 2001 гг. (в период с 1985 по 2001 гг. автор принимал непосредственное участие во всех экспедициях ИБВВ РАН) в озерной и речной частях Горьковского водохранилища из ракообразных, кроме гмелиноидеса, встречался *Asellus aquaticus* L. Он же отмечен единственным представителем ракообразных при биоценологическом исследовании р. Которосли (Данилов В. В., Семерной В. П., 1985). В связи с этим, вызывает некоторое удивление высказывание о том, что *G. fasciatus*, после его вселения в Горьковское водохранилище, способствовал значительному снижению численности местных амфипод каспийского происхождения (Панов и др., 2001). В Рыбинском водохранилище гмелиноидес впервые обнаружен весной 1986 г. при проведении полной бентосной съемки. Причем, из 18 полуразрезов, расположенных по всей акватории водохранилища, *G. fasciatus* был обнаружен только в районе о. Шумаровского. При проведении аналогичной съемки в 1990 г. байкальский бокоплав зарегистрирован на всех полуразрезах, в устьевых участках многих притоков Рыбинского водохранилища и в р. Шексне, выше г. Череповца. Если ранее, песчанисто-каменистое северо-восточное побережье Рыбинского водохранилища до глубины 4 м представляло собой «пустыню», населенную единичными особями хирономид и олигохет-наидид, то в 1990 г. здесь основу биомассы и численности составлял *G. fasciatus*. В 1994 г. гмелиноидес зарегистрирован в оз. Белом (Щербина и др., 1997). При изучении бентосных сообществ верхневолжских водохранилищ в 1999—2001 гг. установлено, что в настоящее время *G. fasciatus* является единственным представителем амфипод на каменисто-песчаном побережье, в зоне зарослей и подавляющем большинстве малых притоков р. Волги и верхневолжских водохранилищ. В обычных условиях *G. fasciatus* предпочитает заросли и глубже 2—3 м опускается

редко, а в биоценозе дрейссены он встречается на глубине 6—15 м и его максимальная для Рыбинского водохранилища биомасса (25 г/м²) зарегистрирована в Главном плесе в биоценозе дрейссены на глубине 6 м. С момента появления гмелиноидеса в верхневолжских водохранилищах он становится постоянным пищевым компонентом младших возрастных групп окуня, густеры, плотвы и некоторых других бентосоядных рыб, питающихся в зарослях макрофитов и биоценозе дрейссены. Например, в желудках ершей, пойманных летом 2001 г. в оз. Белом (устье р. Вогоба), было обнаружено от 67 до 135 особей *G. fasciatus* размером от 3 до 10 мм и единичные особи личинок хирономид и ручейников.

Таким образом, максимальная численность и биомасса донных вселенцев наблюдается в биоценозе дрейссены, продукты жизнедеятельности которой являются источником пищи и строительным материалом для трубок-домиков. Причем, большинство донных вселенцев в настоящее время имеют в водоемах Верхней Волги большое хозяйственное значение, как кормовая база рыб и компонент системы биологического самоочищения.

Работа поддержана Российским Фондом фундаментальных исследований (проекты № 99-04-49089, 01-04-48542).

Литература

- Баранова В. В. 1984. Рост плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (CYPRINIDAE) в водоемах бассейна Верхней Волги // Вопр. ихтиологии, т. 24, вып. 2, 253—257.
- Бердичевский Л. С., Карпевич А. Ф., Локина И. Е. Итоги и эффективность акклиматизации рыб и беспозвоночных в водоемах СССР за 15 лет // В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР, М.: Наука, 1968, 5—28.
- Волга и ее жизнь, Л.: Наука, 1978, 348 с.
- Данилов В. В., Семерной В. П. Биоценологическая характеристика донных сообществ реки Которосли // В кн.: Биоценология рек и озер Волжского бассейна, Ярославль: ЯрГУ, 1985, 3—23.
- Дзюбан Н. А., Слободчиков Н. Б. *Hypania invalida* (Grube, 1860) в Волжских водохранилищах и гидробиологический мониторинг // Гидробиол. журн., 1980, т. XVI, № 5, 56—59.
- Жгарева Н. Н. Состав и распределение фауны зарослей озера Плещеево // В кн.: Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево, Ярославль: ЯрГУ, 1992, 95—105.
- Иоффе Ц. И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // В кн. Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. Изв. ГосНИОРХ, 1968, т. 67, 7—29.
- Калайда М. Л. К вопросу об акклиматизации полихет в Куйбышевском водохранилище // Матер. VII съезда Гидробиологического общества РАН, Казань, 1996, т. 1, 189—192.

- Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов, М.: Пищевая промышленность, 1975, 432 с.
- Касьянов А. Н., Изюмов Ю. Г. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопр. ихтиологии, 1995, т. 35, вып. 4, 546—548.
- Ланге Н. О. Строение и развитие глоточных зубов плотвы, воблы и тарани в связи с особенностями их экологии // В кн.: Морфологический анализ развития рыб, М.: Наука, 1967, 163—177.
- Лукин Е. И. Пиявки, т. 1. Пиявки пресных и солоноватых водоемов // Фауна СССР, М.: Изд. АН СССР, 1976, т. 109, 484 с.
- Львова А. А., Палий А. В., Соколова Н. Ю. Понто-каспийские вселенцы в реке Москве в черте г. Москвы // Зоол. журн., 1996, т. 75, Вып. 8, 1273—1274.
- Миловидов В. П. Распространение полихеты *Hypania invalida* Grube в Куйбышевском водохранилище // Рыбн. хозяйство, 1986, № 3, 39—40.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Труды Ин-та биол. водохр., АН СССР, 1961, вып. 4(7), 49—177.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А., Иоффе Ц. И. Изменения в фауне Волги под влиянием антропогенных факторов // Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги «Волга—2», Борок : АН СССР, 1974, 7—11.
- Панов В. Е., Березина Н. А., Тимм Т. Инвазионная история байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* Stebbing и возможности ее дальнейшего распространения в Голарктике // Тез. докл. амер.-рос. симп. по инвазионным видам, Ярославль, 2001, 156—157.
- Поддубный А. Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания // В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ, М.-Л.: Наука, 1966, 131—142.
- Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Кияшко В. И., Стрельников А. С. Рыбы // В кн.: Экосистема озера Плещеево, Л.: Наука, 1989, 181—212.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь, Л.: Наука, 1972, 364 с.
- Щербина Г. Х. Роль дрейссены в питании различных размерных групп плотвы озера Плещеево // В кн.: Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне верхней Волги, Ярославль: ЯрГУ, 1999, 134—140.
- Щербина Г. Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биол. внутр. вод., 2001а, № 1, 63—70.
- Щербина Г. Х. Аутоакклиматизация Каспийской полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) в бассейне Верхней Волги // Зоол. журн., 2001 б, № 3, 278—284.
- Щербина Г. Х., Архипова Н. Р., Баканов А. И. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // В кн.: Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Зоопланктон, зообентос, Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна, Гидробр. об-во РАН, 1997, 108—114.
- Orlova M. I., Starobogatov Ya. I., Biochino G. I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and the northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // In book: «Reserch across boundaries». Copenhagen, 2000, 194.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ ФОРМИРОВАНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ, ИНВАЗИЙ В ВОДОЕМАХ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

Яковлев В. А.

*Казанский государственный университет, Казань, Россия,
E-mail: Valery.Yakovlev@ksu.ru*

Современный состав и другие особенности пресноводной фауны зообентоса в северо-восточной части Фенноскандии сложились в зависимости от исторических, климатических, ландшафтных условий, а также факторов микробиотопа. В постледниковый период большое количество бентосных и нектобентосных видов вселились во внутренних водоемах Арктики и Субарктики, адаптировались к более суровым для них условиям (Старобогатов, 1970; Тимм, 1983; Попченко 1988 и др.). В настоящее время наблюдается сокращение роли аборигенной фауны и, напротив, вселение эврибионтных видов из Субарктики и зоны северной тайги. Цель работы — попытка выявить основные пути и факторы, способствующие проникновению и расселению в северо-восточной части Фенноскандии новых видов из более низких широт.

Северо-восточная часть Фенноскандии расположена за Полярным кругом между широтами 66° и 69°. Дефицит тепла, слабое развитие почвенного покрова и растительности, формирование поверхностных вод в условиях высокой влажности и других природных особенностей в северных регионах обуславливают низкую минерализацию и небольшое содержание биогенных веществ в поверхностных водах. Ионный состав вод — гидрокарбонатно-кальциевого и гидрокарбонатно-натриевого типов. Структура и функционирование биологических сообществ в северных пресноводных экосистемах соответствуют специфическим условиям окружающей среды. Для водных экосистем характерно низкое видовое разнообразие, простая трофическая структура. Все эти факторы определяют чрезвычайную чувствительность северных водных экосистем к антропогенным воздействиям (Моисеенко, Яковлев, 1990).

Мурманская область известна как чрезвычайно высоко промышленно развитый регион. Многие олиготрофные по природе водоемы там подвергаются процессам эвтрофикации и токсификации вследствие поступления в водоемы сточных вод, индустриальной деятельности на водосборах в течение последних 50—60 лет. Антропогенная нагрузка на водные экосистемы обусловлена загрязнением от апатито-нефелиновых обогатительных фабрик АО «Апатит» и медно-никелевых предприятий АО «Печенганикель» и «Североникель». Антропогенная ацидификация поверхностных вод из-за осаждения диоксида серы, а также естественное

закисление вод, особенно на болотистых территориях с высокой концентрацией растворенных органических кислот, рассматривают в северной Финляндии как важную экологическую проблему (Acidification..., 1990), в районе Сер-Варангер (Норвегия) и в ряде районов Мурманской области. Процесс термофикации можно наблюдать в водосбросном канале Кольской АЭС и прилегающей к каналу акватории (губа Молочная) оз. Имандра (Моисеенко, Яковлев, 1990).

Беспозвоночные собирались в 1980—1996 гг. в прибрежных, глубоководных частях озер и в водотоках с помощью дночерпателя Экмана или ручного сачка (Frost et al., 1972) на территории Мурманской обл., Финской Лапландии и северо-восточной части Норвегии из более чем 600 малых озер, их придаточных водотоков, больших озер (Имандра, Ловозеро и Умбозеро) и рек Лотта, Паной, Варзуга, Умба, Кола и др.).

Всего к настоящему времени в рассматриваемом регионе выявлено 608 таксонов различного ранга, в том числе 502 вида, из них 441 вид и форма были зарегистрированы нами (табл. 1).

Таблица 1

Фаунистический состав (виды и формы) пресноводных бентосных беспозвоночных в северо-восточной Финноскандии

Группа	Мурманская обл.	Финская Лапландия	Северо-восточная Норвегия	Доля (%) от Европейской фауны (Illies, 1978)
Oligochaeta	20	6 ¹⁾	11	?
Hirudinea	5	4	2	18
Gastropoda	10	12	6	10
Bivalvia	14 ¹⁾	6 ¹⁾	9 ¹⁾	?
Isopoda	0	1	1	?
Mysidacea	1	0	0	?
Amphipoda	1	1	1	?
Ephemeroptera	35	24	23	25
Plecoptera	24	22	20	10
Odonata	11	9	0	20
Heteroptera	7 ¹⁾	2 ¹⁾	6 ¹⁾	?
Coleoptera	29 ¹⁾	11 ¹⁾	8 ¹⁾	?
Sialidae	3	5	4	83
Trichoptera	96 ¹⁾	38 ¹⁾	23 ¹⁾	?
Chironomidae	140 ¹⁾	— ¹⁾	79 ¹⁾	10
Другие	6	2	2	-
Всего	402	143 ¹⁾	195 ¹⁾	?

Примечание. ¹⁾ Определение до видового уровня производилось не всегда.

В целом, список выявленных беспозвоночных организмов свидетельствует об относительно высоком разнообразии пресноводной фауны, которая в регионе состоит из видов, характеризующихся Европейско-Сибирским и палеарктическим распространением (табл. 2).

Таблица 2

**Зоогеографический состав пресноводного зообентоса
в северо-восточной Финноскандии¹⁾**

Группа	Космополиты	Голарктические и палеарктические		Европейско-Сибирские	
		повсеместное	северное	повсеместное	северное
Oligochaeta	10	6	1	—	1
Hirudinea	1	3	—	1	1
Mollusca	—	5	1	16	5
Ephemeroptera	—	6	3	19	13
Plecoptera	—	1	5	20	3
Odonata	—	1	1	7	8
Hemiptera	—	—	2	5	2
Coleoptera	—	—	7	14	9
Sialidae	—	—	—	2	3
Trichoptera	—	21	8	67	10
Chironomidae	—	29	9	58	38
Другие	—	1	3	1	1
Всего (%)	11 (3%)	73 (17%)	39 (9%)	210 (49%)	94 (22%)

Примечание. ¹⁾ Использованы данные из работ: Жадин, 1940; Озера..., 1974; Биологическая..., 1975; Invertebrates., 1984; Nøst et al., 1986; Baekken, Aanes, 1990).

Всего обнаружено 11 видов космополитов, представленных исключительно гомотопными формами (преимущественно аннелиды). Доля типично арктических видов (стенотермно-холодноводных) также незначительна (<3%). Примерно 31% от всего количества приходится на виды с преимущественным распространением в северных регионах Евразии и Америки (циркумполярное, северо-альпийское, гипоарктическое и т. д.). Доля северных видов максимальна в фауне насекомых (у поденок — 39%, хирономид — 35%, веснянок — 28% и ручейников — 18%) и низкая у гомотопных беспозвоночных, особенно у олигохет (11%). Последнее явление подтверждает ранее сделанное заключение о сокращении видового разнообразия аннелид в северном направлении (Старобогатов, 1970; Попченко, 1988).

Внедрение синантропных видов в северные регионы отмечено для наземных животных (Чернов, 1978). Возможность инвазии новых видов птиц, млекопитающих и насекомых в Арктические регионы облегчается,

вероятно, вследствие глобального повышения температуры, а также возрастания плотности и интенсивности миграции населения. Представители субарктической и более южной фауны чаще встречаются в Арктических регионах. Подобные явления наблюдаются и в фауне арктических внутренних вод, где возрастает роль эврибионтных видов, расширяются их ареалы в северном направлении (Ласточкин, 1947; Попченко, 1988; Вехов, 1989).

Главная причина распространения пресноводных видов в северном направлении — антропогенные изменения водоемов (Николаев, 1985 и др.). Распространению новых видов в северных водоемах облегчает постепенное сглаживание широтной неоднородности некоторых химических показателей поверхностных вод. Возрастание степени трофности, изменение солевого состава, рост минерализации воды и концентрации загрязняющих веществ наблюдаются не только вблизи промышленных предприятий и населенных пунктов, но и повсеместно на территории Мурманской области (Моисеенко и др., 1996).

Малощетинковые черви семейства Tubificidae (*Tubifex tubifex*, *Limnordillus hoffmeisteri*, *Pathomotrix hammoniensis*), хирономиды рода *Chironomus* доминируют в бентосных сообществах загрязненных водоемов, находящихся в индустриально развитых регионах, вблизи населенных пунктов Мурманской области. Загрязненные водоемы характеризуются уменьшением видового состава фауны, особенно среди реликтов (*Mysis relicta*, *Monoporeia affinis*) и чувствительных групп (веснянки, поденки, хирономиды трибы Tanytarsini и др.) (Яковлев, 2000). Драматические изменения в сообществах выявлены и в отдаленных районах вследствие антропогенного закисления и загрязнения тяжелыми металлами (Яковлев, 1999).

Приблизительно 20 видов олигохет, брюхоногих моллюсков, веснянок, поденок и стрекоз обнаружены нами в северо-восточной части Фенноскандии, то есть вне их сплошных ареалов, простирающихся ниже Полярного круга. Возможно, они не отмечались ранее вследствие отсутствия широкомасштабных сборов материала в регионе. Ранее считалось, что олигохета *Pothamothrix hammoniensis*, как и ряд представителей родов *Isochaetides* и *Lamprodrilus* не встречаются на территории Мурманской области. Распространение *P. hammoniensis* в бассейне оз. Имандра мы объясняем загрязнением и другими антропогенными факторами.

Строительство каналов, водохранилищ, т.е. создание так называемых «коридоров инвазии», облегчает внедрение более южных элементов в Арктику. Большие реки на территории северо-востока Фенноскандии (Нива, Тулома, Лотта, Ковда, Пасвик, Кеми) зарегулированы каскадами плотин ГЭС полностью на всей их длине или частично. Уменьшение скорости течения воды, некоторое повышение температуры и концентрации органических веществ в воде, более обильное развитие водных растений на мелководьях, характерные для водохранилищ, способствуют миграции видов из более низких широт. Реки, текущие в северном на-

правлении, несут теплые воды к Арктическим морям. Животные проникают с теплыми водными массами вниз далеко в зону тундры, тогда как северный предел их ареала вообще ограничен северной тайгой. Например, водяной ослик (*Asellus aquaticus*) обычен в лесных озерах центральных и западных районов Норвегии (Okland, 1979), северной Финляндии, в юго-западной части Мурманской области и не встречается на территории Кольского полуострова. В то же время он далеко проникает на север по р. Пасвик и встречается на расстоянии 30—40 км от места впадения реки в Баренцево море, около пос. Сванховд (рис.).

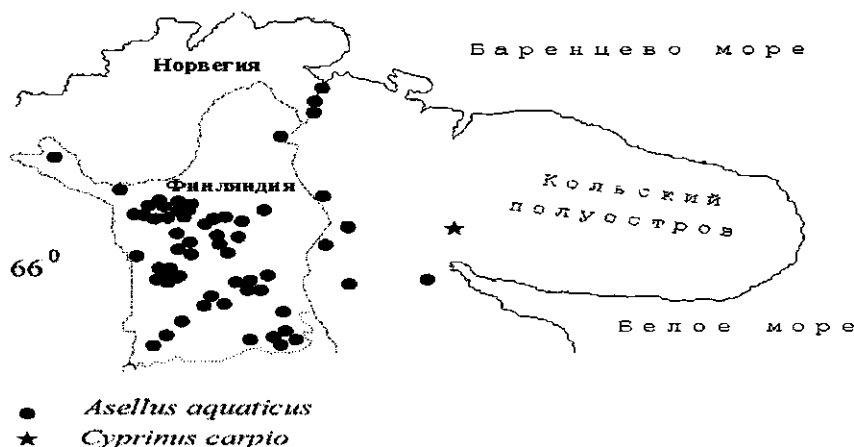


Рис. Места обнаружения водяного ослика *Asellus aquaticus* и карпа *Cyprinus carpio* в пределах северо-восточной Фенноскандии

Целенаправленная интродукция или случайный занос новых видов также могут стать причиной появления вселенцев. Например, дальневосточный краб (*Paralithodes camchatica*) и горбуша (*Onchyrinchus gorbuscha*) успешно расселились в прибрежной зоне Баренцева моря (Горелов, 2000). С начала 80-х годов существует, видимо, временно самое северное на Земле локальное стадо карпа *Cyprinus carpio* в оз. Имандра (Моисеенко, Яковлев, 1990; Лукин, 1999). Попытка садкового выращивания их, как, например, радужной форели (*Salmo irideus*) на отепляемом участке озера, не увенчалась успехом. Проникшие в открытое озеро карпы, нашли подходящие условия — оптимальную температуру воды в водоотводном канале Кольской АЭС (выше на 10—15°С, чем в озере). Обычные в высокогорных водотоках умеренной зоны Европы виды, например, нимфы поденок и веснянок, населяют в северных регионах, как водотоки, так и прибрежные зоны озер. Веснянки *Nemoura* spp. и *Diura nanseni*, поденки *Leptophlebia marginata*, *L. vespertina*, *Prarleptophlebia cincta*, *Heptagenia fuscogrisea*, *H. sulphurea*, *Ephemera vulgata*, *Baetis rhodani*, *Centro-*

ptilum luteolum, *Siphonurus alternatus* и другие виды обычны в фауне тундровых и лесных водоемов. Однако в суровых глубоких частях больших озер представлены преимущественно консервативные комплексы фауны из олигохет, реликтовой мизиды, бокоплава, хирономид и моллюсков рода *Pisidium*. Этот биотоп южные иммигранты осваивают редко (Николаев, 1985). Они также не встречаются в высокогорных озерах и водотоках. Многие из вселенцев являются эврибионтными видами, способными адаптироваться к новым для них условиям, или они узко специализированные виды, как, например, выходцы из высокогорных районов умеренной зоны северного полушария. В северных водоемах они населяют более благоприятные для них мелководья и защищенные от волн прибрежные зоны озер. Более высокая температура, водные растения и другие факторы создают оптимальные для них условия. Благодаря большей жизнеспособности и способности достичь высокой численности, они, очевидно, могут вытеснить из исходных сообществ местные виды. Можно предсказать, что увеличение антропогенной нагрузки приведет к дальнейшим изменениям в видовом составе, структуре и функционировании пресноводных сообществ, особенно, в промышленно развитых регионах, таких как Кольский Север.

Литература

- Биологическая продуктивность северных озер* // Озера Зеленецкое и Акулькино, Л.: Наука, 1975, т. 2, 182 с.
- Вехов Н. В. Распространение и биотопическое распределение веслоногих ракообразных семейства Diaptomidae в водоемах субарктического региона Европы // Вестник зоол., 1989, № 5, 52—56.
- Горелов М. К. Некоторые теоретические и практические аспекты акклиматизации водной организмов // В кн.: Виды-вселенцы в европейских морях России, Апатиты, 2000, 23—34.
- Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. // Труды ЗИН АН СССР, 1940, т. 5, № 3—4, 519—992.
- Ласточкин Д. А. Значение палеогеографии для современного распространения пресноводной фауны // Зоол. журн, 1947, т. 27, № 2, 186—187.
- Лукин А. А. Случайное вселение карпа в оз. Имандра (Кольский п-ов) // Вопросы ихтиологии, т. 39, № 3, 1999, 514—515.
- Моисеенко Т. И., Родюшкин И. В., Даувайте В. А., Кудрявцева Л. П. Формирование качества поверхностных вод и донных отложений в условиях антропогенных нагрузок на водосборы Арктического бассейна, Апатиты, 1996, 264 с.
- Моисеенко Т. И., Яковлев В. А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера, Л.: Наука, 1990, 224 с.
- Николаев И. И. Некоторые аспекты экологии стихийного расселения гидробионтов // Труды ГосНИОРХ, 1985, т. 232, 81—89.

- Озера различных ландшафтов Кольского полуострова, (Ред. Дробковой В. Г. и Слепухиной Т. Д.), Л.: Наука, 1974, т. 1, 235 с.
- Попченко М. И. Пресноводные олигохеты Северной Европы, Л.: Наука, 1988, 287 с.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование в континентальных водоемах земного шара, Л.: Наука, 1970, 370 с.
- Тимм Т. Э. Экология и географическое распространение водных Oligochaeta (на примере фауны Северо-запада СССР) // Автореф. дисс. докт. наук, Л., 1988, 46 с.
- Чернов Ю. И. Среда и сообщество зоны тундры // В кн: Сообщества Крайнего Севера и человек, М.: Наука, 1985, 8—22.
- Acidification in Finland // P. Kauppi, P. Antilla and K. Kenttämies (eds). Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 1990, 1237 p.
- Baekken T., Aanes K. J. Bruk av vassdragets bunnfauna i vannkvalitetsklassifiseringen // Nr 2A. Forsuring. NIVA Rapport, 2000, 46 p. (In Norwegian).
- Frost S., Hurler A., Kershaw W. E. Evaluation of a kicking technique for sampling stream bottom fauna // Can. J. Zool., 1972, 49, 167—173.
- Illies J. Limnofauna Europea, Stuttgart, 1978.
- Invertebrates of Inari Lapland, Finland // Kevo notes, № 7, 1984.
- Næst T., Aagard K., Arnekleiv J. V., Jensen J. W. Vassdragsregulering og ferskvannsinvertebrater. En oversikt over kunnskapsnivået. Økoforsk utredning, Trondheim, 1986, 180 p.
- Økland K. A. Localities with *Asellus aquaticus* and *Gammarus lacustris* G.O. Sars in Norway, and a revised system of faunistic regions // SNSF Teknisk Notat, 1979, 49/79, 1—64.
- Yakovlev V. A. Acidity of small lakes in Finnish Lapland-based on aquatic macroinvertebrate studies in 1993—1995// Rovaniemi: Kaupungin painatuskeskus, 1999, 48 p.
- Yakovlev V. A. Recent state of *Monoporeia affinis*, a malacostracan glacial relict species in the Imandra lake of the Kola Peninsula, Russia // Crangon, 2000, № 4, 71—78.

САЙТ И БАЗА ДАННЫХ «ПРЕСНОВОДНЫЕ РЫБЫ РОССИИ»: ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ О СОВРЕМЕННОМ СОСТОЯНИИ ФАУНЫ

Богущая Н. Г., Насека А. М.

*Зоологический институт РАН,
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1, Россия,
E-mail: office@zin.ru*

Целью настоящего проекта были разработка и создание электронной публикации о пресноводных рыбах России на сервере Зоологического института Российской академии наук в форме интерактивной мультимедийной информационно-поисковой системы.

Создание такого типа информационного ресурса было продиктовано несколькими причинами. Основной причиной является необходимость синтезировать данные по биологическому разнообразию пресноводных рыб обширной территории России. Следует отметить, что в российской ихтиологии публикации Л. С. Берга более ста лет являлись настольными книгами для многих поколений ихтиологов. При этом последнее издание его монографии «Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран» было опубликовано более 50 лет назад (Берг, 1948, 1949). Сравнительно недавно появились новые региональные списки и сводки (Богущая, Насека, Павлов и др., 1999; Слынько и др., 2000; Шейко, Федоров, 2000; Шедько, 2001; Черешнев и др., 2001; Sideleva, 2001), но суммирующей общей ревизии по фауне страны так и не было подготовлено. Не на много лучше обстоит дело и в европейской ихтиологии. Как отметил в своих работах М. Коттла (Kottelat, 1997, 1998), систематика и номенклатура пресноводных рыб Европы находятся в исключительно хаотическом состоянии. Этот автор опубликовал предварительный список пресноводных рыб Европы, но исключая территорию бывшего Советского Союза (Kottelat, 1997). Почти в это же время был опубликован «Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России» (1998). К сожалению, эта очень краткая по объему информации работа несет множество неточностей фактического, технического и методологического характера. Таким образом, представляется необходимым привести таксономические данные по пресноводным рыбам России в соответствие с результатами

современных исследований с использованием усовершенствованной методологии.

Другой важной причиной была попытка использования современных информационных и телекоммуникационных технологий и программного обеспечения, которые позволили бы представлять данные в различных форматах (например, тексты, изображения и даже видеоматериалы).

Главной целью технической реализации проекта было использование преимуществ, как базы данных, так и глобальной сети Интернет, которые имеют много общих свойств. Базы данных поддерживают большие объемы структурированной информации, могут быстро изменяться, имеют средства управления данными, содержат метаданные, часто объединены во времени и пространстве, содержат множественные случаи сходства в структуре информации, а содержащаяся в них информация может быть отобрана и представлена различными способами. Интернет может управлять большими объемами информации и имеет средства манипулировать ими, информация в сети быстро изменяема, востребована для отбора и представления различными способами, а веб-страницы содержат метаданные и часто частично совмещаются во времени и пространстве. Интегрирование базы данных с веб-сайтом делает возможным использование базы данных для опубликования в Интернет, для совмещения информации, и для регулярного обновления веб-страниц. Нахождение базы данных «Пресноводные рыбы России» на сервере Зоологического института предоставит неограниченный доступ всем заинтересованным пользователям.

Настоящая Информационная Система разработана как электронная зоологическая монография, основанная на гипербазе данных с использованием широких возможностей гипертекста. На текущем этапе разработки наша гипербаза состоит из двух баз данных — таксономической и библиографической.

Основу таксономической базы данных составляет главная таблица с 36 полями. Информация, депонированная в таксономической базе данных, может быть разделена на три модуля, или блока: таксономический (научное валидное название, номенклатура, синонимы, другие названия), географический (ареалы и их изменения из-за фактов расселения, интродукции или вымирания), морфологический (диагнозы и описания).

Таксономический модуль — центральный модуль в структуре Информационной Системы. Никто не станет оспаривать тот факт, что идентификация (научное название) вида должно было быть правильным. Информация, относимая к ошибочно определенному виду, фактически является дезинформацией и вообще не должна быть опубликована. Вопрос о точности идентификации видов непосредственно касается и неаборигенных видов. В некоторых случаях они плохо известны или неизвестными местным жителям и даже ихтиологам.

Изменяющийся характер классификаций и научных названий делает почти невозможным выявление того, под каким названием вида, рода

или даже семейства, читатель найдет соответствующую информацию в предшествующей литературе или в коллекциях. Научные названия изменяются по нескольким причинам, что делает инвентаризацию фауны особенно сложной, так как информация о каждом отдельном таксоне может быть найдена под несколькими научными названиями. Эти названия относятся к следующим категориям: валидное название, старший синоним, младшие синонимы, новые комбинации (только для видов), а также неправильные написания или искажения.

Одним из принципов построения нашей ИПС является возможность быстрого отражения изменяющихся таксономических взглядов. Основная таблица таксономической базы данных включает специальную систему мнемо- и цифровых кодов (стандарт ZOOCOD; см. Lobanov, Smirnov; 1997) для компилирования информации по каждому из этих названий под единственным названием таксона, которое считается валидным на данном этапе исследований. В случае, если таксономический статус таксона меняется, очень просто внести необходимое изменение в систему кодов. Это не разрушит связей в комплексе информации, но она будет привязана уже к новому валидному названию. Соответственно, список родов и видов, генерируемый из этой таксономической базы на вэб-сайт, будет необходимым образом изменен.

Вэб-сайт разрабатывается параллельно на двух языках, английском и русском.

Главный вход в ядро сайта, содержащее основную таксономическую информацию: список видов круглоротых и рыб, населяющих пресноводные и солоноватоводные водоемы России (Bogutskaya, Naseka, Komlev, 2001). Истинные морские формы, редко или случайно зарегистрированные в пресных и солоноватых водах, а также каспийские исключительно морские формы были исключены из списка. Таким образом, он содержит 365 видов (379, если включить неописанные виды и виды с неясным статусом), принадлежащих 148 родам, 38 семействам и 14 отрядам. Он отражает взгляд авторов на таксономию рассматриваемых форм и использование ими филогенетической концепции вида, и включает все недавно описанные виды в фауне России.

Необходимо отметить, что в мире имеются информационные ихтиологические ресурсы, но несколько иного рода. Например, FISHBASE2000 (Froese, Pauly, 2000), который теперь доступен on-line в Интернете (www.fishbase.org). Однако он включает информацию для всех видов рыб мировой фауны, что, естественно, исключает представление подробных данных по конкретным отдельным видам.

Известный «Каталог рыб» (Eschmeyer, 1998) также имеет электронную версию, которая доступна на вэб-сайте Калифорнийской академии наук (www.calacademy.org/research/ichthyology). Этот сайт содержит интересную информацию по систематике рыб. Он является одним из лучших ихтиологических ресурсов в мире. Но опять же, содержание и структура представленной на нем информации принципиально отличны

от того, что запланировано к представлению на нашем сайте (www.zin.ru/animalia/pisces), который разрабатывается как региональная сводка.

Кроме аборигенных видов, приводится информация и для 25 неаборигенных («экзотических») для России видов, натурализовавшихся и не натурализовавшихся в наших водах.

Информация о современном распространении всех видов фауны России дает представление об истинном масштабе преобразований фауны, вызванных прямым или косвенным влиянием человеческой деятельности. По нашим данным, число видов, найденных вне пределов их исторических ареалов (неаборигенных видов), превышает 105. Это число включает случаи преднамеренной акклиматизации, непреднамеренного вселения, случайного выпуска, естественной инвазии, инвазии, вызванной непреднамеренным вселением, естественного расселения, и так далее.

Намеренные акклиматизации были особенно интенсивны в течение 1958—1971 гг. Согласно данным Карпевич (Карпевич, Бокова, 1961; Карпевич, 1998; и другие), в год производилось более 400 перевозок, а число водоемов, куда завозился рыбопосадочный материал, доходило до 370.

Содержание и структура информации, которая будет представлена на веб-сайте для каждого вида списка, можно продемонстрировать на примере *Pseudorasbora parva*, небольшой активно расселяющейся карповой рыбы, в настоящее время широко распространено в Палеарктике.

Информация по каждому виду содержат все компоненты, традиционные для ихтиологического таксономического обзора: валидное научное название и местные названия, старший синоним и первоначальное описание с комментариями там, где это необходимо; синонимы и главные ссылки; диагноз и детальное морфологическое описание (внешняя морфология, сейсмочувствительная система, структура позвоночника, череп, окраска, половой диморфизм), связанные гиперссылками с изображением вида и иллюстрациями признаков; описание ареала, связанное с картой распространения.

Современное распространение амурского чебачка, *Pseudorasbora parva* — пример случайной непреднамеренной акклиматизации. Его естественный ареал находится в Восточной Азии, от Амура и Кореи до Южного Китая. Этот вид занесли с рыбопосадочным материалом китайских растениеводных рыб в Казахстан, Узбекистан и Киргизию, где он натурализовался в ирригационных каналах и озерах. В Европе он был впервые зарегистрирован в 1961 г. в Румынии, затем распространился вверх по течению во многие европейские страны: в 1967 г. достиг венгерского участка Дуная и в 1974 г. был зарегистрирован в Чехословакии. В 1982 г. этот вид был найден в Австрии и немного позже в Германии и Словении. Помимо Дуная, *P. parva* был обнаружен в Днепре и Днестре, а также зарегистрирован в Скадарском озере, озерах Охрид, Преспа и

Алиакмон в Греции. Через Рейнско-Дунайский канал проник в Западную Европу от Франции до Польши и Литвы (р. Неман). Найден в Болгарии и европейской Турции, а также в реке Аксу на юге Анатолии. В России амурский чебачок широко распространен в системе Нижнего Дона, в Куме и Терекке и на всем протяжении долинной части бассейна Кубани. Этот вид известен также из Ирана и даже Алжира. Экспансия этого вида — только один пример среди многих других, который подчеркивает необходимость выявления и оценки в пределах отдельных экосистем быстро расселяющихся видов, представляющих наибольшую опасность 1) успешного переноса между регионами; 2) успешной натурализации в экосистемах-реципиентах; и 3) потенциального вреда для экосистем-реципиентов.

Библиографическая база данных создается на основе информационно-поисковой системы ZOOBIB. Эта система разработана в Зоологическом институте И. С. Смирновым и А. Л. Лобановым (см. Smirnov, Lobanov, 1997) для среды СУБД FoxPro 2.0/2.5. Система достаточно проста и обладает некоторыми особенностями. Система имеет удобный интерфейс ввода данных, содержащий три поля ключевых слов (географические названия, общие термины, названия таксонов); для ввода большого числа ключевых слов, существует дополнительное неограниченное поле, что позволяет в случае таксономических списков или обзоров фаун вводить названия очень многих таксонов, иногда до нескольких сотен; просмотр и редактирование имеющихся данных; поиск работ происходит по простым (любой один признак публикации, например, имя автора или часть слова в названии работы) и сложным запросам (сочетание, включающее до 16 ключевых слов; запрашиваемый список литературы генерируется на экране или выводится на печать. Использование принципа ZOOCOD, описанного выше, позволяет пользователю получать информацию по конкретному таксону независимо от того, какое название из применимых к данному таксону названий использовано в качестве ключевого слова. Например, информация по озерному гольяну, известному в литературе под 20 разными названиями (от валидного до искаженных: *Cyprinus perenurus*, *Phoxinus jelskii*, *Phoxinus stagnalis*, *Phoxinus variabilis*, *Phoxinus altus*, *Phoxinus sabanejewi*, *Phoxinus percnurus*, *Moroco percnurus*, *Eupallasella percnura*, *Eupallasella perenurus* и др.) может быть получена при использовании любого из них. Кроме того, принцип ZOOCOD связывает информацию по таксонам более низкого ранга с таксонами более высокого ранга. При запросе информации для таксона выше ранга вида (род, подсемейство, семейство), пользователь получит ссылки как по запрашиваемому таксону, так и по таксонам, входящим в него. Например, при запросе ссылок по *Cyprinidae*, пользователь получит также все ссылки для подсемейств, родов и видов карповых рыб.

В настоящее время база данных по литературным источникам насчитывает более 6000 наименований. Это лишь малая часть запланированного объема литературы по рыбам пресных вод. Мы предполагаем, что она будет

содержать не менее 20000 наименований, будет переведена на английский язык и будет доступна в режиме on-line на сервере ЗИН РАН.

В целом, Информационная Система «Пресноводные рыбы России» может быть эффективным инструментом для обобщения данных из различных областей теоретической и прикладной ихтиологии, управления природными ресурсами и разработки природоохранных мероприятий.

Благодарности

Мы благодарны А. Л. Лобанову и М. Б. Дианову за их консультации и развитие программного обеспечения для конкретных целей проекта, Т. И. Игошиной, А. Л. Немчиновой и А. М. Комлеву за техническую помощь. Проект поддержан Российским фондом фундаментальных исследований, № 00-07-90304.

Литература

- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России*, М.: Наука, 1998, 220 с.
- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, М. — Л.: Академия наук СССР, 1948, т. 1, 3—468.
- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, М. — Л.: Академия наук СССР, 1949, т. 2, 3, 469—1370.
- Богущая Н. Г., Насека А. М.* Круглоротые и рыбы бассейна озера Ханка (система реки Амур): аннотированный список видов с комментариями по их таксономии и зоогеографии региона, СПб.: Изд-во ГосНИОРХа, 1996, 89 с.
- Карпевич А. Ф., Бокова Е. Н.* Пересадки рыб и водных беспозвоночных, проведенные в СССР в 1957—1959 гг. // Вопросы ихтиологии, 1961, т. 1, вып., 3(20), 552—563.
- Карпевич А. Ф.* Избранные труды: в 2-х т. Т. 2: Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. Памятники исторической мысли, М.: ВНИРО, 1998. 870 с.
- Павлов Д. С., Савваитова К. А., Груздева М. А. и др.* Разнообразие рыб Таймыра, М.: Наука, 1999, 207 с.
- Слынько Ю. В., Кияшко В. И., Яковлев В. Н.* Список видов рыбообразных и рыб бассейна р. Волга // В кн.: Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Яковлев В. Н. (ред.), Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000, 252—277.
- Черешнев И. А., Шестаков А. Б., Скопец М. Б.* Определитель пресноводных рыб северо-востока России, Владивосток: Дальнаука, 2001, 129 с.
- Шедько С. В.* Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья. // В кн.: Чтения памяти В. Я. Леванидова, вып. 1, 2001, 229—249.
- Шейко Б. А., Федоров В. В.* Круглоротые и рыбы // В кн.: Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский, Камчатский печатный двор, 2000, 7—72.
- Bogutskaya N. G., Naseka A. M., Komlev A. M.* Freshwater fishes of Russia:

- preliminary results of the fauna revision // In: Zoological sessions (Annual reports 2000). Proceedings of the Zoological Institute Ras, 2001, v. 289, 39—50.
- Eschmeyer W. N.* Catalog of fishes. San Francisco, 1998, v. 1: Introductory materials. Species of fishes A-L, 1—958, v. 2: Species of fishes M-Z, 959—1820, v. 3: Genera of fishes. Species and genera in a classification. Literature cited and appendices, 1821—2905.
- Froese R., Pauly D., Editors.* FishBase 2000: concepts, design and data sources. CD-ROM, ICLARM, Los Banos, Laguna, Philippines. 344 p. (www.fishbase 2000.org)
- Kottelat M.* European freshwater fishes // *Biologia (Zool.)*, 1997, v. 52 (suppl. 5), 1—271.
- Kottelat M.* Systematics, species concepts and the conservation of freshwater fish diversity in Europe // *Ital. J. Zool.*, 1998, v. 65 (suppl.), 65—72.
- Lobanov A. L., Smirnov I. S.* The principles of arrangement and using of classifiers of animals in the standard ZOOCOD // In: Databases and computer graphics in zoological investigations. Proceedings of the Zoological institute, 1997, v. 269, 73—75.
- Sideleva V. G.* List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of cottoid fishes // In: New contributions to freshwater fish research // Proceedings of the Zoological institute, 2001, v. 287, 35—71.
- Smirnov I. S., Lobanov A. L.* Specialized bibliographical system for zoologists — ZOOBIB // In: Databases and computer graphics in zoological investigations. Proceedings of the Zoological institute, 1997, v. 269, 131—132.

**ВЛИЯНИЕ БЫЧКОВ КРУГЛЯКА
(*NEOGOBIOUS MELANOSTOMUS*)
И ЦУЦИКА (*PROTERORHINUS MARMORATUS*)
НА АБОРИГЕННЫЕ ВИДЫ РЫБ ВЕЛИКИХ ОЗЕР**

Дэвид Дж. Джуд

*University of Michigan, Center for Great Lakes and Aquatic Sciences,
501 East University Dr., Ann Arbor, MI 48109—1090, USA
E-mail: djude@umich.edu*

Введение

Некоренные виды стали заметным явлением в наземных и водных экосистемах. Они способствуют снижению биоразнообразия, видоизменяют местообитания и вызывают исчезновение аборигенных видов, что, как минимум, приводит к общей потере эффективности переноса энергии в экосистемах. Тысячи видов — вселенцев появились в Великих Озерах (Mills et al., 1993), особенно после открытия Уэллендского канал — обходного пути Ниагарского водопада. Успешно натурализовавшиеся вселенцы обладают уникальными свойствами и используют ресурсы среды, видоизмененными деятельностью человека или другими вселенцами, такими как дрейссена (*Dreissena polymorpha*).

Современная волна инвазий включает вселение бычков кругляка (*Neogobius melanostomus*) и цуцика (*Proterorhinus marmoratus*), которые обитают в Великих Озерах уже в течение 12 лет (Jude et al., 1992) и в некоторых местах достигают высокой численности (Charlebois et al., 1997). Они распространяются с помощью судов или рыболовов-любителей, использующих их как живцов и переносящих из водоема в водоем. Поскольку кругляк нерестится в течение продолжительного периода, охраняет свое гнездо, агрессивен, способен питаться ночью и потребляет недоиспользуемые другими видами пищевые ресурсы — дрейссену, этот вид является примером успешной инвазии вида в новые местообитания. Воздействие этого вселенца было, фактически, мгновенным: он подавил несколько совместно-обитающих донных рыб и поставил под угрозу существования некоторые другие виды, нерестящиеся на каменистом субстрате. Влияние вселенцев на сообщества внутренних озер и форелевых ручьев требует дальнейших исследований для выяснения их будущих негативных последствий.

Распространение

В настоящее время бычок-кругляк обитает во всех пяти Великих Озерах, в р. Святого Лаврентия в Квебеке, в рр. Флинт, Шиавасси и

Сэйно, в шт. Мичиган, а также во многих других притоках Великих Озер (Jude, не опубликовано). Сейчас кругляк распространяется в сторону р. Миссисипи (Clearinghouse Staff, 1999; Steingraeber et al., 1996). Бычок-цуцик обнаружен в береговых водах р. Сент-Клэр и Детройт, по всему оз. Сент-Клэр, и в притоках вдоль коридора Сент-Клэр — оз. Эри; в 2001 г. этот вид обнаружен в оз. Верхнем. Бычок-цуцик — малоизученный и малозаметный вид (Jude and DeBoe, 1996), о котором мало сведений, в силу его малых размеров и отсутствия интереса к нему со стороны рыболовов-любителей.

Весной и летом бычок-кругляк занимает прибрежные местообитания, затем передвигается на большие глубины (15—50 м) (Charlebois et al., 1997). Этот вид был обнаружен на глубине 30 м в оз. Мичиган (Jude, неопубликованные данные), а в оз. Гурон, осенью и ранней весной — даже на большей глубине (J. Schaeffer, USGS, Ann Arbor, MI, *персональное сообщение*).

Преимущества бычка-кругляка перед аборигенными видами

Многие современные вселенцы заселили Великие Озера и другие водоемы будучи перенесенными с балластными водами, сбрасываемыми транспортными судами (Mills et al., 1993; Moyle, 1991). Бычок-кругляк обладает необычайной способностью выживать и переноситься с балластными водами судов внутреннего и внешнего (по отношению к Великим Озерам) плавания. Одно из объяснений этого — то, что в сем. Gobiidae имеется много представителей, приспособившихся к существованию в пещерах, способных питаться в темноте и имеющих преимущества в плане эффекта Бора — способность потреблять кислород при высоких концентрациях углекислого газа, что позволяет им выживать в условиях низкого содержания кислорода. Примерно 13% дыхания бычка-кругляка осуществляется через кожные покровы (Moyle and Cech, 1988).

В центральном и западном бассейнах оз. Эри дрейссена полиморфа и в последнее время бугская дрейссена (*Dreissena bugensis*) занимают обширные площади дна. Эти моллюски обеспечивают идеальный субстрат для бентосных организмов, таких как виды рода *Gammarus* (Bially and MacIsaac, 2000; Ricciardi et al., 1997). Кроме того, моллюски являются кормом для бычка-кругляка (Ghedotti et al., 1996), обеспечивая им, тем самым, обильный запас корма на каменистых и песчаных участках дна Великих Озер. Поскольку только немногие другие виды рыб питаются дрейссеной (French, 1993; French and Love, 1995), кругляк, переживший ранние стадии своего развития, имеет в настоящее время обильный источник пищи, способствующий его выживанию (Ray and Corkum, 1997).

Бугская дрейссена, которая многочисленна в оз. Онтарио и Эри, в последнее время была найдена в оз. Мичиган (Nalera et al., 2001), и, как ожидается, заселит озера Гурон и Верхнее, что обеспечит дальнейшее расширение кормового ресурса для бычка (Spidle et al., 1994). Имея открытые

органы боковой линии, кругляк способен питаться ночью (Hoekstra and Janssen 1985; Jude, 2001). Это — более крупный, чем большинство совместно обитающих придонных видов, и его самки могут нереститься каждые 20 дней, до 6 раз в году (Jude, 1997; Corkum et al., 1998). В период нереста самцы приобретают черную окраску и охраняют гнезда, располагающиеся в утонувших банках, под камнями, на затонувших судах и в норах, имеющих, обычно, один вход (Wickett and Corkum, 1998; Corkum et al., 1998). После нереста самцы погибают (Miller, 1984 b). Процент оплодотворения может достичь 95% и из 95% процентов этих икринок появляется потомство (Charlebois et al., 1997).

Воздействия бычков

Общее. Бычок-кругляк процветает на каменистых и галечных участках дна, особенно тех, где отмечаются высокие плотности дрейссены (Jude and DeBoe, 1996). Этот вид способен достичь исключительно высокого обилия, «удручая» рыболовов и «похищая» у них наживку. Бычок-цуцик, в общем — бентофаг. Однако некоторые особи этого вида в р. Сент-Клэр поедают личинок бычка-кругляка (French and Jude, 2001). В этой реке, Френч и Джуд (2001) показали, что пищевой спектр мелких бычков значительно перекрывается со спектром аборигенных видов — *Percina caprodes*, *Etheostoma caeruleum* и *Noturus stigmosus*. По достижении кругляком размера более 100 мм и перехода им на питание дрейссеной, спектры уже не перекрываются. Таким образом, бычок-кругляк обладает большим потенциалом в конкуренции с местными видами за кормовые объекты (Carman, 2002). Кроме того, бычки могут выступать как хищники, поедая икру и личинок лососей и окуней (Weimer and Sowinski, 1999; Jude 2001).

Беспозвоночные. Djuricich and Janssen (2001) выявили склонность у бычков к питанию мелкими особями дрейссен, но показали что существует много мест среди камней и друз дрейссены, в которых мелкие особи этого моллюска недоступны. Kuhns and Berg (1999) продемонстрировали, что бычок-кругляк способен снизить плотности других беспозвоночных, приводя, таким образом, к изменению сообщества бентоса и, соответственно, к потенциальному снижению ресурсов для *Cottus bairdi* и других аборигенных видов рыб. Более крупные кругляки питаются дрейссеной (Jude 2001; Ray and Corkum, 1997), что приводит к практически полному расхождению пищевых спектров кругляка и *Cottus bairdi*. Carman (2002) также обнаружил сильное негативное влияние бычка-кругляка на бентосные организмы (например, Trichoptera) на одной реке в Мичигане.

Пестрый (северный) бычок подкаменщик *Cottus bairdi*. После инвазии и успешного размножения бычка-кругляка в р. Сент-Клэр численность популяции пестрого подкаменщика уменьшается, что также может происходить с другими мелкими придонными рыбами, такими как перцина (Jude, 2001). В этой реке, кругляк может вытеснять некоторые виды

(например пестрого подкаменщика) на большие глубины. Здесь последний находит убежище на участках с более сильным течением вследствие своего гипотетического преимущества перед кругляком в обнаружении кормовых объектов, при помощи органов боковой линии (Hoekstra and Janssen, 1985). Однако в этом случае могут возникнуть проблемы с пополнением стада из-за неоптимального субстрата и большего пресса хищников, что, в частности, наблюдается в заливе Калумет-Бэй оз. Мичиган (Janssen and Jude, 2001). Исследования с помощью водолазной техники показали, что устойчивая популяция пестрого подкаменщика быстро уменьшилась после появления здесь бычка-кругляка в 1994 г. Оба вида ведут придонный образ жизни и имеют сходные требования к условиям постройки гнезд, питания и укрытия. Пестрый подкаменщик с 1988 г. был почти полностью вытеснен из данного района кругляком. Это произошло за счет одного из следующих возможных механизмов: конкуренция за кормовые ресурсы при малых размерах рыб, конкуренция за пространство, при средних размерах и, наконец, конкуренция за места для нереста при больших размерах. Оба вида ищут убежища под камнями в дневное время и менее защищены, особенно при питании, ночью. Нерестовые периоды кругляка и пестрого подкаменщика перекрываются и оба вида откладывают икру на нижнюю сторону камней, защищаемых самцами. Janssen and Jude (2001) обнаружили при лабораторных исследованиях, что бычок-кругляк агрессивен по отношению к охраняющим кладки самцам подкаменщиков, занимая их убежища и вызывая почти полную потерю отложенных подкаменщиком икринок. Dubs and Corkum (1996) также обнаружили, что вне периода нереста подкаменщики были неспособны защищать убежища от кругляка. Janssen and Jude (2001) исключили, что снижение воспроизводства пестрого подкаменщика было вызвано негативным воздействием кругляка в период нереста. Это привело в заливе Колумет-Бэй к доминированию экзотического бычка-кругляка и дестабилизации водных экосистем.

Слизистый подкаменщик *Cottus cognatus* и глубоководная рогатка *Myoxocephalus thompsoni*. Распространение бычка-кругляка было ограничено прибрежной зоной и портами. Однако в настоящее время этот вид расширяет свое распространение в открытой части оз. Мичиган (Clapp et al., 2001) и Гурон (J. Schaeffer, USGS, Ann Arbor, MI). Такая глубоководная миграция (до 60 м в Черном море по Miller (1986)) служит механизмом распространения кругляка в новых местообитаниях и также приводит к взаимодействию этого вида с сообществами новых видов рыб. Слизистый подкаменщик и рогатка занимают глубины более 10 м, что позволяет снизить конкуренцию за скудные кормовые ресурсы бентоса, особенно за дипорею (*Diporeia*) — основной источник корма, количество которого драматически снизилось в оз. Мичиган в конце 90-х гг. (Nalepa et al., 1998). В Нидерландах сходный вид, черный бычок (*Gobius niger*), оказал негативное воздействие на другой вид глубоководного бычка из р. *Myoxocephalus* — *M. scorpius* (Vass et al., 1975).

Виды дартеров (*Etheostoma*) и перцина *Percina*. Даже при том, что пестрый подкаменщик может быть неспособен отогнать более крупного и агрессивного кругляка, ищущего гнездовое убежище, некоторые виды дартеров (*Etheostoma* spp.) не вступают в прямую конкуренцию с кругляком. Дартеры, главным образом, питаются в течение круглых суток (Greenberg, 1991) и они намного мельче в репродуктивном возрасте, чем бычок-кругляк. Таким образом, для нереста они нуждаются в более мелких камнях. В р. Сент-Клэр несколько видов р. *Etheostoma* (особенно радужный дартер) не подверглись негативному воздействию бычка-кругляка (Jude, 2001). Перцина, возможно, испытала воздействие кругляка, но этот вид не охраняет кладку. Аналогично в зал. Калумет-Бэй дартер *Etheostoma nigrum* сохранил свою численность после инвазии. Этот вид в оз. Мичиган нерестится на нижней части камней в конце июня — в то время, когда бычок-кругляк активно нерестится в порту Калумет. Существует также свидетельство о влиянии кругляка на зелено-спинного дартера *Etheostoma blennioides* в оз. Эри. До колонизации бычка-кругляка в 1999—2000 гг. он обитал в умеренных количествах вокруг острова Гибралтер (Jude and Janssen, *неопубликованные данные по итогам водозлазных исследований и неводных ловов*) и в других аналогичных местах (R. Thoma, *персональное сообщение*, Ohio EPA). Механизм снижения их численности неизвестен. Этот дартер нерестится ночью, откладывая крупные (1.8 мм) икринки на камни, обросшие водорослями или на водные растения и самцы охраняют кладку. Учитывая большую численность бычка-кругляка, который сейчас населяет местообитания дартеров, и возможность поедания бычком икры и личинок, можно предположить механизмы снижения данного вида дартера в местах совместного обитания с кругляком.

Воздействие на внутренние озера.

Самцы бычка-кругляка яростно охраняют свои гнезда, но молодь этого вида может поедать икру из охраняемой самцом кладки (Wickett and Corkum, 1998). Такая стратегия окружения гнезда и похищения икры у охраняющего самца, является моделью того, как этот вид возможно оказывает влияние на другие аборигенные виды, охраняющие свои кладки. Предположительные виды с которыми он может конкурировать — центрахиды из внутренних озер.

Икра и мальки гольца.

При помощи лабораторных исследований установлено, что бычок-кругляк является потенциальным потребителем икры гольца (*Salvelinus namaycush*) (Chotkowski and Marsden, 1999). Также было показано, что бычки поедают личинок, сеголетков и взрослых рыб (French and Jude, 2001; Weimer and Sowinski, 1999). Следовательно, вполне возможно, что кругляк питается также и мальками озерной форели. После вселения кругляка прибрежные нерестовые рифы можно будет отнести к неоптимальным нерестовым и выростным местообитаниям для форели.

Озерный осетр *Nichols* (*персональное сообщение*, USGS, Ann Arbor,

MI) сообщил, что в кишечниках аборигенных рыб и всех особей бычка-кругляка из р. Сент-Клэр, собранных после нереста озерного осетра, содержалась перевариваемая икра осетра. Плотность отложенной икры у осетра снижалась в 10 раз в течение 48 часов, что указывает на возможное драматическое воздействие бычка на выживание этого вида, находящегося под угрозой исчезновения.

Поглощение полихлорированных бифенилов (ПХБ)

Дрейссена фильтрует значительные количества водорослей, детрита и связанных с ними загрязняющих веществ (de Kock et al., 1993). Поскольку бычок-кругляк является, возможно, главным потребителем дрейссены, это указывает на вероятность появления проблемы поглощения и накопления ПХБ в пищевых цепях. Определение концентраций ПХБ на нескольких трофических уровнях в трех ключевых районах (M. Berg, D. Jude, and J. Janssen, and P. Charlebois, *неопубликованные данные*) подтверждает, что взрослые кругляки накапливают высокие концентрации ПХБ (максимум — 4 мг/кг сухой массы), скорее всего через потребление дрейссены.

Контроль

Американский Военный Корпус Инженеров предложил электрический барьер для предотвращения распространения экзотических видов, особенно бычка-кругляка, через Чикагский санитарный канал в р. Миссисипи (Savino et al., 2001). Однако существуют указания на то, что кругляк уже обнаружен ниже по течению от этой точки. Последние работы на притоках вдоль коридора р. Сент-Клэр-Детройт (Jude, *неопубликованные данные*), показали, что кругляк не проник на значительное расстояние вверх по течению. Скорее всего его распространение ограничивается низконапорными дамбами, эвтрофными реками с обильными макрофитами и хищниками, стерильными каменными олиготрофными реками и крупными озерами с обильными макрофитами в пределах речной системы.

Заключение

Пример бычка-кругляка уникален и его особенные экологические и физиологические свойства позволили этому виду использовать «трофические возможности» (Moyle and Cech, 1988) в его новой среде Великих Озер. Количество видов рыб в Великих Озерах меньше, чем в других сравнимых водоемах, следовательно здесь меньше конкурентов и хищников. Присутствие дрейссенид, как обильного неиспользуемого другими видами источника корма, способствует расселению кругляка. Обширное видоизменение местообитания создало идеальные условия как для дрейссены, так и для бычка-кругляка — он может находить убежища и нереститься (Jude and DeBoe, 1996). Бычок-кругляк также оказался способен заселять внутренние реки, в которых дрейссена немногочисленна

или вообще отсутствует и есть устоявшиеся сообщества аборигенных видов рыб (Carman, 2002). Кругляк полностью натурализовался во многих ихтиоценозах, стал кормовым объектом для хищников, регулярно нерестится, достигает высокой численности и мигрирует на большие расстояния от нерестилищ. Бычок-кругляк еще не достиг уровня пиковой численности в Великих Озерах и многие его экологические взаимоотношения и его причастность к мобилизации токсических веществ еще должны быть выявлена с проникновением этого вида в новые местообитания, особенно форелевые ручьи и открытые воды в олиготрофных Великих озерах.

Благодарности

Я бы хотел поблагодарить National Sea Grant, USEPA grant no. CR821052 и G1985988-01-0, которые поддерживали некоторые из работ, описанных здесь. Это публикация no. 264 Центра Великих Озер и Водных Наук Мичиганского Университета.

Литература

- Bially R., MacIsaac H. Fouling mussels colonize soft sediments in Lake Erie and facilitate benthic invertebrates // *Freshwater Biology*, 2000, v. 43, 85—97.
- Carman S. Temporal feeding variation in riverine round gobies // M. S. thesis, 2002, Loyola University, Chicago, IL.
- Charlebois P. M., Marsden J. E., Goettel R. G., Wolfe P. R. K., Jude D. J., Rudnicka S. The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas): a Review of European and North American Literature // Illinois-Indiana Sea Grant Program and Illinois Natural History Survey, 2000, INHS Special Publication, № 20, 76 p.
- Chotkowski M., Marsden E. J. Round goby and mottled sculpin predation on lake trout eggs and fry: field predictions from laboratory experiments // *Journal of Great Lakes Research*, 1999, v. 25, 26—35.
- Clapp D., Schneeberger P., Jude D., Madison G., Pistis C. Monitoring round goby (*Neogobius melanostomus*) population expansion in eastern and northern Lake Michigan // *Journal of Great Lakes Research*, 2001, v. 27, 335—341.
- Clearinghouse Staff. North American range of the round goby // *Dreissena*, 1999, v. 10, № 3, 6.
- Corkum L., MacInnis A. J., Wickett R. G. Reproductive habits of round gobies // *Great Lakes Research Review*, 1998, v. 3, 13—20.
- De Kock D. W. Chr., Bowmer C. T. Bioaccumulation, biological effects and food chain transfer of contaminants in the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // In: *Zebra Mussels: Biology, Impact and Control*. T. F. Nalepa and D. W. Schloesser, 1993, 503—533.
- Djuricich P., Janssen J. Impact of round goby predation on zebra mussel size distribution in Calumet Harbor, Lake Michigan // *Journal of Great Lakes Research*, 2001, v. 27, 312—318.

- Dubs D. O., Corkum L. D. Behavioral interactions between round gobies (*Neogobius melanostomus*) and mottled sculpins (*Cottus bairdi*) // Journal of Great Lakes Research, 1996, v. 22, 838—845.
- French J. P. III. How well can fishes prey on zebra mussels in eastern North America? // Fisheries, 1993, v.18, 13—19.
- French J. R. P. III, Love J. G. Size limitation on zebra mussels consumed by freshwater drum may preclude the effectiveness of drum as a biological controller // Freshwater Ecology, 1995, v. 10, 379—383.
- French J. R. III, Jude D. J. Diet and diet overlap of round and tubenose gobies and associated benthic species in the St. Clair River, 1992—1993 // Journal of Great Lakes Research, 2001, v. 27, 300—311.
- Ghedotti M. J., Smihula J. C., Smith G. R. Zebra mussel predation by round gobies in the laboratory // Journal of Great Lakes Research, 1995, v. 21, 665—669.
- Greenberg L. B. Habitat use and feeding behavior of thirteen species of benthic stream fishes // Environmental Biology of Fish, 1991, v. 31, 389—401.
- Hoekstra D. M., Janssen J. Non-visual feeding behavior of the mottled sculpin in Lake Michigan // Environmental Biology of Fish, 1985, v. 12, 111—117.
- Janssen J., Jude D. Recruitment failure of mottled sculpin *Cottus bairdi* in southern Lake Michigan induced by the newly introduced round goby *Neogobius melanostomus* // Journal of Great Lakes Research, 2001, v. 27, 319—328.
- Jude D. J., DeBoe S. Possible impact of gobies and other introduced species on habitat restoration efforts // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1996, v. 53 (Suppl. 1), 136—141.
- Jude D. J. Round and tubenose gobies: 10 years with the latest Great Lakes phantom menace // Dreissena, 2001, v. 11, № 4, 1—14.
- Jude D. J., Reider R. H., Smith G. R. Establishment of Gobiidae in the Great Lakes Basin // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1992, v. 49, 416—421.
- Kuhns L. A., Berg M. B. Benthic invertebrate community responses to round goby (*Neogobius melanostomus*) and zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion in southern Lake Michigan // Journal of Great Lakes Research, 1999, v. 25, 910—917.
- Miller P. J. Gobiidae // In: Fishes of the northeast Atlantic and Mediterranean. P. J. P. Whitehead, M. L. Bauchot, J. C. Hureau, J. Nielsen, and E. Tortonese, 1986, 1019—1095.
- Mills E., Leach J., Carlton J., Secor C. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // Journal of Great Lakes Research, 1993, v. 19, 1—54.
- Moyle P. Ballast water introductions // Fisheries, 1991, v. 16, № 1, 4—6.
- Moyle P., Light T. Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory // Biological Conservation, 1996, v. 78, 149—161.
- Moyle P. B., Cech J. J. Jr. Fishes: an introduction to ichthyology. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1988.
- Nalepa T., Schloesser D., Pothoven S., Hondorp D., Fanslow D., Tuchman M., Fleischer G. First finding of the amphipod *Echinogammarus ischnus* and the mussel *Dreissena bugensis* in Lake Michigan // Journal of Great Lakes Research, 2001, v. 27, 384—391.
- Nalepa T. F., Hartson D. J., Fanslow D. L., Lang G. A., Lozano S. J. Declines in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan, 1980—1993 // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1998, v. 55, 2402—2413.

- Ray W. J., Corkum L. D. Habitat and site affinity of the round goby // Journal of Great Lakes Research, 2001, v. 27, 329—334.
- Ray W. J., Corkum L. D. Predation of zebra mussels by round goby, *Neogobius melanostomus* // Environmental Biology of Fishes, 1997, v. 50, 267—273.
- Ricciardi A., Whoriskey F., Rasmussen J. The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard structure // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1997, v. 54, № 11, 2596—2608.
- Savino J., Jude D., Kostich M. Use of electrical barriers to deter movement of round gobies // American Fisheries Society Symposium, 2001, v. 26, 171—182.
- Spidle A. P., Marsden J. E., May B. Identification of the Great Lakes quagga mussel as *Dreissena bugensis* from the Knieper River, Ukraine, on the basis of allozyme variation // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1994, v. 51, 1474—1484.
- Steingraeber M., Runstrom A., Theil P. Round goby (*Neogobius melanostomus*) distribution in the Illinois Waterway system of metropolitan Chicago // U.S. Fish and Wildlife Service Publication, Fishery Resources Office, Onalaska, Wisconsin, 1996.
- Vass D. F., Vlasblom A. G., De Koeijer P. Studies of the black goby (*Gobius niger*, Gobiidae, Pisces) in the Veerse Meer, SW Netherlands // Netherlands Journal of Sea Research, 1975, v. 9, 56—68.
- Weimer M., Sowinski M. Diet of the round goby (*Neogobius melanostomus*) in Lake Erie // Dreissena, 1999, v. 10, 7—12.
- Wickett R., Borkum L. D. Nest defense by the non-indigenous fish, the round goby, *Neogobius melanostomus* (Gobiidae), on a shipwreck in western Lake Erie // Canadian Field-Naturalist, 1998, v. 112, 653—656.

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ
КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA*
CULTRIVENTRIS NORDMANN, 1840
ПОСЛЕ ЗАСЕЛЕНИЯ ВОДОХРАНИЛИЩ
СРЕДНЕЙ И ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ**

Касьянов А. Н.

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, Россия
E-mail: kasyanov@ibiw.yaroslavl.ru*

Полиморфный вид *Clupeonella cultriventris* в Понто-Каспийском бассейне представлен двумя подвидами: каспийской тюлькой — *Clupeonella cultriventris caspia* Svetovidov, 1941 и черноморско-азовской — *Clupeonella cultriventris cultriventris* Nordman, 1840. Тюлька является эврибионтным видом, обитает, как в морских (с соленостью до 36‰), так и пресных водах и легко переносит снижение температуры до 3°С (Берг, 1948; Световидов, 1952; Казанчеев, 1981). Эти качества во многом способствовали ее успешной естественной натурализации в Днепровских (Сальников, Сухойван, 1959; Булахов, 1966), средне-волжских и камских водохранилищах (Шаронов, 1971; Пушкин, Антонова, 1977). Считается, что каспийская тюлька в 1958 г. из Волги по Волго-Донскому каналу проникла также в Цимлянское водохранилище и Верхний Дон (Шаронов, 1971). Учитывая, что тюлька из низовий рек Черного моря при заселении новых водоемов проявила высокую миграционную активность можно допустить, что и тюлька из Азовского моря по р. Дону, Цимлянскому водохранилищу и Волго-Донскому каналу также могла проникнуть в Волгу и заселить волжские водохранилища. В настоящее время тюлька в Волге расширила свой ареал более чем на 2 800 км от устья и продвинулась на 10° к северу (Яковлев и др., 2001). При этом по мере экспансии в волжских водохранилищах она последовательно пересекала континентальную пустынную область, атлантико-континентальную степную, а затем 4 подобласти атлантико-континентальной лесной области, в которых закономерно изменяется температурный режим (Волга и ее жизнь, 1978). К настоящему времени северная граница ареала распространения тюльки проходит по Шекснинскому, Ивановскому водохранилищам, а также по верхнему участку Моложского плеса Рыбинского водохранилища (Экологические проблемы Верхней Волги, 2001). Все изложенное позволяет предположить, что в ходе экспансии новых водоемов у тюльки должны наблюдаться морфологические изменения, т. к. известно, что в замкнутых водоемах (затоны, ильмена Нижней Волги и озеро Чархаль) обитает пресноводная форма *Clupeonella cultriventris* м. *tscharchalensis* (Borodin, 1896), от-

личающаяся от каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris caspia* Svetovidov, 1941, в основном, пластическими признаками. (Световидов, 1952). Задачей данной работы являлось изучение морфологических изменений тюльки в связи с вселением ее в водохранилища Верхней и Средней Волги.

Материал и методика

Материалом для данного исследования послужили сборы тюльки в 2001 г. из Куйбышевского, Чебоксарского, Горьковского и Рыбинского водохранилищ, а также из Северного Каспия и р. Дон. Лов тюльки в водохранилищах проводился мальковым тралом, выборки из Северного Каспия и р. Дон взяты из промысловых уловов. Всего в работе использовано 14 выборок общей численностью 665 экз.

Для изучения морфологии тюльки использовались следующие счетные признаки: число ветвистых лучей в спинном (D), анальном (A) плавниках и число килевых чешуй (Vs) и общее число позвонков (Vert), а также число позвонков в туловищном (Va), переходном (Vi) и хвостовом (Vc) отделах. Подсчет первых трех признаков проводил аспирант ИБВВ РАН Степанов М. В. за что автор выражает ему свою признательность. При изучении морфологических признаков у тюльки, помимо общего числа позвонков, использовали число позвонков в туловищном, переходном и хвостовом отделах позвоночника, т.к. ранее использование этих признаков осевого скелета дали хорошие результаты при изучении внутривидовой изменчивости и популяционной структуры некоторых видов карповых рыб (Кожара и др., 1997), а также савало *Prochilodus lineatus* (Characoidei, Curimatidae) из бассейна р. Пилькомайо (Южная Америка) (Изюмов, Касьянов, 2000). Подсчет общего числа позвонков (Vert) у тюльки всегда проводился автором после вываривания и препарирования рыбы (Яковлев и др., 1981), их счет начинался с двух сближенных рудиментарных туловищных позвонков, первый из которых сросся с затылочной костью basioccipitale. Как и у карповых рыб, собственно туловищные позвонки (Va) у тюльки характеризуются наличием верхних остистых отростков и ребрами. К позвонкам переходного (Vi) отдела относили задние позвонки туловищного отдела, отличающиеся от типичных туловищных наличием развитых парапофизов, срастающихся с их телами. Счет хвостовых позвонков у тюльки заканчивался тремя преуральными позвонками (Pu), из последнего — выходит уростиль, который при подсчете позвонков, как и у сиговых рыб (Решетников, 1980), не учитывался. Для оценки внутригрупповой изменчивости использовали показатель внутрипопуляционного разнообразия Животовского (1982) — μ , вычисляемый по спектрам частот вариантов строения позвоночника, представляющих собой сочетание числа позвонков в Va и Vi + c у данной особи. Сумма переходных и хвостовых позвонков в работе используется как отдельный признак, поскольку А. Н. Световидов (1952) в своем анализе этого признака у тюльки в число хвостовых позвонков включал и переходные. Для оценки сходства и различия популяций тюльки использовался показатель γ (Живо-

товский, 1982) и Евклидово расстояние. На основе матрицы Евклидовых дистанций односвязанным методом была построена дендрограмма (Андреев, 1980). Обработку данных проводили при помощи программного пакета Statistica 5.0 для Windows. Достоверность оценок значений признаков оценивали по критерию Стьюдента и идентичности I (Животовский, 1982).

Результаты и обсуждение

На основе Евклидовых расстояний по 7 признакам (D, A, Vs, Va, Vi, Vc, Vert) между 12 выборками выборками была построена дендрограмма, с помощью которой удалось выделить один большой кластер. Этот кластер представлен 10 популяциями тюльки из разных участков Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ, а также тюлькой Чебоксарского, Горьковского, Шекснинского, Ивановского водохранилищ и Северного Каспия (№ 2) (рис.).

Внутри большого кластера популяции тюльки группируются случайным образом и, в основном, без учета географической связности водоемов и последовательности их заселения. От всех популяций тюльки значительно (на уровне 1.2) обособляется тюлька из р. Дон (№ 1).

Анализ изменений морфологических дистанций, посчитанных по показателю γ (Животовский, 1982), учитывающем фенотипы позвоночника ($Va - Vi + Vc$), подтверждает ту же тенденцию, что и в предыдущем анализе (табл. 1).

Значения γ между донской тюлькой (№ 1) и волжскими популяциями уменьшаются по мере их удаления от р. Дон. Напротив, у каспийской тюльки (№ 2) морфологические дистанции со всеми популяциями значительно меньше, чем у донской. При этом важно отметить, что различия в значениях γ между каспийской тюлькой и популяциями тюльки Рыбинского

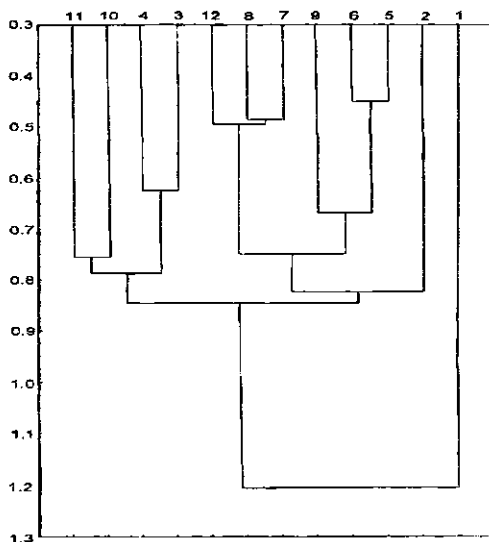


Рис. Дендрограмма нескладства (евклидово расстояние) 12 выборок тюльки Верхне и Средне-Волжских водохранилищ по 7-ми счетным признакам (D, A, Vs, Va, Vi, Vc, Vert). Обозначения признаков приведены в тексте. По оси абсцисс: 1 — Р. Дон; 2 — Северный Каспий; Куйбышевское в-ще: 3 — Тольятти; 4 — Лаишево; 5 — Чебоксарское в-ще; 6 — Горьковское в-ще; Рыбинское в-ще: 7 — Переборы; 8 — Глебово; 9 — Противье; 10 — о-в Селин; 11 — Ивановское в-ще; 12 — Шекснинское в-ще; по оси ординат: евклидово расстояние

и Шекснинским водохранилищами (№ 8—11) выражены сильнее, нежели между каспийской тюлькой и тюлькой из Средней Волги (№ 3—7). Оценки значений g , приведенные в таблице 1, также показывают, что тюлька из разных участков водохранилищ Средней Волги почти однородна.

Таблица 1

Матрица сходства по показателю g популяций тюльки
Верхне- и Средневолжских водохранилищ

Номер популяции	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	0.824	0.795	0.704	0.793	0.713	0.743	0.601	0.464	0.593	0.470
2	—	1.000	0.885	0.863	0.915	0.903	0.802	0.704	0.829	0.748
3	—	—	0.930	1.000	1.000	1.000	0.844	0.737	0.892	0.771
4	—	—	—	0.903	1.000	1.000	0.878	0.757	0.878	0.836
5	—	—	—	—	0.909	1.000	0.802	0.771	0.869	0.806
6	—	—	—	—	—	1.000	0.895	0.765	0.908	0.865
7	—	—	—	—	—	—	0.892	0.788	1.000	0.844
8	—	—	—	—	—	—	—	0.838	0.891	1.000
9	—	—	—	—	—	—	—	—	0.891	0.895
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.000

Примечание. При $g = 1$ различий нет. Обозначение популяций: 1 — р. Дон; 2 — Северный Каспий; Куйбышевское водохранилище; 3 — Тольятти; 4 — Лаишево; 5 — Чебоксарское водохранилище; Горьковское водохранилище; 6 — Городец; 7 — Костромское расширение; Рыбинское водохранилище; 8 — Переборы; 9 — Противье; 10 — Глебово; 11 — Шекснинское водохранилище.

Сравнением общего числа позвонков ($Vert$) у тюльки из Северного Каспия и волжских водохранилищ установлено, что, начиная с Горьковского водохранилища (43.04) у популяций вышележащих водохранилищ значения числа позвонков $Vert$ достоверно увеличиваются, достигая наибольших величин $Vert = 43.36—43.45$ и 43.57 , соответственно, у тюльки Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. В этом случае донская тюлька от тюльки Шекснинского водохранилища по $Vert$ также отличается больше (на 1.31 позвонок), чем Каспийская (на 0.79) (табл. 2). Обращает на себя внимание то, что как у популяции тюльки из Северного Каспия, так и в популяциях из Средне-Волжских и Горьковского водохранилищ имеется 4 варианта (k) признака $Vert$ ($lim = 41—44$), из них особи с вариантом в 43 позвонками преобладают с частотами (p) от 0.489 до 0.686 (табл. 2), а особи с 44 позвонками — встречаются с частотой $p = 0.059—0.273$. У тюльки Верхневолжских водохранилищ при том же числе k произошел сдвиг распределений частот вариантов $Vert$ ($lim = 42—45$), из-за чего доля особей тюльки с 44 позвонками в этих популяциях повысилась ($p = 0.277—0.451$) (табл. 2). Для выяснения связи изменчивости

общего числа позвонков с изменениями структуры осевого скелета проводили сравнения оценок числа позвонков в 3-х отделах позвоночника (табл. 3). Из представленных данных видно, что удлинение позвоночника у тюльки Куйбышевского и Горьковского водохранилищ, взятой на станциях у Лаишево, Городца и Костромского расширения в сравнении с северо-каспийской тюлькой происходило за счет увеличения числа позвонков в переходном отделе, а у популяций тюльки из Рыбинского водохранилища осуществлялось, в основном увеличением числа позвонков в туловищном и хвостовом отделах. При этом выявляется следующая закономерность — популяции тюльки, обитающие в приплотинных участках водохранилищ (№ 6, 8), на участках (№ 4, 10), откуда шел процесс заселения, а также на периферии ареала (№ 11—12) характеризуются длинным хвостовым отделом позвоночника, представленный как в совокупности с переходными позвонками, так и без них (табл. 3). Из этого можно предположить, что у потомков тюльки перечисленных популяций мог происходить отбор особей с большим числом хвостовых позвонков в целях повышения локомоторных свойств на участках с быстрым течением. Аналогичный отбор особей савало с большим числом позвонков в хвостовом отделе мы наблюдали у популяций из верхних участков в сравнении с нижними в р. Пилькомайо (бассейн р. Парагвай) (Исюмов, Касьянов, 2000).

Таблица 2

**Распределение частот вариантов (k) Vert у тюльки
Верхне- и Средне-Волжских водохранилищ**

Водоём, варианты Vert	41	42	43	44	45	k	M±m	n
1. р. Дон	0.160	0.420	0.420			3	42.26±0.102	50
2. Северный Каспий	0.020	0.235	0.686	0.059		4	42.78±0.081	51
Куйбышевское водохранилище:								
3. Тольятти		0.275	0.588	0.137		3	42.86±0.089*	51
4. Лаишево		0.182	0.582	0.236		3	43.05±0.088	55
5. Чебоксарское водохранилище	0.040	0.240	0.480	0.200	0.040	5	42.96 ±0.124*	50
Горьковское водохранилище:								
6. Городец		0.188	0.566	0.245		3	43.06±0.091	53
7. Костромское расширение	0.018	0.200	0.509	0.273		4	43.04±0.100	55
Рыбинское водохранилище								
8. Переборы		0.118	0.412	0.373	0.098	4	43.45±0.117	51
9. Противье		0.020	0.529	0.451		3	43.42±0.080	51
10. Глебово		0.070	0.513	0.385	0.026	4	43.36±0.107	39

Водосм, варианты V _{сг}	41	42	43	44	45	k	M±m	n
11. Ивановское водохранилище		0.056	0.667	0.277		3	43.22±0.129	19
12. Шекснинское водохранилище		0.017	0.467	0.450	0.067	4	43.57±0.083	60

Примечание. * — различия недостоверны с тюлькой Северного Каспия при $p > 0.95$.

Таблица 3

**Счетные признаки (M±m, lim) тюльки
Средне-Верхневолжских водохранилищ**

Признаки, водосмы	V _a	V _i	V _c	V _i +C	n
1. р. Дон	16.88±0.112 15—19	5.32±0.078 4—6	20.12±0.123 18—21	25.44±0.111 24—27	50
2. Северный Каспий	16.82±0.107 15—18	5.33±0.072 5—7	20.65±0.088 19—22	25.96±0.100 25—28	51
Куйбышевское водохранилище	16.88±0.077 16—18	5.27±0.089 4—7	20.71±0.08 19—21	25.98±0.094 25—27	51
3. Тольятти	16.69±0.081 15—18	5.73±0.099* 5—7	20.65±0.079 20—22	26.38±0.102* 25—28	55
4. Лаишево	17.00±0.086 16—18	5.20±0.085 4—7	20.78±0.112 19—22	25.98±0.123 24—28	50
5. Чебоксарское водохранилище	16.81±0.094 16—18	5.66±0.085* 5—7	20.58±0.102 19—22	26.25±0.089* 25—28	53
Горьковское водохранилище:	16.84±0.089 15—18	5.69±0.089* 5—7	20.53±0.093 19—22	26.20±0.102 24—28	55
6. Городец	17.06±0.099 16—19	5.47±0.109 4—7	20.94±0.095* 20—22	26.41±0.132* 25—28	51
7. Костромское расширение	17.37±0.083* 16—19	5.27±0.105 4—7	20.78±0.110 19—22	26.06±0.117 25—28	51
Рыбинское водохранилище	17.21±0.111* 16—19	5.15±0.094 4—6	21.05±0.109* 20—22	26.21±0.111 25—27	39
8. Переборы	17.13±0.150 16—18	5.00±0.180 4—6	21.12±0.180* 20—22	26.11±0.169 25—28	19
9. Противье	17.21±0.095* 16—19	5.33±0.090 4—7	21.03±0.087* 20—22	26.35±0.106* 25—28	60
10. Глебово					
11. Ивановское водохранилище					
12. Шекснинское водохранилище					

Примечание. * — достоверно различаются с тюлькой Северного Каспия при $p < 0.95$. Обозначение признаков приведены в тексте. Выборки № 3—4 — Куйбышевское, 6—7 — Горьковское, 8—10 — Рыбинское водохранилище.

Выявленные изменения морфологических признаков у тюльки волжских водохранилищ в сравнении с популяциями из естественного ареала вероятно могут быть обусловлены «принципом основателя» — возникновение новой популяции от нескольких первоначальных особей-основателей, которые всегда несут лишь малую часть общей морфологической изменчивости родительской популяции (Майр, 1974). Для проверки этого предположения был проанализирован показатель внутрипопуляционного разнообразия μ , вычистанному по тем же частотам встречаемости позвонковых фенотипов, что и при подсчете показателя сходства популяций g . Оказалось, что значения показателя μ одинаковы и у материнской популяции из Северного Каспия и почти у всех волжских популяциях тюльки (табл. 4), за исключением популяций тюльки из Чебоксарского (№ 5) и Рыбинского (станция Переборы — № 8) водохранилищ, у которых μ достоверно больше, а таковой на станции Противье (№ 10), расположенной на Рыбинском водохранилище, — меньше, что не согласуется с ожидаемым уровнем внутрипопуляционной изменчивости, в случае реализации принципа основателя.

Однако «принцип основателя» проявляется еще и в том, что в дочерних популяциях в сравнении с малочисленной материнской (Майр, 1974) селективная ценность определенных фенотипов увеличивается. Анализ частот встречаемости позвонковых фенотипов ($V_a - V_i + c$) позволил установить (табл. 4), что у всех популяций основной фенотип (17—26), встречающейся

Таблица 4

Частоты основных 6-ти позвонковых фенотипов и значения показателя μ у тюльки Верхнее- и Средне-Волжских водохранилищ

Фенотипы, водосм	17—26	17—27	16—27	16—26	18—25	18—26	Σ 6-ти	$\mu \pm m$	n
1.	0.260	—	0.060	0.160	0.060	—	0.540	8.49 ± 0.51	50
2.	0.260	0.020	0.157	0.118	0.137	0.039	0.731	7.18 ± 0.51	51
3.	0.412	0.078	0.137	0.078	0.039	0.058	0.802	6.01 ± 0.34	51
4.	0.364	0.163	0.200	0.073	0.073	0.036	0.854	7.21 ± 0.48	55
5.	0.320	0.140	0.080	0.060	0.040	0.060	0.700	$9.12 \pm 0.59^*$	50
	0.339	0.113	0.189	0.132	0.038	0.113	0.924	6.89 ± 0.38	53
7.	0.309	0.200	0.127	0.109	0.036	0.073	0.854	8.14 ± 0.53	55
8.	0.255	0.176	0.059	0.059	0.078	0.118	0.745	$10.66 \pm 0.27^*$	51
9.	0.308	0.282	0.077	0.025	0.077	0.128	0.897	7.32 ± 0.56	39
10.	0.294	0.255	—	—	0.235	0.137	0.921	$5.67 \pm 0.38^*$	51
11.	0.474	0.105	0.053	—	0.105	0.158	0.895	5.88 ± 0.59	19
12.	0.267	0.217	0.083	0.017	0.117	0.167	0.863	8.69 ± 0.58	60

Примечание. В первом столбце — цифрами обозначены те же выборки тюльки, что и в табл. 2 и 3. * — достоверно различаются с тюлькой Северного Каспия при $p < 0.95$. Жирным шрифтом выделены частоты, превышающие 0.100.

с частотой от 0.255 до 0.474, имеет, вероятно, высокую адаптивную ценность, т.к. от 25% до 47% особей тюльки с таким соотношением туловищных и хвостовых позвонков могут обитать как в соленой, так и в пресной воде. Другой фенотип — 17—27 становится селективно значимым во всех волжских выборках, начиная со станции Лаишево (Куйбышевское водохранилище); 18—26 — у тюльки Вехне-Волжских водохранилищ, а 18—25 встречается с частотами от 0.105 до 0.235 у тюльки из Северного Каспия, Ивановского, Шекснинского водохранилищ и из Противья (№ 10). Зато два других позвонковых фенотипа — 16—26 и 16—27, характерные для северокаспийской тюльки ($p = 0.118$ и 0.157 соответственно), встречались, примерно с такой же частотой у тюльки из Куйбышевского и Горьковского водохранилищ (табл. 4).

Таким образом, полученные данные по изменениям морфологических признаков у вселенцев тюльки свидетельствуют о наличии микроэволюционных преобразований, происходящих в новообразованных популяциях. Для установления масштаба этих изменений была проведена оценка уровня морфологических различий по значениям коэффициента «подвидового различия CD (Майр и др., 1956) для всех счетных признаков между северокаспийской, азовской и волжской тюлькой (табл. 5). Установлено, что наибольшие значения CD между северокаспийской тюлькой и волжскими популяциями, вычисленные по 3-м признакам были следующие: 0.67 — Vs (№ 3 — Противье), 0.45 — Vc (№ 6 — Глебово) и 0.65 — Vert (№ 8 — Шекснинское водохранилище) и они примерно в два раза ниже подвидового критерия $CD \geq 1.28$ (Майр, 1974). Полученные значения CD по Vs и Vert для Рыбинской и Шекснинской тюльки дают основание придать этим новообразованным популяциям тюльки статус «племени» в понимании Берга (1948). По значениям CD (табл. 4) можно констатировать, что увеличение числа Vs у тюльки началось после ее проникновения в Куйбышевское водохранилище, а увеличение общего числа позвонков — после заселения Рыбинского водохранилища.

Таблица 5

Значения коэффициента «подвидового» различия CD между тюлькой из р. Дон и Северного Каспия и вселенцами

Водоем, признаки		3	4	5	6	7	8	9	2
1	D	0.30	0.13	0.27	0.15	0.02	0.02	0.91	0.04
	A	0.21	0.30	0.07	0.06	0.10	0.02	0.00	0.19
	Vs	0.89	0.83	1.01	1.11	1.01	0.49	0.64	0.48
	Va	0.03	0.03	0.05	0.24	0.16	0.24	0.20	0.01
	Vi	0.04	0.18	0.35	0.15	0.11	0.01	0.24	0.01
	Vc	0.40	0.26	0.42	0.60	0.49	0.59	0.61	0.35
	Vert	0.47	0.48	0.69	0.79	0.92	0.96	0.75	0.40
	Vi+c	0.37	0.33	0.73	0.52	0.38	0.57	0.44	0.35

Водоем, признаки		3	4	5	6	7	8	9	2
2	D	0.04	0.16	0.20	0.09	0.02	0.04	0.81	—
	A	0.19	0.12	0.14	0.14	0.08	0.09	0.19	—
	Vs	0.48	0.47	0.64	0.53	0.67	0.24	0.46	—
	Va	0.04	0.04	0.03	0.26	0.18	0.26	0.22	—
	Vi	0.05	0.17	0.35	0.16	0.11	0.00	0.25	—
	Vc	0.05	0.10	0.09	0.45	0.20	0.29	0.33	—
	Vert	0.07	0.12	0.38	0.42	0.58	0.65	0.39	—
	Vi+c	0.01	0.01	0.40	0.17	0.06	0.25	0.10	—

Примечание. Обозначение признаков приведены в тексте. Обозначение выборок: 1 — р. Дон; 2 — Северный Каспий; 3 — Куйбышевское водохранилище (Тольятти); 4 — Чебоксарское водохранилище; 5 — Горьковское водохранилище; Рыбинское водохранилище; 6 — Глебово; 7 — Противье; 8 — Шекснинское водохранилище; 9 — Ивановское водохранилище.

CD между донской тюлькой и вселенцами имеют большие значения, чем между северокаспийской и волжской, а по числу Vs значения CD (max — 1.11) даже приближаются к подвидовому критерию. Следует также отметить, что по значениям CD ранее выделяемые подвиды (азово-черноморская и каспийская тюлька) между собой различаются слабее, нежели проанализированные нами донская и северо-каспийская от волжской (табл. 4). Таким образом, морфологическое сходство Каспийской тюльки с тюлькой волжских водохранилищ вероятней всего обусловлено преимущественным заселением волжских водохранилищ из Каспийского моря, а не из Азовского. Для выявления причин морфологических различий между материнской популяцией тюльки и вселенцами из волжских водохранилищ была проанализирована связь между временем образования водохранилищ и временем заселения их тюлькой (табл. 6). По данным И. В. Шаронова (1971) известно, что в Куйбышевском водохранилище впервые тюлька появилась в 1964 г., и за последующие два года она расселилась по всему водохранилищу. В 1968 г. тюлька проникла по Волге до р. Суры, а по Каме до г. Чистополя. Скорость экспансии тюльки на этих участках была чрезвычайно высока — за 4 года она расширила свой ареал вверх по Волге приблизительно на 800 км. Однако при этом, как было показано выше, процесс заселения этих участков не сопровождался у нее резкими морфологическими изменениями (табл. 1—4, выборки № 3—5). После достижения устья р. Суры тюлька приостановила процесс своего расселения вверх по Волге примерно на 13 лет, продолжив его только после пуска в эксплуатацию Чебоксарского водохранилища (1981 г.), быстро освоив Чебоксарское и Горьковское водохранилище, где впервые была обнаружена в 1984 г. В тот период северная граница распространения тюльки проходила по Горьковскому водохранилищу и

расположение ее здесь сохранялась около 9 лет — до 1993 года, когда она была впервые поймана в Рыбинском водохранилище. И к 2000—2001 гг. тюлька достигла и натурализовалась в Ивановском и Шекснинском водохранилищах.

Таблица 6

Время создания водохранилищ и появления в них тюльки

Водохранилища	Год создания водохранилища	Год появления тюльки	№ поколений
Куйбышевское	1955—1957	1964	18
Чебоксарское	1981	1968 Устье р. Суры	16
Горьковское	1955—1957	1984	8
Рыбинское	1940—1947	1993	5

В этой связи необходимо выделить такие участки, как Васильсурск (Чебоксарское водохранилище) и Переборы (Рыбинское водохранилище), которые послужили своеобразными резерватами рыб с разными позвоночными фенотипами, откуда впоследствии они расселялись по другим водоемам. Для тюльки из этих участков характерны максимальные значения μ (табл. 4).

Анализ сроков создания волжских водохранилищ и время заселения тюлькой волжских водохранилищ позволяет предположить, что причиной длительного сдерживания расселения тюльки в первом случае было отсутствие Чебоксарского водохранилища, после строительства которого (с появлением озерных участков) создались благоприятные условия не только для ее размножения и питания, но и при увеличении численности для успешного заселения вышележащих водохранилищ. Во втором случае — причиной, тормозящей (9 лет) проникновение тюльки в Рыбинское водохранилище, возможно, была преграда в виде речного участка Горьковского водохранилища, где наблюдается быстрое течение, особенно в периоды интенсивных сработок уровней на Рыбинском, Шекснинском и Угличском водохранилищах. Возможно, по этой причине в приплотинных участках Горьковского (№ 6) и Рыбинского водохранилищ (№ 8) тюлька отличается более длинным хвостовым отделом позвоночника (табл. 3). Повторим также, что именно тюлька, проникшая в Рыбинское водохранилище, в наибольшей степени морфологически уклонилась от исходной Северо-каспийской тюльки (табл. 1—4).

Считается, что морфологическая специфичность популяции любого вида рыб обусловлена длительностью ее существования, определяемая количеством сменяющихся поколений. В нашем случае, с начала экспансии Северо-каспийской тюльки по водохранилищам Средней и Верхней Волги прошло 37 лет, и при созревании ее на 2-ом году жизни (Шаронов, 1971) в разных водоемах у нее сменилось неодинаковое число поколений

(табл. 6). По нашим данным выявляется обратная зависимость: чем меньше в изученных популяциях сменилось поколений, тем сильнее они морфологически изменились (табл. 1—4). Возможно, только у Рыбинской тюльки морфологические изменения в строении осевого скелета могли быть вызваны жестким стабилизирующим отбором. Об этом непосредственно свидетельствуют существенные изменения не только числа позвонков Vert, а также распределения числа вариантов Vert и смена селективно значимых позвонковых фенотипов (табл. 2, 4). Отбор, скорее всего, шел против особей с фенотипами, не приспособленными к быстрому течению и к более низкотемпературному режиму. Рыбинское водохранилище находится в северо-западной подобласти атлантико-континентальной зоны, характеризующейся более суровым климатом (Волга и ее жизнь, 1978). К примеру, для корюшки распространение по водохранилищам Волги и Камы также было связано с преодолением температурного барьера, только в отличие от тюльки не холодного, а теплого (Володин, Иванова, 1987).

Сравнение новообразованных популяций тюльки в водохранилищах Волги по счетным признакам (Vs, Vert, Va, Vi, Vc, Vi + c) показало, что степень их морфологической специфичности в сравнении с материнской популяцией из Северного Каспия возрастает в ряду: куйбышевская и чебоксарская-горьковская-рыбинская и шекснинская популяции тюльки. При этом дивергенция у последних популяций зашла настолько далеко, что позволяет говорить о формировании устойчивой пресноводной формы и даже считать возможным присвоить ей статус «племени» в понимании Л. С. Берга (1948). В то же время куйбышевская тюлька из района г. Тольятти осталась почти неизменной, по сравнению с северо-каспийской.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского Фонда Фундаментальных Исследований № 03-04-48418.

Литература

- Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике, М.: Наука, 1980, 140 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948—1949, Т. I—III, 1382 с.
- Булахов В. Л. Обогащение ихтиофауны Ленинского водохранилища путем акклиматизации полупроходных видов рыб // Автореф. дисс. канд. наук., Днепропетровск, 1966, 24 с.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978, 348 с.
- Володин В. М., Иванова М. Н. Изменчивость структуры популяций корюшки *Osmerus eperlanus* и тюльки *Clupeonella cultriventris caspia* при натурализации в водохранилищах бассейна Волги // Вopr. ихтиологии, 1987, т. 27, вып. 4, 569—575.

- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // В кн.: Фенетика популяций, М.: Наука, 1982, 38—44.
- Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Внутривидовая структура и морфологическая изменчивость савало *Prochilus lineatus* (Characidae, Curimatidae) бассейна р. Пилькомайо (Южная Америка) // Вопросы ихтиологии, 2000, т. 40, № 4, 457—466.
- Казанчиев Е. Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Легкая промышленность, 1981, 167 с.
- Кожсара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Пространственная структура популяционно-фенетического разнообразия и пути ее формирования у некоторых массовых видов карповых рыб // В кн.: Популяционная фенетика, М.: Наука, 1997, 115—134.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция, М.: Мир, 1974, 453 с.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики, М.: Иностран. лит-ра, 1956, 352 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия, М.: МГУ, 1970, 367 с.
- Пушкин Ю. А., Антонова Е. Н. Тюлька *Clupeonella delicatula caspia morpho. tscharchalensis* (Borodin) как новый компонент ихтиофауны камских водохранилищ // Тр. Перм. Лаборатории ГОСНИОРХ, 1977, т. 1, 30—47.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб, М.: Наука, 1980, 298 с.
- Сальников Н. Е., Сухойван П. Г. Тюлька в Каховском водохранилище // Зоол. ж., 1959, т. 38, вып. 9, 123—128.
- Световидов А. Н. Сельдевые (Clupeidae) // Фауна СССР. Рыбы., т. 2, вып. 1, М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1952, 333 с.
- Шаронов И. В. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги // Материалы I конф. по изучению водоемов бассейна Волги, Куйбышев, 1971, 226—232.
- Экологические проблемы Верхней Волги, (Ред. Копылов А. И.), Ярославль: Из-во ЯГТУ, 2001, 427 с.
- Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследований популяций карповых рыб // Биол. Науки, 1981, № 2, 98—101.
- Яковлев В. Н., Дгебуадзе Ю. Ю., Кияшко В. И., Слынько Ю. В. Морфо-биологические и экологические изменения в популяции каспийской тюльки (*Clupeonella cultriventris Nordmann, 1840*) в ходе экспансии по водохранилищам Верхней Волги // Тез. докл. Америк.-Росс. симп. по инвазионным видам. Ярославль, 2001, 256—257.

СТРУКТУРА ПЕЛАГИЧЕСКИХ СКОПЛЕНИЙ РЫБ И СОВРЕМЕННАЯ ТРОФОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ В ОТКРЫТЫХ ПЛЕСАХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПОСЛЕ ВСЕЛЕНИЯ ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ

Кияшко В. И., Слынько Ю. В.

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, Россия
E-mail: kvi@ibiw.yaroslavl.ru*

Проникнув во второй половине 90-х годов прошлого столетия в водохранилища Верхней Волги черноморско-каспийская тюлька заняла свойственную для нее в естественном ареале экологическую нишу — пелагического планктофага. Как правило, попадание нового вида в уже сформированные сообщества нередко вызывает существенные изменения, как в этом сообществе живых организмов, так и в экосистеме в целом. Происходят перестройки видового состава, изменения структуры трофических цепей, хищные рыбы часто переходят на потребление нового корма, обостряются пищевые взаимоотношения не только между видами — вселенцами и аборигенными видами, питающиеся сходным видом корма, но и среди самих аборигенов (Васильев, 1951; Цыплаков, 1974; Изменение структуры, 1982).

Нередко после вселения пришельцы интенсивно наращивают свою численность и начинают теснить аборигенные виды. Например, случайный вселенец в Сямозеро — корюшка вытеснила и заняла трофическую нишу местного вида — ряпушки, в то же время сама стала излюбленным кормом для хищных рыб (Изменение структуры ., 1982). Тюлька, проникнув в водохранилища Волжского, Днепровского и Донского каскада, стала одним из основных видов корма для хищных рыб этих водоемов (Шаронов, 1971; Танасийчук, 1974, Козловский, 1987; Гостев, Козловский, 1986; Цыплаков, 1974).

Настоящая работа посвящена изучению распределения тюльки в водохранилищах Верхней Волги, определению ее трофического статуса в новых экологических условиях и анализу последовавших изменений в пищевых сетях пелагиали водохранилищ.

Материал и методики

В течение 2000—2001 гг. с июня по октябрь были обследованы следующие водохранилища Верхней Волги — Рыбинское, Горьковское, Угличское, Ивановское, Шекснинское. Всего в 2000—2001 гг. было

проведено 128 тралений из них в Рыбинском водохранилище: 77, Горьковском: 37, Ивановском: 9, Угличском: 5. Траления производили с экспедиционного судна с кормовым тралением малым пелагическим тралом с горизонтальным раскрытием 12 м, вертикальным — 2, шагом ячеи в кутке — 6 мм. Дополнительно в куток трала вшивали безузловую дель с шагом ячеи 0.4 мм. Тралили во всех плесах водохранилищ, места траления в основном были приурочены к судовому ходу. Горизонт траления выбирали в соответствии с показаниями эхолота GPS-168-Sounder. Время траления 15 мин. Уловы взвешивали, подсчитывали количество рыб и видов. Массовые виды для конкретной станции в количестве 15—20 экземпляров каждого вида фиксировали в 4% формалине для проведения полного биологического анализа в лабораторных условиях. Содержимое желудков и кишечника обрабатывали счетно-весовым методом (Методическое пособие..., 1974). Состав пищевых объектов определяли до вида, но в зависимости от степени переваренности до рода или таксономической группы.

Самую многочисленную популяцию тюлька образовала в Рыбинском водохранилище, которое и послужило модельным водоемом для решения поставленной задачи. Всего в водохранилищах Верхней Волги проведено 94 тралений, из них в Рыбинском водохранилище за период июль-сентябрь 2000 г. было сделано 59 тралений: в июне — июле — 22, августе — 17, сентябре — 20. Проанализировано содержимое желудков и кишечника 1177 экземпляров рыб: тюльки 321 экз., молоди леща — 185, плотвы — 137, уклей — 127, молоди синца — 117, молоди судака — 88, молоди окуня — 41, ряпушки — 73, сетка — 88.

Для характеристики межвидовых пищевых взаимоотношений применяли индекс сходства пищи (СП-коэффициент) (Шорыгин, 1952).

При отборе проб придерживались общего принципа: отбирали станции, на которых траловые уловы превышали 100 экз./ на 15 мин. траления; тюлька по показателю «доминирование» должна быть в разных статусах: «супердоминанта», «доминанта» или «сопутствующего». Всего было проанализировано питание пелагических рыб на 21 станциях, репрезентативных для всех плесов Рыбинского водохранилища.

Исследовано питание у рыб следующих размерных групп: тюлька 30—100 мм; лещ 50—130 мм; плотва 50—120 мм; 150—190 мм; уклей 60—150 мм; синец 70—180 мм; окунь 40—100 мм; судак 40—120 мм; 140—170 мм; сеток 30—90 мм; ряпушка 60—170 мм.

Результаты

Характеристика скоплений и распределение тюльки.

Результаты обследования верхневолжских водохранилищ показали, что тюлька проникла во все водохранилища, образовав самые плотные и устойчивые скопления в водохранилище озерного типа — Рыбинском (табл. 1).

**Видовой состав уловов (шт./15 мин. траления) пелагического трала
в водохранилищах Верхней Волги**

Вид	Водохранилища				
	Иваньковское	Горьковское	Угличское	Рыбинское	Шекснинское
Тюлька	2	16	1	578	43
Лещ	83	3	14	37	<1
Плотва	130	<1	<1	9	9
Уклея	1	0	<1	22	5
Синец	0	0	0	9	0
Чехонь	1	3	1	2	1
Густера	0	0	7	0	0
Окунь	7	<1	<1	2	60
Судак	1	<1	<1	1	1
Снежок	0	<1	0	0	<1
Ряпушка	0	0	0	9	0
Кол-во тралений	9	14	5	18	7

Примечание. Сведения для Иваньковского, Угличского, Горьковского водохранилищ получены в августе-сентябре 2000 г, для Рыбинского и Шекснинского — в июне-июле 2001 г.

Небольшие по численности популяции тюльки в водохранилищах речного типа — Иваньковское, Горьковское, Угличское по-видимому, обусловлены особенностями их гидрологии и морфометрии. В таких водоемах или же на таких биотопах тюлька постоянных нагульных скоплений не образует, а использует их как транзитные участки. В уловах малого пелагического трала в Рыбинском водохранилище обнаружено 13 видов рыб. В скоплениях одновременно присутствует от 2 до 10 видов. На протяжении всего исследованного сезона в 2000 г. тюлька была постоянно встречающимся видом (частота встречаемости более 50%). Три вида — густера, язь, ерш можно отнести к категории случайных (частота встречаемости менее 25%). Статус других видов менялся в течение сезона. Например, молодь леща, синца, плотва, чехонь, уклея переходили из статуса «дополнительных» (частота встречаемости — 25—50%) в статус «постоянно встречающиеся». Встречаемость в уловах снетка и молоди судака увеличивалась от июня к сентябрю и они из категории «случайных» видов переходят в категорию «постоянных». В связи с этим видовая структура скоплений пелагиали водохранилища меняется в течение сезона следующим образом. Если в июне — июле постоянно встречающийся вид был один — тюлька, в августе три — тюлька, уклея, чехонь, то в сентябре в пелагиали постоянно держалось восемь видов — тюлька, плотва, снеток, ряпушка, молодь леща, синца, судака.

Величина общего улова и количество отдельных видов колеблется в течение сезона от 0 до нескольких тысяч экземпляров. Коэффициент вариации общего улова и каждого вида в отдельности на протяжении всего периода исследований очень высокий. Например, у тюльки он изменяется в пределах 190—216%, у леща — 136—235%, у плотвы 153—225%, у уклей 259—330% и т. д. Общая тенденция величины уловов направлена в сторону увеличения их от июня к сентябрю за счет появления в водоеме поколения тюльки текущего года. От июня к сентябрю средний общий улов по водохранилищу увеличивается в 4 раза, улов тюльки возрастает в 24 раза (табл. 2).

Таблица 2

**Видовой состав уловов пелагического трала (шт./15 мин. траления)
в Рыбинском водохранилище**

Вид	Июнь-июль		Август		Сентябрь	
	Средний	Мин.-макс.	Средний	Мин.-макс.	Средний	Мин.-макс.
1. Тюлька	13	0—90	46	0—301	319	0—2549
2. Лещ	32	0—214	5	0—42	13	0—59
3. Плотва	6	0—27	33	0—139	5	0—37
4. Уклея	9	0—93	39	0—491	4	0—45
5. Синец	5	0—39	7	0—54	6	0—59
6. Чехонь	1	0—6	6	0—46	5	0—23
7. Густера	0.2	0—2	1	0—10	0.5	0—7
8. Язь	0.1	0—1	0.1	0—1	0.5	0—9
9. Снеток	1	0—21	1	0—4	3	0—12
10. Ряпушка	8	0—124	1	0—18	11	0—120
11. Судак	0.2	0—2	4	0—27	4	0—17
12. Окунь	5	0—68	1	0—4	1	0—13
13. Ерш	0	0	0.3	0—3	2	0—42
Общий улов	80	0—365	144	0—688	351	0—2587

Примечание. Июнь-июль — 22 траления; август — 17; сентябрь — 20.

По количеству в уловах часть видов — тюлька, лещ, плотва, уклей, чехонь, ряпушка, молодь судака на разных участках водоема могут быть в статусе «супердоминанта», «доминанта», «сопутствующего», «случайного» вида; синец — «доминанта» и «сопутствующего»; остальные виды — молодь окуня, ерша, язя, густеры и снеток только в качестве «сопутствующих» или «случайных» видов.

Для акватории водоема в целом число видов, составляющих ядро скоплений (супердоминантные виды) менялось во времени (от июня к сентябрю) и в пространстве (от станции к станции). В июне-июле в качестве «супердоминанта» на разных станциях было 6 видов (тюлька, лещ, плотва, уклей, чехонь, ряпушка), в августе — 4 (тюлька, плотва,

укля, молодь судака), в сентябре — 2 (тюлька, лещ). Как видно из данных в табл. 2 наибольшее количество раз «супердоминантом» и «доминантом» в уловах были тюлька (23 станции) и молодь леща (15 станций). На протяжении периода исследований доминирование тюльки возрастает с июня по сентябрь: в июне-июне она была «супердоминантом» на 23% станций, в августе этот процент повысился до 29, с сентября — до 40%.

Сезонные изменения размерно-возрастной структуры рыб в скоплениях наиболее выражены у тюльки. От июня к сентябрю в скоплениях увеличивается в десятки раз доля сеголетков. Если модальную группу в июне-июле составляли рыбы с длиной тела 60—90 мм (двухлетки, трехлетки) то в сентябре — 30—60 мм (сеголетки). Лещ, густера, язь, окунь, судак, ерш представлены молодью в возрасте 0+—1+; остальные виды — как молодью, так и половозрелыми особями, соотношение которых в течение сезона меняется незначительно.

Таким образом, уже к 2000 г. тюлька стала встречаться во всех плесах водохранилища. Ее пространственное распределение крайне неравномерно, устойчивые скопления она образовала в высокопродуктивных зонах пелагиали, так называемых «зонах аккумуляции биомасс» (Поддубный, 1972). На протяжении вегетационного сезона абсолютная и относительная численность тюльки в пелагиали увеличивается от июня к сентябрю. Тюлька не образует строго одновидовых скоплений и, как правило, на станциях, где супердоминантом была тюлька, сопутствовали ей чаще всего молодь и взрослые особи карповых, численное и видовое соотношение которых меняется в пространстве и во времени.

Характеристика пищевых спектров тюльки и массовых видов рыб в скоплениях пелагиали.

Состав пищи. Как показали исследования пища рыб пелагиали складывается из массовых видов зоо- и фитопланктона, личинок и куколок хирономид, воздушных насекомых, ранней молоди рыб (рис. 1, 2 и 3). Зоопланктон представлен в основном массовыми видами отр. Cladocera (*Daphnia cucullata*, *D. longispina*, *D. galeata*), менее массовыми, но довольно часто встречающимися — *Diaphanosoma*, *Limnosedalia*, *Scapholeberis*; двумя видами босмин *Bosmina coregoni* и *B. longispina*; *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*. Кроме этого у видов не типичных планктофагов иногда значительная доля в питании принадлежит Chydoridae (*Chydorus sphaericus*, *Alona*, *Leydisia*). Из отр. Calanoida в желудках и кишечниках доминируют *Heterocope appendiculata*. Изредка встречаются *Eurytemora*, *Diaptomus*, *Eudiaptomus*, а так же Harpacticoida. Рачки отр. Cyclopoida так же немногочисленны в пищевых комках исследованных рыб. В основном это были представители pp. *Cyclops*, *Acantocyclops*, *Mesocyclops*, их науплиальные и копеоподитные стадии. Очень редко встречаются Ostracoda.

В конце июня-июле у рыб пелагиали основной пищей были пелагические животные. У всех исследованных видов (кроме тюльки и снетка) основу пищевого комка составляли — *Daphnia* и *Bosmina*. Различия их пищевых

спектров наблюдали в составе второстепенной пищи. У плотвы, окуня, ряпушки это были *Leptodora*, *Bythotrephes*, у уклей — воздушные насекомые с поверхностной пленки воды, у леща — *Bythotrephes* и *Cyclopoidae*. Пища тюльки и снетка отличается от выше перечисленных видов составом основной пищи: у тюльки основу пищевого комка составляли *Leptodora*, *Heteroscope* и *Bythotrephes*, у снетка — *Bythotrephes* и *Leptodora*. Следует отметить присутствие в пище тюльки и снетка рачка *Heteroscope*, который практически не встречается в питании других видов (рис. 1).

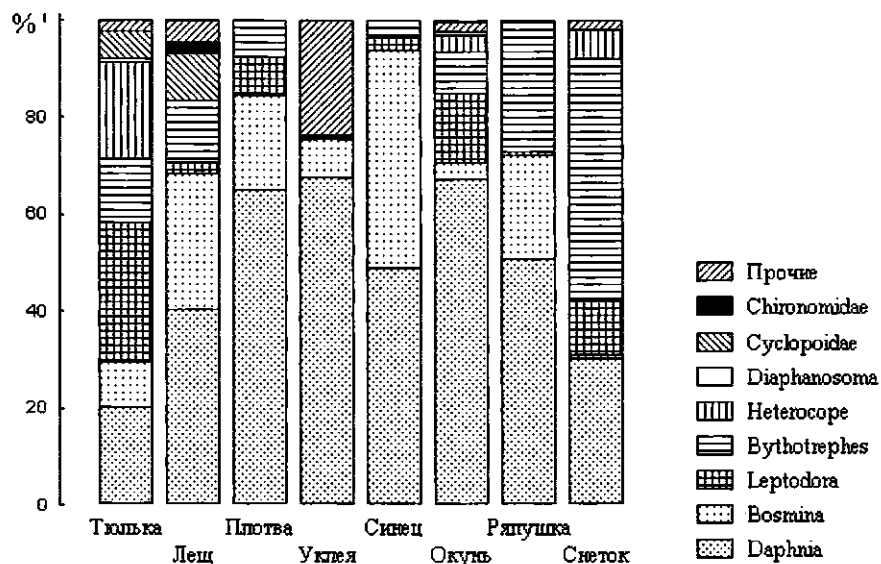


Рис. 1. Состав пищи рыб пелагических скоплений в июне-июле 2000 г.

Все исследованные виды интенсивно питались. Среди карповых средние индексы наполнения кишечника колебались в пределах 54—75,8‰. Рыбы, имеющие желудок, в наших исследованиях это тюлька, снеток, ряпушка, молодь окуня имели более высокие индексы наполнения желудков. Из них самые высокие средние индексы были у окуня — 221,0‰ и тюльки — 127,4‰, менее интенсивно питались снеток — 65,5‰ и ряпушка — 85,1‰. Молодь судака в уловах отсутствовала.

К августу пища рыб пелагиали становится более разнообразной, особенно у молоди карповых, поскольку подростки к этому времени двухлетки и трехлетки леща и синца начинают переходить к придонному образу жизни. В их пищевом комке значительную долю занимают вторичные фильтраторы Chydoridae (*Alona*, *Leydisia*, *Pleuroxis*), личинки и куколки хирономид; в группе «прочие» грунт и *Ilyocryptus*. Плотва и уклей продолжают откармливаться в толще воды, потребляя водоросли,

Daphnia и воздушных насекомых (рис 2). Молодь хищных рыб — двухлетки окуня выбирают из зоопланктона *Daphnia* и *Bythotrephes*; молодь судака в основном хищничает, потребляя сеголетков окуня, иногда тюльки. Типичные пелагические виды — тюлька, ряпушка, снеток продолжают питаться теми же группами организмов, что и в июне-июле — *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Daphnia*, потребляя их в разных соотношениях (рис. 2).

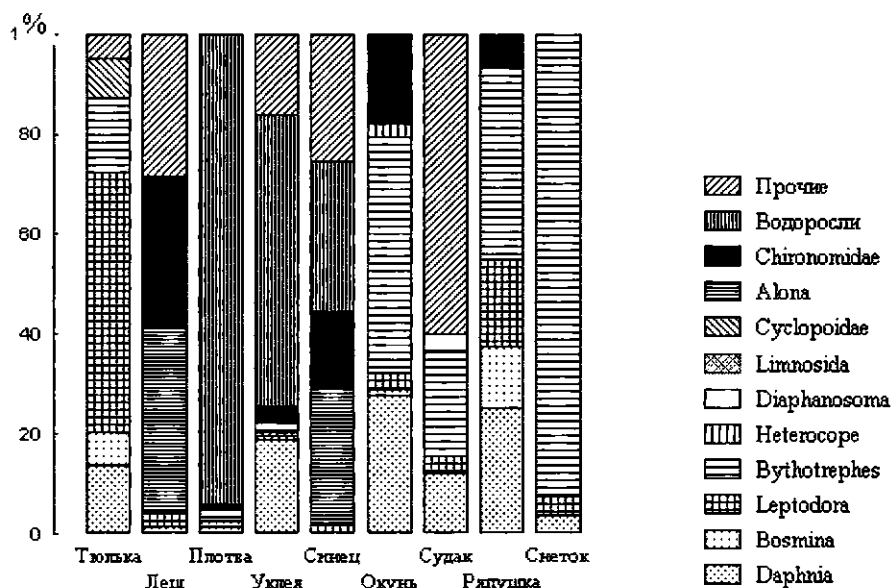


Рис. 2. Состав пищи рыб пелагических скоплений в августе 2000 г.

Интенсивность питания карповых высокая 72,6—110,1‰. Исключение составляет лещ, индексы наполнения кишечника которого в 3 раза ниже, чем в июне — 23,8‰. По сравнению с июнем индексы наполнения желудков тюльки, окуня, ряпушки несколько снизилась и были равны: 91,1, 68,1, 51,4‰ соответственно. Высокими они были у молоди судака — 220,7‰. Снеток в уловах отсутствовал.

В сентябре ситуация в пелагиали существенно изменяется. Численность карповых (кроме леща) в уловах резко сокращается, поэтому их питание охарактеризовано только по небольшому материалу. Пищевые спектры резко отличаются от таковых в августе и близки к июньским. В сентябре только молодь леща продолжает откармливаться в придонном слое. У остальных видов основная пища представлена планктонными организмами. Карповые потребляли *Bosmina*, в желудках молоди судака и немногочисленного окуня пища отсутствовала; На некоторых станциях

не питались так же тюлька, ряпушка и снеток; в пище питавшихся особей, по-прежнему, доминировали *Daphnia*, *Leptodora*, *Bythotrephes*. Заметное место в питании этих видов заняли *Bosmina*, что вызвано увеличением в модальных группах сеголетков (рис. 3).

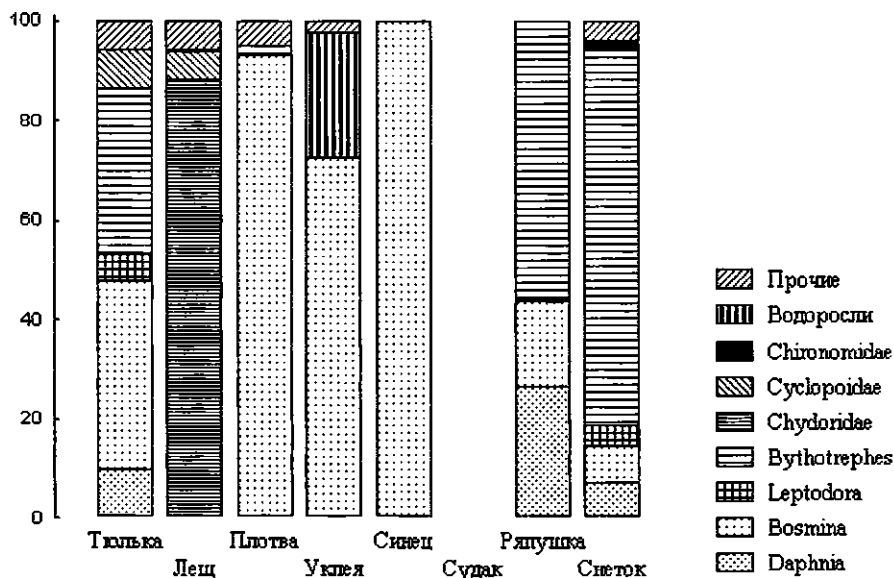


Рис. 3. Состав пищи рыб пелагических скоплений в сентябре 2000 г.

Среди карповых максимальными индексы наполнения кишечника были у леща — $91,1\text{‰}$. Плотва, уклея, синец откармливались менее интенсивно — индексы наполнения 27,5, 22,5, 25‰ . Молодь окуня в уловах отсутствовала, молодь судака не питалась. Интенсивность питания увеличилась у ряпушки и снетка до 136,6 и $145,0\text{‰}$ и сохранилась высокой у тюльки — $90,9\text{‰}$.

Сходство состава пищи (СП-коэффициенты). Анализ межвидовых отношений по линии питания показал, что в скоплениях состав пищи тюльки и видов-аборигенов перекрывается в разной степени. Индексы пищевого сходства (СП-коэффициенты) варьируют на отдельных станциях и в разные месяцы в пределах 0—83% (табл. 3). Наиболее динамично пищевые отношения складываются у тюльки с карповыми, что определяется не только изменениями численности и характера распределения консументов, но и сезонными особенностями их экологии питания. Если в середине лета СП-коэффициенты у них стабильно высокие, в августе — минимальные, то в сентябре на разных станциях — колеблются от 0 до 84%.

**Степень сходства состава пищи (СП-коэффициенты) тюльки
и массовых видов рыб в 2-х типах скоплений: тюлька — «супердоминант»
(I-й тип); С — тюлька — «сопутствующий» (II-й тип)**

Месяц, тип скоп- ления	Тюлька							
	Лещ	Плотва	Уклея	Синец	Окунь	Судак	Снеток	Ряпушка
VI-II, Сд	41.4—49.5	38.7—59.2	79.1	30.4	—	—	42.1	—
С	8.9—40.3	20.0—42.8	1.3—12.7	12.3—50.5	47.2	—	35.3—52.3	38.4
VIII, Сд	0.63	—	—	—	45.5	41.3	32.6	18.7—70.6
С	0.02	0.47	0	15.0	—	—	—	—
IX, Сд	0—7.7	н. п.	—	н. п.	—	н. п.	45.5—83.1	30.5—84.0
С	0.4—6.0	55.6	53.6	53.8	—	—	56.8	83.0

Примечание. Сд — скопления, в которых тюлька супердоминант; С — тюлька — сопутствующий вид; н. п. — рыбы не питались; «—» — вид в улове отсутствовал.

Величина сходства пищи тюльки и карповых определяется структурой скоплений, в частности она зависит от статуса тюльки в скоплениях. В табл. 3 приведены обобщенные данные для водохранилища по скоплениям 2-х типов: в первом — тюлька «супердоминант» (Сд), во втором — «сопутствующий вид» (С). Во втором типе скоплений в качестве «супердоминантов» выступали попеременно лещ, плотва, уклея, синец или ряпушка.

В середине лета в скоплениях первого типа СП-коэффициенты тюльки с карповыми выше, чем в скоплениях второго типа (тюлька сопутствующий вид) (табл. 3).

В августе наблюдается перераспределение видов по акватории водоема. В скоплениях первого типа, сопутствовавшая тюлке в предыдущий месяц молодь карповых, заменяется снетком, ряпушкой, молодью судака и окуня. Карповые доминируют на других станциях, где тюлька ловится в незначительных количествах (скопления второго типа). На таких участках спектры питания этих видов расходятся полностью и индексы пищевого сходства минимальные за сезон.

В сентябре, на фоне интенсивного питания тюльки в скоплениях первого типа плотва, уклея, синец прекращают питаться, в скоплениях второго типа пищевые спектры тюльки и карповых (кроме леща) совпадают более чем на 50% (табл. 3).

Другая группа видов — молодь окуня, судака, снеток и ряпушка характеризуются тем, что на протяжении всего исследованного периода они независимо от типа скоплений питаются в значительной мере теми же организмами, что и тюлька, в результате сходство пищи всегда высокое (табл. 3).

Таким образом, на протяжении исследованного периода выявлена четкая закономерность в изменении характера питания у двух групп рыб. Для карповых (кроме синца) и окуневых характерна смена стратегии питания: переход с планктонного на придонный (карповые) и с планктонного на хищный (окуневые); у тюльки, ряпушки, снетка и синца в течение всего исследованного периода питание оставалось планктонным, чем определяется динамика величины сходства пищи у тюльки с этими видами.

Обсуждение

Среди водохранилищ Верхней Волги наибольшую по численности популяцию тюлька образовала в Рыбинском. В течение 5-ти последних лет (1995—2000 гг.) она распространилась по всему водоему и освоила биотопы пелагиали, на которые до середины 1990-х годов господствовали 2 вида — синец и снеток. Синец как правило обитал в нижних горизонтах, снеток — в средних. (Поддубный, 1971; Пермитин, Половков, 1978; Экологические факторы..., 1993). Так же как и снеток тюлька расселилась по водоему неравномерно в горизонтальном и вертикальном направлениях, занимая наиболее продуктивные биотопы пелагиали — зоны аккумуляции биомасс, сконцентрировавшись в горизонте 2—7 м. Появление тюльки в водохранилище в 1994 г совпало с развитием процесса глобального потепления, который, по нашему мнению, стал одной из основных причин резкого снижения численности популяции северного вселенца — снетка. Тюлька интродуцировалась в Рыбинское водохранилище из нижележащего Горьковского. Нарастание численности и расселение ее по водоему происходило постепенно. В 1998 г. тюлька составляла не более 5% от общего улова, снеток встречался единично. Летом 2000 г. тюлька еще не была доминирующим видом, но она дала мощное пополнение и осенью уже перешла в разряд супердоминантов, составляя в среднем по водоему более 60%, а на отдельных станциях около 100% от общего улова. Одновременно эти же биотопы стали более активно использоваться карповыми — молодью леща, синца, плотвой, уклейей, чехонью. На отдельных участках водоема эти виды формировали основу пелагических скоплений, выступая в качестве «супердоминантов» и «доминантов» (табл. 3). Здесь же продолжали нагуливаться молодь судака, окуня, снеток и ряпушка, численность которых в настоящее время невелика. Следует отметить, что на данном этапе расселения тюльки по водоему она редко образует полностью одновидовые скопления. Можно предположить, что в последующие годы мощные поколения 2000 и 2001 гг. дадут еще более значительное пополнение стада и тюлька возможно вытеснит из пелагиали молодь карповых.

Вселившись в водоем в период депрессионного состояния популяции снетка, тюлька попала в благоприятную для нее трофическую ситуа-

цию, заняла бывшие «снетковые» биотопы, включившись как значимый элемент в пищевую цепь рыб-планктофагов. Следует ожидать, что при благоприятных условиях для обоих видов, а это оптимальные температуры весной в период нереста снетка и летом — в нерестовый период тюльки, возможно одновременное появление урожайных поколений этих двух видов, что вызовет обострение их трофической конкуренции.

В условиях Рыбинского водохранилища, подобно популяциям водохранилищ Нижней и Средней Волги, тюлька предпочитает питаться крупными пелагическими рачками (Коган, 1975; Коган, Зайцева, 1974). На всех исследованных участках водохранилища она интенсивно питается, потребляя в большой мере те же организмы, что и другие исследованные нами виды (табл. 3). Наиболее часто в уловах тюлька сопряжена с карповыми, для которых пелагиаль временное местообитание. Это факультативные планктофаги — молодь леща, плотвы, разновозрастная укляя, (частота встречаемости тюльки с каждым из этих видов соответственно: 74,4, 62,8, 55,9%).

Сопряженность тюльки с другой группой видов типичных планктофагов — синца, снетка и ряпушкой, а так факультативных планктофагов как молодь окуня и судака, несколько ниже и колеблется в пределах 46,5—55,8%. Несмотря на высокую сопряженность, относительные величины уловов тюльки и других видов в скоплениях связаны отрицательной коррелятивной связью, однако достоверной эта связь была у тюльки только с молодью леща и уклей (соответственно $r_s = -0,55$ и $r_s = -0,33$). Из этого следует что либо тюлька при высокой ее численности вытесняет с нагульных участков эти виды, либо они в силу особенностей биологии предпочитают откармливаться на разных с ней биотопах.

Наши данные по питанию рыб показали значительно большее сходство состава пищи тюльки с молодью карповых в тех скоплениях, где тюлька является «супердоминантом», в отличие от скоплений, где тюлька в статусе «сопутствующего» вида. Кроме того, осенью, когда численность тюльки увеличивается в десятки раз, в скоплениях первого типа в кишечниках молодки карповых пища отсутствует, а в скоплениях второго типа эти виды продолжают питаться (табл. 3). Это, на наш взгляд, говорит о том, что как новый элемент экосистемы тюлька оказывает существенное влияние на условия нагула и спектры питания видов-аборигенов. Пока это влияние локально и зависит от плотности тюльки в скоплении.

Отношения тюльки со второй, как правило, малочисленной группой видов (снеток, ряпушка, молодь синца, судака и окуня) складываются иным образом. Независимо от статуса тюльки в скоплениях сходство пищи у нее с этими видами в большинстве случаев высокое (табл. 3). Поэтому в годы при совпадении урожайных поколений возможно обострение пищевых отношений этих видов-аборигенов с тюлькой.

Таким образом, хотя в настоящее время популяция тюлька еще не достигла размеров раннее существовавшей популяции снетка, она уже оказывает заметное влияние на трофологическую ситуацию в пелагиали

водоема. В то же время в период расцвета популяции снетка (1960—1970-е годы) рыбы-планктофаги не влияли на обилие их кормовых организмов (Половкова, Пермитин, 1981). Отрицательная роль тюльки в экосистемах, в связи с тем, что она занимает трофические ниши ценных в промысловом отношении рыб-планктофагов и молоди всех видов, отмечена и для других водохранилищ Волжского каскада (Булахов, Мельников, 1965; Михман 1969; Цыплаков, 1972, и др.). Замена в пелагическом сообществе снетка на тюльку резко изменила ситуацию в пелагиали Рыбинского водохранилища. Если на первом месте в рационе снетка была *Bosmina longispina*, а на втором — *Bythotrephes*, *Leptodora* (Половкова, 1970; Иванова, 1982), то тюлька, по нашим наблюдениям, предпочитает *Daphnia*, *Bythotrephes*, *Leptodora*, *Heterocope*. Мы полагаем, что дальнейшее увеличение численности тюльки в водоеме приведет к обострению пищевых отношений с рыбами-аборигенами и не исключаем вероятность полного вытеснения некоторых видов из пелагических биотопов.

Литература

- Булахов В. Л., Мельников Г. Б. Об условиях развития тюльки *Clupeonella delicatula* (Nordman) в Ленинском водохранилище // Вопр. ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 3(36), 500—563.
- Васильев Л. И. О снетке Рыбинского водохранилища // Зоол. журнал, 1951, т. 30, вып. 6., 590—593.
- Гостев С. Н., Козловский С. В. К вопросу о роли тюльки в питании судака Куйбышевского водохранилища // Биология внутренних вод, 1986, № 69, 33—36.
- Иванова М. Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек, Рыбинск, 1982, 145 с.
- Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема, М.: Наука, 1982, 247 с.
- Коган А. В. Роль хищных Cladocera в питании тюльки *Clupeonella delicatula caspia morpha, tscharchalensis* (Borodin) Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиологии, т. 15, вып. 1 (90), 1975, 126—130.
- Коган А. В., Зайцева Е. М. Питание тюльки *Clupeonella delicatula caspia morpha, tscharchalensis* (Borodin) Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 3 (86), 477—482.
- Козловский С. В. Экология тюльки *Clupeonella delicatula caspia* (Svetovidov) и ее роль в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Автореф. дисс. канд. наук, Л., 1987, 24 с.
- Михман А. С. Некоторые новые данные о питании личинок азовской тюльки *Clupeonella delicatula* (Nordman) и о роли кормового фактора в колебаниях ее численности // Вопр. ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 5(58), 878—887.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, М.: Наука, 1974, 253 с.

- Шаронов Н. В. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги // В кн.: Волга-1, Куйбышев, 1971, 226—232.
- Танасийчук В. С. Об адаптивных возможностях судака *Lucioperca lucioperca* (L) // Вопр. ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 5, 806—813.
- Цыплаков Э. П. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с гидростроительством на Волге и акклиматизационными работами // Вопр. ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 3(86), 396—405.
- Пермитин И. Е., Половков В. В. Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб // В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ, Л.: Наука, 1978, 78—105.
- Половкова С. Н. Состав пищи и суточные вертикальные миграции снетка // Биология внутренних вод. Информ. бюллетень, 1970, № 6, 55—59.
- Половкова С. Н., Пермитин И. Е. Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов // В кн.: Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб, Ярославль, 1981, 3—35.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993, 333 с.
- Цыплаков Э. П. Тюлька // Тр. Татарск. Отд. ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, 175—177.
- Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, М.: Пищепромиздат, 1952, 286 с.

ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ДРЕЙССЕНИД В ОЗЕРЕ ОНТАРИО: ПОСЛЕДСТВИЯ ДЛЯ СООБЩЕСТВА ЭНДЕМИЧНЫХ РЫБ

Роберт О'Горман¹, Рэндэл У. Оуэнс²

¹ — USGS, Great Lakes Science Center, Lake Ontario Biological Station,
17 Lake Street, Oswego, New York 13126, U.S.A.,

E-mail: robert_o'gorman@usgs.gov

² — USGS, Great Lakes Science Center, Lake Ontario Biological Station,
17 Lake Street, Oswego, New York 13126, U.S.A.,

E-mail: randy_owens@usgs.gov

Введение

Озеро Онтарио — одно из пяти соединенных друг с другом Великих озер Северной Америки (рис. 1). Его длина составляет 311 км, ширина 85 км, а площадь 1896000 га — наименьшая площадь среди пяти Великих Озер. Средняя глубина озера 86 м, а максимальная — 244 м. Объем — 1631 км³, т. е. озеро имеет четвертый по величине объем среди остальных Великих Северо-Американских озер. Среди крупнейших озер мира, Онтарио занимает 15-е место по площади и 11-е — по объему (Herdendorf, 1982). Онтарио — самое восточное Великое Озеро, получающее большую часть своего питания через Ниагарский водопад, из наиболее мелкого из Великих Озер — оз. Эри, расположенного к югу. Река Ниагара сбрасывает свои воды в юго-западную часть оз. Онтарио, а река Св. Лаврентия, вытекая из северо-восточной части Онтарио, приносит воды в Атлантический океан.

Эндемичное сообщество рыб, которое населяло оз. Онтарио ко времени колонизации Северной Америки европейцами, было разрушено во второй половине XX века (Christie, 1973; Owens et al., 2002). Процветавшие популяции ихтиофагов и бентофагов были либо искоренены полностью, либо сведены к минимуму. Только одна эндемичная рыба сохранила свою численность в профундали — придонный слизистый бычок-подкаменщик (*Cottus cognatus*) (Wells, 1969; Owens and Bergstedt, 1994). Разнообразное сообщество эндемичных рыб было замещено обедненным сообществом, в котором доминируют чужеродные виды — сероспинка (*Alosa pseudoharengus*) и американская корюшка (*Osmerus mordax*). Считается, что сероспинка и, в меньшей степени, корюшка, поедая личинок эндемиков, явились причиной их подавления (O'Gorman and Stewart, 1999; Casselman et al., 1996). Есть вероятность того, что сероспинка оказывает негативное воздействие на воспроизводство популяций аборигенных видов двух важных рыб-ихтиофагов — озерной форели и атлантического лосося (*Salmo salar*) оз. Онтарио, и иным путем (Ketola

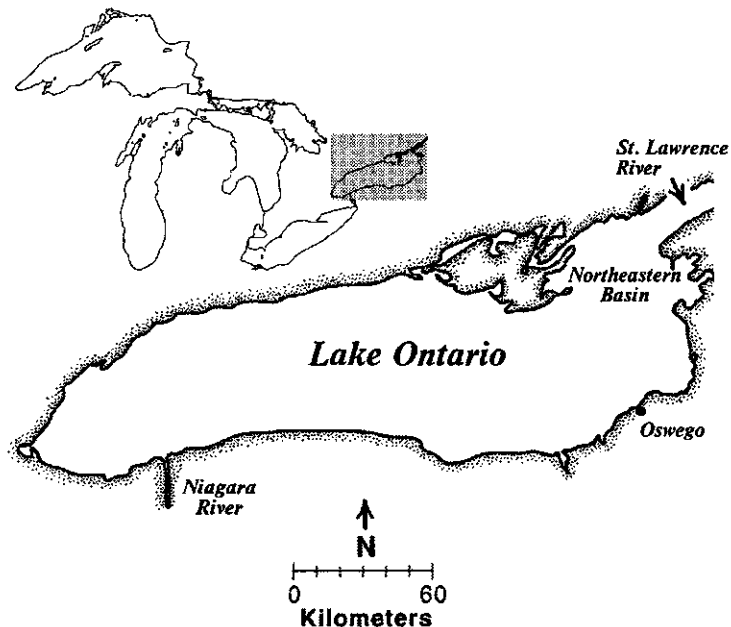


Рис. Великие Озера Северной Америки. С запада на восток: Верхнее, Мичиган, Гурон, Эри, Онтарио

et al., 2000). В тканях сероспинки содержится тиаминидаза и озерная форель и атлантический лосось, питающиеся ей, мечут икру с низкими уровнями тиамина (Fisher et al., 1996). Мальки, вылупляющиеся из таких икринок, отличаются повышенной смертностью вскоре после перехода к активному плаванию, т. е. характеризуются наличием, так называемого «Синдрома Ранней Смертности» (СРС). Корюшка также содержит тиаминидазу и после ее вселения в оз. Онтарио в 1931 несомненно внесла свой вклад в развитие СРС у озерной форели (следует отметить, что атлантический лосось исчез около 1900 г.). Таким образом, восстановление эндемичных рыб зависело от снижения численности рыб — планктофагов, не являющихся аборигенными для озера.

Формирование популяции дрейссенид

Дрейссена (*Dreissena polymorpha*) впервые была обнаружена в Северной Америке в оз. Сент-Клэр в 1988 г. (Hebert et al., 1988). Однако на основании подсчета частотного распределения длин раковин можно предположить, что дрейссена появилась в этом озере и в оз. Эри примерно к 1986 г. (Griffiths et al., 1991). Оз. Сент-Клэр — водоем площадью 111 400 га (средняя глубина 4 м), через который вода из трех верхних

Великих Озер течет к югу в оз. Эри (рис.) (Herdendorf, 1982). Дрейссена быстро распространилась вниз по течению, заселив к 1989 г. все оз. Эри и западную оконечность оз. Онтарио (Griffiths et al., 1991). Бугская дрейссена (*Dreissen bugensis*) в первый раз была отмечена в Северной Америке в оз. Эри в 1989 г. (May and Marsden, 1992; Rosenberg and Ludyanskiy, 1994; Spidle et al., 1994). К 1995 г. дрейссена и бугская дрейссена (собираательно называемые далее «дрейссенидами») стали многочисленными в оз. Онтарио (Mills et al., 1999). К 1985 г. дрейссениды в оз. Онтарио были отмечены на столь большой глубине, как 85 м, а в 1997 г. они присутствовали уже на глубине 150 м (Negley et al., 2002). Можно утверждать почти с полной уверенностью, что популяции дрейссенид в Северной Америке появились благодаря сливу балластных вод из океанских судов в Великие Озера (Hebert et al., 1989). До расселения дрейссенид роющая амфипода *Diporeia* sp. и мизида *Mysis relicta* были наиболее многочисленными макробеспозвоночными в профундали Великих Озер, где они служили главным кормовым объектом аборигенных рыб. Распределения этих двух макробеспозвоночных по глубине пересекались. В оз. Онтарио до формирования популяций дрейссенид *Diporeia* была немногочисленной (<7 экз./м²) на глубинах <20 м, наиболее многочисленной (2400—5400 экз./м²) на глубинах 30—80 м и обычной (<1000 экз./м²) на глубинах >100 м (Nalepa and Thomas, 1976). Напротив, *Mysis* была немногочисленной (<6 экз./м²) на глубинах <50 м, обычной (73 экз./м²) на 50—100 м и наиболее многочисленной (300—500 экз./м²) на глубинах >100 м (Carpenter et al., 1974; Johannsson et al., 1994). Таким образом, до расселения дрейссенид на глубинах 30—50 м *Diporeia* была наиболее многочисленным видом макробеспозвоночных.

Вскоре после формирования популяций дрейссенид в оз. Эри *Diporeia* исчезла или была близка к этому (Dermott and Kerec, 1997). С ростом популяций дрейссенид в оз. Онтарио в середине 90-х годов *Diporeia* исчезла на многих станциях на глубинах менее 100 м (Dermott, 2001; Lozano et al., 2001; USGS, неопубликованные данные). К 1999 г. *Diporeia* отсутствовала или почти отсутствовала на 9 стандартных станциях на глубинах от 55 до 90 м в южной части оз. Онтарио между устьем р. Ниагара и Освего (Owens and Dittman, в подготовке). Аналогично резкие снижения численности *Diporeia* были отмечены в 90-е годы в озерах Мичиган (Nalepa et al., 1998) и Гурон (Т. Налепа, личное сообщение) после того, как дрейссениды заселили эти Великие Озера.

Большинство исследователей считает, что исчезновение дипореи было вызвано появлением дрейссенид, но точные механизмы этого явления остаются неясными (Dermott and Kerec, 1997; Nalepa et al., 1998). Доказательством существования связи между динамиками популяций дипореи и дрейссенид служит то, что появление и экспансия дрейссенид в 4 из 5 Великих Озер сопровождалось снижением численности дипореи, в то время как в оз. Верхнем, пятом из Великих Озер, где дрейссениды редки, численность дипореи не снизилась.

Последняя из попыток восстановить сообщество эндемичных рыб в оз. Онтарио началась в 70-х годах, с программы направленной на уменьшение численности сероспинки за счет усиления воспроизводства рыб-ихтиофагов — лосося и форели, восстановление численности озерной форели (*Salvelinus namaycus*) (путем выпуска в водоем молоди, разводимой на рыбоводных заводах) и, наконец за счет снижения численности некоренного вида — морской миноги (*Petromyzon marinus*) путем уничтожения ее личинок в ручьях (Pearce et al., 1980; Elrod et al., 1995). Морская минога вызывает гибель крупных видов рыб и частично ответственна за исчезновение эндемичной популяции озерной форели (Christie, 1973). К началу 90-х годов эффект различных реабилитационных программ стал заметным — численность сероспинки снизилась (Jones et al., 1993), экономически выгодная спортивная ловля форели и лосося была восстановлена (Bence and Smith, 1999), половозрелая озерная форель стала многочисленной (хотя интенсивность ее воспроизводства не очень высока) (Elrod et al., 1995; O'Gorman et al., 1998). Наконец, численность морской миноги сократилась, что привело к снижению смертности (за счет миноги) озерной форели по сравнению с 80-ми годами (Schneider et al., 1996). С подавлением численности некоренных конкурирующих видов и с хорошими темпами восстановления численности ключевых видов-хищников, находящихся на вершине трофической цепи, началось исследование возможностей восстановления популяций исчезнувших рыб-бентофагов профундали за счет их реинтродукции из популяций, сохранившихся в верхних Великих Озерах. Восстановление популяций эндемичных бентофагов могло бы улучшить условия воспроизводства озерной форели за счет снижения частоты СРС, т. к. бентофаги, не способствующие развитию СРС вошли бы в состав пищи лососевых. Восстановление бентофагов также способствовало бы восстановлению оригинальных пищевых цепей. Сероспинка и корюшка, в силу особенностей их распределения по глубинам, не полностью утилизируют многочисленных мизид и дипорею в глубоководной профундальной зоне (Wells, 1968), в то время, как эндемичные бентофаги занимают всю профундаль.

Первым указанием на то, что инвазия дрейссенид может препятствовать восстановлению сообщества рыб оз. Онтарио, была реакция слизистого бычка-подкаменщика и сельдевидного сига (*Coregonus clupeaformis*) на исчезновение дипореи — их основного кормового объекта (Owens and Weber, 1995; Hart, 1931). В 1992 г. слизистый бычок был необыкновенно многочислен на глубинах 70—150 м в юго-восточном Онтарио (Owens and Bergstedt, 1994). Однако рыбы отличались низким содержанием жира и пониженной плодовитостью по сравнению с бычками из других частей озера. Это указывало на то, что плотность популяции на юго-востоке была или на уровне или близка к критическому уровню максимальной емкости местобитания (Owens and Weber, 1995). Слизистый бычок на юго-востоке Онтарио питался дипореей в 1990—1991 гг. Однако к 1992 г. дипорея не отмеча-

лась в донных пробах на глубине 75 и 95 м и численность бычка на глубинах 70—150 м в районе Освего снизилась до 65% от уровня 1991 г. К 1996 г. численность слизистого бычка упала на 95% (Owens et al., 2002) и оставалось пониженной в течение 2001 г., что позволяет сделать вывод о невозможности восстановления его популяции в отсутствии дипореи.

Сельдевидный сиг, некогда многочисленный по всему оз. Онтарио, к 1960 г. сократил свою численность до двух нерестовых стад на северо-востоке озера (Christie, 1973; Casselman et al., 1996), а к середине 60-х годов оба стада прекратили свое существование (Hoyle et al., 2002). Однако в течение 80-х годов начался рост популяции, вследствие улучшения условий воспроизводства. Всплеск численности популяции был вызван благоприятными температурными условиями и элиминацией крупной корюшки (предполагаемого хищника, поедающего мальков озерного сига) за счет вселения форели и лосося (Casselman et al., 1996). Численность сига достигла пика в начале 90-х годов и затем начала снижаться, причем отмечались снижение воспроизводства, слабая выживаемость молоди, снижение темпов роста и упитанности половозрелых рыб, а также попадание погибших и погибающих особей в контрольные сети (Hoyle et al., 2002). Период снижения численности сига совпал с исчезновением дипореи и, скорее всего, был вызван этим, т. к. дипорея — основной кормовой объект сига в северо-восточном бассейне (Hart, 1931; Dermott, 2001).

Географическое и вертикальное распределение сельдевидного сига также изменились после исчезновения дипореи, т. к. сиг мигрировал предположительно в поисках корма из северо-восточного бассейна в основную часть озера. В 1997 г. при осенних контрольных сетных отловах в юго-восточной части озера было поймано более 70 сигов, в то время, как здесь же в течение всего периода почти между 1980 и 1995 гг. сиг или не попадался в сети вовсе или были пойманы единичные его экземпляры (USGS, неопубликованные данные). До инвазии дрейссенид сельдевидный сиг в северо-восточном бассейне находился преимущественно на глубине 20—50 м. Однако в юго-восточной части оз. Онтарио, в течение 1997 г. после инвазии дрейссенид сиг попадался на глубине 65—110 м (Owens et al., 2002). Мы предполагаем, что сиг перешел на большие глубины в поисках альтернативных источников пищи. В течение 1998—2000 гг. мы обнаружили, что *Mysis* и бугская дрейссена доминировали в их рационе, а дипорея или встречалась редко (1998) или отсутствовала вовсе (1999—2000) (Owens and Dittman, готовится к печати). Мы считаем, что восстановление популяций озерного сига и слизистого бычка до уровней, предшествующих инвазии дрейссенид, возможно без того, чтобы дипорея снова стала многочисленным видом.

Не все изменения в экосистеме оз. Онтарио из тех, что связаны с инвазией дрейссенид, имели негативные последствия для восстановления эндемичных рыб. После расселения дрейссенид, весеннее вертикальное распределение сероспинки сдвинулось вглубь (O'Gorman et al., 2000). Причины этого сдвига неясны, но предположительно могут быть связаны

с увеличением прозрачности воды в прибрежной зоне вследствие фильтрационной деятельности дрейссенид. С изменением весеннего вертикального распределения сельди совпало начало успешного воспроизводства восстановленной популяции озерной форели, о чем свидетельствует появление в контрольных уловах одно- двухлетних непомеченных рыб (все особи форели, выращенные на рыбозаводах и выпущенные в оз. Онтарио были помечены или провололочными или плавниковыми метками или и теми и другими) (Owens et al., 2002). Озерная форель нерестится на мелководьях осенью, а ее мальки появляются весной. До формирования популяций дрейссенид было показано, что сероспинка совершает ночные миграции на нерестилища форели и поедает мальков последней (Krueger et al., 1995). Действительно, сероспинка была столь многочисленной, что в некоторых районах озера могла полностью выесть всех мальков озерной форели (Jones et al., 1995). Однако сейчас очевидно, что после вызванного появлением дрейссенид сдвига вертикального распределения, сероспинка больше не совершает миграций на нерестовые участки форели в количествах, достаточных для полного выедания ее мальков.

Сдвиг вертикального распределения сероспинки в глубину привел к изменениям ее географического распределения — весной, после зимовки в глубоководном бассейне основной части озера, сероспинка больше не возвращалась в относительно мелководный (в большинстве случаев менее 50 м) северо-восточный бассейн (O’Gorman and Burnett, 2001). В северо-восточном бассейне аборигенный вид — желтоперый окунь (*Perca flavescens*) является важной частью сообщества рыб и высоко ценится как рыбаками-любителями, так и промысловиками, занимающимися сетной ловлей. Однако весной сероспинка поедает мальков окуня (Brandt et al., 1987) и, таким образом, успешное воспроизводство окуня находится в обратной зависимости от численности сероспинки (Shroyer and McComish, 2000; O’Gorman and Burnett, 2001). После вызванного инвазией дрейссенид сдвига весеннего вертикального распределения сероспинки, условия успешного воспроизводства желтоперого окуня в северо-восточной части Онтарио улучшились.

Формирование популяций дрейссенид в оз. Онтарио могло косвенно послужить снижению весеннего пресса хищников на аборигенных рыб в прибрежных водах. Таким образом, расселение дрейссенид возможно способствовало успеху проведения программ, направленных на восстановление самовоспроизводящейся популяции озерной форели, а также улучшило перспективы восстановления численности популяции желтоперого окуня. Однако несмотря на наличие двух этих положительных примеров, которые, как считается, связаны с расселением дрейссенид, в целом воздействие инвазии дрейссенид на сообщество аборигенных рыб можно оценить как негативное. Это связано с исчезновением дипореи — важного кормового объекта для рыб, питающихся в профундали. Реакция слизистого бычка-подкаменщика и сельдевидного сига на исчезновение дипореи (вызванного, как предполагается, расселением дрейссенид) —

резкое снижение их численности, ухудшение воспроизводства и изменения в распределении, позволяют предположить, что популяции этих двух видов рыб никогда не вернутся к прежней численности без дипореи или какого-либо сходного организма на промежуточных глубинах профундальной зоны. Восстановление популяций исчезнувших аборигенных бентофагов путем их реинтродукции из других Великих Озер будет трудным в отсутствии дипореи. И даже если подобные мероприятия будут относительно успешными, аборигенные бентофаги никогда не станут столь же продуктивными, как это было ранее.

Благодарность

Настоящая статья появилась благодаря поддержке Научного Центра Великих Озер Геологической службы США (Contribution 1178 of the USGS Great Lakes Science Center).

Литература

- Bence J. R., Smith K. D. An overview of recreational fisheries of the Great Lakes // In: WW Taylor and P Ferreri (eds.) Great Lakes Policy and Management: A Binational Perspective. Michigan State University Press, 1999, 259—306.
- Brandt S. B., Mason D. M., MacNeill D. B., Coates T., Gannon J. E. Predation by alewives on larvae of yellow perch in Lake Ontario // Trans. Am. Fish. Soc., 1987, v. 116, 641—645.
- Carpenter G. F., Mansey E. L., Watson N. H. F. Abundance and life history of *Mysis relicta* in the St. Lawrence Great Lakes // J Fish. Res. Bd Can., 1974, v. 31, 319—325.
- Casselman J. M., Brown D. M., Hoyle J. A. Resurgence of lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in Lake Ontario in the 1980s // Great Lakes Research Review, 1996, v. 2, 20—28.
- Christie W. J. A review of the changes in the fish species composition of Lake Ontario // Great Lakes Fishery Commission Technical Report, 1973, № 23.
- Dermott R. Sudden disappearance of the amphipod *Diporeia* from eastern Lake Ontario, 1993—1995 // J Great Lakes Res., 2001, v. 27, 423—433.
- Dermott R., Kerec D. Changes to the deep-water benthos of eastern Lake Erie since the invasion of *Dreissena*: 1979 to 1993 // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1997, v. 54, 922—930.
- Elrod J. H., O'Gorman R., Schneider C. P., Eckert T. H., Schaner T., Bowlby J. N., Schleen L. P. Lake trout rehabilitation in Lake Ontario // J. Great Lakes Res., 1995, v. 21 (Supplement 1), 83—107.
- Fisher J. P., Fitzsimons J. D., Combs G. F. Jr., Spitsbergen J. M. Naturally occurring thiamine deficiency causing reproductive failure in Finger Lakes Atlantic salmon and Great Lakes lake trout // Trans. Am. Fish. Soc., 1996, v. 125, 167—178.
- Griffiths R. W., Schloesser D. W., Leach J. H., Kovalak W. P. Distribution and dispersal of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Great Lakes Region // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1991, v. 48, 1381—1388.

- Hart J. L. The food of the whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchill) in Ontario waters, with a note of the parasites // Canadian Biology and Fisheries, 1931, v. 6, 447—454.
- Hebert P. D., Muncaster B. W., Mackie G. L. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusk in the Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1989, v. 46, 1587—1591.
- Herdendorf C. E. Large lakes of the world // J. Great Lakes Res., 1982, v. 8, 379—412.
- Hoyle J. A., Casselman J. M., Dermott R., Schaner T. Resurgence and decline of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) stocks in eastern Lake Ontario, 1972 to 1999. In: M. Munawar (ed) State of Lake Ontario (SOLO): Past, Present and Future. Leiden, The Netherlands: Backuys Publishers, 2002 (in press).
- Johannsson O. E., Rudstam L. G., Lasenby D. C. *Mysis relicta*: assessment of metalimnetic feeding and implications for competition with fish in Lakes Ontario and Michigan // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1994, v. 51, 2591—2602.
- Jones M. L., Koonce J. F., O'Gorman R. Sustainability of hatchery-dependent salmonine fisheries in Lake Ontario: Conflicts between predator demand and prey supply // Trans. Am. Fish. Soc., 1993, v. 122, 1002—1018.
- Jones M. L., Eck G., Evans D. O., Fabrizio M. C., Hoff M. H., Hudson P. L., Janssen J., Jude D., O'Gorman R., Savino J. F. Limitations to lake trout (*Salvelinus namaycush*) rehabilitation in the Great Lakes imposed by biotic interactions occurring at early life stages // J. Great Lakes Res., 1995, v. 21 (Supplement 1), 505—517.
- Ketola G. H., Bowser P. R., Wooster G. A., Wedge L. R., Hurst S. S. Effects of thiamine on reproduction of Atlantic salmon and a new hypothesis for their extirpation in Lake Ontario // Trans. Amer. Fish. Soc., 2000, v. 129, 607—612.
- Krueger C. C., Perkins D. L., Mills E. L., Marsden J. E. Predation by alewives on lake trout fry in Lake Ontario: role of an exotic species in preventing restoration of a native species // J. Great Lakes Res., 1995, v. 21 (Supplement 1), 458—469.
- Lozano S. J., Scharold J. V., Nalepa T. F. Recent declines in macroinvertebrate densities in Lake Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 2001, v. 58, 518—529.
- May B., Marsden J. E. Genetic identification and implications of another invasive species of dreissenid mussel in the Great Lake // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1992, v. 49, 1501—1506.
- Mills E. L., Chrisman J. R., Baldwin B., Owens R. W., O'Gorman R., Howell T., Roseman E. F., Rath M. K. Changes in the dreissenid community in the lower Great Lakes with emphasis on southern Lake Ontario // J. Great Lakes Res., 1999, v. 25, 187—197.
- Nalepa T. F., Thomas N. A. Distribution of macrobenthic species in Lake Ontario in relation to sources of pollution and sediment parameters // J. Great Lakes Res., 1976, v. 2, 150—163.
- Nalepa T. F., Hartson D. J., Fanslow D. L., Lang G. A., Lozano S. J. Decline in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1998, v. 55, 2402—2413.
- Negley T. L., Mills E. L., Baldwin B., O'Gorman R., Owens R. W. Invasion of Lake Ontario by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and quagga mussel (*D. bugensis*): historical development and ecological implications // In: M. Munawar (ed.), State of Lake Ontario (SOLO): Past, Present and Future. Leiden, The Netherlands: Backuys Publishers, 2002 (in press).

- O'Gorman R., Elrod J. H., Schneider C. P. Reproductive potential and fecundity of lake trout strains in southern and eastern waters of Lake Ontario, 1977—1994 // J. Great Lakes Res., 1998, v. 24, 131—144.
- O'Gorman R., Stewart T. J. Ascent, dominance, and decline of the alewife in the Great Lakes: food web interactions and management strategies // In : W. W. Taylor and P. Ferreri (eds.), Great Lakes Policy and Management: A Binational Perspective. Michigan State University Press, 1999, 489—514.
- O'Gorman R., Elrod J. H., Owens R. W., Schneider C. P., Eckert T. H., Lantry B. F. Shifts in depth distributions of alewives, rainbow smelt, and age-2 lake trout in southern Lake Ontario following establishment of dreissenids // Trans. Am. Fish. Soc., 2000, v. 129, 1096—1106.
- O'Gorman R., Burnett J. A. D. Fish community dynamics in northeastern Lake Ontario with emphasis on the growth and reproduction of yellow perch (*Perca flavescens*) and white perch (*Morone americana*), 1978—97 // J. Great Lakes Res. 2001, v. 27, 367—383.
- Owens R. W., Bergstedt R. A. Response of slimy sculpins to predation by juvenile lake trout in southern Lake Ontario // Trans. Am. Fish. Soc., 1994, v. 123, 28—36.
- Owens R. W., Weber P. G. Predation on Mysis relicta by slimy sculpins (*Cottus cognatus*) in southern Lake Ontario // J. Great Lakes Res., 1995, v. 21, 275—283.
- Owens R. W., Noguchi G. E. Intra-lake variation in maturity, fecundity, and spawning of slimy sculpins (*Cottus cognatus*) in southern Lake Ontario // J. Great Lakes Res., 1998, v. 24, 383—391.
- Owens R. W., O'Gorman R., Eckert T. H., Lantry B. F. The Offshore fish community in southern Lake Ontario, 1972—1998. In: M. Munawar (ed.) State of Lake Ontario (SOLO): Past, Present and Future. Leiden, The Netherlands: Backuys Publishers, 2002 (in press).
- Owens R. W., Dittman D. E. Shifts in the diet of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and slimy sculpins (*Cottus cognatus*) following the disruption of the benthic food-web in Lake Ontario // Aquatic Ecosystem Health and Management Society, (in preparation).
- Pearce W. A., Braem R. A., Dustin S. M., Tibbles J. J. Sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the lower Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1980, v. 37, 1802—1810.
- Rosenberg G., Ludyanskiy M. L. A nomenclatural review of Dreissena (Bivalvia: Dreissenidae) with identification of the mussel as *Dreissena bugensis* // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1994, v. 51, 1474—1484.
- Schneider C. P., Owens R. W., Bergstedt R. A., O'Gorman R. Predation by sea lamprey (*Petromyzon marinus*) on lake trout (*Salvelinus namaycush*) in southern Lake Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1996, v. 53, 1921—1932.
- Shroyer S. M., McComish T. S. Relationship between alewife abundance and yellow perch recruitment in southern Lake Michigan // Trans. Am. Fish. Soc., 2000, v. 20, 220—225.
- Spidle A. P., Marsden J. E., May B. Identification of the Great Lakes quagga mussel as *Dreissena bugensis* from the Dnieper River, Ukraine on the basis of allozyme variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1994, v. 51, 1485—1489.
- Wells L. Seasonal depth distribution of fish in southeastern Lake Michigan // Fishery Bulletin, 1968, v. 67, 1—15.
- Wells L. Fishery survey of U.S. waters of Lake Ontario // Great Lakes Fishery Commission Report, 1969, № 14, 51—57.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ АРЕАЛЬНОЙ ЭКСПАНСИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ВИДОВ РЫБ В РЕЧНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ

Слынько Ю. В., Лапушкина Е. Е.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, Россия
E-mail: syv@ibiw.yaroslavl.ru

Образование водохранилищ почти на всем протяжении Волги привело к существенному расширению площадей биотопа открытой пелагиали, что в свою очередь стало благоприятствовать натурализации в волжских водохранилищах новых пелагических видов рыб. По мере наполнения водохранилищ с севера проникают и осваиваются на новых местобитаниях снеток (*Osmerus eperlanus*) и ряпушка (*Coregonus albula*), а с юга — по водохранилищам расселяется черноморско-каспийская тюлька (*Clupeonella cultriventris*). Начав свое расселение по волжским водохранилищам на юг в 50-е годы прошлого столетия, снеток и ряпушка уже к середине 80-х годов достигли нижеволжских водохранилищ. Тюлька, появившись в Волге в 60-х годах, быстро расселилась по водохранилищам Нижней Волги и достигла Куйбышевского водохранилища в 70-х годах (Шаронов, 1971; Евланов и др., 1998). Затем почти на 20 лет она приостановила свое продвижение. Только с 1994 г. она была обнаружена в Рыбинском водохранилище, а к 2000 г. она полностью освоила все водохранилища Верхней Волги, включая Ивановское, и стала продвигаться по Волго-Балтийскому вводно-транспортному пути, заселив Шекснинское водохранилище вплоть до оз. Белого (Экологические проблемы Верхней Волги, 2001).

Наиболее многочисленные метапопуляции снетка были сформированы в водохранилищах Верхней и отчасти Средней Волги. На нижней Волге он никогда не достигал высокой численности. К 90-м годам снеток резко снижает свою численность и в настоящее время почти полностью исчезает не только из волжских водохранилищ, но и из системы Шекснинского водохранилища, включая оз. Белое (т. е. даже на части своего естественного ареала). Ряпушка никогда не достигала высоких численностей в волжских водохранилищах, однако ее популяции, в отличие от снетка, не испытывают столь явной депрессии. Тюлька же в настоящее время является самым многочисленным видом пелагического сообщества рыб почти во всех волжских водохранилищах, причем наиболее интенсивный и устойчивый рост численности ее стад отмечен в 1995—2000 гг. в верхневолжских водохранилищах и, прежде всего, в Рыбинском.

Во всех рассматриваемых случаях, независимо от направления продвижения вида вверх или вниз по каскаду волжских водохранилищ, реализовывалась пошаговая модель расселения. Шаг расселения отчетливо детерминировался как по времени, так и в пространстве самими водохранилищами. Рассматриваемые виды расселялись по бассейну Волги самостоятельно, поскольку в силу особенностей своей биологии и репродуктивных качеств антропогенные возможности переноса этих видов, как во взрослом состоянии, так и на стадии икры маловероятны.

Как правило, в случае пошаговой модели расселения, генетическое разнообразие в метапопуляциях последовательно снижается по мере удаления от источника, а степень генетической пространственной дифференциации возрастает (Maug, 1965; Williamson, 1996). Наиболее отчетливо эти закономерности реализуются в случае расселения организмов, имеющих прикрепленную или оседлую стадию в жизненном цикле. В случае наличия продолжительной стадии свободноплавающей личинки или же для пелагических видов не исключено существенное замедление процесса утери генетического разнообразия и возникновения значимой пространственной дифференциации (Muller, 2001). При расселении по речным экосистемам немаловажную роль играет направление расселения по ходу или против течения, поскольку фактор пассивного переноса может существенно способствовать процессу репродуктивной и генетической интеграции метапопуляций.

Поскольку в настоящее время сеток практически полностью выбыл из состава ихтиофауны волжских водохранилищ, то в своем анализе генетических закономерностей расселения пелагических видов рыб по речным экосистемам мы использовали ряпушку и тюлька. Ряпушка — представитель семейства сиговых, типичный обитатель лимновидных водоемов Северо-Восточной Европы (бассейны Белого и Балтийского морей). Материнская по отношению к волжским водохранилищам популяция дислоцирована в оз. Белом (исторически это бассейн Белого моря). Черноморско-каспийская тюлька — типичный и массовый представитель семейства сельдевых эстуарно-лиманного комплекса Понто-Каспия (Черное, Азовское и Каспийское моря). Основным источником заселения водохранилищ Средней и Верхней Волги послужила популяция тюльки Куйбышевского водохранилища. В водохранилищах Верхней Волги, прежде всего в Рыбинском, эти два вида вошли в непосредственное соприкосновение, как значимые компоненты пелагического сообщества рыб.

Материал и методы

Материал для популяционно-генетического анализа отбирался по ряпушке из Горьковского (40 экз.) и Рыбинского (4 выборки по 40 экз.) водохранилищ, по тюльке — из Ивановского (19 экз.), Шекснинского (40 экз.), Рыбинского (4 выборки по 40 экз.), Горьковского (2 выборки по 40 экз.), Чебоксарского (40 экз.) и Куйбышевского (2 выборки по 40 экз.)

водохранилищ. Для оценки значений генетического разнообразия у ряпушки верхневолжских водохранилищ в качестве материала сравнения использовали соответствующие литературные данные по популяциям в пределах естественного ареала из озер Финляндии (Vuorinen et al., 1981) и северо-запада России (Локшина, 1983). Параметры генетической изменчивости у тюльки определяли по 15 локусам, кодирующих водорастворимые изоферменты эстеразы-D; β -эстеразы; α -эстеразы; изоцитратдегидрогеназы; аспартатаминотрансферазы; малик-энзима, лактатдегидрогеназы; α -глицерофосфатдегидрогеназы; глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы и 7 локусам, определяющих изоформы общего белка в белых скелетных мышцах. У ряпушки анализ проводился по 15 локусам, кодирующим изоферменты лактатдегидрогеназы; α -эстеразы; малатдегидрогеназы; глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы; малик-энзима; α -глицерофосфатдегидрогеназы; изоцитратдегидрогеназы; аспартатаминотрансферазы и 9 локусам, определяющих изоформы общего белка — в белых скелетных мышцах, и по 1 локусу, кодирующих изоферменты пероксидазы в сердечной мышце и изоформы гемоглобина крови. Пробы отбирали прижизненно и хранили при температуре 20° С в течение 15—25 дней. Для выявления изоферментов и спектра общего белка проводили электрофорез гомогенизированных в 20% растворе сахарозы проб в вертикальном блоке изопористого полиакриламидного геля с последующим субстратспецифическим окрашиванием по стандартным методикам (Маурер, 1971; Генетика изоферментов, 1977; Берстон, 1965). Оценку уровней генетического разнообразия в популяциях ряпушки и тюльки проводили по параметрам доли полиморфизма (P) и средней гетерозиготности (H).

Результаты и обсуждение

В популяциях ряпушки Рыбинского и Горьковского водохранилищ из 26 исследованных локусов полиморфными были только 3 — пероксидаза (Px), эстераза-1 (α Est-1) и общий белок-3 (GP-3). У тюльки во всех проанализированных выборках из 21 исследованного локуса 6 локусов были полиморфны — малик-энзим-1,2 (Me-1,2), лактатдегидрогеназа-A (Ldh-A), аспартатаминотрансфераза (AAT), α -эстераза-2 (α -Est-2) и эстераза-D-1 (Est-D-1). Средние уровни генетического разнообразия в волжских популяциях у ряпушки составляли $P = 11\%$, $H = 4\%$, а у тюльки значения P везде были 29%, а H колебались от 6% до 12%. У ряпушки отмечается значительное снижение уровней генетического разнообразия, как по P , так и по H в волжских популяциях при сравнении с популяциями исходного ареала (рис. 1).

Это снижение, прежде всего, обусловлено тем, что по целому ряду полиморфных в озерах Финляндии и Северо-Запада России локусов в верхневолжских водохранилищах отмечается фиксация по одному из аллелей. Так, в мономорфное состояние переходят локусы Mdh, Ldh, Me, Idh, тогда как по данным Вуоринена с соавторами (Vuorinen et al., 1981)

Средние значения гетерозиготности (H) и полиморфизма (P) ряпушки
различных водоемов

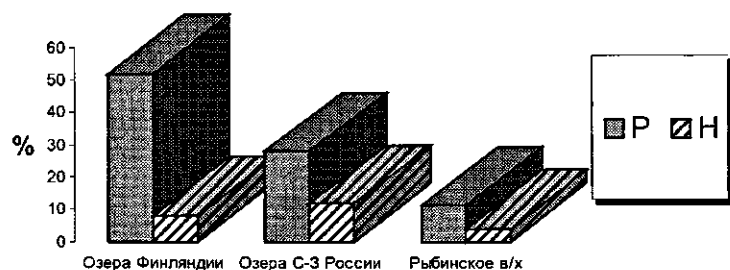


Рис. 1. Средние уровни полиморфизма (P) и гетерозиготности (H) в популяциях ряпушки из естественно-исторической (озера Финляндии и Северо-Запада России) и новоприобретенной (Рыбинское водохранилище) частей ареала

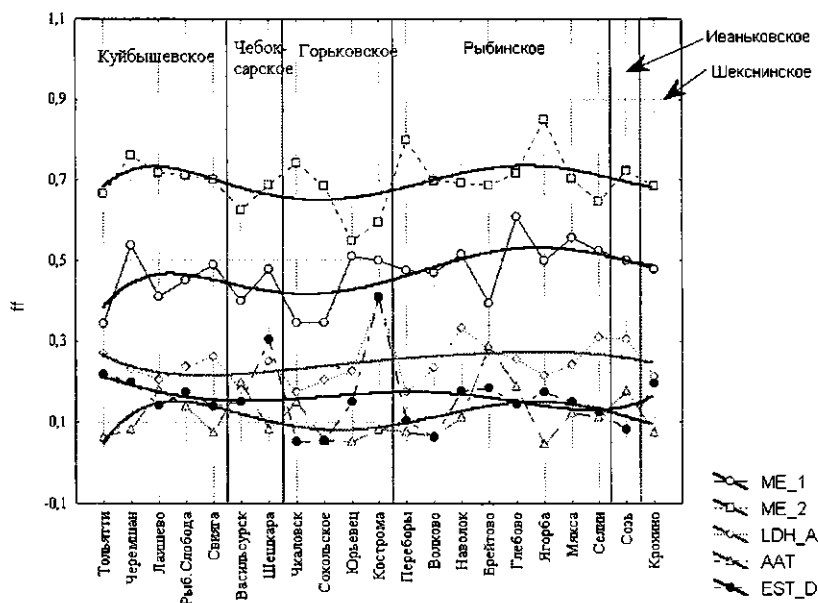


Рис. 2. Распределение частот аллелей 5 полиморфных локусов в выборках только из водохранилищ Средней, Верхней Волги и р. Шексна

и Локшиной (Локшина, 1983) в озерных популяциях эти локусы высоко-полиморфны. При сравнении верхневолжских популяций уровень полиморфизма одинаков в Рыбинском и Горьковском водохранилище, а средняя гетерозиготность в последнем ниже. Эти данные свидетельствуют, что для ряпушки в волжских водохранилищах характерна популяционная

подразделенность и популяции в известной степени репродуктивно изолированы.

У тюльки во всех водохранилищах значения полиморфизма одинаковы, а колебания уровней гетерозиготности незначительны и не имеют закономерного характера. Анализ пространственной динамики частот аллелей также свидетельствует об отсутствии закономерных колебаний, и ни по одному из исследованных аллелей нет выраженных широтных клин (рис. 2).

Отсутствие значимой дифференциации стад тюльки в волжско-шекснинских водохранилищах подтверждается данными по анализу пространственной подразделенности (табл.). Основной вклад в формирование общей генетической изменчивости по всем использованным полиморфным локусам вносится индивидуальной изменчивостью. Только в случае ААТ наблюдается незначительное повышение вклада субпопуляционной изменчивости с одновременным повышением доли индивидуальной изменчивости.

Т а б л и ц а

**Пространственная генетическая дифференциация стад тюльки
Волго-Шекснинских водохранилищ**

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
Me-1	0.060	0.079	0.020
Me-2	-0.028	-0.008	0.020
Ldh-B	-0.011	0.005	0.016
Aat-1	0.159	0.190	0.036
Est-D	0.094	0.137	0.048
Средние	0.040	0.064	0.025

Условные обозначения: F_{IS} — коэффициент субпопуляционной подразделенности, F_{IT} — коэффициент индивидуальной подразделенности, F_{ST} — коэффициент популяционной подразделенности.

Следовательно, на всем протяжении Волги от Куйбышевского до Ивановского и Шекснинского водохранилищ включительно, располагается большая панмиксная метапопуляция тюльки, характеризующаяся высокой степенью генетической однородности. Фактор естественного отбора действует в направлении поддержания высокого генетического разнообразия, усиливаясь в случае даже незначительного снижения гетерозиготности, имеющего место в относительно давно освоенном Куйбышевском водохранилище и недавно сформировавшихся стадах в Ивановском и Шекснинском водохранилищах (рис. 3).

Таким образом, ряпушка расширяла свой ареал по Волге в полном соответствии с моделью пошагового расселения, сопровождающемуся потерями генетического разнообразия. Вероятно, в отношении ряпушки

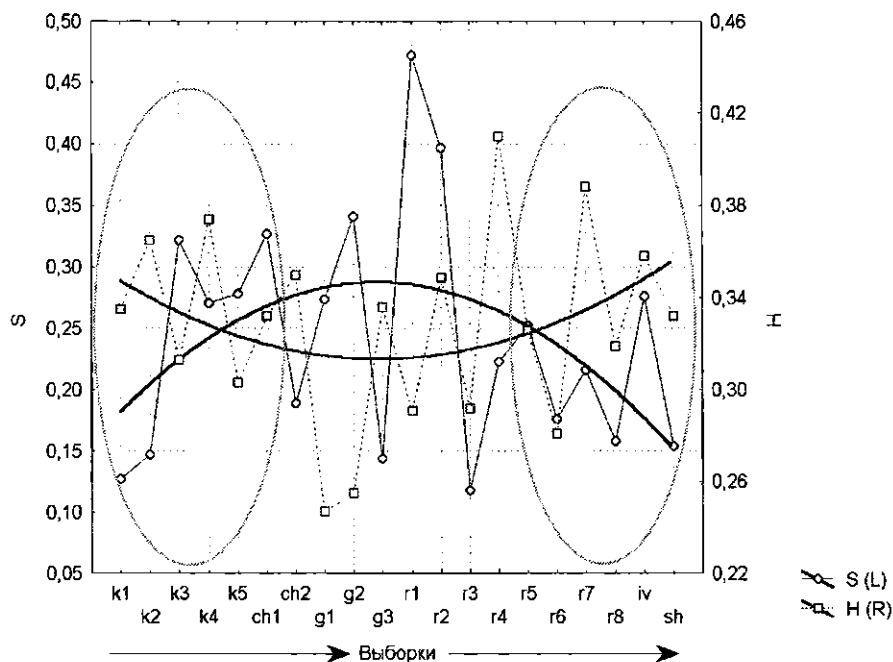


Рис. 3. Изменчивость параметров отбора (S) и генетического разнообразия (H) в выборках тюльки по системе волго-балтийского водного пути. — зоны генетической сбалансированности. Условные обозначения выборок: k1—k5 — Куйбышевское водохранилище; ch1, ch2 — Чебоксарское водохранилище; g1—g3 — Горьковское водохранилище; r1—r8 — Рыбинское водохранилище; iv — Ивановское водохранилище; sh — Шекснинское водохранилище

действовал эффект «горлышка бутылки», когда на новых местообитаниях адаптивное преимущество получали отдельные генотипы. По-видимому, основным способом расселения ряпушки вниз по Волге был пассивный скат через судоходные шлюзы плотин, а достигшая нового местообитания группа особей подвергалась значительному отбору и служила основой для формирования новой популяции. Вероятней всего значимых обратных миграций вверх по течению особи данного лимнофильного вида не совершали, поэтому репродуктивные связи между популяциями водохранилищ и материнского оз. Белого были по преимуществу однонаправленные (вниз по течению Волги).

Тюлька же, как вид, характеризуется предрасположенностью к миграциям против течения, о чем свидетельствуют все ее экспансии по Днепру, Дону и Волге. Как показывают наши наблюдения, эти миграции совершаются и в нагульный период и особенно выражены в нерестовый период. Так в бассейне Рыбинского водохранилища нами отмечены в период не-

реста массовые заходы тюльки в устьевые участки рек Суда, Кондоша и Молога, а в Ивановском водохранилище в период нереста она поднимается по речному участку Волги до г. Тверь и заходит в р. Тверца. Вместе с тем тюлька, в особенности ее молодь, подвержена и массовому скату через шлюзы плотин вниз по течению Волги. Вероятно, именно такой характер миграций тюльки и определяет устойчивый репродуктивный контакт и высокую степень генетических обменов ее стад из разных водохранилищ. Необходимо принять во внимание, что тюлька характеризуется высоким уровнем генетического разнообразия, что в целом присуще большинству исследованных сельдевых (в среднем у сельдевых $P = 20\%$, а $H = 7\%$ (Кирпичников, 1987; Nevo et al., 1984)). Столь высокая генетическая изменчивость несомненно обуславливает не только повышенную устойчивость к факторам отбора, но и, учитывая короткоцикловость данного вида, предотвращает возможность быстрого снижения генетического разнообразия даже в условиях краевых популяций.

Таким образом, хотя в случае обоих рассматриваемых видов была реализована пошаговая модель расселения, однако генетические механизмы экспансий и популяционно-генетические характеристики их метапопуляций оказались полярно различны. Мы полагаем, что различия генетических стратегий экспансии этих видов, несмотря на их определенное сходство по таким параметрам, как короткоцикловость жизни, пелагофильность среды обитания и репродуктивности, плактонофагия, лимнофильность (ряпушка — озерный вид, тюлька — эстуарно-лиманный), заключаются в том, что ряпушка — сугубо пресноводный, односторонний северный вид, со слабой предрасположенностью к миграциям, тюлька же напротив — эвригалинный, преимущественно морской, южный вид с порционным типом нереста, с сильно выраженной предрасположенностью к значительным нагульным и нерестовым миграциям.

Работа выполнена при поддержке грантов Российского Фонда Фундаментальных Исследований № 01-04-48542 и № 03-04-48418.

Литература

- Берстон М. Гистохимия ферментов, М.: Мир, 1965, 464 с.
Генетика изоферментов, М.: Наука, 1977, 275 с.
Евланов И. А., Козловский С. В., Антонов П. И. Кадастр рыб Самарской области, Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998, 222 с.
Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987, 520 с.
Локишина А. Б. Генетические исследования белкового полиморфизма пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) и некоторых сиговых рода *Coregonus* // Автореф. дисс. канд. наук, Л., 1983. 16 с.
Маурер Г. Диск-электрофорез, М: Мир, 1971, 247 с.
Экологические проблемы Верхней Волги, Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001, 51—69.

- Шаронов И. В.* Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги // Материалы I конф. по изучению водоемов бассейна Волги, Куйбышев, 1971, 356—362.
- Mayr E.* Animal species and Evolution. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press and Harvard University Press, 1965, 797 p.
- Müller J.* Invasion history and genetic population structure of riverine macroinvertebrates // Zoology, 2001, v. 104, № 3, 1—10.
- Nevo E., Biales A., Ben-Shlomo R.* The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates // Evolutionary dynamics of genetic diversity, Haifa, 1984, 213 p.
- Vuorinen J., Himberg M. K., Lankinen P.* Genetic differentiation in *Coregonus albus* (L.) (*Salmonidae*) populations in Finland // Hereditas, 1981, v. 94, № 1, 113—121.
- Williamson M.* Biological Invasions, London: Chapman & Hall, 1996.

**К ПРОГНОЗИРОВАНИЮ РИСКА
ОТ ИНВАЗИИ ХИЩНЫХ РЫБ:
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИНТРОДУКЦИИ СУДАКА
STIZOSTEDION LUCIOPERCA (L.)
В РАЗЛИЧНЫЕ ОЗЕРА И ВОДОХРАНИЛИЩА**

Терещенко В. Г., Терещенко Л. И.

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, Россия
E-mail: tervlad@ibiw.yaroslavl.ru*

Введение

Процессы, происходящие в рыбном населении при инвазии рыб, сходны с процессами, которые наблюдаются при их интродукции. Поэтому анализ динамики численности популяций рыб при вселении новых видов может дать информацию, позволяющую подойти к прогнозированию риска от инвазии рыб в озера и водохранилища. Особенно важен анализ реакции ихтиофауны на хищников, поскольку они не только могут вытеснить ранее обитавшие виды со сходным спектром питания, но и вызвать изменения по «трофическому каскаду» в нижележащих звеньях (Zaret, Paine, 1973; McPeck, 1998; Jeppesen et al., 1999; Гладышев, 2001).

В предлагаемой работе мы ограничились анализом динамики численности судака и изменений в ихтиофауне при его интродукции в озера и водохранилища, в составе ихтиофауны которых он ранее отсутствовал.

Материал и методика

Материалом для анализа послужила информация по статистике уловов рыб в озерах и водохранилищах за длительный период их существования (Лузанская, Савина, 1956; Мамаев, 1964; Лузанская, 1965, 1970; Каженбаев, Ньюжгиров, 1968; Сорокин, 1972; Сецко, 1976; Шимановская и др., 1977; Исаев, Карпова, 1980, 1989; Митрофанов и др., 1992; Karpova et al., 1996; Savvaitova, Petr, 1999; Соколовский и др., 2000). Во всех исследованных водоемах судак сформировал высокочисленные самовоспроизводящиеся популяции. Список водоемов и основные их характеристики приведены в таблице.

В силу специфики экономических условий в 1940—1990 гг. на водоемах бывшего СССР промысел был мало селективный. Для анализа взят суммарный вылов за год. Результат натурализации нового вида проявляется в динамике численности вселенца и в его влиянии на аборигенные виды. Свойства водоема и состав его ихтиофауны определяют возможно-

сти для увеличения численности вида-вселенца. Назовем численность популяции, определяемую условиями водоема и составом ихтиофауны, установившейся. С точки зрения биологической кибернетики, формирование численности популяции вселенного вида может быть рассмотрено, как переходный процесс динамической системы. Для оценки способности конкретных экосистем регулировать рост численности вида-вселенца — определяли вид переходного процесса и сравнивали водоемы по показателям качества переходного процесса (величине перерегулирования, времени установления и времени регулирования). Под временем регулирования понимается время, в течении которого управляемая величина (численность вселенца) окончательно достигает установившегося значения (Зайцев, 1975). Время установления — промежуток времени, на протяжении которого управляемая величина в первый раз достигает своего установившегося значения. Под величиной перерегулирования понимается отношение максимального превышения управляемой величины относительно своего установившегося значения к величине установившегося значения (Зайцев, 1975; Энциклопедия кибернетики, 1975). За начало отсчета принято время интродукции.

Т а б л и ц а

Характеристики исследуемых водоемов

Водоем	Геогр. коорд.	S, км ²	N _{max} , м	Водо-обмен, год	Годы вселения	Источник*
Алакольские озера (Юго-Вост.Казахстан.)	47° с. ш. 82° в. д.	3660	54	0	1963—1968	5, 6, 8, 9
Оз. Балхаш (Юго-Вост. Казахстан)	46° с. ш. 75° в. д.	1750019000	27	0	1957—1959	2, 5
Бухтарминское вод-ще (р. Иртыш, басс. р. Оби)	48° с. ш. 83° в. д.	5500	80	>2	1960—1961	7, 8
Оз. Выгозеро (р. Выг, Карелия)	64° с. ш. 34° в. д.	1250	26	>2	1949—1951	3, 7, 10
Оз. Иссык-Куль (Тянь-Шань)	42° с. ш. 77° в. д.	62050	700	0	1958	1, 5
Капчагайское вод-ще (басс. оз. Балхаш)	43° с. ш. 77° в. д.	1847	40	>2	Саморас-сечение	7
Оз. Кубенское (басс. р. Северная Двина)	60° с. ш. 40° в. д.	370—648	10	0.25	1934—1936	7, 10
Новосибирское вод-ще (р. Обь, Зап.Сибирь)	55° с. ш. 82° в. д.	1070	28	0.14	1957—1959	4, 7

П р и м е ч а н и е. *1 — Озеро Иссык-Куль, 1946; 2 — Бурмакин, Домбровский, 1956; 3 — Мамаев, 1964; 4 — Петкевич, 1961; 5 — Лузанская, 1965; 6 — Стрельников, 1974; 7 — Исаев, Карпова, 1989; 8 — Митрофанов и др., 1992; 9 — Соколовский и др., 2000; 8 — Кудерский, 2001.

Наиболее существенные изменения ихтиофауны при интродукция судака наблюдались в оз. Балхаш. На первом этапе после интродукции четко проявилась стадия взрыва численности популяции вселенца, описанная в общем виде А. Ф. Карпевич (1975). Следовательно, в данном случае реализовывалась модель динамики численности вселенца с перерегулированием. Популяция судака достигла промысловой численности через 4 года после начала интродукции, а через 7 лет вылов этого вида достиг максимума (рис. 1 а). Его доля в общем улове рыбы в 1965 г. составляла 34% (рис. 2 а). Стабилизация вылова судака отмечена в 1983—1984 гг. Его доля в общем улове снизилась до 10—12%, а величина перерегулирования составила 300%. Быстрый рост численности нового для ихтиофауны водоема хищника и отсутствие соответствующих защитных реакций у аборигенных видов рыб привели к тому, что через 12—13 лет после интродукции судака произошло полное угнетение популяций балхашского окуня *Perca schrenki* Kessl. и балхашской маринки *Schizothorax argentatus* Kessl. (Митрофанов и др., 1992; Терещенко, Стрельников, 1995). Основой рыбного населения стали наряду с судаком другие акклиматизанты — лещ *Abramis brama* (L.), сом *Silurus glanis* L., вобла *Rutilus rutilus caspicus* Jac. В более сглаженном виде по сравнению с оз. Балхаш стадия взрыва численности судака наблюдалась в оз. Иссык-Куль и Бухтарминском водохранилище (рис. 1 б, в). Максимальный вылов судака отмечен в первом водоеме через 12—13, во втором — через 18—19 лет после начала интродукции. В обоих водоемах его доля при этом не превышала 18% от общего улова рыбы (рис. 2 б, в). В дальнейшем в оз. Иссык-Куль отмечено уменьшение вылова этого вида. Время регулирования превысило 25 лет, а величина перерегулирования составила 400%. Хотя величина перерегулирования в условиях оз. Иссык-Куль выше, чем в оз. Балхаш, скорость процесса натурализации была заметно ниже. В Бухтарминском водохранилище стабилизация численности судака наступила через 20 лет после вселения на уровне 10—15% от общего улова. Величина перерегулирования составила 54%. Изменения в рыбном населении оз. Иссык-Куль проявились в уменьшении с середины 70-х годов уловов и, видимо, численности популяции чебачка *Leuciscus bergi* Kachkarov — самого многочисленного аборигенного вида. Уловы судака и еще одного вселенного хищника — севанской форели *Salmo ischchan* Kessler — в эти годы уменьшались, но в меньшей степени по сравнению с уловами чебачка. В результате, доля в общем улове хищных рыб и особенно судака возросла к 1983 г. до 54% (рис. 2 б). С ростом уловов чебачка в последующие годы доля хищных рыб стабилизировалась на уровне 18% общего улова. Доминирующим хищником в этот период был судак. Заметного снижения вылова, а, следовательно, и численности популяции других видов не отмечалось. В целом, к сильному угнетению

аборигенных видов рыб, в том числе и иссык-кульской маринки *Schizothorax pseudaksaiensis issykkuli* Berg, формирование популяций судака и форели не привело. Все виды-жертвы сохранили свою промысловую численность (Savvaitova, Petr, 1999). В уловах конца 90-х годов в равной степени представлены как аборигенные, так и вселенные виды рыб.

В Бухтарминском водохранилище нарастание численности популяции судака привело к тому, что он стал основой комплекса хищных рыб, заменив щуку *Esox lucius* L. (рис. 2 в). Сокращение численности популяции щуки вероятнее всего связано с изменениями условий ее воспроизводства. Такое явление характерно для многих водохранилищ. Натурализация судака как хищника проходила, с нашей точки зрения, по типу «внедрения». В данном водоеме судак осваивал свободную экологическую нишу и не вытеснял конкурентов. В целом в промысловых уловах он занимает второе место после другого акклиматизанта — леща. Однако и аборигенные виды также сохранили свою промысловую численность. К моменту создания Капчагайского водохранилища (р. Или) судак из оз. Балхаш распространился по р. Или и образовал там многочисленную популяцию (рис. 1 г). По-видимому, первичные перестройки и подавление аборигенных видов в связи с расселением судака произошли еще до создания водохранилища. Доля судака в первые годы существования водохранилища достигала 30% от общего улова (рис. 2 г). Увеличение разнообразия биотопов и изменение среды обитания в результате создания водохранилища привели к уменьшению доли судака в сообществе. В дальнейшем она снизилась до 5%, а доля других хищных рыб — акклиматизантов (сома и жереха, *Aspius aspius* L.) заметно возросла. Основой современного рыбного населения стали акклиматизанты: лещ, жерех, сом, судак.

В остальных водоемах формирование популяции судака, насколько это можно судить по имеющимся материалам, проходило без стадии взрыва численности, т. е. без перерегулирования (рис. 1 д-з). В Новосибирском водохранилище (р. Обь) в 1978—1985 гг. через 21—26 лет после интродукции отмечались косвенные признаки перерегулирования. Причиной была наметившаяся нехватка корма для молоди судака, особенно на первом году жизни, что заметно снизило ее выживаемость в период зимовки. Однако своевременная натурализация в массовом количестве дальневосточных мизид позволила избежать этого (Визер, 1990). Более того она вызвала дальнейший рост популяции судака и увеличение его доли в уловах (рис. 1 е и 2 е). Здесь, как и в Бухтарминском водохранилище, натурализация судака как хищника проходила, с нашей точки зрения, по типу «внедрения». Малочисленность щуки в водохранилище вызвана не присутствием судака, а неблагоприятными условиями для ее естественного воспроизводства. Окуня в водоеме довольно много, и он занимает другой биотоп. Налима он тоже не затронул.

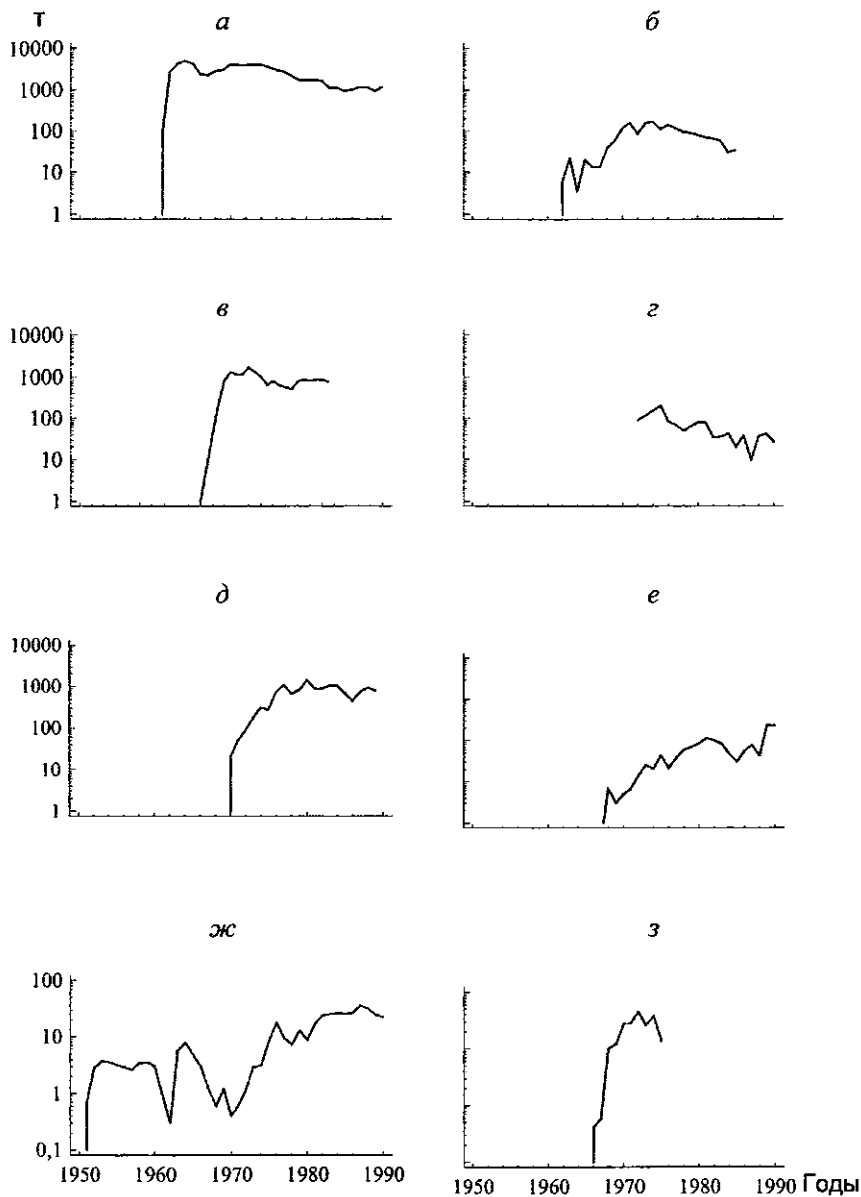


Рис. 1. Динамика вылова судака в оз. Балхаш (а), оз. Иссык-Куль (б), Бухтарминском вод-ще (в), Капчагайском вод-ще (г), Алакольских озерах (д), Новосибирском вод-ще (е), оз. Кубенское (ж) и в оз. Выгозеро (з)

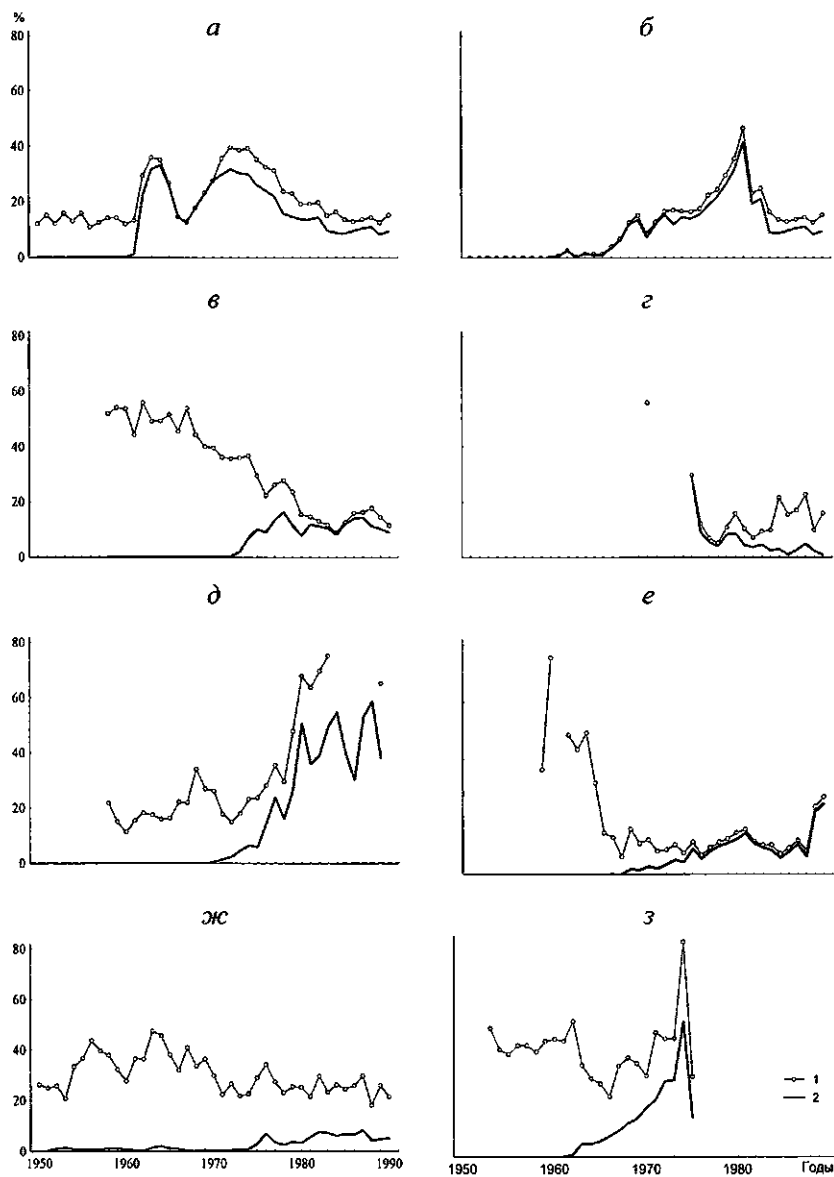


Рис. 2. Динамика относительной доли в уловах всех хищников (1) и судака (2) в оз. Балхаш (а), оз. Иссык-Куль (б), Бухтарминском вод-ще (в), Капчагайском вод-ще (г), Алакольских озерах (д), Новосибирском вод-ще (е), оз. Кубенское (ж) и в оз. Выгозеро (з)

Основу Алакольской системы составляют три связанных между собой озера, которые различаются по площади, минерализации и прозрачности. Конечное звено этой системы — оз. Алаколь. Оно превышает остальные озера системы по площади, глубине и минерализации, составляющей 11,6 г/л. Воздействие судака на аборигенную фауну в этих озерах проходила по схеме оз. Балхаш. Сначала были подорваны популяции маринки. С 1975 г. она в промысловых уловах отсутствует. Балхашский окунь с 1984 г. исчез из промысловых уловов самого пресного озера Кошкаркаль, а с 1985 г. — из оз. Сасыкколь. Однако в оз. Алаколь численность популяции балхашского окуня высока (Соколовский и др., 2000). Причем следует отметить, что первично судака вселяли в оз. Алаколь (Стрельников, 1974).

В целом в уловах в Алакольской системе озер с 1979 г. балхашский окунь занимает второе место после судака. Динамика уловов этих двух видов находится в противофазе. Доля судака в общих уловах значительно варьирует (рис. 2 д). В северных озерах Кубенское и Выгозеро судак вселялся в условиях насыщенности системы хищниками. Их доля в общем улове составляла 30—45% (рис. 2 е, ж). В оз. Кубенское перерегулирования отмечено не было. Из-за короткого ряда наблюдений судить о наличии перерегулирования в оз. Выгозеро сложно. При освоении этих водоемов вселенец не смог существенно потеснить аборигенных хищников. Его доля в уловах оз. Кубенское не превышает 10%. Доля всего комплекса хищных рыб после интродукции судака не изменилась. Это свидетельствует о том, что внедрение судака в эти водоемы происходило по типу «экологической компрессии».

Для изучения функциональных основ внедрения судака проанализированы закономерности изменения индексов, характеризующих динамику обилия судака, в зависимости от свойств водоема и состава ихтиофауны. С 80% вероятностью обнаружена связь относительного обилия судака в уловах с числом видов хищников и с широтой водоема (коэффициенты корреляции по Спирмену $R = -0,6$ и $-0,49$ соответственно). Величина перерегулирования связана со временем установления ($R = -0,56$), а время регулирования связано с широтой и числом массовых видов рыб ($R = -0,68$ и $0,7$ соответственно).

Обсуждение

Вид *Stizostedion lucioperca* (L.) обладает особенностями, позволяющими ему успешно осваивать новые водоемы. Во-первых, это высокая биологическая пластичность, в том числе и личинок, по отношению к солености, температуре, гидродинамике, содержанию кислорода (Сыроватская, 1953; Кудерский, 1964). Во-вторых, полифагия. Как правило, частота встречаемости разных видов рыб-жертв в желудках судака находится в прямой зависимости от их обилия в водоеме (Сыроватский,

1953). При необходимости легко вовлекаются в питание крупные ракообразные (мизиды) и собственная молодь (Визер, 1990).

Однако диапазон рассмотренных нами абиотических и биотических условий, в которых происходила акклиматизация судака, достаточно широк. А последствия его натурализации по водоемам существенно разнятся. Полученные результаты указывают на то, что большое значение имеет специфика водоема и его биоты.

Выделено 4 основных типа процесса натурализации судака (рис. 3). Прослеживаются два относительно независимых вектора, различное сочетание которых и дает эти типы. Первый вектор — формирование популяции вселенца. Второй — изменения, происходящие с остальной частью ихтиофауны.

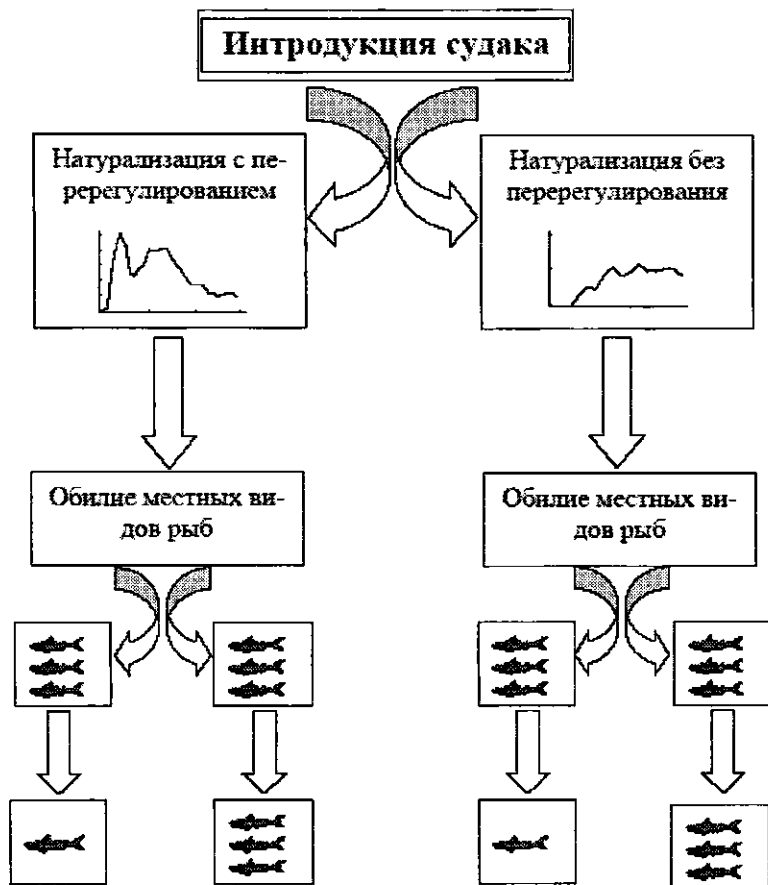


Рис. 3. Основные типы процесса натурализации судака

Среди рассмотренных водоемов, стадия взрыва численности судака наблюдалась в озерах Балхаш и Иссык-Куль и в Бухтарминском водохранилище. В двух последних случаях она проявилась менее явно. Возможно, это связано с существованием выраженных конкурентных отношений между хищниками в этих водоемах. В оз. Иссык-Куль одновременно шел интенсивный рост популяций двух акклиматизантов-хищников — судака и форели. В Бухтарминском водохранилище, благодаря растянутости сроков его заполнения 1960—1967 гг., длительное время в благоприятных условиях по параметру воспроизводства находилась многочисленная популяция аборигенного хищника щуки. В оз. Балхаш в период роста численности популяции судака эффективного конкурента не оказалось. В остальных водоемах стадия взрыва численности судака в явном виде по разным причинам не проявилась.

Что касается аборигенной ихтиофауны, то в оз. Балхаш и Капчагайском водохранилище произошло полное подавление популяций балхашской маринки и балхашского окуня. Основу современного рыбного населения составляют виды-вселенцы: лещ, сом, судак, жерех. При этом в оз. Балхаш, в котором минерализация в различных районах изменяется от 0,4 до 4,5 г/л (Бурмакин, Домбровский, 1956), судак стал доминирующим хищником, а в пресном Капчагайском водохранилище он уступает по обилию жереху и сому. В системе Алакольских озер проходили процессы, сходные с таковыми в оз. Балхаш. Однако в оз. Алаколь из-за наличия участков с высокой соленостью, которых судак избегает, полного подавления популяций аборигенных видов рыб пока не произошло (Митрофанов и др., 1992). Но основу рыбного населения также составляют виды-вселенцы. А в оз. Иссык-Куль с минерализацией до 8 г/л (Озеро Иссык-Куль, 1946) популяции всех видов-жертв, в т. ч. иссык-кульской маринки, сохранили промысловую численность.

При сравнении условий этих озер можно предположить, что отмеченные отличия — результат совместного действия нескольких причин. Во-первых, по сравнению с оз. Балхаш пространственная неоднородность оз. Иссык-Куль по глубинам, а Алакольской системы по минерализации позволяют реализовать возможность частичной пространственной разобщенности популяций хищника и жертв. Во-вторых, учитывая отмеченные Сыроватским (1953) особенности питания судака, можно предположить, что дополнительной защитой для иссык-кульской маринки могло стать наличие значительно более высокочисленной популяции другого вида-жертвы — иссык-кульского чебачка. В-третьих — возможность речной сети и самого оз. Иссык-Куль ограничили масштабы воспроизводства вселенца. Связь Бухтарминского водохранилища с бассейнами других водоемов не препятствовала возможности саморасселения судака, что совместно с влиянием многочисленного конкурента (щуки) снижало интенсивность процесса натурализации по обоим векторам. В Новосибирском водохранилище возможности для активного и пассивного саморасселения судака были еще больше. В условиях северных озер сниже-

нию интенсивности процесса натурализации вселенца дополнительно способствовала насыщенность ихтиофауны местными хищниками. Наибольшую регулирующую способность по отношению к вселенцу проявило рыбное население оз. Кубенское.

Выводы

1. На основании информации о динамике численности популяции вселенца и изменениях, происходящих с аборигенными видами, выделено 4 основных типа процесса натурализации: с перерегулированием и подавлением аборигенной ихтиофауны (оз. Балхаш), с перерегулированием без подавления аборигенной ихтиофауны (Бухтарминское водохранилище, оз. Иссык-Куль), без перерегулирования с подавлением аборигенной ихтиофауны (Алакольская система озер), без перерегулирования и без подавления аборигенной ихтиофауны (Новосибирское вод-ше, оз. Выгозеро, оз. Кубенское).

2. Установлено, что численность сформировавшейся популяции судака при его натурализации и степень его воздействия на аборигенные виды находится в обратной зависимости от видового разнообразия хищных рыб в водоеме

3. Установлено, что численность сформировавшейся популяции судака при его натурализации и степень его воздействия на аборигенные виды находится в обратной зависимости от географической широты водоема.

4. Разнообразие результатов натурализации судака дает основание считать данное явление многофакторным.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского Фонда Фундаментальных Исследований № 03-04-48418.

Литература

- Бурмакин Е. В., Домбровский Г. В. Состояние рыбных запасов озера Балхаш и перспективы увеличения уловов // Известия ВНИОРХ, 1956, XXXVII, 5—63.
- Визер А. М. Влияние акклиматизации кормовых беспозвоночных на питание и темп роста молоди судака в Новосибирском водохранилище // В кн.: Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы, Новосибирск: Наука, 1990, 110—112.
- Гладышев М. И. Биоманипуляция, как инструмент управления качеством воды в континентальных водоемах (обзор литературы 1990—1999 гг.) // Биол. внутр. вод, 2001, № 2, 3—15.
- Зайцев Г. Ф. Теория автоматического управления и регулирования, Киев: Высшая школа, 1975, 422 с.
- Исаев А. И., Карпова Е. И. Рыбное хозяйство водохранилищ. Справочник, М.: Пищевая промышленность, 1980, 303 с.

- Исаев А. И., Карпова Е. И. Рыбное хозяйство водохранилищ. Справочник, М.: Пищевая промышленность, 1989, 255 с.
- Каженбаев С. К., Ньюжиров А. М. Рыбная промышленность Казахстана, М.: Пищевая промышленность, 1968, 174 с.
- Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов, М.: Пищевая промышленность, 1975, 432 с.
- Кудерский Л. А. Условия существования и перспективы расселения судака водоемов Карелии // В кн.: Рыбное хоз-во Карелии, Петрозаводск: Карельское книж. изд-во, 1964, вып. 8, 154—209.
- Кудерский Л. А. Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства, 2001, т. 2, № 1(5), 6—85.
- Лузанская Д. И. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР. М.: Пищевая промышленность, 1965, 600 с.
- Лузанская Д. И. Промышленное рыболовство в озерах, реках и водохранилищах СССР // В кн.: Вопросы экономики государственного и колхозного рыболовства, Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1970, 3—137.
- Лузанская Д. И., Савина Н. О. Рыбохозяйственный водный фонд и уловы рыбы во внутренних водоемах СССР, М. — Л.: Изд-во ВНИОРХ, 1956, 514 с.
- Мамеев В. М. Некоторые результаты экспериментального сетного лова и перспективы развития промысла на Выгозере // В кн.: Рыбное хоз-во Карелии, Петрозаводск: Карельское книж. изд-во, 1964, Вып. 8, 118—122.
- Митрофанов В. П., Дукравец Г. М., Сидорова А. Ф. и др. Рыбы Казахстана, Алма-Ата: Гылым, 1992, т. 5, 464 с.
- Озеро Иссык-Куль, Л.: Гидрометеиздат, 1946, 148 с.
- Петкевич А. Н. Новосибирское водохранилище // В кн.: Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение, Л.: Изд. ГосНИОРХ, 1961, 197—212.
- Сецко Р. И. Рыбное хозяйство Новосибирского водохранилища и перспективы его развития // В кн.: Биологич. режим и рыбохоз. использование Новосибирского водохранилища, Новосибирск, 1976, 153—165.
- Соколовский В. Р., Галуцак С. С., Скакун В. А. Современное состояние балхашского окуня *Perca schrenki* (Percidae) в озерах Алакольской системы // Вопр. ихтиологии, 2000, т. 40, № 2, 228—234.
- Сорокин С. М. Рыбохозяйственное использование озер // В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов, Л.: Изд. ГосНИОРХ, 1972, 10—23.
- Стрельников А. С. Рыбы и биологические основы рыбного хозяйства Алакольских озер // Автореф. дисс. канд. наук, Томск, 1974, 19 с.
- Сыроватская Н. И. Особенности в биологии размножения донского судака и поведении его молоди // Зоол. журнал., 1953, т. XXXII, вып. 3, 93—104.
- Сыроватский И. Я. О биологической роли и рыбохозяйственном значении судака в водохранилищах // Зоол. журнал., 1953, т. XXXII, вып. 3, 480—483.
- Тереженко В. Г., Стрельников А. С. Анализ перестроек в рыбной части сообщества озера Балхаш в результате интродукции новых видов рыб // Вопр. ихтиологии, 1995, т. 35, № 1, 71—77.
- Шимановская Л. Н., Чистобаева Р. Я., Танасийчук Л. Н., Новикова Г. А. Рыбохозяйственное освоение внутренних водоемов СССР в 1971—1975 гг. // В кн.: Состояние рыбного хозяйства внутренних водоемов и методы прогнозирования рыбных запасов, Л.: ГосНИОРХ, 1977, 3—62.
- Энциклопедия кибернетики, Киев: Главная редакция УСЭ, 1975, т. 2. 619 с.

Karpova E. I., Petr T., Isaev A. I. Reservoir Fisheries in the Countries of the Commonwealth of Independent States // FAO Fisheries Circular, 1996, № 915, 131 p.

McPeck M. A. The consequences of changing the top predator in a food web: A comparative experimental approach // Ecological Monographs, 1998, v. 1, 1—23.

Jeppesen E., Sondergaard M., Krovang B. et al. Lake and catchment management in Denmark // Hydrobiologia, 1999, v. 395/396, 419—432.

Savvaitova K. A., Petr T. Fish and fisheries in lake Issyk-kul (Tien Shan), river Chu and Pamir lakes. In: Fish and fisheries at higher altitudes. Asia // FAO Fisheries Technical Paper, 1999, № 385, 168—186.

Zaret T. M., Paine R. T. Species introduction in a tropical lake // Science, 1973, v. 182, 449—455.

НОВЫЕ ПРИМЕРЫ ОБМЕНА ПАРАЗИТАМИ МЕЖДУ ВСЕЛИВШИМИСЯ И АБОРИГЕННЫМИ ВИДАМИ РЫБ В ЭКОСИСТЕМЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ (РОССИЯ)

Тютин А. В.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, Россия
E-mail: tyutin@ibiw.yaroslavl.ru

Цели и задачи исследования

Начиная с 40-х годов прошлого столетия в Европейской части России основной причиной изменений структуры сообществ гидробионтов является смена гидрологического режима Волжской речной системы. Активное развитие каскадов водохранилищ в Волжском бассейне от Балтийского до Каспийского моря и сети межбассейновых каналов создало реальные предпосылки для проникновения многих видов гидробионтов в новые для них водоемы. Одновременно возникла проблема заноса новых паразитов рыб при вселении в водоем новых хозяев. Например, инфузория *Ambiphrya ameiuri* (*Peritricha*, *Scyphidiidae*) была завезена в Европу вместе с ее типичным хозяином — американским канальным сомом (*Ictalurus punctatus*). Начиная с 70-х годов, эта инфузория регистрируется в Европейской части России в тепловодных хозяйствах, выращивающих лососевых рыб. Недавно мы отметили новый случай естественного заражения *Ambiphrya ameiuri* некоторых видов местных карповых рыб в прибрежье Рыбинского водохранилища (Tyutin, 2001). За последние годы многие типично речные виды их паразиты стали редкими в бассейне Верхней Волги. С другой стороны, продолжительное снижение численности некоторых аборигенных видов рыб сопровождается экспансией новых видов (Слынько и др., 2000). Сейчас в Волжских водохранилищах обитает около десятка видов рыб-вселенцев. Появление некоторых из них было результатом акклиматизационных работ, другие виды расширяют ареалы обитания самопроизвольно. Яркими примерами из второй группы вселенцев являются европейская ряпушка (*Coregonus albula*), озерный снеток (*Osmerus eperlanus*) и каспийская килька (*Clupeonella cultriventris*). В этой статье мы сравним современное состояние паразитарных сообществ у трех перечисленных видов пелагических рыб. Во второй половине XX в. все они самопроизвольно расширили свои ареалы в северной части Каспийско-Балтийского пресноводного пути и вошли в ядро сообществ пелагических

рыб во всех крупных водоемах Верхневолжского бассейна. Европейская ряпушка (сем. Сиговые) и озерный снеток (сем. Корюшковые) начали регистрироваться здесь сразу после зарегулирования стока Волги в 40—50-х годах, проникнув из более северного Белого озера через р. Шексна. Каспийская килька (сем. Сельдевые) напротив, как южный вид всегда была обычным обитателем солончатоводных участков Каспийского моря и Нижней Волги (Косарева, 1961), но к 1994 г. неожиданно поднялась до Рыбинского водохранилища и к 2001 г. — до Шекснинского (Слынько и др., 2000). Однако экспансия каспийской кильки в Средне-волжский (60—80-е годы) и Верхневолжский (90-е годы) бассейны также связана с изменениями гидрологических условий в Понто-Каспийском регионе (в первую очередь — создания единого каскада Волжских водохранилищ).

Материал и методы

Таким образом, для Европейской ряпушки и озерного снетка мы рассматриваем в качестве исходного водоема Белое озеро и изучаем результаты их миграции в Рыбинское водохранилище. Для каспийской кильки мы исследуем результаты ее обратного продвижения из Рыбинского в Шекснинское водохранилище. В итоге сравнивается паразитофауна трех видов пелагических рыб в трех типичных пресных водоемах Северо-Западной части России (естественного озера, объединенного в единый каскад с двумя искусственными водохранилищами). Шекснинское водохранилище было заполнено в 1964 г., после сооружения плотины на одноименной реке, и оказалось между Белым озером и Рыбинским водохранилищем. Рыбинское водохранилище было образовано в 1941—1947 гг. для контроля за уровнем воды и производства электроэнергии и до сих пор является одним из крупнейших пресных водоемов в стране (4550 км²). Каскад из этих трех водоемов образует южную часть Волго-Балтийского судоходного пути, включающего также Онежское и Ладожское озера (Куперман, 1979).

В августе-сентябре 2000 г. и июне-июле 2001 г. более 200 особей рыб было выловлено тралами в указанных водоемах и исследовано методом полных паразитологических вскрытий. В течение обоих сезонов все эндопаразиты и эктопаразиты изучались и фиксировались одинаковыми способами. Численность инфузорий оценивалась в поле зрения микроскопа непосредственно после вылова рыб пелагическими тралами. Некоторые молодые гельминты определялись только до рода, но все особи неопределенного систематического положения фиксировались и обрабатывались по стандартным методикам (Косарева, 1961; Изюмова, 1977; Куперман, 1979). Встреченные в различных водоемах таксоны паразитов относили по численности к одной из трех групп: редкие виды (+), виды со средней встречаемостью (++) и обычные массовые виды (+++).

Результаты и их обсуждение

Наши подходы основаны на представлениях о том, что некоторые патогенные паразиты пелагических рыб являются важной составляющей в водных сообществах и могут выполнять роль существенного экологического фактора в пресноводных экосистемах (Догель, 1939; Изюмова, 1977; Куперман, 1979). Всего 16 таксонов паразитов было обнаружено при исследовании в 2000—2001 гг. более 200 экземпляров трех видов рыб разных семейств. Виды, относящиеся к аутогенным (взрослые паразиты, созревающие у рыб), доминировали над аллогенными видами (достигающими зрелости в птицах и млекопитающих). Как уже упоминалось выше, проникновение в Верхневолжский бассейн двух из трех исследованных видов рыб началось еще в 40-е годы из более северного исходного водоема (Белое озеро), но в последние годы численность их популяций постепенно сокращается. Всего у европейской ряпушки (*Coregonus albula*) в Белом озере и Рыбинском водохранилище были найдены 11 таксонов паразитов, которые сгруппированы в три категории по частоте их находок в течение 2000—2001 гг. (табл. 1).

Таблица 1

Встречаемость паразитов у европейской ряпушки (*Coregonus albula*) из Белого озера и Рыбинского водохранилища

Вид паразита	Локализация	Белое озеро (исходный водоем) n = 12	Рыбинское водохранилище n = 48
1. <i>Capriniana piscium</i>	жабры	+++	++
2. <i>Triaenophorus crassus</i> (l) *	мышцы	+	+
3. <i>Proteocephalus exiguus</i> *	кишечник	+++	—
4. <i>Proteocephalus</i> sp. (juv)	кишечник	—	+
5. <i>Phyllodistomum conostomum</i> *	мочевой пузырь	++	—
6. <i>Diplostomum</i> sp. (l)	хрусталик глаза	—	+
7. <i>Ichthyocotylurus</i> sp. (l)	полость тела	—	++
8. <i>Camallanus truncatus</i> (juv)	кишечник	—	+
9. <i>Camallanus lacustris</i>	кишечник	—	+
10. <i>Unio</i> sp.	жабры	—	++
11. <i>Ergasilus sieboldi</i>	жабры	+++	++

Примечание. «+» — редкие виды; «++» — виды со средней встречаемостью; «+++» — обычные массовые виды; «—» — отсутствие паразита в данном водоеме; «*» — специфичные паразиты; (l) = larva; (juv) = juvenis.

Поскольку популяция данного хозяина в Рыбинском водохранилище весьма разрежена, только плероцеркоиды цестоды *Trienophorus crassus* могут рассматриваться в качестве специфичных паразитов лососевидных рыб. Два других специфичных гельминта были зарегистрированы только в Белом озере (цестода *Proteocephalus exiguus* и трематода *Phyllodistomum conostomum*). Паразиты пяти наименее специфичных таксонов преобладали в Рыбинском водохранилище, и только три вида паразитов были общими для ряпушки из обоих исследованных водоемов. В настоящее время, как в Белом озере, так и в Рыбинском водохранилище популяции озерного снетка (*Omerus eperlanus*) стали достаточно малочисленными. Вследствие этого у него были обнаружены паразиты только шести таксонов (табл. 2).

Таблица 2

**Встречаемость паразитов у озерного снетка (*Omerus eperlanus*)
из Белого озера и Рыбинского водохранилища**

Вид паразита	Локализация	Белое озеро (исходный водоем) n = 13	Рыбинское водохранилище n = 17
1. <i>Proteocephalus</i> sp. (juv)	кишечник	—	+
2. <i>P. longicollis</i> *	кишечник	++	—
3. <i>Diplostomum</i> sp. (l)	хрусталик глаза	—	+
4. <i>Ichthyocotylurus</i> sp. (l)	полость тела	+	+
5. <i>Phyllodistomum</i> sp. (juv)	мочевой пузырь	—	+
6. <i>Camallanus lacustris</i>	кишечник	—	+

Примечание. Обозначения такие же, как в таблице 1.

Только метацеркарии рода *Ichthyocotylurus* были общими для обоих указанных водоемов. Даже в Белом озере список паразитов включает только один специфичный вид (цестода *Proteocephalus longicollis*). В Рыбинском водохранилище были встречены только паразиты 5 местных неспецифичных таксонов. Как указывалось выше, первый случай обнаружения каспийской кильки (*Clupeonella cultriventris*) в Рыбинском водохранилище зарегистрирован в 1994 г., в Шекснинском — в 2001 г., но численность этих популяций быстро растет (Слынько и др., 2000). Однако паразитофауна этого, имеющего солоноватоводное происхождение вида из сем. Сельдевых, весьма обеднена в условиях пресных водоемов. В целом, 8 таксонов паразитов были обнаружены у кильки в двух исследованных водоемах в 2000—2001 гг. Только 50% из них были общими для обоих водохранилищ и их численность различалась незначительно (табл. 3).

**Встречаемость паразитов у каспийской кильки (*Clupeonella cultriventris*)
из Рыбинского и Шекснинского водохранилищ**

Вид паразита	Локализация	Рыбинское водохранилище (исходный водоем) n = 85	Шекснинское водохранилище n = 27
1. <i>Proteocephalus</i> sp. (juv)	кишечник	+	+
2. <i>Bucephalus polymorphus</i> (l)	мышцы	+++	+++
3. <i>Diplostomum</i> sp. (l)	хрусталик глаза	+	—
4. <i>Bunodera luciopercae</i> (juv)	кишечник	—	+
5. <i>Camallanus truncatus</i> (juv)	кишечник	++	++
6. <i>Nematoda</i> g. sp. (l)	полость тела	-	+
7. <i>Unio</i> sp. (l)	жабры	+	++
8. <i>Ergasilus sieboldi</i> (juv)	жабры	+	—

Примечание. Обозначения такие же, как в таблицах 1 и 2.

Заключение

Эволюция пресноводных экосистем обычно вызывает рост общей толерантности зоообществ посредством элиминации низкотолерантных форм отдельных гидробионтов. В нашем случае только метацеркарии рода *Diplostomum*, цестоды рода *Proteocephalus* и нематоды рода *Camallanus* были обычными паразитами для всех трех исследованных видов рыб. Вероятно, в большинстве случаев потеря или отсутствие специфичных паразитов на фоне высокой устойчивости к местным гельминтам может рассматриваться как преимущество для рыб-вселенцев по сравнению с коренными представителями ихтиофауны.

Однако любые планы по строительству новых водохранилищ и каналов должны учитывать потенциальную угрозу заноса патогенных для рыб паразитов. При этом должна приниматься во внимание не только возможность проникновения рыб, но также зараженных промежуточных хозяев и свободноживущих личиночных стадий. Например, только обычные местные виды хищных рыб: щука (*Esox lucius*), судак (*Stizostedion lucioperca*), окунь (*Perca fluviatilis*) и берш (*Stizostedion volgensis*) известны в качестве окончательных хозяев для трематод семейства *Bucephalidae* в Верхневолжском бассейне (Изюмова; 1977). Поэтому отмеченная в 2000—2001 гг. у каспийской кильки в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах необычно высокая встречаемость метацеркарий *Bucephalus polymorphus*, вероятно, может быть связана с ростом численности популяций первых промежуточных хозяев (в частности, бентического каспийского вселенца — моллюска *Dreissena polymorpha*).

Литература

- Догель В. А. Влияние акклиматизации рыб на распространение рыбных эпизоотий // Известия ВНИОРХ, 1939, т. 21, 51—64.
- Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования, Л: Наука, 1977, 284 с.
- Косарева Н. А. К паразитофауне рыб Волго-Донского канала им. Ленина // В кн.: Труды Всесоюз. совещания по биол. основам рыбохоз. освоен. водохранилищ, М. — Л., 1961, 178—181.
- Куперман Б. И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское водохранилище, Шекснинское водохранилище, Белое озеро, Онежское озеро, Ладожское озеро) // В кн.: Труды ИБВВ АН СССР, 1979, т. 38 (41), 133—159.
- Слынько Ю. В., Кияшко В. И., Яковлев В. Н. Список видов рыбообразных и рыб бассейна р. Волга // В кн.: Каталог растений и животных водоемов Волжского бассейна, Ярославль: Изд-во ЯрГПУ, 2000, 252—277.
- Tyutin A. V. Second case of finding of North-American ciliate *Ambiphrya ameiyuri* (Scyphidiidae) in the Rybinsk Reservoir // In: Abstract book of Second Symposium for European Freshwater Sciences, Toulouse, France, 2001, 160.

Russian Academy of Sciences
I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters
A. P. Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution

INVASIONS OF ALIEN SPECIES IN HOLARCTIC

Proceedings of U. S.-Russia Invasive Species Workshop,
27—31 August, 2001, Borok, Russia

Borok 2003

The book represents proceedings of American-Russian Invasive Species Symposium (August, 27—31, Borok, Russia). The articles are divided into the four main divisions: General Problems, Plants, Invertebrates, Fish. The wide spectrum of problems related to appearance and spread of invasive plants and animals is discussed. Borok, 2003. P. 428.

The book may be interested for specialists with expertise in many fields, such as limnologists, hydrobiologists, ecologists, botanists, zoologists, geographers, managers dealing with nature preservation and fisheries.

Co-Sponsors

US: U. S. Geological Survey Biological Resources Division, I.A.F.W.A., U. S. Environmental Protection Agency, Forest Service, Department of Agriculture, Smithsonian Environmental Research Center, U. S. Fish & Wildlife Service, National Oceanic and Atmospheric Administration.

Executive editors:

Academician D. S. Pavlov,
Doctor Yu. Yu. Dgebuadze,
Kandidate of Biology L. G. Korneva
Kandidate of Biology Yu. V. Slynko

Editors:

Kandidate of Biology D. F. Pavlov,
Kandidate of Biology G. Kh. Scherbina

Computer design:

A. I. Tsvetkov



© I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters RAS, 2003
© A. P. Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution RAS, 2003

INSTITUTE OF BIOLOGY OF INLAND WATERS

152742 Borok Nekouz, Yaroslavl Russia

Phone/Fax: (08547) 24042

e-mail: ibiw@mail.ru

WWW: <http://www.ibiw.yaroslavl.ru>

PREFACE

The present book represents a collection of articles of the presentations made in the American-Russian Symposium on the Invasive Species, held in August 2001 in Borok, Yaroslavl Region, Russia.

The problem of biological invasions of alien species became actual for the whole humankind since the second half of the XX century. That were the scientists particularly who noticed that human activity deforming natural ecosystems, building of channels and tunnels, intensification of transportation of goods, intentional introduction, resulted to huge number of cases of widening of their natural ranges by living beings. The understanding of the importance of research and of practical measures against invasive species is now shared by leaders of many countries. The Convention on the Biodiversity signed in 1992 in Rio de Janeiro includes special section concerning prevention and mitigation of influence of alien species upon the biodiversity of natural ecosystems.

To understand the importance of the problem of invasions of alien species just a few examples concerning this country are sufficient. These are as follows: the Colorado potato beetle, the weeds of g. *Ambrosia*, the potato nematode, *Pomopsis* — the phyto-pathogenic fungus of sunflower, the ctenophore *Mnemyopsis*, bivalves of g. *Dreissena*, a crustacean *Cercopagis* and a fish Amur mud sleeper.

Why the Borok symposium was held by Russia and USA particularly? There are several reasons for that. Firstly, due to vast national territories the problem of invasions of alien species rises quite similar challenges in front of scientists and managers of both countries. For instance, the transport of species from one zoo-geographical region to another does not relates to crossing of a national border what makes penetration of alien species to new ecosystems much easier. Besides, the American continent suffered earlier and heavier from the invader species. That is why, it is important for Russian scientists to use experience already gained by American colleagues. Recently, due to intensification of transportations between our two countries, the number of species by which our countries exchange increased considerably. For instance, an American ctenophore appeared in this country, while «our» dreissenids and ruffe spread in North America. That is why an exchange of information concerning fast identification and risk assessment of invaders upon indigenous species is necessary. Finally, the Symposium in Borok was held within the frames of Russian-American agreement in the field of nature preservation (Problem 5 «Nature preservation and organization of natural reserves»). This agreement is already more than 30 years old and it is very beneficial for the living nature preservation in both countries. Long contacts between Russian Academy of Sciences, US Fish and Wildlife Service and US Geological Survey allowed to held quite representative symposium.

Why the symposium was held in Borok particularly? It should be noted that the works on the alien species invasions (in the modern understanding of this phe-

nomenon) were started in Russia not long ago. One of the first organizations started intensive research in this field, along with two other institutes of the Division of Biological Sciences of the Russian Academy of Sciences (Zoological Institute and A.N. Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution), was I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters situated in Borok. During these research the role of one of the main for the European part of Russia routes for spread of aquatic organisms was revealed. The hydro-engineering turned the Volga River into a cascade of reservoirs and, by means of inter-basin channels, into the inter-basin Ponto-Caspian-White Sea-Baltic water system. Borok is situated just on the transit way of aquatic organisms from the Black Sea and Caspian into the Baltic Sea and further up to the North American Great Lakes. The institutes of the Russian Academy of Sciences noted above were among the main organizers of the Borok symposium. However, the main organizational «load» felt upon the symposium hosts, the I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences.

Absolutely all participants (there were 29 specialists from the US, 4 from Canada and more than 150 from Russia) agreed that the symposium was very successful. The presentations were made on the organism invasions to all main types of ecosystems and special attention was paid to the monitoring and combating the consequences of the invasions of alien species. As the undoubted success was the organization of special working groups for discussions of not only specific problems of invasions but also potentially mutually interesting points were defined along with intended collaborative projects.

It seems very important that representatives of several Russian bodies responsible for a long time for intentional introduction of «commercially valuable» species (the department of Russian Fisheries State Committee) participated in the symposium along with representatives of quarantine service responsible for the prevention of invasion of agricultural and forest pests into the country. Certainly, the experience gained by specialists of these organizations should be used for forecasting and development of measures towards prevention and mitigation of influence of alien species on natural and artificial biosystems.

As it was already noted, Russia started to solve the problems related to the alien invasions later. However, presence of highly qualified specialists and long-term observations on several ecosystems allow for the fast improvement of situation related to this extremely important fundamental problem of biology.

The revealing of main transit ways of invasion process was important result of recent studies. The best contribution were achieved in the revealing of ways of penetration to Russia of weeds and pest insects. The majority of these ways relate to import of agricultural products. It was also revealed that increased during last 20—30 years spread of aquatic organisms was determined by building of channels, dams and intensified cargo transportation. The measures aimed in monitoring of alien aquatic species along the Black Sea-Caspian-Volga way were undertaken. It was uncovered that spread of alien

species (counting more than 20 now) take place in several stages each of which is accompanied by formation of sustainable populations. The observations on the Volga reservoirs have shown that the waterbodies having high levels of fish species diversity are more vulnerable to invaders.

During last years, first steps have been done in the inventory of invasive species in Russia. The result of this are offered in the form accessible for scientists and managers. Data bases on the main groups of organisms and regions (the basins of the Baltic Sea and the Volga River) were created.

The problem of coordination of all research teams dealing with alien species invasions is quite sharp nowadays. In this respect, the Borok symposium contributes greatly to such coordination of not only Russian but also Trans-Continental invasion studies. In future, we hope, such coordination will be continued within the frames of Russian-American collaboration on the Problem 5, and within Russia for the purposes of realization of special programs of Russian Ministry of industry, science and technology. The «Invasive species» section of Russian Academy of Sciences commission on the preservation of biodiversity established on 2002 will also contribute to the solution of the problem.

During the final meeting of the invasive species Symposium steering committee it was proposed to held such workshops regularly, once in 3 to 4 years. Taking into the account high organizational level of the first symposium, it was also proposed to call the second one as the «Borok-2» irrespective of the place where it is held. Should it be so or not, only future will show, but the productivity of scientific contacts, publications and discussions of scientific materials related to such actual problem as biological invasions of alien species seems to be obvious.

D. S. Pavlov
Yu. Yu. Dgebuadze
Yu. V. Slunko

RUSSIA-UNITED STATES INVASIVE SPECIES WORKSHOP

Borok, Russia August 27—31, 2001

WHEREAS, both the U. S. and Russia have vast natural resources and natural areas that contribute to the economy and quality of life of each nation;

WHEREAS, the accidental and intentional introduction of plants, animals, and microorganisms not indigenous to their national territories is increasing in the U. S. and Russia as a result of expanding travel and trade, costing both societies great economic harm totaling billions of dollars annually in the U. S. alone;

WHEREAS, their large variety of similar climates, habitats, and species makes each country especially vulnerable to the introduction and spread of invasive species from the other requiring close cooperation and collaboration to minimize further cross-invasions and their impacts;

WHEREAS, some of these species have become invasive in U. S. and Russian ecosystems and are causing severe harm to the environment, the rich native biological heritage, human health and the economy of each country;

WHEREAS, invasive species from the U. S., such as several *Ambrosia* species which cause serious human respiratory distress, or zebra mussels from Russia which clog U. S. waterways and industrial water systems in the U. S., entail large and growing costs to each society;

WHEREAS, biological invasions are an issue of increasingly urgent concern to industries, agriculture, fisheries, and conservation agencies and organizations in both countries;

WHEREAS, scientists and resource managers are concerned about the increasing impacts on native species, especially from the growing exchange of invasive species between the Ponto-Caspian region — Volga River System-Baltic Sea corridor with the Great Lakes and interior waterways of the U. S., as well as exchanges of species between other vulnerable habitats, including wetlands, rangelands, and croplands;

WHEREAS, leading U. S. and Russian specialists have determined that scientific information and new technologies are urgently needed to prevent new introductions of invasive species, facilitate rapid detection, assessment, and response, track established invaders, and provide effective long-term control and restoration of habitats degraded by biological invasions;

WHEREAS, the Northern European Environmental Initiative has identified invasive species as a critical concern in the U. S., Russia and northern Europe;

WHEREAS, the United States and the Russian Federation have jointly endorsed INVASIVE SPECIES as a Project under Area V (Protection of Nature and the Organization of Reserves) of the Agreement between the Government of the United States of America and the Government of the Russian Federation on Cooperation in the Field of Protection of the Environment;

WHEREAS, many U. S. and Russian specialists are participating in the Global Invasive Species Program and other regional and international initiatives in order to coordinate their efforts globally;

THEREFORE, in order to facilitate, encourage, and support effective scientific and technical coordination to reduce the growing threats of biological invasions in our respective national territories, regions, and globally, the community of specialists assembled at Borok, Russia, do hereby endorse the following principles and concepts of guidance for joint research programs under Area V of the U. S. — Russia Environmental Agreement:

- Exchange of information, experience, standards, and methodologies for addressing the threats from invasive species;
- Joint development of research projects and exchanges of U. S. and Russian scientists when feasible;
- Joint development and testing of technologies, as appropriate for the prevention, detection, rapid assessment, monitoring, and control of invasive species.

WE FURTHER AGREE as resources permit, to encourage;

- Development of a distributed and inter-operable global invasive species information network which provides a wide range of useful information products and tools to users;
- Effective communication of scientific information to promote public awareness and education of all sectors of society on invasive species issues;
- Development of mechanisms and partnerships for ensuring the effective delivery of reliable information to policymakers and practitioners;
- Coordination of planning and the development of cooperative regional and national action plans to address invasive species issues.

IN ADDITION, WE AGREE to initiate our efforts in the following critical areas which will provide urgently needed information to decision makers in both countries;

- Research on pathways and prevention of invasions;
- Experimental ecological studies on invasive species of special concern;
- Research on acclimatization of invasive species to their new ecosystem;

- Genetics of invasive species;
- Exchange of information on control methodologies and case studies;
- Impacts on native species;
- Effects of invaders on ecosystem functions;
- Methodologies for predictive modeling;
- Exchange of models for legislation, inter-agency coordination, and policy development;
- Joint development of invasive species information networks.

WE CLOSE BY URGING the development of communication mechanisms in both countries that will result in the use of this scientific information to assist our societies in protecting and sustaining our natural flora and fauna in a changing world.

GENERAL PROBLEMS

Opportunistic settlers in the Aral Sea

Aladin N. V., Plotnikov I. S., Filippov A. A.

*Zoological Institute Russian Academy of Sciences,
199034, St.-Petersburg, Universitetskaya nab., 1, Russia,
E-mail: aral@zin.ru*

For the first time an idea to acclimatize invertebrates as a food for fishes in the Aral Sea was put forward by Zenkevich in 1932. Zenkevich and Birshtein (1934) and later Karpevich (1947) noted that in the fauna there were not many species of aquatic invertebrates abundant in other water bodies and being valuable food for fishes. Due to low diversity of Aral fauna the fishes couldn't effectively use all food resources. It was recognized as necessary to complete faunistically poor biota with commercially valuable fishes and some invertebrates as a food for them. Fish-productivity of the sea was limited by low development of zoobenthos in coastal areas, in the open sea it was consumed by fishes insufficiently (Karpevich, 1960 b). It was proposed to increase food resources of coastal area where young fishes fed (Yablonskaya, 1961) and to introduce fishes capable to use food resources in the central part of the sea (Karpevich, 1960 b).

Necessity of introductions was based also on the expected changes in the Aral Sea hydrochemical regime after decrease of riverine water supply and water salinity increase in the Aral Sea. Karpevich (1953, 1975) noted that in the case of fresh water withdrawal the ecosystem will change significantly. As since the most of benthic invertebrates was of fresh and brackish water origin consequences must be fatal. To preserve the Aral Sea importance for fishery after its salinization it was considered necessary to introduce euryhaline invertebrates and fishes (Karpevich, 1975).

Various scientist proposed many potential acclimatizants. Zenkevich and Birshtein (1934) proposed to introduce into the Aral Sea food invertebrates *Abra ovata* (Philippi) and *Mytilaster lineatus* (Gmelin). In the 1930's there was discussed possibility to acclimatize Caspian amphipods, shrimps, crab, and also some brackish-water species from Azov and Black Sea basin, Baltic and far eastern seas (Behning, 1936; Averintzev, 1936; Zenkevich, Birshtein, 1937 a, b; Zenkevich, 1938 a, b). Ilyin (1954) and Husainova (1968), proposed to introduce Caspian mysids. Zenkevich emphasized on perspectives to acclimatize in the Aral some Caspian invertebrates: crustaceans Mysidacea, Corophiidae, Cumacea, *Leander*, *Astacus leptodactylus* Esch., and polychaetes *Nereis succinea* Leuck., *N. diversicolor* O. F. Müller, *Nephtys hombergii* Aud.

et M. Edw. Later Karpevich (1960b) extended this list and noted 9 species of bivalves, 8 species of mysids, 2 species of Corophiidae, 2 species of Cumacea, 4 species of amphipods and many other aquatic invertebrates. Yablonskaya (1960) thought that it is necessary to prefer detritofags and forms consuming macro and micro phyto-benthos, but not filtrators. Karpevich (1960 b) noted that polychaetes could press chironomids decreasing irrevocable loss of organic substance at the expense of the imagoes take off.

After preliminary studies there was recommended to introduce mysids (*Mesomysis kowalewskyi*, *Paramysis baeri*, *Limnomysis benedeni*), polychaetes (*Nephtys hombergii*, *Nereis succinea*), cumaceas (*Shizorinchus bilamellatus*, *Pterocuma pectinata*), amphipods (*Corophium nobile*, *C. curvispinum*) and mollusks *Monodacna colorata*.

In the beginning acclimatization was carried out without taking necessary recommendations, plans and elaborated methods into consideration. Before 1954 only fishes were introduced what undermined the forage reserve and some unwanted elements appeared what resulted disturbance in the ecosystem balance (Karpevich, 1975). The first invertebrate invaders appeared in the Aral Sea accidentally, incidentally together with acclimatized commercial fishes. The first was shrimp *Palaemon elegans* accidentally came from the Caspian Sea in 1954—1957 together with the mullets (Karpevich, 1960 b; Malinovskaya, 1961). Further introduction of invertebrates were planned. In 1958—1965 there were introduced bivalves *Syndosmya segmentum* and *M. colorata*, polychaete *N. diversicolor* and 4 mysid species.

Bivalve mollusk *Syndosmya segmentum* Recluz (= *Abra ovata* (Phil.)) was introduced from the Sea of Azov in 1960—1963. It was registered in Aral in 1967 (Kortunova, 1970) and from 1976 it became the main component of zoobenthos (Andreeva, 1999).

Nereis diversicolor O.F. Müller was introduced from the Sea of Azov in 1960. In 1968 it settled all the Small Aral and part of the Large Sea (Kortunova, 1970), in the later 1960's it reached southern water areas and settled all grounds and depths (Andreeva, 1989).

Mysids (*Mesomysis kowalewskyi*, *M. intermedia*, *Paramysis baeri*) were transported to the Aral Sea in 1958—1960 from delta of river Don (Kortunova, 1970; Karpevich, 1960 a; Galaktionova, Binting, 1964). In 1964 they occupied all deltaic area of the Syr-Darya within freshened zone. In the beginning 1960's there were found only 2 species — *M. kowalewskyi* and *M. intermedia*. In 1969 there was found the third, not *Paramysis baeri*, but *Metamysis ullskyi* Czern. Presumably it came to the Aral from water bodies located on upper Syrdarya (Kortunova, 1970). In 1964 mysids from Syrdarya estuary were introduced in the Amu-Darya estuary (Bekmurzaev, 1974; Husainova, 1971). To the late 1960's they settle almost all water area of the Aral Sea.

In 1964—1965 there was unsuccessful introduction of bivalves *Monodacna* (*Hypanis*) *colorata* (Khusainova, 1971). The only acclimatized plankton invertebrate was Mediterranean-Atlantic copepod *Calanipeda aquaedulcis*

Kritsch. It was introduced from the Sea of Azov in 1965—1966 and 1970. In 1970 this copepod settled over the all Aral Sea and occupied the place after the eaten by planktofagous copepod *Arctodiaptomus salinus* (Kazakhbaev, 1974; Andreev, 1989). During this introduction larvae of crab *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* accidentally appeared in the Aral (Mordukhai-Boltovskoi, 1972). To the end of the 1980's this crab became one of the most abundant benthic species in the Large Aral Sea (Andreev, Andreeva, 1988).

The last attempt of aquatic invertebrates introduction to the Aral Sea was in 1986—1987 when at the northern coast of Barsa-Kelmes island there were introduced Azov-Black Sea mussels *Mytilus galloprovincialis* Lam. Because of to this time in the Aral Sea there were no necessary for these molluscs hard grounds they did not survive (Aladin et al., 1991).

Since 1927 in there Aral Sea there were introduce both by plan and accidentally 18 fish species and only 15 of them survived. In 1927—1934 from the Caspian Sea and in 1948—1963 from low Ural River there was introduced stellate sturgeon (*Acipenser stellatus*). In 1954—1959 from the Baltic Sea there was introduced Baltic herring (*Clupea harengus membras*). In 1954—1956 there was unsuccessful introduction of mullets (*Mugil auratus* и *M. saliens*) from the Caspian Sea. In 1960-1961 from the China waters there were introduced grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) and silver carp (*Hypophthalmus molitrix*) which became commercial. In the Aral Sea there was acclimatized flatfish (*Pleuronectes flesus luscus*) and in the rivers and their estuaries appeared black carp (*Mylopharyngodon piceus*) and snakehead (*Ophiocephalus argus*). Incidentally together with deliberate acclimatizants in the Aral Sea appeared some undesirable fish species. Together with mullets there were accidentally introduced 6 species of gobies, silversides (*Atherina mochon pontica*) and pipe-fish (*Syngnathus nigrolineatus*), successfully naturalized (Karpevich, 1975) and to 1958—1959 became abundant (Markova, 1972). This outbreak in the gobies abundance resulted significant pressure increase on the zoobenthos and quick decrease in its stocks in the middle 1960's.

Planktofags, especially introduced baltic herring, not only quickly exhausted the food reserve but have undermined the basis for its reproduction (Karpevich, 1960 b). The most large species (*Arctodiaptomus salinus*, *Moina mongolica*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Cercopagis pengoi aralensis*) were eaten the first, some became rare (*Ceriodaphnia reticulata*, *M. mongolica*) or was exterminated (*Cercopagis pengoi aralensis*). In zooplankton small forms became predominate, especially rotifers. As a result larvae of bivalves have become predominating in the Aral Sea zooplankton (Kortunova, Lukonina, 1970).

Plankton-eating fishes affected not only on the zooplankton but also on benthos. Because of the high rate of plankton pelagic larvae of benthic invertebrates in the Aral Sea zooplankton (Lukonina, 1960) abundances of zooplankton and zoobenthos are interconnected: the more larvae drop on the bottom the more will be benthos biomass and vice versa (Husainova, 1968). So, zooplankton abundance undermining couldn't result decrease in zoobenthos abundance and biomass.

Table 1

Alien species in the Aral Sea

N	Taxonomic group	Species	Source	Year (s) of introduction	Year of first finding	Status after acclimatization	Status in 1990s	Ecological status	Way of introduction	Effect
1	Pisces	<i>Alosa caspia</i>	Caspian Sea	1929—1932	—	—	—	N	del	0
2		<i>Acipenser stellatus</i>	Caspian Sea	1927—1934/ 1948—1963	1958	—	—	N	del	0
3		<i>Acipenser nudi- trius derjavini</i>	Ural River Delta	1958	—	—	—	N	del	—
4		<i>Acipenser gulden- stadti</i>	?	1978—1980	1981	Rare	—	N	del	0
5		<i>Clupea harengus membras</i>	Baltic Sea	1954—1959	1957	Rare	?	N	del	+
6		<i>Mugil auratus</i>	Caspian Sea	1954—1956	—	—	—	N	del	0
7		<i>Mugil saliens</i>	Caspian Sea	1954—1956	—	—	—	N	del	0
8		<i>Ctenopharyngodon idella</i>	China	1960—1961	1963	Commercial fish	—	N	del	+
9		<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	China	1960—1961	1963	Commercial fish	—	N	del	+
10		<i>Aristichthys nobilis</i>	China	1960—1961	?	Rare	—	N	del	+
11		<i>Platichthys flesus</i>	Azov Sea	1979—1987	1981	Commercial fish	Commercial fish	N	del	+
12		<i>Mylopharyngodon piceus</i>	China	1960—1961	1963	Commercial fish	—	N	assoc	0

N	Taxonomic group	Species	Source	Year (s) of introduction	Year of first finding	Status after acclimatization	Status in 1990s	Ecological status	Way of introduction	Effect
13		<i>Syngnathus abaster caspius</i>	Caspian Sea	1954—1956	?	Rare	—	N	assoc	—
14		<i>Atherina boyeri caspia</i>	Caspian Sea	1954—1956	1959	Numerous	Limited number	N	assoc	—
15		<i>Pomatoschistus casicus</i>	Caspian Sea	1954—1956	1958	Numerous	?	N	assoc	—
16		<i>Neogobius fluviatilis</i>	Caspian Sea	1954—1956	1958	Numerous	?	N	assoc	—
17		<i>Neogobius melanostomus</i>	Caspian Sea	1954—1956	1959	Numerous	—	N	assoc	—
18		<i>Neogobius syrmian</i>	Caspian Sea	1954—1956	1959	Limited number	—	N	assoc	—
19		<i>Proterorichthys marmoratus</i>	Caspian Sea	1954—1966	1959	Limited number	?	N	assoc	—
20		<i>Neogobius kessleri</i>	Caspian Sea	1954—1956	1959	Limited number	—	N	assoc	—
21		<i>Ophicephalus (Channa) argus</i>	Karakum canal	1960s	1965	Commercial fish	Commercial fish in river delta	N	assoc	+
22	Monogenea	<i>Nitzschia sturionis</i>	Caspian Sea	1927—1934	?	Common	—	Par	assoc	—
23	Coelenterata	<i>Polipodium hydri-forme</i> Ussov	Caspian Sea	1927—1934	?	Common	—	Par	assoc	—
24	Mysidacea	<i>Paramysis baeri</i>	River Don	1958—1960	—	?	—	N/B	del	0
25		<i>Paramysis lacustris</i>	River Don	1958—1960	1961	Numerous	In river deltas	N/B	del	+
26		<i>Paramysis intermedia</i>	River Don	1958—1960	1961	Numerous	—	N/B	del	+

N	Taxonomic group	Species	Source	Year (s) of introduction	Year of first finding	Status after acclimatization	Status in 1990s	Ecological status	Way of introduction	Effect
27		<i>Paramysis ullskyi</i>	River Don	1958—1960	1963	Limited number	—	N/B	inc	+
28		<i>Limnomysis benedeny</i>	?	?	1975	Limited number	—	N/B	inc	+
29	Decapoda	<i>Palaeomon elegans (squilla)</i>	Caspian Sea	1954—1966	1957	Numerous	Numerous	N/B	assoc	?
30		<i>P. adspersus</i>	Caspian Sea	1954—1966	—	?	—	N/B	assoc	?
31		<i>Rhythropanopeus harrisi tridentata</i> (Maitland)	Azov Sea	1965, 1966,	1976	Numerous	Numerous	B	assoc	+
32	Copepoda	<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	Azov Sea	1965, 1966/1970	1970	Numerous	Numerous	P	del	+
33		<i>Heterocope caspia</i> Sars	?	1971	—	—	—	P	del	0
34		<i>Acartia clausi</i>	?	1985, 1986	—	—	—	P	del	0
35	Polychaeta	<i>Nereis diversicolor</i>	Azov Sea	1960—1961	1963	Numerous	Numerous	B	del	+
36	Bivalvia	<i>Abra ovata</i>	Azov Sea	1960, 1961, 1963	1967	Numerous	Numerous	B	del	+
37		<i>Monodacna colorata</i> (Eichw.)	?	1964, 1965	—	—	—	B	del	0
38		<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lam	Azov Sea	1984—1986	—	—	—	B	del	0
39		<i>Mya arenaria</i> Linne	Azov Sea	1984—1986	—	—	—	B	del	0

From 1954 till 1986 into the Aral Sea there were introduced 11 species of aquatic invertebrates 9 of them naturalized. It is to note that shrimp and crab, in which ration benthic invertebrates play significant role, significantly increased pressure on zoobenthos. It is considered that shrimp became the cause of amphipod disappearance. It is also possible that *Nereis* contributed to ousting chironomids and oligochaetes from the Aral Sea fauna.

In spite of the significant increase of fish fauna diversity composition of commercial fishes has changed a little and annual catches have increased insignificantly. Moreover not well thought-out acclimatization resulted catastrophic consequences for some aboriginal species. Together with acclimatize stellate sturgeon from the Caspian Sea there were introduced 2 parasitic species: coelenterate *Polypodium hydriforme* and monogenean *Nitzschia sturionis*. In the Aral Sea *Nitzschia* passed on local sturgeon and caused epizootic with high mortality.

In spite of some negative consequences observed after appearance of some new species the results of acclimatization could be appreciated as positive. After extinction of the most of aboriginal species due to the unexampled increased salinity significance of acclimatizants, especially marine and euryhaline, has risen significantly. They are basis of aquatic ecosystems in the Aral Sea. Due to acclimatizants development the Aral Sea productivity has risen significantly in comparison with period before acclimatizations beginning. Forming commercial stocks of flatfish allows considering the Aral Sea (its northern part) as perspective for reconstruction commercial fishery.

Notes. Way of introduction: del, deliberately; inc, incidentally; assoc, in association with deliberate acclimatizants.

Ecological status: N, nekton; B, benthos; N/B, nectobenthos; P, plankton.

Effect: —, negative; +, positive; 0, none; ?, unknown.

References

- Averintsev S. V. About improvement food basis for commercial fishes of the Aral Sea (as discussion) // Rybn. khoz-vo SSSR, 1936, № 8, 54—55 (in Russian).
- Aladin N. V. Zooplankton and zoobenthos of coastal waters near Barsakelmes island (the Aral Sea) // Proc. of Zool. Institute Acad. Sci. of the USSR, 1989, v. 199, 110—114 (in Russian).
- Aladin N. V., Plotnikov I. S., Filippov A. A. Past and present of the Aral Sea fauna // Zool. Zhurn., 1991, v. 70, № 4, 5—15 (in Russian).
- Andreev N. I. Zooplankton of the Aral Sea in the period of its salinization // Proc. of Zool. Institute Acad. Sci. of the USSR, 1989, v. 199, 26—52 (in Russian).
- Andreev N. I., Andreeva S. I. Crab *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* (Decapoda, Xanthidae) in the Aral Sea // Zool. Zhurn., 1988, v. 67, № 1, 135—136 (in Russian).
- Andreeva S. I. Makrozoobenthos of the Aral Sea in the initial period of its salinization

- // Proc. of Zool. Institute Acad. Sci. of the USSR, 1989, v. 199, 53—82 (in Russian).
- Bekmurzaev B.* Some data on biology of mysids acclimatized on the South of the Aral Sea // In: Biol. Bases of fisheries in the Middle-Asian and Kazakhstan waters: Abstracts, Ashkhabad, 1974, 41—42 (in Russian).
- Behning A. L.* Invading of some new animals into the Caspian Sea // Priroda, 1936, v. 25, № 4, 107—108 (in Russian).
- Galaktionova E. L., Binting E. A.* Case of capturing mysids acclimatized in the Aral Sea // Bull. MOIP, 1964, fasc. 2, 153—154 (in Russian).
- Zenkevich L. A., Birshtein Ya. A.* About possible actions to improve productivity of the Caspian and Aral // Rybnoe khoz-vo SSSR, 1934, № 3, 38—40 (in Russian).
- Zenkevich L. A., Birshtein Ya. A.* Against proposal to acclimatize Chinese crab // Rybnoe khoz-vo SSSR, 1937, № 6, 33—34 (in Russian).
- Zenkevich L. A.* Effect of waters of higher salinity from the Black and Caspian Seas on some Black Sea invertebrates. Part 1. // Zool. Zhurn., 1938 a, v. 18, № 5, 845—876 (in Russian).
- Zenkevich L. A.* Effect of waters of higher salinity from the Black and Caspian Seas on some Black Sea invertebrates. Part 2. // Zool. Zhurn., 1938 b, v. 18, № 6, 976—1002 (in Russian).
- Zenkevich L. A.* Fauna and biological productivity of the sea. In: Seas of the USSR, v. 2, Moscow-Leningrad, 1947, 588 p. (In Russian).
- Ilyin B. S.* Acclimatization of fishes in view of hydraulic structures construction // In: Proc. of conf. on the fish and fodder invertebrate acclimatization problem. Moscow, 1954, 27—31 (in Russian).
- Kazakhbaev S. K.* Calanipeda in the southern part of the Aral Sea // Gidrobiol. Zhurn., 1974, v. 10, № 1, 89—91 (in Russian).
- Karpevich A. F.* Prerequisites for acclimatizations of new species in the Aral Sea // Doklady VNIRO, 1947, № 6, 13—17 (in Russian).
- Karpevich A. F.* Results and perspectives of acclimatization of fishes and invertebrates in the USSR // Zool. Zhurn., 1948, v. 27, № 6, 469—480 (in Russian).
- Karpevich A. F.* State of forage basis in southern seas after run-off of rivers regulation // In: Proc. of the Ichtyol. Commission AN SSSR Conf., 1953, fasc. 1, 124—150 (in Russian).
- Karpevich A. F.* Biological basis for acclimatization of mysids in the Aral Sea and some other saline water bodies // Proc. of VNIRO, 1960 a, v. 43, fasc. 1, 198—218 (in Russian).
- Karpevich A. F.* Biological basis for acclimatization of aquatic organisms in the Aral Sea // Proc. of VNIRO, 1960 b, v. 43, fasc. 1, 76—115 (in Russian).
- Karpevich A. F.* Theory and practice of aquatic organisms acclimatization. Moscow, 1975, 432 p. (In Russian).
- Kortunova T. A.* Some data on acclimatized marine invertebrates in the Aral Sea // Proc. of VNIRO, 1970, v. 76, fasc. 3, 178—184 (in Russian).
- Kortunova T. A., Lukonina N. K.* Quantitative characteristic of the Aral Sea zooplankton // In: Fishery resources of the Kazakhstan waters and their exploitation, Alma-Ata, 1970, fasc. 6, 52—60 (in Russian).
- Lukonina N. K.* Dynamics of *Diaptomus salinus* Daday population in the Aral Sea // Zool. Zhurn., 1960, v. 39, 167—187 (in Russian).
- Malinovskaya A. S.* About biology of shrimps acclimatized in the Aral Sea // In: Collec-

tion of papers on the ichthyology and hydrobiology, fasc. 3, Alma-Ata, 1961, 113—124 (in Russian).

Markova E. L. Results of acclimatizations in the Aral Sea during period from 1963 till 1971 // In: Acclimatization of fish and invertebrates in the USSR waterbodies: Abstracts. Frunze, 1972, 56—58 (in Russian).

Mordukhai-Boltovskoi F. D. Modern state of the Aral Sea fauna // *Gidrobiol. Zhurn.*, 1972, № 3, 14—20 (in Russian).

Husainova N. Z. Biological foundation of fishes and invertebrates acclimatization in the Aral Sea // In: Acclimatization of fish and invertebrates in the USSR waterbodies: Abstracts Moscow, 1968, 100—104 (in Russian).

Husainova N. Z. The most new changes in biological processes in the Aral Sea // *Biol. Nauki*, 1971, fasc. 1, 176—190 (in Russian).

Yablonskaya E. A. About seasonal dynamics of the Aral Sea benthos // In: Collection of papers on the ichthyology and hydrobiology, Alma-Ata, 1961, fasc. 3, 71—92 (in Russian).

Yablonskaya E. A. Modern state of the Aral Sea zoobenthos // *Trudy VNIRO*, 1960, v. 43, fasc. 1, 115—149 (in Russian).

**NATIONAL STRATEGY, STATE, TRENDS,
STUDIES, MANAGEMENT
AND PRIORITIES CONCERNING INVASIONS
OF ALIEN SPECIES
ON THE RUSSIAN TERRITORY¹**

Dgebuadze Yu. Yu.

*A. P. Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

Being the country that signed the Convention on Biodiversity in 1992, Russian Federation was committed to work out the National Strategy and Plan of Actions concerning preservation of biodiversity. This documents were prepared under the leadership of academician of RAS D.S. Pavlov, by a group of experts and consultants, and accepted during the National Forum on the preservation of wildlife of Russia, which was held in June 2001, in Moscow (National strategy..., 2001). Due to the Convention, countries that signed it have to «prevent introduction of alien species, that threaten ecosystems, ecotopes or species, to control or eliminate such alien species».

The problem of alien species is reflected in a number of paragraphs of the National Strategy on preservation of biodiversity of Russia. In particular, «controlling and regulating the self-distribution and acclimatization of alien species» is specified as one of the biological principles of biodiversity preservation. In the part describing the «Social-economic mechanisms of realization of the Strategy» the necessity of development and passing of the laws concerning prevention of alien species invasion into the country is shown. In the «Scientific researches» subparagraph, a direction is denoted: «Analysis of alien species' impact on biodiversity, role of invasions in the dynamics of biodiversity». Introduction of alien species, self-distribution of invasive species, spreading of animal and plant diseases are admitted in the Strategy, to be one of main threats for biodiversity in Russia, especially in sea, coastal, freshwater ecosystems, soil biota, and also, on urbanized territories. It is marked out in the Strategy, that invasions of alien species are but one of the results of anthropogenic impacts on forest, forest-steppe, steppe, mountain and arctic ecosystems of Russia. Principle of precautions maintaining and strict control over the use of alien species and altered (genetically modified) organisms is seen to be one the priority measures for biodiversity preservation in rural area ecosystems. The Strategy suggests «development of quarantine control system for prevention of living organisms' of alien species penetration from abroad with agricultural and other sorts of cargo, with vessels'»

¹ Translated by D. Pavlov.

ballast waters» (National strategy..., 2001) as one of basic directions of activities in economic and other structures.

Lately, it is accepted to call the processes, connected with the appearance and impacts of alien species on communities biological invasions. All cases of living organisms' penetration into ecosystems situated over the borders of their original (usually, in nature) natural habitats are seen to be biological invasions. Biological invasions are, therefore, considered to be taking place in all cases of alien species' introduction which are being the result of:

- natural dislocations, being bound up with population fluctuation and climatic changes;

- introduction and reintroduction economically important («useful») organisms (plants, insects, fishes, birds, mammals);

- accidental introduction with ballast waters, with agricultural production, with «useful» introducents, luggage and so on.

Biological invasions have always produced a strong impact on ecosystems in Russia (and previously in USSR). These impacts became particularly evident in the second half of the XX century, when the process of expanding of natural habitats and introduction of living organisms into new communities happens during global climatic and anthropogenic changes. In many of the cases invasive species substantially transform the structure of biocenosis by contacting with populations of aborigine species.

At present, a whole series of examples of natural habitat expansion and dramatic increase in number in the result of invasions with global ecological, economical and sometimes, social consequences described in detail are known.

If we will try to look at the problem of biological invasions considering their impact on aborigine species, we can evidently see the following forms of alien species' influence as limiting factors:

1. Invasive species can substantially alter the habitat of aboriginal species (especially in those cases, when invasive species are the «key species» of the community) in the way of transforming the structure and functions of the ecosystem.

2. Invasive species can be competing with aboriginal species and promote their extinction.

3. Invasive species can become predators towards aborigine species and also promote their extinction.

4. Invasive species can be either parasite or disease hosts or themselves be pathogenic agents.

Distribution of North American musk-rat (*Ondatra zibethica*) in Eurasia can be given as an example to point 1. Introduced in Europe in 1905, musk-rat became a holarctic species with extremely high population, to the end of the century. At present, musk-rat is an important factor in formation of productivity and biodiversity in wetlands in Russia. As a result of musk-rat's activity the increase in species composition of floodplain forests biogeocenoses can take place along with their decreasing of shelter function for birds and increasing

for insectivores and amphibians. Besides, the velocity of processes of weathering and including of primary materials in the geological and biological cycles increases and biological activity of soils increases as well (Bulakhov and Kurennaya, 1993; Krasovskiy and Chaschukhin, 1993)

A much stronger impact on habitats is produced by the environment-forming activity of another «key species», European beaver (*Castor fiber*). This species was almost disappeared on the territory of Russia at the beginning of the 20-th century. After intensive reintroduction, started in the USSR in 1920-s century and following self-distribution European beaver has reached a relatively high number in many regions. Today, European beaver's natural habitat has practically reached its original borders. In case of the European beaver, considering all the changes the ecosystems have gone through due to climatic and anthropogenic impacts and keeping in mind that most of this changes are irreversible we have to admit that reintroductions (reestablishment of previously disappeared populations in the places of their natural habituation) are, in fact, invasions. «Old» species is alien in previously native, but altered ecosystem. It was vividly shown for upper the Volga basin, that distribution of the European beaver caused serious consequences for small rivers' ecosystems (Krylov and Zav'yalov, 1998; Zav'yalov, 1999; Dgebuadze et al., 2000; Dgebuadze, 2000).

It was shown, that European beaver being a typical key species transforms the ecosystems of small rivers and littoral forests in Darwin natural reserve, greatly. After its appearance a fast and substantial change in local diversity of natural reserve's small rivers' aquatic biota was observed. Dam-building on small rivers by beavers and water pollution by timber were the main factors that caused this change. During successional changes in the rivers settled by beavers the diversity, biomass and number of fishes decrease greatly at first and then gradually increase; same indices have shown gradual decrease for zoobenthos, and gradual increase for zooplankton.

It is known that European beavers prefer ponds which's water level fluctuates during the year very little and which have deciduous woods («soft-wood») on the banks. There are all reasons to think, that wide distribution and great increase in number of the European beaver in Eurasia is connected with the fact that vast areas of conifer forests, which the beavers avoid were cut down and deciduous forests took their place. In fact the beaver isn't returned to its natural habitat, but introduced into a new environment, where abundance of food and absence of species regulating its number is present. In this respect, distribution of the European beaver in Kostroma Oblast in the region of primeval Kologriv forest is noticeable. Several small rivers originate from within the boundaries of never-cut 900 ha of this forest. It is only after this rivers exit the Kologriv forest that European beaver becomes present on the clearings. Such distribution of the European beaver is observed, in particular, on the River Vonyukh (Dgebuadze, 2000).

Realization of special measures with the aim of saving and restoring rare species frequently means that reacclimatisation and restoration of natural habi-

tats will be carried out. In case with the European beaver it is seen that, such actions have to be carried out very carefully i.e. ecosystems in which re-introducent is been introduced are greatly transformed and introduction's consequences can be unexpected. Practically, in most of the cases reacclimatisation is, in fact, a new introduction. Restoration of natural habitats and ecosystems transformed by key, environment-forming species is a very expensive and complicated process. And unlike physical, biological systems can not reversibly turn from one state to another. In particular, such transitions are prohibited by global climatic changes.

A lot of examples can be drawn to support ii. 2 and 3. Let's stop on a few, which were also observed in this country.

A predatory, feeding on invertebrates gastropod mollusk rapana (*Rapana thomassiana*), was brought to the Black Sea (Gudauty, Abkhaziya) from the Japanese sea in ballast waters of sea vessels. Rich oyster banks were razed during the first outbreak of rapana (Chukhchin, 1961). In a very short time rapana spread along all the Black Sea's coastline. Rapana's second outbreak happened in 1990-s and was connected with predation upon another food resource — bivalve mollusk *Mytilus galloprovincialis*. To the end of 90-s on the area between Gelendzhik and Tuapse on the depth of 20 m rapan was a dominating species its number was 20 sp/m², and biomass 1136.3 g/m² (Kucheruk et al., 2002).

Introduction of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* to the basin of Azov and Black seas with ballast waters led to catastrophic consequences for its competitors and prey. Previously this species inhabited the east coast of North America. Shortly, this ctenophore's number reached very high values, in both the Azov and Black seas and its biomass was estimated as 10—12 kg/m³ (Vinogradov et al., 1989). Ctenophore consumes fish eggs and fish larvae and up to 80% of zooplankton production. As a result catches of fish in the Black sea decreased from 650000 to 90000 tonnes a year (Zaicev, 1998) and on 100—110 thousand tonnes in Azov sea. Ctenophore's impact on the ecosystem will undoubtedly, influence populations of put to the Red Book Azov beluga (*Huso huso maeoticus*) and Azov-Black sea (*Chalcalburnus chalcoides mento*), 7 rare species of gobies will also be endangered. Penetration of the ctenophore into the Caspian Sea was observed in the last years.

Experiments with the aim of acclimatization of wild and domesticated reindeer (*Rangifer tarandus*) were carried out for long in our country, mainly in north-eastern parts. One of such introductions was realized on the Vrangeli island in 1920-s when it was first settled with people who brought reindeers with them. There is no information concerning the number of these introduced reindeers, but it is known that they acclimatized well, have large proportions and enjoy a semi-wild style of life. Vrangeli island is the only place in our country where white goose nests. After a few years of reindeer introduction it was observed that number of nesting white geese decreased. Number of nesting white geese has decreased from 400 000 pairs to 6000 in the period from 1960 to 1973 as was mentioned in the papers of «Glavokhota» (Main Author-

ity for Game and Professional Hunting) of former RSFSR. Egg- and nestling-eating, and, partially, trampling of nesting-places by the acclimatized reindeers is the main reason for such a decrease.

An example of how an abundant and important species influenced by an introduced parasite turns into a rare and becoming extinct one is provided by the case with bastard sturgeon (*Acipenser nudiiventris*) in Aral Sea. Bastard sturgeon stock has substantially diminished due to the introduction of monogenean trematode *Nitzschia sturionis* (it was introduced together with acclimatized in the Aral Sea stellate sturgeon *Acipenser stellatus*) (Nikolskiy, 1971).

One more example illustrating i. 4 may be the situation with raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). Originally, an inhabitant of Khabarovskiy and Primorskiy Krays (the Far East of Russia) of the Russian Federation the raccoon dog was widely acclimatized in the European part of the USSR on the Caucasus and in Siberia. Almost everywhere, except for Siberia and the north of the European part of USSR, its acclimatization was successful. But shortly after it was observed, that introduction of the raccoon dog has also had negative consequences. The birds nesting on the ground were the ones harmed at most. The raccoon dog was especially harmful in *plavnis* (wetlands overgrown by reed, having fluctuating water level) where numerous cases of nest-razing, egg- and nestling-eating were reported. In particular, populations of birds on the Azov Sea coast and in the Volga delta (Astrakhanskiy natural reserve) were harmed (Nasimovitch, 1984). In some places it destroys up to 90% of waterfowl hatches. It was also seen, that raccoon dog is a host and carrier for such diseases as rabies, mange of the carnivores, trichinosis, opistorchosis (Geptner, 1963; Kolesnikov, 2001).

The list of cases in which invasions of alien species have, directly or indirectly, influenced single species and ecosystems on the territory of Russia could be continued. It is important to outline those specific features that our country has in terms of alien species' invasions. The basic of them are the following:

1. Big territory of Russia and the absence of inner control makes the transfer of organisms over the boundaries of their natural habitat possible.

2. The history of Russia (especially the modern part) is filled with wars of continental and regional character, that were entailed by intensive traffic of military and civilian freights and by dislocations of big numbers of people (soldiers and refugees) between countries involved in the conflicts.

3. The policy of introduction (acclimatization) with the aim of rising the productivity of the ecosystems and enlarging the assortment of goods produced by them was carried out in Russia (USSR) for a long time and in big extents.

4. Rather high activity for building of constructions (roads, channels, bridges, tunnels) that serve as routes for organisms' distribution.

5. Rather high activity for building of new habitats for organisms (water reservoirs, agrocoenoses, megapolises, etc.).

6. Rather high level of trade traffic that includes exchange of agricultural

products, timber, oil, etc., that promotes the exchange of living organisms with vessels' ballast waters particularly.

7. Rather weak control of the transfer of introducents over the border of the country.

8. Undeveloped legislation for the realization of introductions and transfer of organisms from other countries.

9. Poor development of informational providing of monitoring of invasive species (lack of databases, internet sites, conferences, printed materials, CDs, etc.). (In comparison in the USA there are 34 databases only on invasive plants, consultations and information exchange on this data are held annually. We have 2—3 databases on all groups of organisms. One of them was created with the support of the GEF Project «Sustaining of biodiversity in Russian Federation». Consultations are held mainly by acclimatizers (the last All-Union workshop was held in 1990). Only in January of the year 2000 the All-Russian seminar «Invasive species in European seas of Russia» was held in Murmansk. There are only two web pages in the Internet concerning biological invasions in Russia — of the Zoological institute of RAS and of GEF).

10. Poor financing of invasive species researches. Almost total lack of specialized institutions (institutes, laboratories, research groups) working on the problem of biological invasions. Almost total absence of funds that could have supported such researches.

11. Poor development of educational system in the field of biological invasions (organization of special courses; publication of study materials, popular books, brochures and posters; making of documental films; creation of educational computer programs and games etc.)

12. Rather wide distribution of hobbies connected with home keeping and breeding of exotic plants and animals amongst people.

Cited theses determine the strategy in respect of the problem of biological invasions in a large extent. Especially, we have to outline the economic problem, which is very important to us, if we will consider overall conditions in the country. As was evaluated by western specialists only the introduction of ctenophore into the Azov and Black seas yielded in the loss of several billion of US dollars, for Russia.

And besides let's not forget about the political aspects. In such circumstances, when special resolutions of the Congress (1990) and a decree of the president of the USA (1999) were devoted to the problem of biological invasions, when the governments of European states draw more and more attention to the problem of introduction of alien species with trade freights, our country, if it doesn't want to stay in the trade isolation has to become seriously concerned about biological invasions. Absence of governmental system of control over alien species can provoke creation of technical barriers in the international trade and can become an obstacle for the RF on the way of joining the World Trade Organization (WTO).

In this case it would be expedient to prepare a national programme on invasive species, which could allow forecasting and controlling of the invasive process. Such programme has to have the following priority directions:

(1) summarization of all materials (database) and creation of a system of information sharing on biological invasions within the borders of the former USSR and adjacent countries;

(2) organization of a system of monitoring of invasions of alien species on the territory of Russia;

(3) analysis and systematization of basic causes of biological invasions;

(4) illustration of process of changes that happen due to new populational contacts in specific ecosystems;

(5) revelation of potentially invasive species;

(6) determination of invasive process' pathways;

(7) elaboration of the ways of struggling with invasive species'

(8) development of the system of education and instruction in the field of biological invasions;

(9) economical estimation of biological invasions' consequences;

(10) creation of the legislative base for the problem of biological invasions.

Despite the fact that problem of the biological invasions of alien species in its modern sense is being intensively discussed and researched by Russian biologists for a relatively small time we can already talk about some results. At present, a rather full database on invasive species of Russia is close to completion. Creation of an interactive informational system, able to reflect the ways of the invasive process on the territory of Russia quickly, is being carried out. The basic invasions' pathways of penetration and distribution of alien species on the territory of Russia are revealed. Particularly, it is the Volga-Caspian invasive pathway («corridor») and a network of monitoring stations was organized. The old researches on the impact of invasions of alien species on ecosystem level were continued and the new begun.

It is needed to say that researches of the invasions of alien species weren't started from a scratch. Russian scientists have gained scientific results during organization of introductions. These results gave a lot, in terms of understanding of invasive process, particularly, for estimation of possibilities of adaptations of invaders to abiotic environmental factors.

Over the last three years five conferences and consultations on the problem of invasions of alien species were held in Russia. Scientific investigations on the problem of invasions have gained support from the Russian Foundation of Basic Research, Ministry of Industry, Science and Technologies of RF. Financial support of invasions' research is also planned within the limits of the «Scientific basics of sustaining of biodiversity of Russia» Program of fundamental research of the Presidium of Russian academy of sciences.

In the closest perspective it is needed to develop Russian National Strategy on invasive species. Creation of such strategy must become an important stage in the organization of control and management of invasive process on the territory of the country.

Present work was made with the financial support of Russian Foundation for Basic Research (project № 03-04-49147).

References

- Bulakhov V. L., Kurennaya M. I. Impact of trophic and burrowing activity on bank ecosystems // In: Musk rat: morphology, systematics, ecology, Moscow, 1993, 467—472 (in Russian).
- Vinogradov M. E., Shushina E. A., Musaeva E. I., Sorokin P. Yu. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) (Ctenophora; Lobata) — a new invader in Black sea // Oceanology, 1989, v. 29, № 2, 293—299 (in Russian).
- Geptner V. G. What are the ways of enriching fauna? // Hunt and hunting economy, 1963, № 2, 21—26 (in Russian).
- Dgebuadze Yu. Yu. Ecology of invasions and populational contacts of animals: general Approaches // In: Invader-species in European seas of Russia, Apatity, 2000, 35—50 (in Russian).
- Dgebuadze Yu. Yu., Zav'yalov N. A., Ivanov V. K., Krylov A. V. Local biodiversity and heterogeneity of environment (on the example of «beaver rivers» of Darwin natural reserve) // In: (D. S. Pavlov, M. I. Shatunovskiy, eds.) Research and protection of biodiversity of fauna, flora and basic ecosystems of Eurasia. Materials of international conference, Moscow, 21—23 of April 1999, Moscow, 2000, 84—91 (in Russian).
- Zav'yalov N. A. Dynamics of abundance and environmental-forming activity of European beaver in the Darwin natural reserve // Thes.. Cand. Diss., Moscow, 1999, 25 p. (In Russian).
- Zaitsev Yu. P. Sea hydrobiological researches of the National academy of sciences of Ukraine in 1990-s of the XX century. Shelf and coastal water bodies of the Black sea // Hydrobiol. Zhurn., 1998, v. 34, iss. 6, 3—21 (in Russian).
- Kolesnikov V. V. Raccoon dog // Acclimatization and bioengineering in the system of game-animals' populations' management, Kirov, 2001, 128—133 (in Russian).
- Krasovskiy L. I., Chaschukhin V. A. Musk-rat's impact on the water plants // In: Musk-rat: morphology, systematics, ecology, Moscow, 1993, 472—475 (in Russian).
- Krylov A. V., Zav'yalov N. A. Influence of building activity of European beaver (*Castor fiber*) on zooplankton communities' development in a small northern river (r. Iskra, Rybinsk reservoir basin) // Bull. MOIP, dept. Biol., 1998, 103, 5, 3—7 (in Russian).
- Kucheruk N. V., Bassin A. B., Kotov A. V., Chikina M. V. Macrozoobenthos of hover ground of North Caucasian coast of the Black sea: long-term community dynamics // In: Complex researches of north-eastern part of the Black sea, Moscow: Nauka, 2002, 289—297 (in Russian).
- Nasimovich A. A. Ecological aspects of raccoon dog acclimatization in the European part of the USSR // Bull. MOIP. Dept. Biol., 1984, v. 89, iss. 4, 8—19 (in Russian).
- National Strategy for the biodiversity sustaining in Russia, Moscow. 2001, 76 p. (In Russian)
- Nikolskiy G. V. Special ichthyology, Moscow: Vysshaya shkola, 1971, 472 p. (In Russian).
- Chukhchin V. D. *Rapana* (*Rapana bezoar*) on the Gudauta oyster bank // Works of Sevastopol Biol. Station, 1961, v. 14, 180—189 (in Russian).

MODELING OF INVASION PROCESSES UNDER CONDITIONS OF EXPLOITATIVE COMPETITION

Feniova I. Yu.¹, Budaev S. V.²

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian
Academy of Sciences,
Leninsky prospect 33, Moscow, 119071 Russia,
E-mail: ¹irene@irene.msk.ru, ²budaev@irene.msk.ru*

Introduction

When an alien species invades the community, environmental factors act as the primary filter. Abiotic conditions soon sort out all species which are not sufficiently adapted to these particular conditions. The secondary barrier is competition, most often for food. Knowledge of physical and chemical characteristics of the environment allows us to predict if these conditions are appropriate for the particular invasion species. However, competitive relationships are a much more complicated factor, requiring detailed analysis of various biological characteristics. Competitive relationships depend on numerous biological characteristics and processes. Furthermore, competitive advantage of a particular species may change in the course of competitive interactions. Thus, even if relationships between all biological parameters of the competing species are known, it is often hardly possible to predict the outcome of competition. Therefore, mathematical modeling is widely used in these studies. Models can take account of various biological characteristics of competitors in the course of their interaction and population dynamics (Robinson and Valentine, 1979; Case, 1990, 1991; Law and Morton 1996; McCann, 1998; Fox and Morin, 2001).

The phenomenon of competition has been known for a very long time. Charles Darwin (1905) acknowledged the importance of competitive interactions in speciation and community structure organization. Food competition plays an important role in determining the species structure of the community and the abundance of its populations (Brian, 1956; Allan, 1974; Matveev, 1976). Many authors showed that competition provides a strong barrier against invasion of alien species into the community (Case, 1990, 1991; Law and Morton, 1996). Modeling studies of competition in invasion processes suggested, that the higher the species diversity of the community, the stronger its resistance against invasion by alien species, even if these invading species are superior competitors (Gilpin and Case, 1976). This hypothesis agrees with the theoretical position of Elton (1958), based on the analysis of invasion processes in islands, that more complex communities are less vulnerable than simple systems. However, during the recent years, many studies appeared, which contradict this widely accepted hypothesis (see Levine,

1976; Lawlor, 1979; Stone and Kruger et al., 1989; Roberts, 1991; Knops et al., 1995; Levine and D'Antonio, 1999).

As the views on the nature of species invasions are so contradictory, we studied it under various conditions of the realization of competitive advantage of particular species. The aim of this work was analysis of food competition between species at various levels of the food renewal. However, the study of competition would be impossible without assessment of competitive advantage of the species. That was the second objective of our study.

Selection and description of hypothetical species

Cladoceran crustaceans were used as the study object. First, these organisms often compete in natural environments (Weglenska, 1971; Matveev, 1976; Gliwicz, 1977; Ghilarov, 1980). Second, they have short generation time which makes computation more easy. Nonetheless, these organisms are enough complicated and show different survival strategies under the food deficit.

Five hypothetical species were chosen for modeling which are designated by numbers from 1 to 5. While choosing the relationships between physiological and population parameters and food concentration, we did not try to imitate any particular species. All the values and relationships were arbitrary. But the most important characteristics of the relationships and variability ranges corresponded to literature data and the results of our own experiments with Cladocera. It is known (Neill, 1975; Lampert and Schober, 1980), that many characteristics of individuals (clutch size, mortality, longevity etc.) are linked with the body size. That is why the functions of the hypothetical species were selected with respect to their body size. The size of the hypothetical species gradually increased from the first, the smallest, to the fifth, the largest species.

For each species, we determined the relationships between the following parameters and food concentration: diurnal ration per one individual, fecundity, mortality of juveniles, mortality of adults, duration of postembryonic development, life longevity, duration of egg development (which was constant, two days, for each species), and the delay of mortality and fecundity responses to alteration of food concentration (it was equal to three days for each species). Relationships between these parameters and food concentrations are approximated by piecewise linear relations (Figure 1). To simplify the computations, individuals of each species were split into three age groups: two stages of juveniles and one stage of adult females.

With increase of the body size (1), the maximum daily ration increases, (2) the maximum fecundity of females increases (Figure 1 a), (3) mortality of juvenile individuals increases at low food concentrations (Figure 1 b), (4) mortality of adult females at low food concentrations decreases (Figure 1 c), (5) the duration of postembryonic development increases, (6) life longevity increases.

Thus, each species had specific competitive advantage over the other species. For example, juveniles of small species survived better at low food

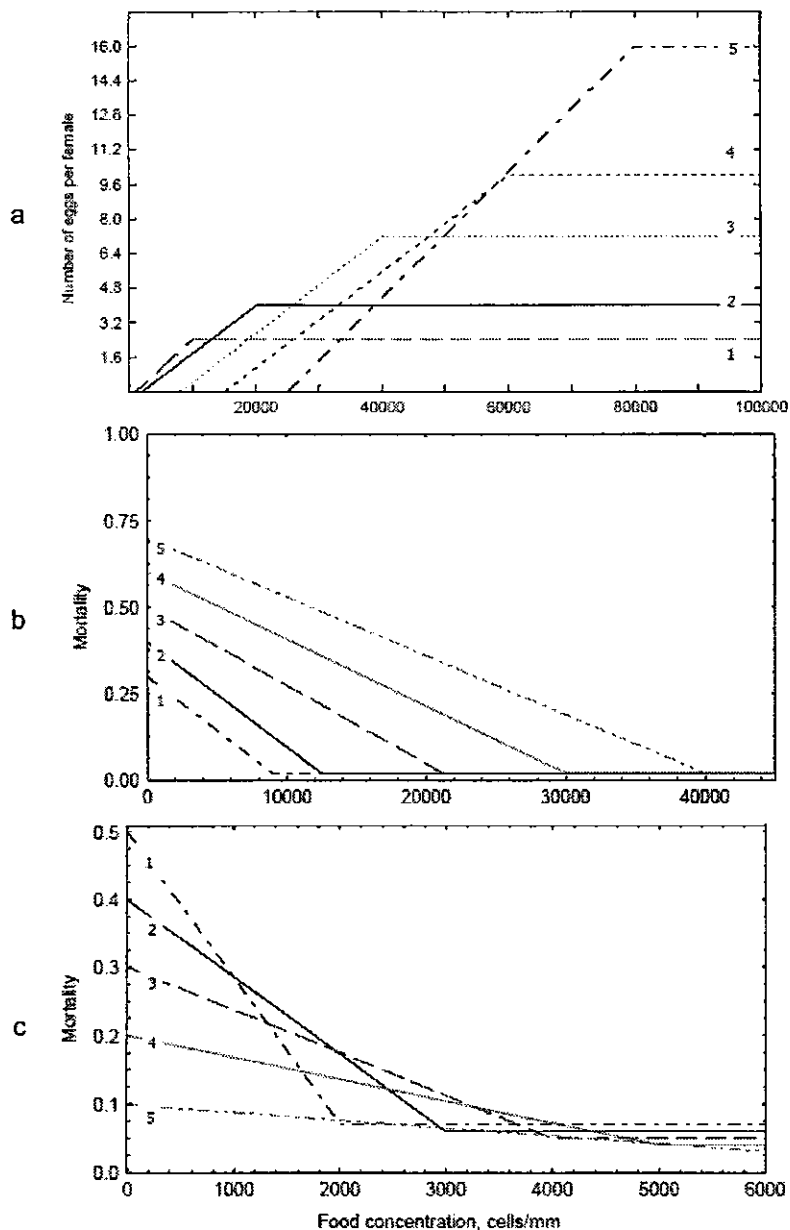


Figure 1. Relationships between population parameters (fecundity, mortality of juveniles and mortality of adults) and food concentration in all hypothetical species

concentrations while large species had higher fecundity and longevity and lower mortality of mature females. Medium-sized species had certain advantages over small ones, but in these very characteristics they lost when competing with larger species and vice versa. Such a variety of survival strategies at food deficits is biologically justified and provides high species diversity in nature.

The model

Complexity of competitive relationships makes investigators use mathematical symbols for formalization of numerous relationships between the population parameters of the competing species. The Lotka-Volterra model (Lotka, 1925; Volterra, 1926) was the starting point for this direction of research. This model with various modifications has been widely used up to the present days (Post and Pimm, 1983; Drake, 1988, 1990; Law and Morton, 1996). Generally, this class of models can be written as follows:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(t) \cdot F(N_1, N_2, \dots, N_i), \quad (1)$$

where $N_i(t)$ is the abundance of the i th species, $F(N_1, N_2, \dots, N_i)$ is the specific growth rate of the population, as a function of the i th species abundance, and t is the time.

It is clear that in the above equation the effect of the limiting factor on the abundance of the competing species directly depends on the density of the organisms rather than the limiting factor. Thus, the mechanism of competition is not described by this equation. That is why we used our own model (Romanovsky and Feniova, 1985) in which (1) the dynamics of the population density depended on fecundity, mortality, and the duration of development as functions of food concentration; (2) the age structure of each species was introduced; (3) the concentration of food was described not only by the function of its renewal but it was also dependent on rations of various age groups as functions of the food concentration; (4) and the delay in the response of the fecundity, mortality, longevity, and the duration of postembryonic development to alterations of food concentrations was accounted for. The model allowed us to estimate direct effects of food concentration on the abundance of competitors.

The dynamics of food concentration $K(t)$ was given by the following equation:

$$K(t+1) = K(t) + 0.8K(t) - kK^2(t) - \frac{\sum_i \sum_j R_i(K(t), l) N_i(t, l)}{V}, \quad (2)$$

where t and $t+1$ are the present and the following moments of time, k is the coefficient of the logistic growth of food concentration in the absence of its consumption; 0.8 is the diurnal P/B coefficient; $R_i(K(t), l)$ is the ingestion rate

of individuals of size l of the i th species; $N_i(t, l)$ is the abundance of individuals of size l of the i th species; and V is space volume.

The dynamics of the cladoceran abundance in relation to food concentration was given by the following system of equations:

$$N(t+1, l+\Delta l) = N(t, l) - M(K(t-\tau), l) \cdot N(t, l) \quad (3)$$

$$N_n(t+1) = N_f(t) \cdot F(K(t-\tau)) / D_e$$

$$\Delta l_f(t) = \frac{L_{\max} - L_j}{D_{\max} - D_j(K(t))} \quad \Delta l(t) = \frac{L_j}{D_j(K(t))}$$

where t and $t+1$ are the present and the next time; $N_n(t)$, $N(t, l)$ and $N_f(t)$ are the abundance of newly emerged individuals, juveniles with size l , and adult females, respectively; $M(K(t-\tau), l)$ is the *per caput* death rate as a function of the body length and food concentration with time delay τ ; $F(K(t-\tau))$ is the fecundity as a function of food concentration with the time delay τ ; D_e is the duration of egg development from deposition until hatching; $\Delta l(t)$ and $\Delta l_f(t)$ are the body increment for the time step of the model, respectively, for juveniles and adults; $D_j(K(t))$ is the duration of postembryonic development; L_j and L_{\max} are the body increment during postembryonic development and the maximum body size, respectively; and D_{\max} is the maximum longevity.

The model study

The computation of cladoceran abundance and the concentration of food resources was conducted according to the above equations for a period of 60 days with the step 1/8 day. The program for these computations was written in Fortran 90 and all computations were conducted on a PC. The initial age distribution was uniform. As we were interested only in general qualitative result of competition, we limited ourselves only to several particular levels of food renewal taken from the range of low, intermediate, and high levels. The results within each level range were qualitatively similar. The levels of food renewal simulated oligotrophic, mesotrophic and eutrophic water bodies, respectively.

In addition, the model assessed the equilibrium food concentration, i. e. the concentration, at which birth rate is equal to death rate, so that the abundance does not change over time. In order to obtain rapid transition of the abundance of the hypothetical species to the plateau, the delays of fecundity and mortality were set to zero. As the species with lower equilibrium concentration can survive and even increase its abundance at lower food concentrations than species with higher equilibrium concentration, it could be accepted as a measure of the species competitive ability. The study of diatomaceous algae by Tilman (1981) provides experimental support for this.

Equilibrium concentrations.

Before describing competition between the species, we found the equilibrium food concentrations for each species, which could be used as an estimate of the species competitive ability. As expected, in the absence of fecundity and mortality lags, the abundance of both species in monoculture reached plateau after some period of fluctuations. The equilibrium concentration increased with increase of the body size (Table 1). Species 1, the smallest, had the lowest equilibrium concentration, and species 5, the largest, was, on the contrary, characterized by the highest equilibrium concentration of food. Therefore, the growth of smaller species could continue at lower food concentrations than larger species. So we can rank our hypothetical species with respect to their competitive ability, i.e. the ability to continue growth at low food concentration, as follows: 5, 4, 3, 2, 1 (increasing competitive ability order).

Table 1

The equilibrium concentrations of food for each of the five hypothetical species (cells/ml)

Species				
1	2	3	4	5
8000	11000	16000	21000	31000

Abundance dynamics of the species.

Figure 2 presents the population dynamics of all the five species at low level of food renewal (50000).

The food concentration is given in its maximum value but it fluctuates as well. The initial abundance of each species was equal to 25. After several fluctuations, species 3, 4, and 5 were displaced, whereas species 1 and 2 coexisted with clear dominance of smaller species 1. Most probably, the competitive ability, assessed by the equilibrium concentration, determined the species survival. The species with similar equilibrium concentrations coexisted with dominance of species with higher competitive ability.

At higher food concentration (175000), species 1 and 2 also coexisted. The other species were displaced. However, unlike the previous case, species 1 did not show dominance over species 2. Most probably, the higher fecundity of species 2 during the rises of food concentration influenced the dynamics of species number more sufficiently in this case.

After further increase of food concentration (240000), all the species coexisted (Figure 2 b). Probably, the high competitive ability of smaller species was compensated by the ability of larger species to increase their numbers when the food concentration increased. Thus, we observe shifting of the competitive advantage along the food concentration gradient.

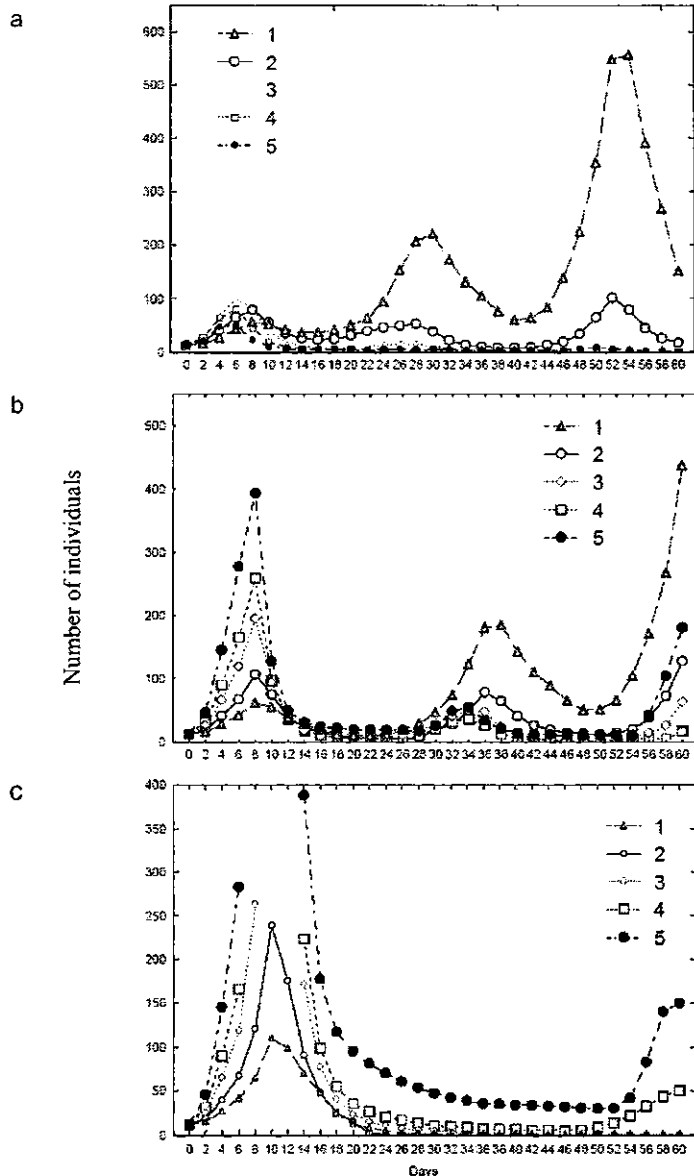


Figure 2. Abundance dynamics of the five hypothetical species at different levels of food renewal (a, 50000 cells/ml; b, 240000 cells/ml; c, 350000 cells/ml). Numbers (1, 2, 3, 4, 5) in the figures designate the species

Further, at concentration 280000, species 3, 4, and 5 coexisted while 1 and 2 got extinct. Thus, we observe a clear shift of competitive advantage from small to large species along food concentration gradient.

At concentrations 300000 and 350000, only large species 4 and 5 survived (Figure 2 c). Obviously, the ability to increase the abundance due to high fecundity and low mortality of adult females is the most decisive factor under these conditions. Thus, the model showed that relationships between species could be reversed along a gradient of food supply.

All the data on the number of coexisting species at various food concentrations are presented in Table 2. The maximum number of species coexists at the intermediate food concentration and their number decreases while approaching to its extreme values.

Table 2

The number of coexisting species at different levels of food renewal

Food concentration (cells/ml)	50000	175000	200000	240000	280000	300000	350000
Number of species	2	2	3	5	3	2	2

Simulation of invasions.

We also determined which species could successfully invade at different levels of food renewal. The introduction of each species was simulated so that its initial number was five times lower than that of the rest of the species because an invasive species is always in smaller abundance. The computations were conducted in such a way that each hypothetical species was set as the invader at each level of food concentration.

The results of the modeling are presented in Table 3. The pluses in the table indicate that a species survived when introduced in smaller numbers than the rest of the species. Minuses point to the cases when an invader got extinct as a result of competition.

Table 3

The results of the introduction of each species into the community composed of the rest species

Food concentration cells/ml	50000	175000	200000	240000	280000	300000	350000
Species 1	+	+	+	+	+	—	—
Species 2	—	—	—	—	—	—	—
Species 3	—	—	—	+	+	—	—
Species 4	—	—	—	—	—	—	—
Species 5	—	—	—	+	+	+	+

At low food concentrations only species with the highest competitive ability (such as species 1) can invade the community. The largest species characterized by high fecundity and low adult mortality (as species 5) «wins» at high food concentrations. Successful invasion of species with opposite strategies, species 1 and 5, and also intermediate species 3, is observed at intermediate levels of food resources. Note that coexistence of greater number of species is observed at intermediate food concentration than at its extremes (Table 2). This indicates that the outcome of competition between invader and resident species depends on the level of food renewal. In addition, intermediate levels of food renewal are mostly optimal for successful invasion. And as it is shown in Table 2 at intermediate levels of food resource species can more probably coexist.

In other words, our results contradict the widely-spread view that the higher the species diversity, the more resistant it is against invasion.

Discussion

The results of our study indicated that the conditions allowing coexistence of maximum number of species can be suitable for invaders with completely different life history strategies. This does not mean, of course, that the maximum number of species itself facilitates invasions. In our opinion, only intermediate levels of food resources provide the optimal conditions for species with various strategies. Therefore, these conditions favor invasions of various species. At extremely high or low food concentrations, on the contrary, only species with similar strategies can coexist.

The observed coexistence of hypothetical species with similar life history strategies at low and high food levels agrees well with Tinemann's rule (1918, cit. in Ivlev, 1977): «The more the environment deviates from the norm or the more specialized or extreme it becomes, the poorer its species diversity and the higher each species abundance occurs. The species composition of a particular biocenosis is composed of forms which are equally adapted to these conditions». Ivlev (1977) also expected coexistence of ecologically similar species. Competition between ecologically similar species was called by Ivlev as homo-competition. By similarity of species, Riley (1963) explained the coexistence of large number of species of plankton algae in a homogenous eutrophic zone. Similarity of zooplankton species was also marked as one of the causes for their coexistence by Ghilarov (1981).

The other cause for coexistence is a shift of the competitive advantage from one to another species which was observed in species with different strategies at the intermediate level of food renewal. Note that the competitive advantage must shift to the species with lower abundance. Such a pattern of species coexistence was also observed in several other studies (Utida, 1957; Ayala, 1969; McCann, 1998; Morin, 1999; Diehl and Feibel, 2000). Thus, two causes for coexistence of competing species can be outlined: (1) a shift of competitive advantage from one to another species with different life strategies and (2) similarity of species strategies.

One can therefore hypothesize that species similar to the resident species can invade the community at extreme values of the limiting factor only if it is a superior-competitor. Species with strategies different from those of resident species could invade successfully at medium food concentrations. Species with different strategies more often occur in nature than ecologically similar species. Therefore the invasion might be more probably observed at intermediate levels of food renewal.

Our results clearly contradict other modeling studies (Gilpin and Case, 1976; Case, 1990, 1991), which indicated, that the more number of competitors in the community, the lower the probability of invasion. We explain this by the fact that the above authors did not take into account differences between individuals within the population. If all the individuals are absolutely identical that excludes the possibility of shift of the competitive advantage from one species to another. Individual differences and age structure of the population provides more chances for species to survive under the effects of limiting factors such as food deficit.

Based on our results, we propose that the level of food renewal determines the community structure and the number of each species inhabiting it and also significantly affects the invasion processes. Low diversity should be expected in oligotrophic (low food levels in our model) and eutrophic (high food levels in our model) water bodies. Species with high competitive ability should probably dominate in oligotrophic water bodies, and only superior competitors (species with lowest equilibrium food concentrations, *K*-strategers) had a chance to invade these communities. In our study, that is species 1. Eutrophic water bodies may be inhabited mostly by species with high growth rates (*r*-strategers). Therefore, only invaders which can rapidly increase their numbers at temporary rises of food concentrations can survive. In our study, that is species 5, the largest species. Mesotrophic water bodies (the intermediate food concentrations in our model) might provide conditions for coexistence and invasion of species with a greater range of strategies resulting in higher biodiversity. However, these conclusions require further study and experimental support.

Acknowledgments

We thank Prof. Dmitry S. Pavlov and Dr. Yuri Yu. Dgebuadze for valuable help and continuous support in this research.

References

- Allan J. D. Balancing predation and competition in cladocerans // Ecology, 1974, v. 55, № 3, 622—629.
- Ayala F. J. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion // Nature, 1969, v. 224, 1076—1079.

- Brian M. V. Exploitation and interference in interspecies competition // *Journal of Animal Ecology*, 1956, 25, 339—347.
- Case T. J. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition // *Biological Journal of the Linnean Society*, 1991, v. 42, 239—266.
- Case T. J. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1990, v. 87, 9610—9614.
- Darwin C. On the origin of species by means of natural selection, London: H. Frowde, 1905.
- Diehl S., Feibel M. Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory // *The American Naturalist*, 2000, v. 155, № 2, 201—218.
- Drake J. A. Models of community assembly and the structure of ecological landscapes // In: Hallam, T. G., Gross, L. J. and Levin, S. A. (eds). *Mathematical ecology: proceedings of the autumn course research seminars*. International Centre for Theoretical Physics, Miramare-Trieste, Italy, November 24 — December 12, 1986, Singapore: World Press, 1988, 585—605.
- Drake J. A. The mechanics of community assembly and succession // *Journal of Theoretical Biology*, 1990, 147, 213—233.
- Elton C. S. The ecology of invasions by animals and plants, Methuen, London, 1958.
- Fox J. W., Morin P. J. Effects of intra- and interspecific interactions on species responses to environmental change // *Journal of American Ecology*, 2001, v. 70, 80—90.
- Ghilarov A. M. Coexistence of related species of the genus *Daphnia* (Cladocera, Crustacea): one more expression of the plankton paradox // *Doklady AN SSSR*, 1981, v. 257, № 1, 251—253 (in Russian).
- Ghilarov A. M. The size structure of three size populations of *Daphnia cucullata* (Crustacea, Cladocera) and its relation with the population dynamics // *Zoologicheskii Zhurnal*, 1981, v. 59, № 12, 1781—1791 (in Russian).
- Gilpin M. E., Case T. J. Multiple domains of attraction in competition communities // *Nature*, 1976, v. 261, 40—42.
- Gliwicz Z. M. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake // *Ekologia Polska*, 1977, v. 25, № 2, 179—225.
- Ivlev V. S. Experimental ecology of fish feeding, Kiev: Naukova Dumka, 1977 (in Russian).
- Knops J. M. H., Griffin J. R., Royalty A. C. Introduced and native plants of the Hastings reservation central coastal California: a comparison // *Biological Conservation*, 1995, v. 71, 115—123.
- Kruger F. J., Breytenbach, G. J., MacDonald I. A. W., Richardson D. M. The characteristics of invaded Mediterranean-climate regions // In: Drake J. A., Mooney H. A., DiCasteri F. et al. (eds), *Biological invasions: a global perspective*. Chichester: Wiley, 1989, 181—213.
- Lampert W., Schober U. The importance of «threshold» food concentrations // Kerfoot W. C. (ed.), *Evolution and ecology of zooplankton communities*, University press of New England, 1980, 264—267.
- Law R., Morton R. D. Permanence and the assembly of ecological communities // *Ecology*, 1996, v. 77, 762—775.
- Lawlor L. R. Direct and indirect effects of n-species competition // *Oecologia*, 1979, v. 43, 355—364.

- Levine J. M., D'Antonio C. M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invisibility // *Oikos*, 1999, v. 87, 15—67.
- Levine S. H. Competitive interactions in ecosystems // *American Naturalist*, 1976, v. 110, 903—910.
- Lotka A. J. Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.
- Matveev V. F. An estimation of competition between three zooplankton (Cladocera) species in field conditions using multiple regression analysis // *Zhurnal Obshchei Biologii*, 1976, v. 37, 822—830 (in Russian).
- McCann K. Density-dependent coexistence in fish communities // *Ecology*, 1998, v. 79, № 8, 2957—2967.
- Morin P. J. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs // *Ecology*, 1999, v. 80, 752—760.
- Neill W. E. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization // *Ecology*, 1975, v. 56, 809—826.
- Post W. M., Pimm S. L. Community assembly and food web stability // *Mathematical Bioscience*, 1983, v. 64, 169—192.
- Riley G. A. Marine Biology // In: Proceedings of the first international interdisciplinary conference, American Institute of Biological Science, 1963, 69—70.
- Robinson J. V., Valentine W. D. The concepts of elasticity, invulnerability, and invadability // *Journal of Theoretical Biology*, 1979, v. 81, 91—104.
- Romanovsky Yu. E., Feniova I. Yu. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // *Oikos*, 1985, v. 44, № 2, 243—252.
- Stone L., Roberts A. Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors // *Ecology*, 1991, v. 72, 1964—1972.
- Tilman D. Tests of resource competition theory using four species of lake Michigan algae // *Ecology*, 1981, v. 62, № 3, 802—815.
- Utida S. Population fluctuation, an experimental and theoretical approach // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 1957, 139—151.
- Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi // *Mem. Accad. Lincei.*, 1926, v. 6, № 2, 31—113 (in Italian).
- Weglenska T. The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity, and production of planktonic crustacean filtrators // *Ecol. Polska*, 1971, v. 19, 427—47.

ABOUT SPONTANEOUS EXPANSION OF AREAS OF SOME PONTO-CASPIAN SPECIES ON RESERVOIRS CASCADES

Antonov P. I., Kozlovsky S. V.

*Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS,
445003, Komzina St., 10, Togliatti, Russia,
E-mail: star@infopac.ru; ecolog@attack.ru*

Now the Middle Volga reservoirs are inhabited by about 20 invader species — representatives of invertebrates and vertebrates. One occurrence was result of large acclimatization works for increase of fishes forage reserve, others have expanded areas spontaneously. Brightest of last are *Dreissena bugensis* (Andr.) [Mollusca, Bivalvia] and the tyul'ka (kilka) (*Clupeonella cultriventris* Svetovidov) [Pisces]. Some species Gobiidae and Syngnathidae [Pisces] are less appreciable.

Prior to the beginning 1940, the mollusk *D. bugensis* area was limited to small territory in the south of Ukraine: by the Yuzhnyi (Southern) Bug River (Nikolaev City), where it was the first time open and described N. I. Andrusov (1897) in 1890, the Bug estuary (Markovsky, 1954 et al.) and the Ingulets River at down stream (Zhuravel, 1951). In process of the Dnieper hydroelectric power station (HPS) cascade construction it was installed in reservoirs, where began gradually to dominate above a before more widespread related species — *D. polymorpha* (Pall), and to supersede it in some biotopes (Zhuravel, 1955, 1967; Lubyayov, Zolotharyova et al., 1976).

The development of a inter-basin channels network in Ukraine has given new opportunities for expansion areas to many kinds of aquatic species (Hydrobiology of channels of the Ukrainian SSR, 1990; Kharchenko, 1995, etc.), though long time *D. bugensis* did not attract the somebody's special attention. Prior to the beginning 1990 years was totaled no more than 30—40 publications, where it is even mentioned. Now number of publications has come nearer to 200 and is steadily increased, that illustrates significant increase of interest to this kind in connection with sharp area expansion. Almost simultaneously mollusk for the first time was found out in the Volga (Antonov, 1993), Dnester (Shevtsova, 1998) river basins and in Great lakes of Northern America (MacIsaac, 1994).

In the Volga River basin for the first time we found *D. bugensis* on September 3, 1992 in the Kuibyshev reservoir Priplotinny reach, and in five days in 125 kms from a Kuibyshevsky HPS dam down, in the Saratov reservoir (Antonov, 1993). In 1993 mollusk was found at Sengilej city, that is 100 km

upstream from its first detection (Antonov, 1996).¹ Subsequently *D. bugensis* was found in a Volga river mouth — by 1994 (Orlova et al., 1999) and far in up stream in Rybinsk — 1997 (oral message G. I. Biochino) and in Gorky, Rybinsk and Uglich reservoirs — 2000 (Orlova, Shcherbina, 2001). Apparently, *D. rostriformis* (Desh), found out in Kuibyshev reservoir in 1998—2000 (Kalayda, Yakovlev, 2001), most likely same *D. bugensis*. In 2001 mollusk was found out by us already in inflow of the second order mouth — Bolshaya (Large) Kinel River, which is in 50 km above Samara River, confluence in the Saratov reservoir.

The assumption of an opportunity penetration *D. bugensis* in the Volga River basin with fouling communities on courts was stated P. A. Zhuravel (1955). On probability of moving from various local settlements this or that of technogenous origin, truth in relation to *D. polymorpha*, specified still N. K. Decksbach (1935). Apparently, this way can be basic now. So, in 1992 in the Saratov reservoir only began to be formed a *D. bugensis* population, the individuals age did not exceed 1 year, the share in joint settlements with the native — *D. polymorpha* on a river-bed did not exceed 4,5%, and in island lake Goose — less than 0,5%. However, in Kuibyshev reservoir located in the Volga upstream, already existed long-term settlements with up to 4+ years and of 23—30 mm sizes individuals, making from a both mussels kinds aggregate number 54% in Priplotinny Reach and 29% at Sengiley city. And it is possible to explain speed of moving quagga mussel on Volga river system hardly by other reasons.

But it is impossible to exclude and consecutive moving *D. bugensis* on system: Dneprodzirzinsky reservoir, channels of Dnieper-Donbass and Seversky Donets — Donbass, the Seversky Donets and Don rivers, Volga — Don Channel, and further by various ways downwards and upwards on the Volga River.

The researches in the Saratov reservoir in the 1998 which has been carried out in places of the first detection *D. bugensis*, testify, that the opportunistic settlers became here mass and in some places considerably has pressed of the aboriginal, making in settlements, in particular on a river-bed, from 92 up to 99,8% from an aggregate number mussels. For the Dnieper River mouth we have established, that the domination *D. bugensis* in joint settlements with *D. polymorpha* decreases in biotopes on a gradient from places with running water to stagnant. Apparently, in the Volga-Kama cascade reservoirs should be expected similar biotops differentiation of these two kinds at some *D. bugensis* general domination, what can illustrated the data on the less running water island lake Goose, where the quagga mussel share is much lower, than on a river-bed — from 55 up to 88% of an aggregate number.

Invade naturalization has affected on biocenotics relations in the fouling fauna. Before occurrence *D. bugensis*, in *D. polymorpha* settlements in mass

¹ In article is wrongly specified by 1994.

amount lived *Corophium curvispinum* (G. O. Sars) [Crustacea], which now is not found out by us here in settlements mussels.

Tyul'ka *C. cultriventris* — a pelagic brackish water schooling fish, which first in plenties and is high on Ponto-Caspian rivers did not migrated. It met about Nikopol city in the Dnieper River, from a mouth about Vol'sk City in Volga (Berg, 1948), and, probably, and up to Ulyanovsk (Evlanov, Kozlovsky, Antonov, 1998). After reservoirs cascades creation the moving and the increase of a freshwater tyul'ka population number went by high rates. In some Dnieper reservoirs it has trade number achieved per 1960.

In the Kuibyshev reservoir's tyulka for the first time was found out in 1963, by 1966 was already distributed on all reservoir (on Volga — about Cheboksary, on Kama — about Chistopol). And in 1967 in Kuibyshev reservoir pelagic catches the densities tyulka made 71,5% from general number of the caught fishes (Sharonov, 1971). The especially large congestions were formed in gulfs at mouths of inflows: in 1977 here for 5 minute pelagic catching was caught till 10—15 th. individuals, or 15—20 kg (Kozlovsky, 1983). To 1974 tyulka has occupied all suitable sites of the cascade on Kama (Pushkin, Antonova, 1977). On Volga—in 1968 up to the Sura river mouth (Sharonov, 1971), «has had a rest», probably, expecting filling of the Tschoboksary reservoir (according to M. I. Bazarov personal communication, in 1982 some individuals was met in the Gorky reservoir), and from middle of 1980-th it was fast occupied Gorky, Rybinsk and Ivankovo reservoirs (Yakovlev et al., 2001).

The high ecological plasticity and competitiveness of a kind, forage abundance, weak predators press has tyulka allowed in rather short term to master extensive territory and to become a mass fish in all reservoirs. Fears (Sharonov, 1968 a, b; et al.), that it will press many natives, basically were not justified. With tyulka occurrence the conditions of a predators feed were improved, more full used the zooplankton fodder base (Kozlovsky, 1987; Shevchenko, 1991). Thus, there was no appreciable oppression anybody from the natives even a few similar on ecology (*Pelecus cultratus*, *Abramis ballerus*, *Alburnus alburnus*). The development of their populations was limited first of all by own adaptation abilities in enough specific conditions of reservoirs.

Now in the Dnieper reservoirs the average absolute number of a population makes 20 billion individuals (annual trade fishery catch, on the average, more than 6 th. tons) (Shevchenko, 1991), that is comparable to the maximal parameters for one only Kuibyshev reservoir in the Volga cascade (Kozlovsky, 1987). Nevertheless, in last tyul'ka there is no large trade importance, apparently basically, by virtue of traditional orientation to other kinds.

To the Ponto-Caspian brackish water fishes concern also black-striped pipefish *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald, stellate tadpole goby *Benthophilus stellatus* (Sauvage), tube-nose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas), round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas), monkey goby *Neogobius fluviatilis* (Pallas), Caspian big-headed goby *Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev, which expansion also is observed in cascades of reservoirs.

The monkey goby *N. fluviatilis* was the usual inhabitant of Caspian freshwater sites, Azov Sea and of inflowing river deltas. In the Volgograd reservoir as the new fauna element for the first time it was marked per 1960-th years (Nebolsina, 1975), and in 1980-th is found out in the Saratov reservoir (Kozlovskaya, 1997).

The Caspian big-headed goby *N. iljini* as well as the previous kind in 1970 for the first time was marked much above than mouth of Volga by F. K. Gavlena (1977) in the Volgograd reservoir, and then in 1982 in the Saratov reservoirs by S. I. Kozlovskaya (1997). This kind prefers biotops on stony and dense sandy bottoms in a coastal zone and hardly will achieve high number in reservoirs.

The round goby *N. melanostomus* is widely distributed in Caspian, Azov and Black Seas, meets also in the bottom sites of the running rivers. Before it not migrated is higher than area of Volgograd city (Krasnoarmeysk) on the Volga river (Berg, 1948), though S.M. Shikleev (1951) results the data on round goby catching on Middle Volga and inflows long before formation of reservoirs. In the modern period in the Kuibyshev reservoir for the first time it was found out in area of the Togliatti port (1968) and in an average part of Priplotinny reach (Gavlena, 1970), and then and in the Saratov reservoir (Gavlena, 1971). This kind has got accustomed in Kuibyshev reservoir and is successfully spawning. In opinion of E. P. Tsiplakov (1974), found out in reservoir, gobies have not Caspian, but Azov-Black Sea origin. He stated, that round goby, as well as stellate tadpole goby, began to meet in the Kuibyshev reservoir after delivery mysid from Tsimlansk reservoir and the Don River mouth and per the first years their basic weight met in areas of release mysid or below. Further round goby became usual, practically, in all of the Volga reservoirs cascade and the its number has increased. There is it as in river-bed sites depth up to 30 m deep, and on muddy sand with depths of 5—10 meters, frequently numerous on coastal sandy and stony biotopes.

The stellate tadpole goby *B. stellatus* — fine relict goby, representative of a Ponto-Caspian sea faunistic complex. In the sea adheres sandy and coquina shell rock of adjournment, in the rivers lives and on oozy bottoms. Probably, stellate tadpole goby is delivered in Kuibyshev reservoir, as well as needle — fish, together with myzids from delta of Don and Tsimlanskoe reservoir. The basic places of concentration of this fish per the first years were marked in areas of spring release mysid (Tsyplakov, 1974). In Kuibyshev reservoir stellate tadpole goby for the first time was caught by bottom trawl in Undory reach (1970) on depth of about 30 m (Gavlena, 1973). In October, 1976 the significant expansion area upwards on reservoir up to the bottom sites Kama and Volga reaches and down to area of Ulyanovsk City (Kozlovsky, 1978). In the Saratov reservoir it was found much later (Ermolin, 1980). This goby feeds on chironomid larvae, small mollusks, amphipods, bottom copepods. In turn it have a significant role in a Volga zander feed, and also makes a part of a zander, burbot and some other fishes diets.

The tube-nosed goby *P. marmoratus* is higher than of a Volga mouth to

the present time is found out only in the Saratov reservoir in 1982 (Kozlovskaya, 1997), and then and in its inflows (Evlanov et al., 1998). At the same time, in middle 80 years this kind was found out in pool of the Moscow River (Sokolov, Tsepkin, 2000).

The black-striped pipefish initially lived in freshwater sites of the seas among coastal vegetation. After of the Tsimlyansk reservoir formation the black-striped pipefish has penetrated into the top Don, meets in the Dnieper cascade (Zhuravel, 1963). On Volga the first specimen was caught in the Kuibyshev reservoir (1962) in the Suskan gulf, second — in 1967 under Ulyanovsk (Sharonov, 1971; Gavlena, 1974). The black-striped pipefish has got accustomed in reservoirs of Middle and Lower Volga and became a constant component of ichthyofauna. More often meets in gulfs with macrophyte vegetation bed. In opinion F. K. Gavlena (1974) and on our data (Evlanov et al., 1998) the black-striped pipefish, is more probable than everything, was delivered together with mysids, which introduced from a Don mouth and the Tsimlyanskoe reservoir for improvement of fodder base of Volga reservoirs. In the Lower Volga, lives Caspian subspecies *S. n. caspius* Eichwald, but till now its moving in reservoirs of Volga it is not revealed.

Dynamics of detection mussel, tyulka, gobies and black-striped pipefish in of Volga-Kama cascade reservoirs shows, that some (*C. cultriventris*, *N. fluviatilis*, *N. iljini*) gradually and consistently rose from the lower reaches of the rivers on the new habitat, others (*D. bugensis*, *B. stellatus*, *P. marmoratus*, *S. nigrolineatus*), it is more probable than everything, were by a by-effect of acclimatization works, were settled with ballast waters of courts etc. Probably, that the occurrence *N. melanostomus* in the Moscow — river basin per 1980-th (Sokolov, Tsepkin, 2000), has the same reason, since gradual progress upwards on the Volga cascade after detection in the Kuibyshev the reservoir (1968) during this period was not marked and only by 2000 a kind has achieved Rybinsk reservoir (Slynko, 2001). Essential deterioration of habitat conditions or replacement from fauna of any aboriginal kinds (except for *D. polymorpha*)¹ in connection with Ponto-Caspian invasive species is not marked (Kozlovsky, 1987; Evlanov et al., 1998). It is quite possible, that here they have occupied some ecological niches, only poorly mastered by the natives, of such specific reservoirs, as reservoirs.

References

- Andrusov N. I. The fossil and living Dreissensidae of the Euroasia // Tr. SPb Obsch. Estestv., Otdel Mineral., 1897, v. 25, 687 p. + Resume, 115 p. (In Russian).
Antonov P. I. About penetration of bivalve mollusk *Dreissena bugensis* (Andr) in the Volga

¹ *D. polymorpha* only historically recently became the widely widespread kind of the Ponto-Caspian river's basins and, thus, as is an invasive species.

- Reservoirs // In: Ecological problems of the large rivers basins. Int. Conf. Tez. Dokl., Togliatti, Russia, 6—10 September, 1993, Togliatti: IEVB RAS, 1993, 52—53 (in Russian).
- Antonov P. I. New two-folding mollusk *Dreissena bugensis* (Andr.) for the Volga fauna // In: Problems of hydrobiology of continental waters and their malacofauna. Int. Meet. Tez. Dokl., St.-Petersburg, 1996, 9—10 (in Russian).
- Berg L. S. Freshwaters fish of USSR and adjacent countries, Moscow-Leningrad: Nauka, 1948, Part 1, 468 p. (In Russian).
- Berg L. S. Freshwaters fish of USSR and adjacent countries, Moscow-Leningrad: Nauka, 1949 a, Part 2, 469—925 (in Russian).
- Berg L. S. Freshwaters fish of USSR and adjacent countries, Moscow — Leningrad: Nauka, 1949 b, Part 3, 929—1382 (in Russian).
- Deeksbach N. K. Distribution *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca) and factors causing its distribution // Bull. MOIP, Otd. Biology, 1935, v. XLIV (4), 153—164 (in Russian).
- Evlanov I. A., Kozlovsky S. V., Antonov P. I. Cadastre of the Samara region fishes, Togliatti: IEVB RAS, 1998, 222 p. (In Russian).
- Ermolin V. P. A feed and degree of fodder reservoirs resources use by fishes // Tr. Saratov Otd. GosNIIORKh., 1980, v. 18, 63—77 (in Russian).
- Gavlena F. R. The Caspian round goby *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald) — new element of the Volga fauna // Biol. Vnutr. Wod, Inform. Bull., 1970, № 6, 44—45 (in Russian).
- Gavlena F. K. Ichthyofauna of the Sok river and its inflows // In: Volga — 1, Kuibyshev, 1971, 254—261 (in Russian).
- Gavlena F. K. The black-striped pipefish *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald — new element of the ichthyofauna of the Volga reservoirs // Vopr. Ikhtologii, 1974, v. 14, № 5, 919—920 (in Russian).
- Gavlena F. K. The bighead goby *Neogobius kessleri* (Gunther) in the Volgograd reservoir // Vopr. Ikhtologii, 1977, v. 17, № 2, 359—360 (in Russian).
- Hydrobiology of Ukrainian SSR channels, Kiev: Nauk. Dumka, Inst. Hydrobiology UkrSSR AS, 1990, 240 p. (In Russian).
- Lubyanov I. P., Zolotharyova V. I. Features of biology *Dreissena bugensis* Andrusov-important biofiltrator of the Zaporozhye reservoir // In: Hydrobiological researches of reservoirs self-purification, ZIN AN USSR, Leningrad, 1975, 129—133 (in Russian).
- Kalayda M. L., Yakovlev V. A. Ponto-Caspian invaders in Kuibyshev reservoir (Volga River) // In: U. S.-Russia Invasive Species Workshop. 27—31 August, 2001, Borok, Russia: Book of Abstracts, Yaroslavl, 2001, 74—76 (in Russian).
- Kharchenko T. A. *Dreissena*: area, ecology, biodisturbances // Gidrob. Zhurn., 1995, v. 31, № 3, 3—21 (in Russian).
- Kozlovskaya S. I. The gobies in Saratov Reservoir // Ichthyol. Zhurn., 1997, v. 37, № 3, 420 (in Russian).
- Kozlovsky S. V. New data about *Benthophilus stellatus* (Sauvage) in the Kuibyshev reservoir // Biology of Inland Waters, 1978, № 40, 47—50 (in Russian).
- Kozlovsky S. V. Ecology of the kilka *Clupeonella delicatula caspia* m. *tscharchalensis* (Borodin) and its role in the Kuibyshev reservoir ecosystem // In: Gos. Nauch.—Issled. Inst. Ozer. Rech. Rybn. Khoz., Leningrad, 1987, 203 (in Russian).
- MacIsaac H. Comparative growth and survival of *Dreissena polymorpha* and *Dreis-*

- senae bugensis*, exotic mollusks introduced to the Great Lakes // Journal of Great Lakes Research, 1994, v. 20 (4), 783—790 (in Russian).
- Markovskiy Yu. M. Invertebrate fauna estuarine of the rivers UkrSSR, condition of its existence and way of use. Ch. 2. Dnieper-Bug estuary. Kiev: Ak. Sci. UkrSSR, 1954, 207 p. (In Russian).
- Nebolsina T. K. The Volgograd reservoir // Izv. Gos. Nauch.-Issled. Inst. Ozer. Rech. Rybn. Khoz, 1975, v. 102, 130—147 (in Russian).
- Orlova M. I., Arakelova E. S., Komendantov A. Yu. On the co-occurrence of *Dreissena bugensis* (Andr.) and *Dreissena polymorpha* (Pall.) in Volga delta and at shallow areas of the Northern Caspian sea // In: Yubil. Nauch. Conf. Tez. Dokl., Astrakhan, 1999 (August 23—28), 67—69 (in Russian).
- Orlova M. I., Shcherbina G. Kh. *Dreissena bugensis* (Andr.) (Dreissenidae, Bivalvia): range expansion in Europe, invasion history, patterns and future invasion perspectives // In: U. S.-Russia Invasive Species Workshop, 27—31 August, 2001, Borok, Russia: Book of Abstracts, Yaroslavl, 2001, 152—154 (in Russian).
- Pushkin Yu. A., Antonova E. L. Tiul'ka *Clupeonella delicatula caspia* morpho *tscharchalensis* (Borodin) as a new component of the Kama reservoirs ichthyofauna // Proc. Perm Lab. GosNIORKh, 1977, v. 1, 30—47 (in Russian).
- Sharonov I. V. The area expansion of some fishes in connection with hydroconstruction // In: «Volga — 1». In: 1-st Conf. Izuch. Vodokhran. Bas. Volga. Tez. Dokl., Togliatti, 1968 a, 212—213 (in Russian).
- Sharonov I. V. Dynamics of generations number and growth of a bream in the Kuibyshev Reservoir // In: Biology and Feeding Connections of the Freshwater Invertebrates and Fishes, Leningrad, 1968 b, 151—179 (in Russian).
- Sharonov I. V. The area expansion of some fishes in connection with hydroconstruction // In: 1-st Conf. Izuch. Vodokhran. Bas. Volga, Kuibyshev, 1971, 226—232 (in Russian).
- Shevchenko P. G. The ecologo-morphological characteristic of the tiul'ka *Clupeonella cultriventris cultriventris* (Nordman) and its role in the Dnieper reservoirs ecosystem // Autoref. Diss. Cand. Nauk, Kiev, 1991, 18 p. (In Russian).
- Shevtsova L. V. Hydrobiological studies of the Dniester river: results and perspectives // Gidrob. Zhurn., 1998, v. 34, № 6, 35—44 (in Russian).
- Shiklee S. M. Fish // In: A Nature of the Kuibyshev region, Kuibyshev: Kogiz, 1951, 290—309 (in Russian).
- Slynko Yu. V. Invasive fish species in the Volga river basin // In: U. S.-Russia Invasive Species Workshop. 27—31 August, 2001, Borok, Russia: Book of Abstracts, Yaroslavl, 2001, 204—205 (in Russian).
- Sokolov L. I., Tsepkin E. A. Historic review of anthropogenic changes in ichthyofauna of rivers of Central Russia region (as exemplified by the Moscow River drainage and other rivers Moscow District) // Ichthyol. Zhurn., 2000, v. 40, № 2, 166—175 (in Russian).
- Tsyplakov E. P. The expansion of some fish species in connection with hydroconstruction on the Volga, and with acclimatization work // Vopr. Ikhtologii, 1974, v. 14, № 3, 396—405 (in Russian).
- Yakovlev V. N., Dgebuadze Yu. Yu., Kiyashko V. I., Slynko Yu. V. Morpho-biological and ecological transformation of Caspian kilka (*Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840) population during her expansion into reservoirs of the Upper Volga // In: U. S.—Russia Invasive Species Workshop, 27—31 August, 2001, Borok, Russia: Book of Abstracts, Yaroslavl, 2001, 256—257 (in Russian).

- Zhuravel P. A.* About *Dreissena bugensis* (Mollusca) from system of Dnieper and its recent occurrence in the Dnieper reservoir // Zool. Zhurn., 1951, v. XXX (2), 186—188 (in Russian).
- Zhuravel P. A.* About estuarian fauna of the Dnieper reservoir complex after its restoration // Bull. Dnepropetrovsk Nauch.-Issled. Inst. Hydrobiology, 1955, v. XI, 121—145 (in Russian).
- Zhuravel P. A.* About importance of channels and reservoirs of the USSR south in moving the estuarian fauna complex representatives (Caspian, relict) (preliminary message) // Tr. VGBO AN USSR, 1963, v. XIV, 263—268 (in Russian).
- Zhuravel P. A.* On Settling of the Bug *Dreissena* in Artificial Reservoirs // Gidrob. Zhurn., 1967, v. III, № 2, 87—90 (in Russian).

PLANTS

SPATIAL AND TEMPORAL DISTRIBUTION OF DIATOM ALGAE INVADING THE VOLGA RIVER BASIN²

Korneva L. G.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru*

The Volga River is the largest European River, having the length of 3530 km and the catchment area of 1.360.000 km². Recently, the Volga River represents a chain of 9 reservoirs. Uglich, Rybinsk reservoirs belong to the Upper Volga, Gorky, Cheboksary and Kuibyshev reservoirs belong to the Middle Volga, while Saratov and Volgograd belong to the Lower Volga. The Volga River reservoir system lies in three major geographic regions: forest, steppe and desert belts. The process of creation of the Volga river reservoirs was quit long. It was started in 1937 and finished in 1981 (Table 1).

Table 1

Some biolimnological characteristics of the Volga basin reservoirs

Parameters	Reservoirs								
	Upper Volga				Middle Volga			Lower Volga	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Year of creation	1963	1937	1940	1941	1955	1981	1957	1969	1961
Surface area, km ²	1670	327	249	4550	1591	1270	6450	1830	3120
Total volume, km ³	6.5	1.1	1.2	25.4	8.8	4.6	57.3	12.9	31.4
Maximal depth, m	17	19	19	28	22	13	41	33	41
Average depth, m	3.9	3.4	5.0	5.6	5.5	6.1	8.9	7.3	10.0
Water turnover time, year ⁻¹	0.8	7.9	9.8	1.4	6.0	24.3	4.2	19.1	8.0
Trophic state	M	E	M	M-E	E	E	M-E	M	M

Notes. M — mesotrophic type, E — eutrophic type. Reservoirs: 1 — Sheksna, 2 — Ivankovo, 3 — Uglich, 4 — Rybinsk, 5 — Gorky, 6 — Cheboksary, 7 — Kuibyshev, 8 — Saratov, 9 — Volgograd.

² Translated by D. Pavlov.

The reservoirs differ in their surface areas (249—6450 km²), total volumes (1,1—57,3 km³), maximum (13—41 m) and average (3,4—10,0 m) depths, water turnover times (1,4—24,4 year⁻¹) and trophic states. Average maximum chlorophyll concentrations (for the period of 1989—1991) vary from 7,7 (the Volgograd reservoir) to 33,8 µg l⁻¹ (the Gorky reservoir) (Mineeve, 1995). During 1969—1974 average water mineralization increases gradually from the Upper (214 mg l⁻¹), Middle (261 mg l⁻¹) to the Lower Volga (286 mg l⁻¹) (The Volga and its life, 1978). To the North of Rybinsk Reservoir the interconnected Sheksna Reservoir is situated having lower mineralization (124 mg l⁻¹) (Bylinkina et al., 1982).

The creation of the reservoirs lead to changes in hydrological and hydrochemical regimens of the Volga river. The water turnover time was decreased (Matarzin et al., 1987), the trophic state was increased (The Volga and its life, 1978) and the water ionic composition was changed (Tarasov and Beschetnova, 1987). In particular, according to the long-term observations data (1935—1980), in the Lower Volga, mean mineralization increased from 261 to 303 mg l⁻¹, the concentrations of chlorides increased from 19,8 to 35,8 mg l⁻¹, of sulfates from 9,8 to 60,7 mg l⁻¹. At the same time, the ammonium nitrogen concentration was decreased while the nitrate nitrogen concentration was increased. The increase in sulfates and nitrates was observed in 80 s of the last century, in the Upper Volga (Ivankovo Reservoir) (Bylinkina et al., 1993). According to new information (1980—2000) significant increase of the mineral nitrogen (due to increase in nitrates) in waters of the Volgograd reservoir was noted (Shashulovskaya, Kotlyar, 2001).

Above mentioned changes influenced greatly the phytoplankton composition of the Volga river basin reservoirs. The main transformations concern the composition of two important components of the algal community, blue-greens and diatoms (The Volga and its life, 1978). However, the most obvious changes concern the diatoms.

In 1964—1969 in the all Volga reservoirs a new euryhaline species (Lange-Bertalott, 1996), *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.). *Bethge* (= *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl.) was registered (Kuzmin et al., 1970). This species can be found in waters within wide range of salinity (0—30‰), with optimum at 1‰ (Paasche et al., 1975) and is a characteristic of high-trophy waters (Okhapkin, 1994). Its appearance coincided with final impoundment of the main big reservoirs of the Volga-Kama cascade. Before first record in the reservoirs, mass development of *Skeletonema subsalsum* were noted in 1954—1964 in North Caspian (Proshkina-Lavrenko and Makarova, 1968). This species is also a common representative of the Azov Sea (Proshkina-Lavrenko, 1963). The highest biomass of this species was recorded in the Lower Volga where its biomass reached 4,2 mg⁻³ (Voloshko, 1972). In 1970—1975 maximal abundance and biomass (1,6—13,5×10⁶ cells l⁻¹ and 0,3—5,7 gm⁻³ respectively) of this species in the Volga reservoirs were recorded during the summer-autumn season (Genkal and Kuzmin, 1980). The highest values were recorded in the Middle and Lower Volga reservoirs.

According to the long-term observations, during the period of 1962 to 1981 maximal abundance of *Skeletonema subsalsum* was significantly increasing (Figure 1). During 1976–2000 maximal values of the abundance of this species in the Volga phytoplankton decreased comparing to 70-s. In the summer-autumn season in the Upper Volga reservoirs, its highest values of abundance and biomass reached $4,3 \times 10^6$ cells l^{-1} and $1,3 \text{ gm}^{-3}$, respectively (Table 2). These values decreased in the direction from the Upper to the Middle ($2,7 \times 10^6$ cells l^{-1} and $0,670 \text{ gm}^{-3}$) and the Lower Volga ($1,6 \times 10^6$ cells l^{-1} , $0,275 \text{ gm}^{-3}$).

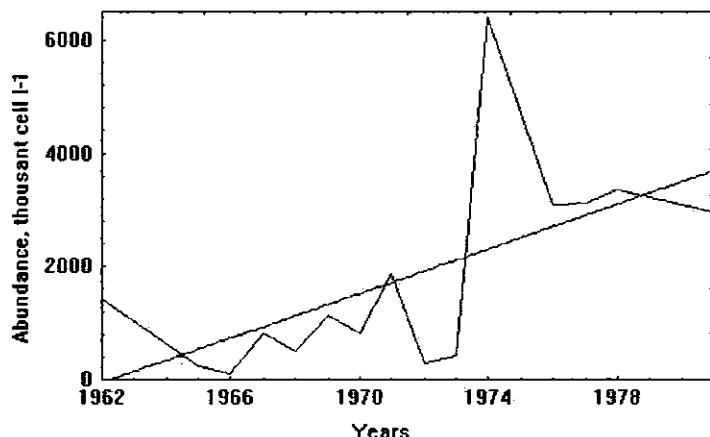


Figure 1. Long-term changes in maximal abundance of *Skeletonema subsalsum* in the Rybinsk reservoir phytoplankton

In the Sheksna Reservoir *Skeletonema subsalsum* was found for the first time in 1976–1977 (Korneva, 1989). In this reservoir its maximal abundance was not exceeded $0,8 \times 10^6$ cells l^{-1} and $0,124 \text{ gm}^{-3}$ (Table 2).

In 1969–1972 the representative of the Caspian and Aral seas flora, *Thalassiosira incerta* Makar., became common for the Volga river phytoplankton (Makarova et al., 1976). The abundance of this species was increasing downstream from the Kama river mouth and the Kuibyshev Reservoir. Maximal average values (up to 100×10^3 cells l^{-1}) were found in the Lower Volga. Recently, in the all Volga river reservoirs, 4 brackish-water species of the *Thalassiosira*: *T. incerta*, *T. pseudonana* (Hust.) Hasle et Heimdal., *T. weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle and *T. guillardii* Hasle are presented (The Volga and its life, 1978; Genkal, 1992). In 1985–1986 *Talassiosira proschkiniae* Makar., was found near the Volga river mouth. Earlier, this species was recorded only in the Caspian Sea (Genkal and Labunskaya, 1992). Recently, in the Middle and Lower Volga reservoirs, two other species of the genus *Thalassiosira*: *T. faurii* (Gasse) Hasle and *T. gessneri* Hust. (Genkal and Korneva, 2001) were found.

**Maximal abundance and biomass of *Skeletonema subsalsum*
in the Volga river reservoirs (1976—2000)**

Reservoirs	Date	Abundance, 10^3 cells l^{-1}	Biomass, gm^{-3}
Ivankovo	August 1991	3660	0.987
Uglich	August 1991	4250	0.860
Rybinsk	June 1978	3360	1.294
Sheksna	September 1977	813	0.124
Gorky	August 1992	1200	0.301
Cheboksary	June 1991	2530	0.454
Kuibyshev	August 1991	2700	0.670
Saratov	August 1991	1450	0.275
Volgograd	August 1990	1630	0.212
Lower Volga	August 1990	1072	0.168

However, all these species, except for *Thalassiosira incerta*, are very innumerable in the Volga river. In 1990 in the Kuibyshev reservoir a representative of the marine flora, of genus *Hemiaulus*, was found.

Since 1986 a new diatom species, *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust., is recorded in the Volga river reservoirs. This species is a cosmopolite, halophyllic and prefers eutrophic waters (Krammer and Lange-Bertalot, 1991; Van Dam et al., 1994). For the first time it was found in the Saratov reservoir (Zelenevskaya, 1998). In 1988—2000 *Actinocyclus* was found in the all Volga river reservoirs, except for Uglich (Genkal et al., 1992; Genkal and Elizarova, 1996; Genkal et al., 1999; Labunskaya, 1999; Korneva, 2001). Highest numbers of *Actinocyclus normanii* were noted in the reservoirs of the Middle, Lower Volga and unregulated part of the Lower Volga (Table 3). The number and the biomass of this

Table 3

**Maximal abundance and biomass of *Actinocyclus normanii*
in the Volga River reservoirs in 1989—2000**

Reservoir	Date	Abundance, 10^3 cells l^{-1}	Biomass, gm^{-3}
Ivankovo	August 1997	Solitary specimens	
Rybinsk	June-July 1995	136	0.880
Sheksna	August 1994	362	5.604
Gorki	August 2000	0.5	0.007
Cheboksary	August 1991	0.5	0.005
Kuibyshev	August 1991	396	4.215
Saratov	August 1991	1092	9.307
Volgograd	August 1991	317	3.229
Lower Volga	August 1991	3881	13.423

species were decreasing along the Volga River channel profile in the northward direction. As a border of abundant development of this species, as well as of *Thalassiosira incerta*, was the Kama River mouth (Korneva, 2001). However, maximal number and biomass of *Actinocyclus* in the Sheksna Reservoir (Beloye Lake), situated far to north, were close to that one found in the southern Kuibyshev and Volgograd reservoirs.

Anthropogenic transformation of the Volga River flow lead to the increase in abundance of an aboriginal limnophilic species *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. (= *Melosira binderana* Kütz.). This species is a cosmopolite, indicator of high trophy waters, but is indifferent to the water salinity (Krammer and Lange-Bertalott, 1991, Van Dam et al., 1994). Its number, even in the first years of creation (1955—1957) of the Ivankovo, Rybinsk and Gorky reservoirs was several orders higher than in the unregulated part of the Middle and Lower Volga (Priymachenko, 1973). According to the long-term observations, maximal abundance of this species in the Rybinsk Reservoir was increasing significantly during 1954 to 1981 (Figure 2). During 1978—2000 the maximal value of abundance were recorded in the Rybinsk Reservoir (Table 4).

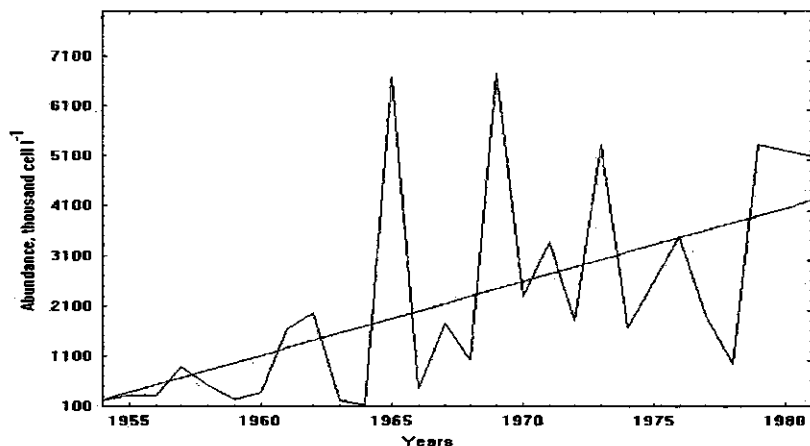


Figure 2. Long-term changes in the maximal abundance of *Stephanodiscus binderanus* in the Rybinsk Reservoir phytoplankton

However, during 1989—2000 the abundance of *Stephanodiscus binderanus* in these reservoirs decreases. The abundance did not exceed $5,9 \times 10^6$ cells l^{-1} and biomass $2,5 \text{ gm}^{-3}$. In 1980—1990s a trend of decreasing intensity of vegetation of this species became also evident in the Gorky reservoir (Okhapkin et al., 1997). The data obtained during the expedition along the whole Volga River carried out in 1989—1991 has shown that in the Upper Volga reservoirs its maximal abundance reached up to $5,9 \times 10^6$ cells l^{-1} and biomass $2,8 \text{ gm}^{-3}$, in the Middle Volga reservoirs, $0,7 \times 10^6$ cells l^{-1} and $1,7 \text{ gm}^{-3}$.

respectively, while in the Lower Volga reservoirs and in the unregulated part of the river, 62×10^3 cells l^{-1} and 0.12 gm^{-3} . The abundance of this species shows the same mode since 50-s, i. e. decrease in the southward direction.

Table 4

**Maximal abundance and biomass of *Stephanodiscus binderanus*
in the Volga River reservoirs in 1978—2000**

Reservoir	Date	Abundance, 10^3 cells l^{-1}	Biomass, gm^{-3}
Ivankovo	August 1990, 1991	162	0.087
Uglich	August 1978	1173	2.783
Rybinsk	October 1979	5320	12.563
Sheksna	October 1976	883	1.252
Gorky	August-September 1989	620	1.161
Cheboksary	August 1991	410	0.397
Kuibyshev	August-September 1989	704	1.670
Saratov	August-September 1989	62	0.115
Volgograd	August-September 1989	48	0.017
Lower Volga	August 1990	10	0.002

In the end of 60s the species that are the indicators of high water trophy became dominant in the Volga river phytoplankton. These are small-cell species of genus *Stephanodiscus* (The Volga and its life, 1978; Genkal and Kuzmin, 1978). Two of them, *Stephanodiscus hantzschii* Grun. and *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller reached highest abundance in the Volga reservoir phytoplankton. In 1969 (Makarova et al., 1976) average abundance of *Stephanodiscus hantzschii*, as well as of *S. binderanus* was decreasing in southward direction (Table 5). During 1960—1981 maximal biomass of these species in the Rybinsk reservoir increased significantly (Figure 3).

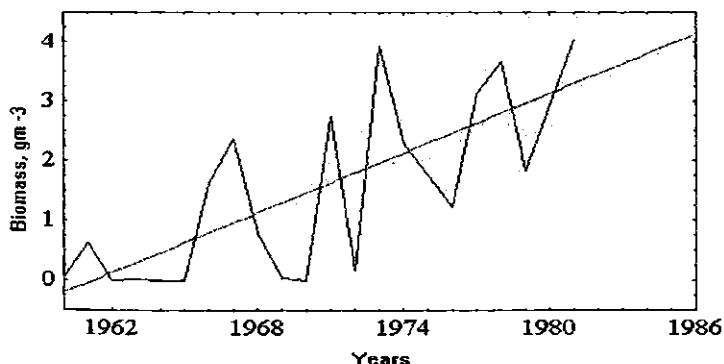


Figure 3. Long-term dynamics of the maximal biomass of the small-cell species of genus *Stephanodiscus* in the Rybinsk Reservoir phytoplankton

In conclusion, the regulation of the Volga River flow resulted in the increased proportion of autochthonous limnophylic diatoms in the algal communities. These species are tolerant to high content of organic matter. The proportion of limnophylic euryhaline species originating from desalinated southern seas was also increased. The abundance of the latter ones increasing since 1978, i.e. when Caspian Sea transgression began (Ivanov, 2000). At the same time, the abundance of aboriginal diatoms decreases in the southward direction, while, as opposite, the abundance of the allochthonous species increases in this direction (Table 5).

Table 5

Average and maximal abundance (10^3 cells l^{-1}) of some diatom species in the Volga river reservoirs

Part of the Volga River	Autochthonous species			Allochthonous species		
	<i>Stephanodiscus binderanus</i>	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>		<i>Thalassiosira incerta</i>	<i>Actinocyclus normanii</i>	<i>Skeletonema subsalsum</i>
	Years of observations					
	1978—2000	1969*	1969*	1989—1997	1969—1975	1978—2000
	Source of data					
	Original data	Makarova et al., 1976	Makarova et al., 1976	Original data	Kuzmin et al., 1980	Original data
Upper	5320	250	0	136	6400	4250
Middle	704	81	34	396	12860	2700
Lower	62	0	55	1092	13510	1630
Unregulated part of the Lower Volga	10	0	100	3881	6820	1072

Notes. * — average abundance.

Acknowledgements

Thanks to Dr. Dmitriy F. Pavlov for translating the text into English. The study was supported by Russian Foundation for Basic Research (project № 01-04-48542).

References

- Bylinkina A. A., Trifonova N. A., Kudryavtseva N. A., Kalinina L. A., Genkal L. F. The hydrochemical regime of the Sheksna reservoir and of the water-bodies of the North-Dvina system // In: Ecological studies of the Volga-Baltic and North-Dvina water systems, Leningrad: Nauka, 1982., 45—76 (in Russian).

- Bylinkina A. A., Kalinina L. A., Genkal L. F., Petuchova L. A. Hydrochemical regimes of Ivankovo reservoir during 1984—1985 // In: Formation and dynamic of fields of hydrological and hydrochemical parameters in inland water bodies and their modeling, St. Petersburg: Hydrometeoizdat, 1993, 183—204 (in Russian).
- The Volga and its life*, Leningrad, Nauka, 1978. 352 p. (In Russian).
- Voloshko L. N. Phytoplankton dynamics in the Lower Volga and in main channels of its delta // *Gidrob. Zhurn.*, 1972, v. VIII, № 3, 28—33 (in Russian).
- Genkal S. I. Atlas of diatom algae of the Volga River plankton, St. Petersburg: Hydrometeoizdat, 1992, 128 p. (In Russian).
- Genkal S. I., Kuzmin G. V. New data on the shell structure of *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) species // *Botanicheskiy Zhurn.*, 1978, v. 63, № 9, 1309—1312 (in Russian).
- Genkal S. I., Kuzmin G. V. On the taxonomy and biology of poorly known freshwater *Skeletonema* Grev. (Bacillariophyta) species // *Gidrob. Zhurn.*, 1980, v. XVI, № 4, 25—30 (in Russian).
- Genkal S. I., Labunskaya E. N. New and interesting diatom algae of the Volga and Caspian sea plankton // *Biologiya Vnutrennikh Vod. Inform.Bull.*, 1992, № 93, 8—14 (in Russian).
- Genkal S. I., Elizarova V. A. *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. New representative of Bacillariophyta in the Rybinsk reservoir // *Biologiya Vnutrennikh Vod. Inform.Bull.*, 1996, № 1, 92—93 (in Russian).
- Genkal S. I., Korneva L. G., Solovyeva V. V. New data on the *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) // *Algologia*, 1999, v. 9, № 4, 58—69 (in Russian).
- Genkal S. I., Korneva L. G. New findings of diatom algae (Centrophyceae) in the Volga reservoirs // *Algologia*, 2001, v. 11, № 4, 457—461 (in Russian).
- Ivanov V. P. Biological resources of the Caspian sea. Astrakhan: CaspNIIRKh, 2000, 100 p. (In Russian).
- Korneva L. G. Plankton algal flora of the Volga-Baltic and North-Dvina water systems. Dep. VINITI №5531—b89. I. D. Papanin Institute of Biologiya Vnutrennikh Vod. Inform.Bull., RAS, Borok, 1989, 70 p. (In Russian).
- Korneva L. G. On the distribution of *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. emend Genkal et Korneva (Bacillariophyta) in the Volga basin reservoirs // *Algologia*, 11, № 3, 334—341 (in Russian).
- Kuzmin G. V., Makarova I. V., Voloshko L. I. On the finding in the Volga of poorly-known diatom alga *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. // *Gidrob. Zhurn.*, 1970, v. 6, № 3, 32—38 (in Russian).
- Labunskaya E. N. Structural changes of the Lower Volga (Russia) phytoplankton in the recent century // *Algologia*, 1999, v. 9, № 2, 70 (in Russian).
- Makarova I. V., Kuzmin G. V., Ryabkova L. P. New data on the fine structure of the frustule of *Thalassiosira incerta* Makar. and *Stephanodiscus tenuis* Hust. (Bacillariophyta) // *News of the lower plants systematics*, Leningrad: Nauka, 1976, v. 13, 28—30 (in Russian).
- Matarzin Yu. M., Kitayev A. B., Kuznetsova L. A. Reservoir hydrochemistry (Hydrological aspects of formation of water content and quality), Perm, 1987, 95 p. (In Russian).
- Mineeva N. M. Formation of primary production of the Volga cascade reservoirs under recent conditions. Phytoplankton pigments // *Vodnye Resursy*, 1995, v. 22, № 6, 746—756 (in Russian).

- Okhapkin A. G. Phytoplankton of the Cheboksary reservoir, Togliatti, 1994, 275 p. (In Russian).
- Okhapkin A. G., Mikulchik I. A., Korneva L. G., Mineeva N. M. Phytoplankton of the Gorky reservoir, Togliatti, 1997, 224 p. (In Russian).
- Priymachenko A. D. The role of reservoirs in the geographic distribution of planktic algae // *Gidrob. Zhurn.*, 1973, v. 9, № 5, 57—61 (in Russian).
- Proshkina-Lavrenko A. I. Diatom algae of the Azov Sea, Moscow-Leningrad: Academy of Sciences of the USSR, 1963, 190 p. (In Russian).
- Proshkina-Lavrenko A. I., Makarova I. V. The planktic algae of the Caspian Sea, Leningrad: Nauka, 295 p. (In Russian).
- Shashulovskaya E. A., Kotlyar S. G. Monitoring of polluting substances in biohydrocenoses of the Volgograd reservoir // In: Fundamental and applied aspects of water ecosystem functioning: problems and prospects of hydrobiology and ichthyology in XX century, Saratov: Saratov University, 2001, 189—193 (in Russian).
- Tarasov M. N., Beschetnova E. I. Hydrochemistry of the Lower Volga during the flow regulation // *Hydrokhimicheskie Materialy*, Leningrad: Hydrometeoizdat, 1987, 120 p. (In Russian).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Bd. 2/3, Teil 3, Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae, Stuttgart, Jena: Gustav Fisher Verlag, 1991, 576 p.
- Lange-Bertalot H. Rote Liste der limnischen Kiesselalgen (Bacillariophyceae) Deutschlands // *Schr. — R. f. Vegetationskunde*, 1996, v. 28, 633—677 (In German).
- Paasche E., Johansson S., Evenses D. L. An effect of osmotic pressure on the valve morphology of the diatom *Skeletonema subsalsum* (A.Cl.) Bethge // *Phycologia*, 1975, v. 14, № 4, 205—211.
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // *Netherlands Journal of Ecology*, 1994, v. 28 (1), 117—133.

DEVELOPMENT OF *SCELETONEMA SUBSALSUM* (A. CL) BETHGE (BACILLARIOPHYTA) IN TWO RESERVOIRS OF THE UPPER VOLGA

Lyashenko O. A.

I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: lyashenk@ibiw.yaroslavl.ru

An euryhaline species *Skeletonema subsalsum* inhabits both marine (including the Caspian Sea) and freshwater bodies. Representatives of genus *Skeletonema* are mainly marine and brackish water species. The data on the algal development in the Volga during the period of reservoirs construction are scarcely (it identification arose some problems and its attribution to Bacillariophyta was debatable (Kuzmin et al., 1970) but they allow to suggest its further development in the Volga reservoirs.

Since 1960s the species has been mentioned among dominant species of phytoplankton in the Lower Volga and Volgograd reservoir (Voloshko, 1969), its presence sometimes notable, was recorded in the other reservoirs of the cascade. In particular, according to the data obtained in of 1964—1969 it was often registered in Rybinsk and Uglich and seldom — in Ivankovo Reservoir (Kuzmin et al., 1970). The part of *Skeletonema subsalsum* in a summer dominating complex of diatoms in the Ivankovo Reservoir has been known since 1970s (The Volga river..., 1978), and in Uglich reservoir it was supported by the data of 1978 (Korneva, 1999).

Development of *Skeletonema subsalsum* in phytoplankton of the Ivankovo and Uglich reservoirs was studied during seasonal observations from May till October 1985—1986 and 1988. Incidental studies were conducted in the Ivankovo Reservoir in 1994—1995 and in the Uglich reservoir in 1994—2000.

The water samples were concentrated by direct filtration through membrane filters and were preserved with modified Lugol's solution. The algae were counted with a light microscope using counting chamber. The biomass was determined as algal volume.

Skeletonema subsalsum was registered in the total water area of the two reservoirs during an ice-free period from May till October but the maximal values of its abundance and biomass were marked in summer (Figure).

In the Ivankovo reservoir abundance ran: in the Ivankovo reach — 12×10^6 cell l^{-1} , in the Volga reach — $3,8 \times 10^6$ cell l^{-1} , in the Shosha reach — 3×10^6 cell l^{-1} correspondingly. In the Uglich reservoir the maximal abundance —

$14,5 \times 10^6$ cell l^{-1} was recorded in July 1986 at $21^\circ C$ in the lower pool of the Ivankovo hydroelectric power station. On average the maximal biomass of *Skeletonema subsalsum* accounted to $1,53$ mg l^{-1} . At that time during two years of three years of seasonal monitoring the maximum quantitative indices of this algae development in the Uglich reservoir reached in autumn. This species is a warm water preferring one (Diatom algae..., 1988) however in 1988 its autumn maximum (on average $0,4$ mg l^{-1}) was observed at water temperature $10-11^\circ C$. In 1997–2000 the abundance of this algae in lower part of Uglich Reservoir was not more then 108×10^3 cell l^{-1} .

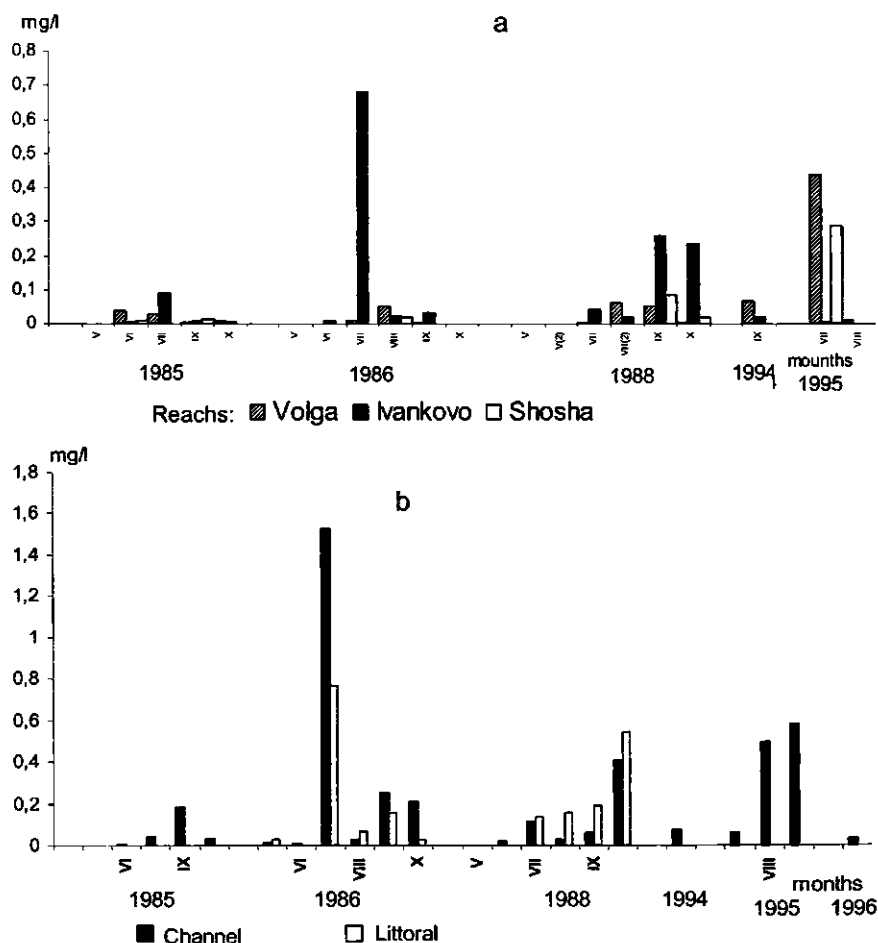


Figure. Changes of biomass of *Skeletonema subsalsum* in Ivankovo (a) and Uglich (b) reservoirs

Skeletonema subsalsum with the *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim. algae from genus *Stephanodiscus* formed dominating complex of diatoms in summer-autumn phytoplankton of the Uglich reservoir and in the neighboring Ivankovo reach of the Ivankovo Reservoir. In the Uglich reservoir its portion amounted to 53% of the phytoplankton biomass in summer and up to 60% — in autumn period. In the Ivankovo reservoir the portion of *Skeletonema subsalsum* in the biomass was somewhat more than 20% during the same periods. In September 1994 and August 1995 it was registered among phytoplankton dominant species in the Volga reach of the Ivan'kovo reservoir (up to 50% of biomass).

A community-forming role of *Skeletonema subsalsum* increased in autumn and ran on average 33% of the total biomass but in summer it didn't exceed 21%. In the Uglich Reservoir during the period of our observations *Skeletonema subsalsum* played a leading role in an autumn complex of diatoms (Lyashenko, 1999).

In the Rybinsk and Gorky reservoirs *Skeletonema subsalsum* is a constant component of phytoplankton cenosis of the reservoir and enters the composition of their dominating complexes mainly during summer-autumn period (Okhapkin et al., 1997; Ecology of phytoplankton in the Rybinsk Reservoir, 1999), thus we can speak about its considerable cenosis — forming role in phytoplankton of all Upper Volga reservoirs.

References

- Ecology of phytoplankton from the Rybinsk reservoir*, Togliatti. 1999, 264 p. (In Russian).
- Kuzmin G. N., Makarova J. V., Voloshko L. N. On finding in the Volga of the not common diatom algae *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A.Cl // *Gidrob. Zhurn.*, v. VI, № 3, 95—97 (in Russian).
- Korneva L. G. Contemporary state of phytoplankton in the Upper Volga reservoirs // In: *Biological resources of the Upper Volga basin: their state and using*, Yaroslavl: YarGU, 1999, 81—91 (in Russian).
- Lyashenko O. A. Seasonal dynamics and long-term changes of phytoplankton and chlorophyll content in the Uglich reservoir // *Biologiya Vnutrennikh Vod.*, 2000, № 3, 52—61 (in Russian).
- Okhapkin A. G., Mikulchik I. A., Korneva L. G., Mineeva N. M. Phytoplankton of the Gorky reservoir, Togliatti, 1997, 224 p. (In Russian).
- The diatoms of the USSR*, Leningrad: Nauka, 1988, v. II, Fasc. 1, 116 p. (In Russian).
- Volga and its life*, Leningrad: Nauka. 1979, 350 p. (In Russian).
- Voloshko L. N. Phytoplankton in the lower Volga and in some main arms of its delta // *Gidrob. Zhurn.*, № 2, 32—37 (in Russian).

HARVESTING-RELATED SOIL DISTURBANCE: IMPLICATIONS FOR BIODIVERSITY AND INVASIVE WEEDS

Neary D. G.¹, Moir W. H.¹, Phillips B. G.²

¹ — *Rocky Mountain Research Station, 2500 S. Pine Knoll Drive,
Flagstaff, AZ, USA,*

E-mail: dneary@fed.fed.us and wmoir@fs.fed.us

² — *Coconino National Forest, 2323 East Greenlaw Lane,
Flagstaff, AZ, USA,*

E-mail: bphillips@fs.fed.us

Introduction

Sustainability is the stewardship goal of nearly every forest manager or agency, but its definition and attributes are complex and open to considerable interpretation (Moir and Mowrer, 1995). Allen and Hoekstra (1994) discussed the concept of sustainability and the difficulty in defining it. Forest sustainability must be defined in terms of society's needs, the professional frame of reference of forest managers, and the ecological models that are used to predict future conditions for natural resources. Although the goals of the Montreal Process and Santiago Declaration are to ensure management of forests for sustainability, the Criteria and Indicators are in essence warning flags to obtain the attention of land managers before ecosystems decline into unsustainability (Moir and Mowrer, 1995).

A key component of the forest sustainability issue is biological diversity. (Kimmins, 1997). It is the first criterion addressed by the Montreal Process. The concern over biodiversity is due to the currently high rate of loss of undisturbed native forests and the extinction of species in these forests, and the intensification of management of secondary forests. Although the greatest threat to forest biodiversity results from permanent conversion of forest lands, vegetation management and harvesting also have the potential to change biodiversity. These changes need to be carefully considered. This is not an easy task since the definitions and attributes of biodiversity are complex and open to considerable interpretation (Westman, 1990; Moir and Mowrer, 1995).

Plant diversity concerns

It is generally accepted that natural disturbance regimes are necessary to maintain native plant species diversity (Hobbs and Huenneke, 1992). The commonly held misperception is that active forest management activities such as harvesting always decrease plant biodiversity. But this is not always the result (Swindel et al., 1983; Pimentel et al., 1992). Decreases in native plant

species diversity are generally linked to increases and decreases in disturbance frequency and intensity, specific ecosystem responses, and changes in the type of disturbance, not necessarily the mechanism of disturbance. Lower plant diversity occurs at either end of the disturbance spectrum, and the highest in the middle (Connell, 1978).

Forests are naturally dynamic ecosystems, whose system states ebb and flow in response to physical, chemical, and biological disturbances (Kauffman et al., 1997). The concern about forest harvesting and site preparation is that the frequency and severity of disturbance could result in a loss of ecosystem integrity, and push ecosystem states, such as plant diversity, permanently into stable, but disturbed and lower levels.

Forest harvesting, and site preparation, have been controversial parts of the biodiversity debate because of their potential to change the frequency, intensity, and type of soil disturbance. A major factor now rising to the forefront of the plant diversity debate is exotic plant species (Westman, 1990). In the past, exotic species that invaded forests after harvesting were thought to be only reforestation and stand management headaches. With the general acceptance of the Montreal Process criteria as international standards for certification of sustainable forest management (Kimmins, 1997), the issue of the impact of invasive, exotic weeds on native plant diversity needs to be examined. The purpose of this paper is to examine the roles and interactions that harvesting and site preparation soil disturbances have with invasive weeds.

Soil disturbance

Most natural and anthropogenic disturbances produce impacts on forest soils. The level and direction of impact (negative or positive) of management-related disturbances depend on: (1) the goals and objectives for land management, (2) ecosystem resistance and resilience, and (3) the severity of the disturbance. Severity is an important concept to consider since it occurs along a spectrum that may or may not occur on the same site and at the same time.

Forest harvesting and its associated reforestation activities produce varying amounts and degrees of impact to the soil. The level of soil disturbance severity produced by harvesting machinery or mechanical site preparation depends on the method, type of machinery used, number of passes by equipment, soil type, the condition of the forest floor, the amount of logging slash, moisture conditions, and degree of soil churning (Neary et al., 2000). Repeated passes by equipment (>2 times) will increase the severity of mechanical damage, especially on wet, fine textured soils (Greacen and Sands, 1980).

Mechanical site preparation can have variable effects on the forest floor that override those of harvesting (Neary et al., 2000). Although logging and mechanical site preparation produce easily visible physical effects, their chemical and biological impacts are more subtle and longer lasting. Nutrient depletion on a site can then lead to reduced growth by native plants, and colonization opportunities for aggressive invasive weeds (Morris et al., 1983).

Plant diversity impacts — harvesting

The majority of the research studies reviewed by Neary et al. (2001), dealing mostly with harvesting impacts reported no change or an increase in plant diversity (Table 1). Of six studies reviewed by Neary et al. (2001) that dealt only with harvesting impacts, none reported a long-term decrease in plant diversity, one documented an increase in plant diversity, three measured no changes, and two had mixed results. Other studies included confounding factors that precluded any simple conclusions on biodiversity.

Very few studies have examined mechanical site preparation in the absence of harvesting. The results of most studies are often confounded by harvesting interactions. For the most part, mechanical site preparation has no long-term effect or increases plant diversity (Neary et al., 2001). In situations where plant diversity declined the first year after harvesting, it either increased or exhibited no change from pre-disturbance conditions over the long-term (Swindel et al., 1983, Michunas et al., 1999).

Table 1

Summary of the effects of harvesting, mechanical site preparation, prescribed fire, and herbicide application on plant diversity from available literature

Activity	Plant Biodiversity Changes			
	Increase	No Change	Decrease	Mixed Results
	Number of Reports			
Treatment, Single				
Harvesting	1	3	0	2
Mechanical	3	1	0	1
Fire	4	1	0	7
Herbicide	0	4	2	5
t Combination	2	1	1	3

Prescribed fire is a useful tool for increasing herbaceous plant diversity at the expense of woody species that are not fire adapted (DeBano et al., 1998). Of twelve plant diversity studies reviewed by Neary et al. (2001) involving the use of fire for vegetation management, there were equal numbers of biodiversity increases, no effects, and mixed results. None of these studies documented only decreases in plant diversity. However, Schimmel and Granstrom (1996) showed the effect of high fire severity on reducing plant diversity. This is becoming a problem with wildfires in the USA.

Biodiversity impacts — invasive weeds

The following analysis utilizes a developing invasive weed problem in ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) forests of the western USA. An increased

incidence of wildfire and higher fire severities appears to be fostering the expansion of invasive plant species ranges.

Ponderosa Pine Ecosystem

The Mogollon Rim of northern Arizona contains the largest percentage of the 16.2 million ha of ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) forest in North America. The original forest consisted of open stands of uneven-aged pines with a significant grass-forb understory. Light surface fires that occurred on an interval of 2–5 years consumed forest floor organic material, burned much of the young reproduction, and promoted growth of a dense, grassy understory. Catastrophic crown fires were very rare due to the lack of ladder-fuels and clumpy, widely spaced ponderosa pine canopy (Neary et al., 1999). This forest was subjected to major ecological disturbances from logging, grazing, and fire suppression. Heavy grazing by sheep and cattle herds from the 1870-s onward produced a significant decline in understory plants and fuels, and resulted in the first phase of fire suppression and a change in fire regime. Modern fire suppression from the 1930s to the present further reduced the frequency of fire.

Ponderosa pine regenerates sporadically when the right climatic conditions produce a large seed crop and soil moistures are high. The frequent fires in the pre-1870s forest thinned out thick seedling and sapling crops. After fire suppression, thick seedling crops in 1914, 1917, and 1919 developed into an overly dense forest with high fuel loads and ladder fuels. Stands which had tree densities of 12–20 stems/ha evolved into forests with dog-hair thickets up to 1,000–1,200 stems/ha. This change resulted in an adverse effect on forest health, measured in declines of soil moisture, nutrient availability, ponderosa pine vigor, plant diversity, animal abundance and diversity, and stream-flows. In addition, the area of forest annually burned by wildfires increased by a ten-fold factor over the last decade of the 20th century (Neary et al., 1999).

An Example From Fuel Reduction Harvesting

Although harvesting and reforestation activities in ponderosa pine forests in the Southwest have historically been low in frequency and intensity relative to other forests in the country, this situation is likely to change in the near future. The need to reduce fuel build-ups in a short time frame will certainly increase the intensity and distribution extent of soil disturbance to levels not experienced since the early 20th century (Neary et al., 1999).

Our experience in ponderosa pine stands in northern Arizona suggests that many soil disturbances invite the establishment of early seral, invasive weeds, and particularly non-native (exotic) weedy species. The establishment of these non-native invasive species may pose a far greater risk to plant diversity than harvesting operations *per se*. We illustrate this from measurements in 16 ponderosa pine stands on soils of volcanic parent materials with progressively greater degrees of soils disturbance. The treatments and disturbances were as

follows: U—four untreated pine stands with no tree harvesting in past 30 years; T—four thinned stands, >30% of pine basal area removed between 1987 and 1993; TB—four stands thinned as above and broadcast burned within 3–4 years of thinning; and WF—four stands burned by a wildfire in 1996 with >90% of tree basal area killed.

The residual impact upon soils burned in a 1996 wildfire, measured in 2000, in a total of 64 plots is shown as percentages of exposed bare soil, reduced litter cover, and vegetation basal area in Table 2. The numbers in columns followed by the same letter are not significantly different ($p < 0.05$) by the Kruskal-Wallis 1-way ANOVA test.

Table 2

Effect of stand-disturbing treatments on bare soil, litter, and basal area

Treatment	Number	Cover		
		Soil	Litter	Basal Area
		%		
U ¹	16	9.9 a	70.5 a	0.5 a
T	16	8.6 a	78.2 a	1.5 b
TB	16	8.9 a	74.4 a	3.5 c
WF	16	36.0 b	28.5 b	1.3 b

¹ Treatments: U = undisturbed, T = thinned, TB = thinned and burned, WF = wildfire.

Clearly the wildfire in 1996 had the greatest residual impact due to reduced litter cover and much exposed soil. The actual mechanical impacts upon soils from harvesting operations are not revealed in the above table, but we can assume that treatment U had a minimum level of residual harvest-related soil impacts, followed by T and TB. Plots measured in 2000 from the 1996 wildfire were outside of salvage logging areas and hence had no soil impacts from recent mechanized equipment.

There appears to be little difference between the U, T, and TB treatments (Table 2). We did not measure such harvest-related soil impacts as soil compaction or erosion, but in any case weedy exotic plants apparently responded to the different treatments (Griffis et al 2001). Major exotic species found in the post-treatment stands included *Chenopodium album*, *Salsola australis* (= *S. kali*, *S. iberica*), *Teloxys graveolens* (= *Chenopodium graveolens*, *C. incisum*), *Laennectia schiedeana* (= *Conyza schiedeana*), *Conyza canadensis*, *Verbascum thapsus*, *Linaria dalmatica*, *Pseudognaphalium viscosum* (= *Gnaphalium viscosum*), and the grasses, *Bromus tectorum*, *Poa pratensis*, *Hordeum leporinum*, and *Bromopsis inermis* (= *Bromus inermis*). Some of the latter were part of the seed mix used in post-disturbance re-seeding efforts. Most of these species are invasive. They have prolific seed or vegetative reproduction, high dispersal capability, and rapidly establish on recent soil

disturbances, and for many species seeds are abundant and have long viability in the soil seed bank. Characteristically, these species form virtual monocultures soon after soil disturbances and ensuing years.

The addition of these exotic species to the understory flora after soil disturbances by recent tree harvests, prescribed fires, and moderate to high severity wildfires changed the patterns of floristic biodiversity. Understory diversity in the above stands was measured in 1999 as both species richness (number of understory plant taxa per plot, including both native and non-native taxa), and evenness (a Braun-Blanquet abundance class was assigned to each understory plant taxon in the plot and summed over all taxa in each plot to yield a plot score). The results were detailed by Griffis et al. (2001) and are summarized in Table 3.

Table 3

Mean number of taxa and exotic abundance by treatment

Treatment	Number	Mean (range)	Mean (range)	Significance (p)	
		Taxa Number	Exotic Abundance	vs U	vs TB
U ¹	40	31.0 (13–45)	1.2 (0–5.6)		
T	39	29.6 (14–41)	1.3 (0–9.0)	0.424	
TB	40	34.6 (19–66)	4.0 (0–22)	0.006	
WF	33	30.4 (19–43)	12.7 (5–22)	<0.001	<0.001
All Plots	152	31.5 (13–66)	4.5 (0–22)		

¹ Treatments: U = undisturbed, T = thinned, TB = thinned and burned, WF = wildfire.

Table 3 reveals that the number of understory plant taxa in a plot was not affected by thinning treatments. Plots without tree harvests in the past 30 years (U in the above tables) also contained non-native and invasive weedy species, but these were never abundant in the plots we sampled. The weedy species in these plots probably reflect logging disturbances 30 or more years ago and sustained grazing pressures by wildlife (mainly elk) and domestic cattle.

On the other hand, the more severe soil disturbances sharply increase the abundance of weedy and invasive exotic species. The evenness component of diversity increased with tree thinning and prescribed fire (TB) and more drastically with stand-replacing wildfire (WF). This highlights the fact that high diversity itself may not be a desired stand condition in ponderosa pine forests, if the content of diversity is an abundance of undesirable weed species.

While many invasive weedy species are palatable to grazing ungulates and may serve in the short term to reduce soil erosion, they also are suspected of increasing fuels continuity and flammability in stands and inhibiting succession by native plants. These possible effects remain to be studied.

Forest management considerations and conclusions

A review of literature published mostly in the past decade clearly indicates that soil disturbing activities such as harvesting and mechanical site preparation do not directly in themselves produce adverse, long-term changes in plant diversity. In many instances, harvesting increases plant diversity for a period of time since disturbance-dependent native plants thrive in the perturbed soil environment. There is growing evidence that, in some forest ecosystems, noxious weeds invasions after soil disturbance pose a far greater threat to plant diversity than the physical effects of harvesting or site preparation alone or in combination. Foresters must be aware of this process and the species of invasive weeds they need to deal with when planning inter-rotation vegetation management activities.

In ponderosa pine forests in northern Arizona (and ecosystems generally) the composition, structure and function of the ecosystem is very sensitive to soil disturbances imposed by our various treatments, whether they are tree or understory harvests, pesticide applications, fire prescriptions, or manipulations to attain some future stand condition. Ecological «surprises» are hidden and latent in the present stands we manipulate, and these surprises are often triggered by soil disturbances, as our example suggests. Desired effects of stand and landscape manipulations can be, and more often than not are, offset by less desirable, unforeseen, unwelcome effects in either the short- or long-term.

We do not understand all the vast complexities of soil processes. Some of the results of soil disturbances brought about by heavy machinery, soil seed banks dominated by exotic plants, accumulated residues of alien biochemicals, excesses of soil nitrogen fertilization, disruption of soil carbon cycling processes, and other human caused effects, can be likened to results of tuning an auto engine with a sledge hammer. The difference, of course, is that evolution proceeds within the unsustainable chaos we leave behind in the forest, whereas the automobile is destroyed. An ignored or forgotten lesson for management is to treat ecosystems with some humility. We should not barge in with massive, region-wide forest manipulations until we understand the processes behind the results at finer scales. Otherwise, we may have to deal with the «law of unintended consequences». Major, unforeseen and unwanted results, such as the regionally widespread, overstocked forests in the western United States at high risk for catastrophic wildfires or widespread weed plant invasions, are likely to occur.

References

- Allen T. F. H., Hoekstra T. W. Toward a definition of sustainability. Sustainable Ecological Systems: Implementing an Ecological Approach to Land Management // In: USDA Forest Service General Technical Report RM-247, 1994, 98—107.
- Connell J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs // Science, 1978, v. 199, 1302—1310.

- DeBano L. F., Neary, D. G., Ffolliott. Fire's effects on ecosystems, New York: John Wiley & Sons, 1998, 333 p.
- Graecen E. L., Sands R. Compaction of forest soils: a review // Australian Journal of Soil Research, 1980, v. 18, 163—189.
- Griffis K. L., Crawford, J. A., Wagner M. R., Moir W. H. Understory responses to management treatments in northern Arizona ponderosa pine forest // Forest Ecology and Management, 2001, v. 146, 249—245.
- Hobbs R. J., Huenneke L. F. Disturbance and invasion: Implications for conservation // Conservation Biology, 1992, v. 6, 324—337.
- Kauffman J. B., Beschta R. L., Otting N., Lytjen D. An ecological perspective of riparian and stream restoration in the western United States // Fisheries, 1997, v. 22, 12—24.
- Kimmins R. J. Biodiversity and its relationship to ecosystem health and integrity // The Forestry Chronicle, 1996, v. 73, 229—232.
- Michunas D. G., Schultz K. A., Shaw R. B. Plant community responses to disturbance by mechanized military maneuvers // Journal of Environmental Quality, 1999, v. 28, 1533—1547.
- Moir W. H., Mowrer H. T. Unsustainability // Forest Ecology and Management, 1995, v. 73, 239—248.
- Morris L. A., Pritchett, W. L., Swindel B. F. Displacement of nutrients in windrows during site preparation of a flatwoods forest // Soil Science Society of America Journal, 1983, v. 47, 591—594.
- Neary D. G., DeBano L. F., Ffolliott P. F. 2000. Fire impacts on forest soils: a comparison to mechanical and chemical site preparation // In: Tall Timbers Ecology Conference Proceedings, № 21, 2000, Tallahassee, FL, 85—94.
- Neary D. G., Edminster C. B., Gerritsma J. Fire risk reduction in the Flagstaff, Arizona, wild land-urban interface: a source of bioenergy fuels and other forest // n: New Zealand Forest Research Institute, Forest Research Bulletin, № 211, 1999, 41—48.
- Neary D. G., Moir W. H., Phillips B. G. Harvesting-related soil disturbance: Implications for plant biodiversity and invasive weeds // In: New Zealand Forest Research Institute, Forest Research Bulletin, № 223, 2001, 17—32.
- Pimental D., Stachnow U., Takacs D. A., Brubaker H. W., Dumas A. R., Meany J. J., Oneal J. A., Onsi D. E., Corzilius D. B. Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems // Bioscience, 1992, v. 42, 354—362.
- Sackett, S. S., Haase S. M., Harrington M. G. Lessons learned from fire use for restoring southwestern ponderosa pine ecosystems // In: USDA Forest Service General Technical Report RM-278, 1996, 54—61.
- Shimmel J., Granstrom A. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest // Ecology, 1996, v. 77, 1436—1450.
- Swindel, B. F., Conde L. F., Smith J. E. Plant cover and biomass responses to clear-cutting, site preparation, and planting in *Pinus elliottii* flatwoods // Science, 1983, v. 219, 1421—1422.
- Westman W. E. Managing for biodiversity // Bioscience, 1990, v. 40, 26—33.

INTRODUCED MACROPHYTES IN THE RESERVOIRS AND WATERWAYS OF THE VOLGA BASIN

Papchenkov V. G.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: papch@mail.ru*

For a long time the Volga River linked the boreal and austral territories of European Russia together and was the basic transportation route, uniting terrains from the Baltic Sea to the Black and Caspian Seas. At the beginning of the eighteenth century (1703—1709) the Vyshnevolotsk waterway was built connecting the Volga River to the Baltic Sea through the Tvertsa River, the Msta River and Lakes Ilmen and Ladoga. At the beginning of the nineteenth century (1810) the Mariinskaya water system was created, which connected the Volga River with the Baltic Sea by way of the Neva, Sheksna, Kovzha and Vytegra rivers and Lakes Ladoga and Onega. In 1811 the Tikhvinskaya water system began to work, connecting the Volga River with the Baltic Sea through the Neva and Mologa rivers and Lake Ladoga. Since 1829 the Severo-Dvinskiy channel began to function and it became possible to get from the Volga in the White Sea using the Sheksna, Sukhona, Severnaya (North) Dvina Rivers and Lake Kubenskoye. Since the 30's of the 20th century the creation of the United deep waterway system was started. The White-Baltic (1933) and the Moscow channels were built, connecting the upper parts of the Volga and Oka Rivers, the Volga-Don channel (1952) was built that provided a direct waterway connection from the Volga River and Caspian Sea basin to the Azov and Black Seas. On the Volga River the reservoirs created were: the Ivankovo reservoir (1937), Uglich (1940), Rybinsk (1947), Gorki (1957), the biggest Kuybyshev (1957), Volgograd (1960), Saratov (1968) and Cheboksary (1981), putting into operation of the latter one resulted in the full regulation of the whole Volga River (The Volga and its Life, 1978; Litvinov, 2000), thus becoming the largest transcontinental waterway in Russia.

The appearance of a large, weak-running, system of reservoirs, connected by relatively small quick-running sections of the former river did not provoke the activation of natural migrations of plants and the animals. The intensive operation of the artificially created transport route promoted mass unpremeditated drifts of foreign organisms and diffusion of them from one place to another. The wish of the people to increase productivities of the man-made water ecosystems pushed the introduction, in them, species of plants and animals that had never been here before. This promoted the appearance of the large group of organisms, introduced, in reservoirs of the Volga basin.

Undoubtedly, the appreciable contribution to the formation of a variety of the introduced plants, whose life is connected with water and wetlands near the ecosystems, besides the turnover of goods on waterways, is given to the railway and highway transportations of sand and gravel, and also floats of wood procured from reservoirs and rivers

The introduced plants gathered in the reservoirs and waterways of the Volga Basin can be divided by method of penetration of new terrains on the following groups:

- 1) migrants, expanding in a natural way
- 2) adventives, brought by man inadvertently
- 3) introduced, specially installed in the reservoir.

Such plants are divided into 3 groups by parentage:

a) indigenous plants in the river basin and dilating the geographic range, by the method of the natural or connected by human activity of progression along the Volga, its inflows, watershed and floodplain water bodies of its basin from the south to north or from north to the south.

b) the migrants, adventives and introduced from regions, geographically close to its basin.

c) the introduced plants and ones casually brought from regions far from the Volga Basin, from Eurasia and other continents.

The plants of the last two groups can for a long time be safe only in places of drift, or have a tendency for slow or fast movement in the limits of the basin, migrating from the south to the north.

It is far from obvious to determine if samples of various species, previously unknown in any part of the basin, belong to the first group of migrants. But the active movement of some such species in last 20—50 years is without doubt. In that group we can find hydrophytes that are typical for southern regions *Lemna gibba* L., *Vallisneria spiralis* L. and *Zannichellia palustris* L.; helophytes *Alisma gramineum* Lej., *Bolboschoenus koshewnikowii* (Litv). A.E. Kozhevnikov, *Phragmites altissimus* Benth., *Scirpus tabernaemontanii* Mgel., *Typha laxmannii* Lepech.

All these species, except for *Phragmites altissimus* and *Typha laxmannii*, are already known for the Upper Volga, and now *Alisma gramineum*, for example, has become a prolific plant in the Rybinsk reservoir. Quite often, now, the duckweed *Lemna gibba* is abundant in the Yaroslavl Povolzhie region, which 10—15 years ago, on Middle Volga was marked as an infrequent species. *Zannichellia palustris* moves quickly on small rivers and ponds. *Bolboschoenus koshewnikowii* and *Scirpus tabernaemontanii* have penetrated far to the north, but are still rare here. *Vallisneria spiralis*, growing in a natural state in the Volga River delta (Lisitsina etc., 1993) has migrated via cooling ponds of thermal powered electric stations up to the Yaroslavl Region. *Typha laxmannii*, the inhabitants of saline marshes, bogs and coasts of the south, has reached Kazan spreading along the Volga River in reservoirs (Papchenkov, 1985). *Phragmites altissimus* Benth, an inhabitant of the Black and Caspian Seas Regions recently was found near the city of Ulyanovsk.

The water plants, which move in the inverse direction — from the north to the south — are much less abundant. One of them is apparently *Potamogeton wolffgangii* Kihlm, a species of boreal pools, propagating along the Volga River up to the mouth of the Kama River (Papchenkov, 1997). Apparently, the species of water plants that have adapted to survive in the more complex climatic conditions of the north have more difficulty to re-acclimate for returning to the south, rather than species of austral and moderate regions to adapt to a boreal climate.

In the aquatic bodies of the Volga Basin, the plants of the 2nd group are represented by *Potamogeton biformis* Hagstr., which propagated to the Oka River from the lakes of Kazakhstan through the reservoirs of the Lower Volga; *Butomus junceus* Turcz., known in the salt marshes of southwestern Siberia and noted recently in the Volga-Kama Region (Lisitsina, Papchenkov, 2000); *Persicaria hypanica* (Klok). Tzvel., characteristic of the crude sandy coasts of the reservoirs of Ukraine and migrated up the Volga near Kazan, then continued up to the Rybinsk reservoir; etc. (the list of similar plants will, undoubtedly, increase in further work).

Representatives of the 3rd group, introduced and casually transplanted in the Volga Basin from distant regions of Eurasia and other continents, are even more various. Its classical representative is *Elodea canadensis* Michx. which was casually delivered from Canada to the British Isles in the first half of the 19th century (Il'inskii, 1933), it was already known in European Russia and was introduced to the Ural at the end of the same century (Grinevetskii, 1910; Deksbax, 1956), in the 1950^s it was abundant in the aquatic bodies of Eastern Europe and was called a water plague, it reached Lake Baikal in the 1970^s (Kozhova, Izhboldina, 1992) and has populated the holarctic area now. This species is now one of most common in the Volga Basin.

The North-American rosebay *Epilobium adenocaulon* Hausskn has obviously repeated the history of *Elodea canadensis*. In Russia it was collected for the first time at the end of the last century in Pskov province, in the 1950^s, at the occurrence reports on its findings, it began promptly to migrate and now has propagated to the east up to the Primorye Territories (Skvortsov, 1995). In the Volga Basin this species is common now, it hybridizes with the aboriginal representatives of genus quite often and obviously supersedes some of them.

Similarly, another North-American species, i. e. *Bidens frondosa* L., in the last few decades has become a frequent species in southern and central Russia and it will have the same rapid movement in Eurasia in due course. This species propagated into the Volga Basin in the late 1970^s (Skvortsov, 1982) and already at the end of 1980^s — beginning of the 1990^s one was recorded in the Volgograd, Saratov, Kuybyshev, Cheboksary, Gorki and Ivankovo reservoirs, and also on adjacent terrains (Lisitsina, Artemenko, 1990; Maslennikov, Rakov, 1992; Maiorov, 1992; Papchenkov, Lisitsina, 1992, 1993; Papchenkov, Shpak, 1992; Golubeva, Zakharova, 1993; etc.), at the end of the 1990^s it was found in the upper part of the Uglich reservoir (Papchenkov, Garin, 2000) and while it is not known in the Rybinsk reser-

voir and north. In 1999 this plant was already found by M. A. Borisova (herbarium by IBIW) in the town of Uglich, (Yaroslavl province), at the weir of the Uglich hydroelectric station. Therefore, it seems, that it is not necessary to doubt the quick movement of it in the Rybinsk reservoir. Nevertheless the expedition of 2001 showed, that *B. frondosa*, reaching in 1990 from the south upwards along the Volga River as far as the Kostroma Bay of the Gorki reservoir (57°47' n. lat.), has not progressed higher in the subsequent 12 years. While further progression north along the Volga River, of this plant, has not taken place. The species almost stopped (not quite reaching) 58° North latitude, as propagation along the Volga River from the austral reservoirs, and coming down along the Volga from the Ivankovo reservoir, and until it ceased to go farther north. It allows the proof for the hypothesis by N.N. Tsvelev and V.D. Bochkina (1992), that further propagation of *B. frondosa* is constrained by climatic conditions.

The expedition, organized in 2001, has seen, that *B. frondosa* not only became an abundant enough species with high vitality and viability, but also a species with a very high ability to produce hybrids in reservoirs, into which it has propagated 10—15 years ago. A hybrid *B. frondosa* with *B. tripartita* L. (= *B. x garumnae* Jeanjean et Debray) becomes especially widespread and abundant now, quite often hybridizing with the parent species; quite often *B. frondosa* L. x *B. radiata* Thuill. is found, occasionally — *B. cernua* L. x *B. frondosa* L. It is interesting to note, that in the shallows of reservoirs, where *B. frondosa* exists, practically *B. tripartita* is nonexistent, or is substituted by *B. x garumnae* or by hybridization with *B. tripartita*. It proves to be true that among more than 50 of the herbarium mats of the plants, similar in habit to *B. tripartita*, appeared in 2001 in many places of the Kuibyshev, Cheboksary and Gorky reservoirs have not appeared any specimen conforming to this species — all of them were hybrids with *B. frondosa*.

This fact speaks about the high vitality and active motion of hybrids *B. frondosa*, which in the boreal part of the Volga Basin could move further, than their parent species. So, in 1997 *B. x garumnae* was found on one of the ponds in the vicinity of a scientific village. Borok, Nekouz of the Yaroslavl province (Papchenkov, Garin, 2001), that lies approximately 60 kms to the north from the previous extreme point of its last known presence of *B. frondosa*, down the Volga River. In 2001 this hybrid was found 20 kms above Yaroslavl in the Gorky reservoir part of the Volga River. In the same year the plants *B. frondosa* x *B. radiata* were found on this reservoir near the edge of the city of Yaroslavl, and on the Rybinsk reservoir near the city of Rybinsk. These last locations are 120 kms northwest from the previous extreme point of its last known presence of *B. frondosa*, down the Volga River.

The Far East *Zizania latifolia* (Grieseb). Stapf, introduced in the European part of Russia in 1934 (Matveev, Solov'eva, 1997) has become quite active recently. There were numerous attempts undertaken to acclimate this plant in the reservoirs of the hunting facilities, in the shallows of newly built reservoirs and ponds in the 1950s though the 1970s. These attempts were not always suc-

cessful and the interest in the introduction of this species gradually died away. In the 1980s and, especially, in the 1990s it began to appear independently and to move from the places of its introduction. This species occupies huge areas in some reaches (coves) of the Ivankovo, Uglich and Gorki reservoirs, now, and supersedes *Glyceria maxima* (C. Hartm) Holmb that is common for these areas. Other situations are present in the Rybinsk and Kuibyshev reservoirs distinguished by very different variables of seasonal and annual water levels. The species is still saved, in limited numbers, in the protected, shallow water, near Borok (Nekouz, Yaroslavl Oblast) and near the central housing of the Darvinskii State Reservation (Vologda Oblast). In the beginning of the 1990s there was a small population of the species in one of closed bays of Sviyazhsk gulf of the Kuibyshev Reservoir.

Earlier in the Russian history of introduction there is a Canadian annual wild rice *Zizania palustris* L. The first attempt to acclimatize this species was undertaken in 1960's and 1970s (Matveev, Solov'eva, 1997). But the most numerous of these attempts were during the 1950s, including attempts in the Volga Basin. Now this plant is present in some places, however it is not seen as having independent migration.

It is impossible not to ignore the attempts to introduce, in the Volga Basin, the tropical water lettuce *Pistia stratioides* L. and *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms, water hyacinth, the high ability to effectively clear water of various pollutants has created the interest in these plants. Up till now the opportunity for the natural migration of these plants here, and their normal year-round existence in natural reservoirs of the southern part of the Volga basin seems not real. But it cannot be denied and is confirmed by the fact that in 1989 in one of the reservoirs of the Volga Delta *Pistia stratioides* was found, and then in 1991 in it was found in all intrinsic reservoirs of Astrakhan (Barmin, Kuz'mina, 1993). In October 1999 this plant in a growth state was found in the warm water conditions, from a thermal power station discharge gate (date of a herbarium by IBIW). *Eichhornia crassipes* shows a surprising ability to adapt, which actively propagate by a vegetative method from the end of spring to the middle of autumn. Quite often in the middle, or near the end of summer this species is seen blooming in the wastewater treatment structure near Moscow and some ponds in Moscow.

From the aforementioned it is possible to make the following conclusions.

1. The basic movement of water plants and near-water plants is from the south to the north.

2. The rate of movement of the introduced plants and their activities are various:

- a) First, plants from places of casual drift or deliberate introduction are practically stagnant (*Butomus junceus*, *Phragmites altissimus*, *Typha laxmannii*, *Vallisneria spiralis*, *Zizania palustris*).

- b) Second, begin to show activity only after a long period of adaptation (*Zizania latifolia*).

- c) Third, are a little more active and their migration are rather slow

(*Bolboschoenus koshevníkowi*, *Persicaria hypanica*, *Potamogeton biflorus*, *P. wolffgangii*, *Scirpus tabernaemontani*).

d) Fourth, migrate quickly enough and gradually become frequent species in new places (*Alisma gramineum*, *Lemna gibba*, *Zannichellia palustris*).

e) Fifth are very active and they migrate and reach a high abundance quickly (*Bidens frondosa*, *Elodea canadensis*, *Epilobium adenocaulon*).

3. The introduced plants, especially the most active of them, quite often supersede indigenous species, close by ecologically.

4. The introduced plants invoke increases in hybridization processes.

5. Some of the hybrids, which have been created in this process, are very stable and are as active as their parent species.

6. In difficult climatic conditions the hybrids of introduced species can be distributed further than introduced species.

References

- Barmin A. N., Kuz'mina E. V. *Pistia stratioides* L. (Araceae) in the Astrakhan city water bodies // In: Aquatic plants of inland waters and the quality of their waters. Proc. III Conf. (Petrozavodsk, Sept 1992), Petrozavodsk, 1993, 25—26 (in Russian).
- Golubeva M. A., Zakharova T. Yu. To water and shore-water flora of Ples museum-reservation // In: Plesski collection. Ples, 1, 1993, 249—256 (in Russian).
- Grinevetzki B. B. To a question on diffusion of *Elodea canadensis* Michx. in Russia // Tr. Botan Garden Imper. Yuriev Univ. Yuriev, 1910, v. 11, 225 (in Russian).
- Deksbah N. K. Sixty years of acclimatization of *Elodea canadensis* on Middle Ural and Beyond Ural. // Tr. of the Tomsk Un., 1956, v. 142, 77—82 (in Russian).
- Il'inski A. P. Geographic range and its dynamics // Sov. Botan., 1933, v. 5, 3—11 (in Russian).
- Kozhova O. M., Izboldina L. A. *Elodea canadensis* in the Baikal // In: Ecological studies of the Baikal and Baikal region. Irkutsk, Pt. 1, 1992, 151—165 (in Russian).
- Lisitsina L. I. and Papchenkov V. G. The flora of the water bodies of Russia: Identification keys of the vascular plants, Moscow: Nauka, 2000, 237 p. (In Russian).
- Lisitsina L. I., Papchenkov V. G., Artemenko V. I. The flora of the water bodies of the Volga basin. The identification key book of flowering plants, St. Petersburg: Hydrometeoizdat, 1993, 220 p. (In Russian).
- Lisitsina L. I., Artemenko V. I. *Bidens frondosa* L. (Compositae) — new species of Lower Volga flora // Bull. MOIP, 1990, v. 95, 4, 110—111 (in Russian).
- Litvinov A. S. Energy and mass exchange in Volga cascade reservoirs, Yaroslavl, 2000, 83 p. (In Russian).
- Maierov S. R. Additions to adventive flora of Mordovia // Bull. MOIP, 1992, v. 97, 3, 118—121 (in Russian).
- Maslennikov A. V., Rakov N. S. New and rare species of the Ulyanovsk range flora // Biol. Sciences, 1992, v. 8, 46—52 (in Russian).

- Matveev V. I., Solov'eva V. V. Zizania. Samara: Sam. GPU, 1977, 96 p. (in Russian).
- Papchenkov V. G. New and rare plant species of the autonomous republics of the Middle Volga // *Botanicheskiy Zhurn.*, 1985, v. 70, 12, 1696—1697 (in Russian).
- Papchenkov V. G. Notes on *Potamogeton gramineus* s. l. (*Potamogetonaceae*) // *Botanicheskiy Zhurn.*, 1997, v. 82, 12, 65—76 (in Russian).
- Papchenkov V. G., Garin E. V. Floristic records in the Upper Volga basin // *Botanicheskiy Zhurn.*, 2000, v. 85, 12, 9—101 (in Russian).
- Papchenkov V. G., Lisitsina L. I. On floristic findings in the territories surrounding the Upper Volga River course// *Botanicheskiy Zhurn.*, 1992, v. 77, 4—98 (in Russian).
- Papchenkov V. G., Lisitsina L. I. Floristic findings in the Upper Volga region // *Botanicheskiy Zhurn.*, 1993, v. 78, 7, 87—91 (in Russian).
- Papchenkov V. G., Schpak T. L. Floristic findings on the islands and shallow waters of the Kuibyshev reservoir // *Botanicheskiy Zhurn.*, 1992, v. 77, 9, 84—94 (in Russian).
- Skvortsov A. K. The new data on adventive flora of the Moscow range // *Bull. GBS*, 1982, v. 124, 43—47 (in Russian).
- Skvortsov A. K. On the systematic and nomenclature of the adventive species of genus *Epilobium* (*Onagraceae*) in Russia // *Bull. MOIP*, 1995, v. 100, 1, 74—78 (in Russian).
- The Volga river and its Life*, Leningrad: Nauka, 1978, 352 p. (in Russian).
- Tzvelev N. N., Bochkina V. D. About new and infrequent for Krasnodar territories adventive plants// *Bull. MOIP*, 1992, v. 97, 5, 99—106 (in Russian).

OPPORTUNITIES FOR SHARING PLANT INFORMATION: INVASIVE SPECIES AND NATIVES FOR RESTORATION

J. Scott Peterson and Mark W. Skinner

*U. S. Department of Agriculture,
Natural Resources Conservation Service,
National Plant Data Center, Baton Rouge, Louisiana, U.S.A.*

Introduction

The total number of vascular plant species in North America is estimated at 31,246. Of these, 4,294 (13.7% of the flora) are introduced. At the present time, 1,400 vascular plants in the North American flora are considered to have invasive qualities. Some plant species that have been introduced into the United States from Eurasia are shown in Table 1.

Table 1

Prominent Eurasian weed introductions to the USA

Scientific Name	U. S. Common Name
<i>Axyris amaranthoides</i>	Russian pigweed
<i>Bromus tectorum</i>	cheatgrass
<i>Centaurea repens</i>	Russian knapweed
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	Russian olive
<i>Euphorbia esula</i>	leafy spurge
<i>Salsola iberica</i>	Russian thistle
<i>Salsola paulsenii</i>	barbwire Russian thistle
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>	medusahead

National coordination of weed related activities occur through various different avenues. The National Invasive Species Council (NISC), established by former President Bill Clinton through Executive Order 13112, provides leadership for the nation. NISC activities are outlined on their home page <http://invasivespecies.gov>. A National Management Plan has been adopted and can be downloaded from this site.

The U. S. Federal agencies have established the Federal Interagency Committee on the Management of Noxious and Exotic Weeds (FICMNEW) to coordinate their weed activities at the national level. FICMNEW has been involved in developing a plan to address «Early Warning and Rapid Response» to tackle the nation's weed problems <<http://refuges.fws.gov/> FICMNEW-

Files/FICMNEWHomePage.html>. Individual agencies have national teams, such as the Natural Resources Conservation Service Invasive Species Task Force.

Information Sources

Many sources of weed information are becoming Web accessible. A broad sample of these sites is accessible through PLANTS by clicking on Links, then on Invasive and Noxious Plants. Some of the Web-based projects that provide users with information that is pertinent at the local, state, or regional levels are listed below (Table 2). Please log onto the Internet and try some of these sites; the general links will lead you to many other important resources.

Table 2

Web-based sources of invasive plant information

Name	URL	Coverage
Aquatic Plant Information System	http://www.wes.army.mil/cl/aqua/apis/methods.html	on-line and CD versions
CalFlora	http://www.calflora.org http://www.calflora.org/	the flora of California
Center for Aquatic and Invasive Plants	http://aquat1.ifas.ufl.edu/welcome.html	wetland and invasive plant literature repository
Center for Invasive Plant Management	http://www.weedcenter.org	managing invasive plant and maintaining healthy ecosystems in western North America
INVADERS Database	http://invader.dbs.umt.edu/	Idaho, Montana, Oregon, Washington, Wyoming
Invasive Plant Atlas of New England	http://www.ccb.uconn.edu/invasives/ipane/	Connecticut, Massachusetts, Maine, New Hampshire, Rhode Island, Vermont
North American Weed Management Association	http://www.nawma.org	North America with a focus on the west; inter-agency mapping standards
Southeast Exotic Pest Plant Council	http://www.exoticpestplantcouncil.org/	Florida to Tennessee
Southern Weed Science Society	http://www.weedscience.msstate.edu/swss/	southeastern U.S. from Texas to Virginia and Florida; sell CD on weedy species (USD \$120)
Southwest Exotic Plant Information Clearinghouse	http://wapati.wr.usgs.gov/swepic/	Arizona, Colorado, New Mexico, Utah

These sites provide information on invasive plant distribution and its documentation, nomenclature, biology, legal status, harmful effects, and management and control strategies. Restoration of invasive plant habitats is a crucial aspect of overall management, and other Websites including the USDA PLANTS Database (<http://plants.usda.gov>) offer helpful information for these activities.

The Invasive Plant Atlas of New England (IPANE) thoughtfully brings together weed specialists, state herbaria, and concerned organizations across the region. A key part of this project will be to train laypersons to locate new reports, collect vouchers, and input critical data into the system.

Information on individual weeds is becoming more available electronically, but other tools such as digital identification guides that would enable field biologists and weed specialists to more easily accomplish their jobs are lacking. There are some limited identification tools available, such as the Southern Weed Science Society CD or the Aquatic Plant Information System CD, but they may be too expensive for average landowners and address only weeds rather than entire floras. Since biologists are outside throughout the year and are often trying to discriminate between an invasive plant and closely related native species, identification tools that include all species and are based on plant parts that are available all year are the most useful. The most promising approaches involve polyclave or random access keys that are based on many characters.

Many of the most valuable sources of information are available only as books or publications, including a number of excellent regional weed guides (e. g., *Weeds of the West*) and various loose-leaf binders (the University of California produces «The Grower's Weed Identification Handbook» <<http://anrcatalog.ucdavis.edu/merchant.ihtml?pid=335&step=4>>), which can be ordered over the Web.

PLANTS Web Site

The PLANTS Web site and database <<http://plants.usda.gov>>, which is developed by the United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, National Plant Data Center, addresses plant information within the U. S. The Web site received 29 million hits during 2001 and received the «Best FEDS on the Web» award from Gov Exec.com in the U. S. (Figure 1). During 2001, PLANTS provided information directly to over 1.2 million users. Additional users were served through the various applications and systems that use PLANTS data as their foundation.

The PLANTS Web site (Figure 2) provides access to many kinds of plant data utilized by the Natural Resources Conservation Service, its clients, cooperators, and the public. Plant Profiles provide information for genera, species,



Figure 1. One of PLANTS' awards

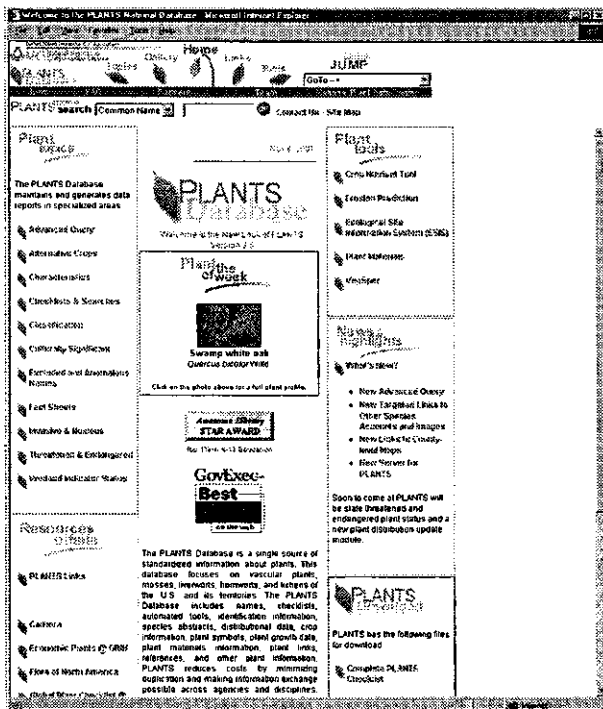


Figure 2. PLANTS Web site home page

and infraspecific units. Each Plant Profile includes the following: distribution, Plant Guides and Fact Sheets, images, dedicated links, related links, weed module, wetland indicators, plant characteristics for 2,500 taxa and cultivars, legal status, and basic attributes.

Other items accessible through the PLANTS Home Page include General links, Alternative Crops, Advanced Search, Distribution Update, and a Crop Nutrient Tool.

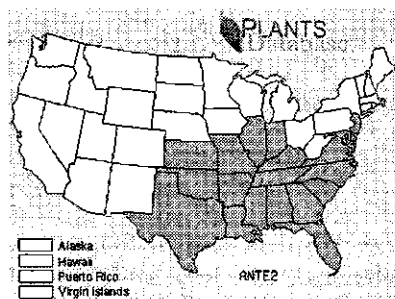


Figure 3. State distribution map

State and County Distribution

PLANTS provides complete state distribution coverage for vascular plants, including Puerto Rico and the Virgin Islands (Figure3); this information is developed cooperatively by the Biota of North America Program <<http://www.bonap.org>>. County level data are available for thirty-three states and continue to be expanded. Dedicated links to

Web-based state atlases are also present for states for which we have no in-house county data, such as California, Wisconsin, Florida, and Utah. The vascular plant checklist of the Pacific Basin is in development by the Smithsonian Institution Department of Systematic Biology-Botany.

At the Plant Profile for each genus in the U. S., PLANTS displays thumbnail maps (Figure 4) for all of the taxa within that genus. This provides the user with a visual image of distribution for the various taxa, plus one click access to the Plant Profiles for these taxa.

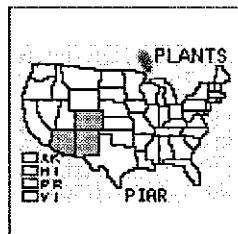


Figure 4. Species thumbnail map identified by its Plant Symbol-PIAR (*Pinus aristata*)

PLANTS is about to unveil a Distribution Update module developed in cooperation with the Animal and Plant Health Inspection Service (APHIS). This lets users submit new state and county records directly in an effort to improve plant distribution data. This module is also another venue directed toward obtaining weed information for «Early Warning, Rapid Response» approaches to invasive plant control. Submissions can be based upon vouchers, literature, or observation. A validation process follows and only records that can be fully validated are integrated into PLANTS. The module complies with the North American Weed Management Association standards so that data can be easily exchanged with state weed agencies. A subscription alert function for new state and county records is under development in cooperation with the U. S. Geological Survey-Center for the Integration of Natural Disaster Information. Collaboration with the Invasive Plant Atlas of New England will lead to better data exchange on invasive plants.

Plant Fact Sheets and Guides.

Two of PLANTS' most popular features are Plant Fact Sheets (PFS) and Guides (PG). The PFS is a one to two page document, while the PG provides more detail. They explain how to utilize, establish, manage, and maintain the plants. Most of these documents address native plant species that are used for restoration of degraded lands. PLANTS currently maintains 500 of these in cooperation with document authors.

Invasive Plants.

The PLANTS Invasive Plant Module offers basic information about invasive, noxious, and U. S. introduced plants. Various lists have been integrated) have been integrated into the PLANTS checklist, including formally designated Federal and state noxious weeds, and invasive plants (1400 taxa compiled from twelve publications addressing invasiveness across the nation). These data are linked to source information such as legislation and to the respective species' Plant Profile for additional information. Links to external Web sites have been developed and are routinely maintained to provide access to expanded information on these plants.

Other Species Accounts and Images.

One-click access to various high quality Web sites is now integrated into each Plant Profile. Clicking on this «hard» link elicits a new browser window with additional information or photographs of the relevant species. At this time, these sites include the following:

- Atlas of Florida Vascular Plants —
<http://www.plantatlas.usf.edu/default.asp>
- Calflora —
<http://www.calflora.org/>
- Flora of North America —
http://hua.huh.harvard.edu/cgi-bin/Flora/flora.pl?FLORA_ID=12395
- Integrated Taxonomic Information System —
<http://www.itis.usda.gov/index.html>
- Native Plants Network (2,000 + propagation protocols) —
<http://www.nativeplantnetwork.org/network/search.asp>
- University of Wisconsin Herbarium —
<http://wiscinfo.doit.wisc.edu/herbarium/index.html>
- US Forest Service-Fire Effects Information System —
<http://www.fs.fed.us/database/feis/>
- USDA, Agricultural Research Service-Germplasm Resources Information System —
<http://www.ars-grin.gov/npgs/tax/index.html>

Advanced Query.

The Advanced Query allows the user access to search 31,246 species and infraspecific taxa (43,000 overall) using PLANTS core attributes such as distribution, growth habit, and taxonomy. A subset of 2,000 + plants is also searchable by 100 plant attributes related to growth, reproduction, and human use. The data can be displayed or downloaded for integration into local systems.

PLANTS User Audience.

PLANTS serves a wide range of users throughout the U. S. Eight percent of the users are from outside the U. S. The principal audience is comprised of NRCS Field Offices and the general public (Table 3).

Table 3

Primary customers of the USDA PLANTS Database

U. S. Department of Agriculture
Natural Resources Conservation Service
Forest Service-Natural Resources Information System
Animal and Plant Health Inspection Service-Plant Protection and Quarantine
Farm Services Agency
Rural Development
Integrated Taxonomic Information System
Other Federal agencies, state agencies, et al.

International Organization for Plant Information-Global Plant Checklist
General Public
National Vegetation Classification

The National Plant Data Center maintains a small staff and develops data through the cooperation of many data development partners (partially listed in Table 4). Our principal data cooperator is the Biota of North America Program, which is directed by Dr. John Kartesz. Some of the other cooperators and partners are included in Table 4.

Table 4

Some cooperators and partners

Alcorn State University
Animal & Plant Health Inspection Service
Biota of North America Program
Bishop Museum
Duke University
Flora of North America
Kentucky Native Plant Society
Louisiana State University
Missouri Botanic Garden
New York Botanical Garden
North Carolina A&T University
NRCS-Plant Materials Program
Royal Botanic Gardens-Edinburgh
Santa Barbara Botanic Garden
Smithsonian Institution-Botany
Southern Illinois University
Southern University
University of California-Davis
University of Guam
University of Louisiana-Monroe
University of Nebraska-Omaha & Lincoln
University of North Carolina
University of Texas-Austin
University of Wyoming
US Forest Service
US Geological Survey
USDA Agricultural Research Service
Utah State University

PEST RISKS ASSOCIATED WITH IMPORTING UN-MANUFACTURED WOOD TO THE UNITED STATES

Tkacz B. M.

*United States Department of Agriculture, Forest Service,
Forest Health Protection,
1400 Independence Avenue, Washington, DC 20250-1110, USA,
E-mail: btkacz@fs.fed.us*

Introduction

Invasive organisms are non-native organisms that can cause economic or environmental harm when introduced into new ecosystems (National Invasive Species Council, 2001). The growth of international commerce substantially increases the likelihood of introductions of invasive organisms into new environments. Un-manufactured wood, especially in raw log form, is a particularly high-risk pathway for movement of potentially invasive forest pests (Figure 1.). In recent years, there has been an increase in the amount of wood imported into the United States (US) from abroad (Figure 2). Primary sources for coniferous industrial roundwood are Canada, New Zealand, South America, Mexico, and Central America (Figure 3.). The US Department of Agriculture (USDA) Animal and Plant Health Inspection Service (APHIS) is primarily responsible for preventing the introduction of exotic organisms into the US via international commerce. The USDA Forest Service cooperated with APHIS in developing a pest risk assessment process to assess the risks associated with importation of wood (U. S. Department of Agriculture, 1991).



Figure 1. Major flows of forest products in global trade (Liebhold et. al., 1995)

A review of previous introductions of exotic forest pests provided a basis for understanding and predicting impacts from the establishment and subsequent spread of organisms that may be transported on wood. This paper discusses the impacts of previous introductions of exotic forest pests, presents the pest risk assessment process for wood imports, reviews results of completed assessments for importation of wood from Russia, New Zealand, Mexico, and South America, and application of pest risk assessment results in development of a regulatory approach to prevent introductions of invasive forest pests.

Previous introductions of invasive forest pests

Many invasive organisms are transported across national boundaries without becoming established in their new environment, however, there are sufficient examples of alien organisms becoming major pests to conclude that introduction of invasive organisms carries considerable risk. The results of introductions of invasive organisms may be expressed as severe outbreaks with economic and ecological disruption. Economic impacts associated with invasive organisms in the U. S. are estimated to exceed \$136 billion per year (Table 1.) (Pimentel et al., 2000). Examples of invasive insects and pathogens that have caused significant impacts to North American forests and urban trees include: European gypsy moth (*Lymantria dispar*), balsam woolly adelgid (*Adelges piceae*), hemlock woolly adelgid (*Adelges tsugae*), Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*), chestnut blight fungus (*Cryphonectria parasitica*), Dutch elm disease fungus (*Ophiostoma ulmi*), and white pine blister rust fungus (*Cronartium ribicola*).

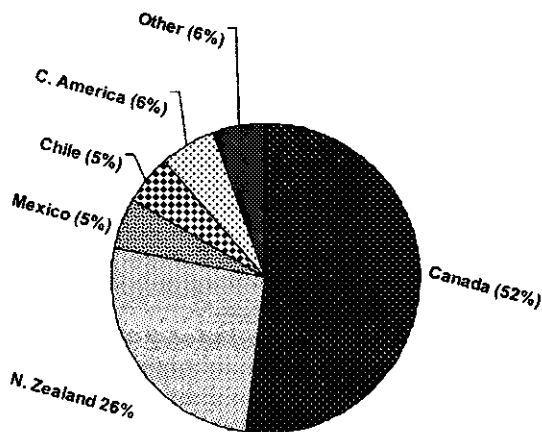


Figure 2. United States Industrial Roundwood Imports since 1990 by category and year¹

¹ Source: Food and Agriculture Organization, United Nations — FAOSTAT Database.

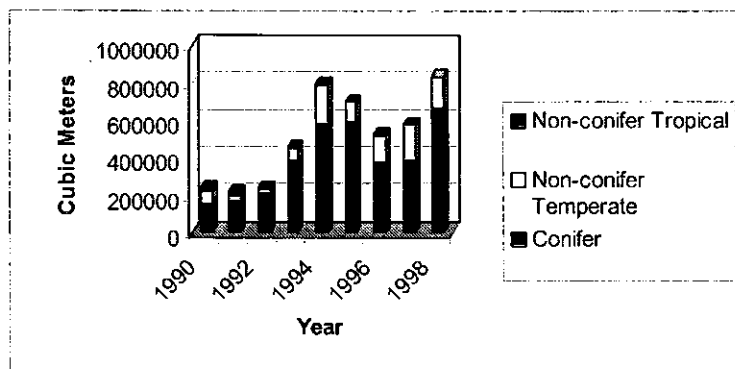


Figure 3. US Imports of Coniferous Roundwood by Source in 1997¹

These introductions have resulted in approximately \$4.2 billion annual losses resulting from Table 1.

Table 1

Estimated annual costs associated with some non-indigenous species introductions in the United States (Pimentel et al., 2000)

Type of organism	Losses and damages (x \$1 million)	Control costs (x \$1 million)	Total costs (x \$1 million)
Plants	24.410	9.651	34.061
Mammals	37.105	0.5	37.105.5
Birds	1.900	NA ²	1.900
Reptiles and Amphibians	1	4.6	5.6
Fishes	1.000	NA	1.000
Arthropods	17.644	2.411	20.055
Mollusks	1.206	NA	1.306
Microbes	32.100	9.100	41.200
All organisms			136.630

Reduced timber yields caused by growth loss and increased mortality and increased costs for control and management operations (Pimentel et al., 2000). Introductions of invasive forest pests into North American forests have resulted in immense and irreversible changes to native forest ecosystems including: tree species conversions, wildlife habitat destruction, degradation of riparian communities, increased fuel loading, increased damage from native insects and pathogens, and loss in biodiversity (U. S. Department of Agriculture, 1991; Liebhold et al., 1995; Wallner 1996; Mattson, 1998).

¹ Source: Food and Agriculture Organization, United Nations — FAOSTAT Database.

² Not available.

Pest risk assessment for wood imports

Preventing introductions is the first line of defense against invasive species of forest insects and pathogens. With this aim, the United States Department of Agriculture (USDA) Forest Service (FS) and Animal and Plant Health Inspection Service (APHIS) have conducted a series of pest risk assessments of pathways for movement of invasive forest pests through importation of wood commodities. The purpose of these pest risk assessments has been to: identify the invasive organisms that may be introduced with imported wood; assess their likelihood for introduction and establishment in the United States; and estimate the potential economic and environmental impacts these pests may have on forest resources if established in the United States. The pest risk assessments have been designed to be comprehensive, logically sound, practical, conducive to learning, and open to evaluation. They conform to the U. S. standards for plant pest risk assessments as described in Title 7 of the Code of Federal Regulations, Subsection 319.40—11 and to international standards (FAO, 1996).

The first step in the pest risk assessment process is to collect commodity information. Permit applications and other sources for information describing the origin, processing, treatment, and handling of the commodity proposed for importation are evaluated for pertinent information. The assessors also collect data from agencies in the United States and foreign countries on the history of past plant pest interceptions or introductions associated with the commodity proposed for importation. The next step in the process is to catalog potential pests of concern by determining which plant pests or potential plant pests are likely to be associated with the commodity. A plant pest that meets one of the following criteria is considered to be a pest of concern and is further evaluated:

1. Non-indigenous plant pest not present in the United States;
2. Non-indigenous plant pest present in the United States but has not reached probable limits of its ecological range and is capable of further dissemination in the United States;
3. Non-indigenous plant pest that is present in the United States and has reached probable limits of its ecological range, but differs genetically in a way that demonstrates a potential for greater damage;
4. Native species of the United States that has reached the probable limits of its ecological range, but differs genetically in a way that demonstrates a potential for greater damage.
5. Native or non-indigenous organism capable of vectoring a plant pest that meets one of the above criteria.

Individual pest risk assessments (IPRAs) are completed for a subset of the potential pests of concern selected to represent an array of habitats (locations on commodity) and taxonomic groups. The assessments focus on those organisms for which biological information is available, however, the lack of biological information on any given insect or pathogen should not be equated with low risk (USDA Forest Service, 1993). By developing detailed assess-

ments for known pests that inhabit a variety of different locations on imported logs (i. e. on the surface of the bark, within the bark, and deep within the wood) effective mitigation measures can subsequently be developed to eliminate the known organisms and any similar unknown ones that inhabit the same habitats.

The risk associated with introduction of exotic forest pests is a function of the likelihood of pest introduction and the potential consequences of establishment. A risk value (high, moderate, or low) is assigned for each of the following elements based on available biological information and the subjective judgment of the assessment team:

1. Likelihood of introduction. Estimate the likelihood that the pest will enter and become established in the United States. Exotic organisms are considered established once they have formed a self-sustaining, free-living population at a given location (U. S. Congress, Office of Technology Assessment, 1993).

- a. Presence with host at origin. Estimate the likelihood of the plant pest being on, with, or in the commodity at the time of importation. Factors to consider include history of interception, capability for large-scale population increases, distribution of pest in source area, life history of pest, host searching capability, vector relationships, host range, distribution of host, and ability to survive standard harvesting and handling operations.

- b. Entry potential. Estimate the likelihood that the plant pest will survive in transit and enter the United States undetected. Factors to consider include the life stages that are likely to survive in or on the host during transport, the organisms ability to survive standard handling and shipping operations and conditions, concealment within host material, and degree of difficulty of detection at point of entry.

- c. Establishment potential. Estimate the likelihood that the plant pest will successfully colonize once it has entered the United States. Factors to consider include number and life stages of the pest translocated, host specificity, likelihood of encountering suitable environment, reproduction potential.

- d. Spread potential. Estimate the likelihood of the plant pest spreading beyond initially colonized area. Factors to consider include the pest's ability for natural dispersal, ability to use human activity for dispersal, ability to readily develop races or strains, the distribution and abundance of suitable hosts, and the estimated range of probable spread.

2. Consequences of introduction. Estimate the potential consequences if the pest were to become established in the United States.

- a. Economic damage potential. Estimate the potential economic impact if the pest were to become established. Factors to consider include: economic importance of hosts, crop loss, effects on subsidiary industries, costs and efficacy of eradication or control.

- b. Environmental damage potential. Estimate the potential environmental impact if the pest were to become established in the United States. Factors to consider include: potential for ecosystem destabilization, reduction in biodiversity, reduction or elimination of keystone species, reduction or elimination of endangered/threatened species, and non-target effects of control measures.

c. Social and political considerations. Estimate the impact from social and/or political influences. Factors to consider include the potential for aesthetic damage, consumer concerns, political repercussions, and implications for international trade.

Results of previous pest risk assessments

The FS has completed pest risk assessments at the request of APHIS on the importation of larch (*Larix* spp.) from Siberia and the Russian Far East (USDA Forest Service, 1991), plantation grown Monterey pine (*Pinus radiata*) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) from New Zealand (USDA Forest Service, 1992), plantation grown Monterey pine and native species (*Nothofagus dombeyi* and *Laurelia philippiana*) from Chile (USDA Forest Service, 1993), *Pinus* and *Abies* logs from Mexico (Tkacz et al. 1998), and *Eucalyptus* logs and chips from South America (Kliejunas et al., 2001). These risk assessments identified potential forest pests that could be introduced into the United States on logs and pose significant risks to timber resources and forest ecosystems in the United States.

Russian forest pests that pose significant risks to North American forests include: the Asian gypsy moth (*Lymantria dispar*), nun moth (*Lymantria monacha*), spruce bark beetle (*Ips typographus*), pine wood nematodes (*Bursaphelenchus* spp.), larch canker (*Lachnellula willkommii*), and root rot (*Heterobasidion* spp.). The potential economic costs associated with the introduction of these forest pests from Russia are high (Table 2). These costs would result from potentially reduced yields caused by growth loss, increased mortality, defects in the host species, and increased management costs. The introduction of these exotic pest organisms from Russia and their subsequent establishment in North American forests could result in significant changes in forest ecosystems, such as: tree species conversion, deforestation, wildlife habitat destruction, degradation of riparian communities, increased fuel loading, and loss of biodiversity.

Table 2

Potential economic losses from the introduction of selected Russian forest pests (U. S. Department of Agriculture, 1991)

Pest	Best Case Scenario (x \$1 million)	Worst Case Scenario (x \$1 million)
Defoliators (<i>Lymantria</i> spp.)	35.049	58.410
Nematodes (<i>Bursaphelenchus</i> spp.)	33	1.670
Spruce beetle (<i>Ips typographus</i>)	210	1.500
Root rot (<i>Heterobasidion</i> spp.)	84	344
Larch canker (<i>Lachnellula willkommii</i>)	25	240

The primary pests of concern identified during the pest risk assessment of New Zealand logs included: the wood wasp (*Sirex noctilio*) and its associated

fungus (*Amylostereum areolatum*), a root disease fungus (*Leptographium truncatum*), a drywood termite (*Kalotermes brouni*), pinhole borers (*Platypus apicalis* and *P. gracilis*) and the huhu beetle (*Prionoplus reticularis*).

The major pests of concern identified on Monterey pine from Chile included: pine bark beetles (*Hylurgus ligniperda*, *Hylastes ater*, and *Orthomicus erosus*), siricid wood wasp (*Urocerus gigas*), stain and wilt fungi (*Ophiostoma* spp.) and shoot blight (*Sphaeropsis sapinea*). The pine bark beetles from Chile could potentially be effective vectors of the native black stain root disease (*Leptographium wageneri*) and could lead to a ten percent increase in losses caused by this disease (present value of \$31 million) in the western United States. Organisms of concern on native trees in Chile included woodborers (*Callisphyris semicaligatus*, *Chilecomadia valdiviana*), bark beetles (*Calydon submetallicum*, *Rhyephenes maillei*, *Epistomentis* spp.), ambrosia beetles (*Gnathotrupes* spp.), and stain fungi (*Ophiostoma* spp. and *Ceratocystis* spp.).

The pest risk assessment for Mexican pine and fir logs (Tkacz et al., 1998) identified numerous potential pest organisms that could cause harm if introduced into new ecosystems. Some of these organisms are attracted to recently harvested logs while others are affiliated with logs in a peripheral fashion. A few of the organisms of concern would only be associated with pine and fir logs as hitchhikers, most likely confined to the bark surface. These include adelgids (*Pineus* spp.), the «Queen of Crickets» (*Pterophylla beltrani*), tiger moth (*Lophocampa alternata*), giant silkworm (*Hylesia frigida*) and needle pathogens (*Hypoderma* spp. and *Lophodermella* spp.). Insects that inhabit the inner bark and wood have a higher probability of being imported with logs than the hitchhikers. These include: Mexican bark beetle (*Dendroctonus mexicanus*), pine engraver beetle (*Ips bonansea*) and fir bark beetle (*Scolytus mundus*). Mexican pests of concern that can be found deeper in the wood include termites, (*Coptotermes crassus*), pitch moth (*Synanthedon cardinalis*), round-headed woodborer (*Monochamus clamator rubiginosus*), pine pitch canker (*Fusarium circinatum*), and stains and wilts (*Ophiostoma abietinum* and *Ceratocystis collifera*). Because of their location deep in the wood, these pests may be more difficult to eliminate from logs.

Among the insects and pathogens found on *Eucalyptus* spp. in South America (Kliejunas et. al 2001), eight organisms (or groups) were rated a high risk potential to United States: purple moth (*Sarsina virescens*), scolytid bark and ambrosia beetles (*Scolytopsis brasiliensis*, *Xyleborus retusus*, *Xyleborus bionicus*, *Xyleborus* spp.), carpenterworm (*Chilecomadia valdiviana*), round-headed woodborers (*Chydarteres striatus*, *Retrachyderes thoracicus*, *Trachyderes* spp., *Steirastoma breve*, *Stenodontes spinibarbis*), eucalyptus longhorned borers (*Phoracantha semipunctata*, *P. recurva*), pink disease fungus (*Erythricium salmonicolor*), ceratocystis canker (*Ceratocystis fimbriata*) and botryosphaeria cankers (*Botryosphaeria dothidea*, *Botryosphaeria obtusa*, *Botryosphaeria ribis*). Although some of these species are present in the United States, the current uncertainty regarding their taxonomy led to concerns about pathogenicity and virulence of exotic strains or variants.

Wood import regulations

Once the potential pest risks associated with a particular pathway are identified through the pest risk assessment process, mitigation measures can be applied to prevent the introduction of invasive forest pests. A detailed inventory of available pest mitigation measures was compiled by APHIS following the completion of the Russian pest risk assessment (USDA APHIS, 1991). This evaluation, along with the pest risk assessments for New Zealand (USDA Forest Service, 1992) and Chile (USDA Forest Service, 1993), became the foundation for development of a Final Rule on Importation of Logs, Lumber, and Other Un-manufactured Wood Articles (Title 7, Code of Federal Regulations, Parts 300 and 319) in 1995. The regulations established general prohibitions and restrictions, general permits, procedures for permit applications, importation and entry requirements for specific articles, universal importation options, standards for treatments and safeguards, and pest risk assessment standards. General permits were issued for importation of un-manufactured wood from Canada and the adjacent states of Mexico under the premise that a shared forested boundary allows for natural movement and dispersal of forest pests. However, the pest risk assessment for *Pinus* and *Abies* logs from Mexico (Tkacz et al., 1998) concluded that significant pest risks exist in the movement of raw wood material into the US from adjacent states of Mexico. Due to their size and configuration, the adjoining states of Mexico have ecological and geographic features that differ significantly from adjacent regions of the US. The mountain top forests of the arid southwestern US and adjacent states of Mexico should be viewed as biological islands, each with its own unique ecosystem assemblages (Warshall, 1995). These natural barriers to dispersal, survival, and colonization have led to differences in distribution of hosts, insects, and pathogens. APHIS has proposed amendments to the regulations for importation of un-manufactured wood from Mexico to rescind the general permit for adjacent states and allow importation of wood that has been debarked and fumigated. The FS and APHIS continue to cooperate on pest risk assessments of pathways for invasive forest pests to ensure that the balance between protection of North American forest resources and free trade is sustained through sound, science-based decision processes. All of the pest risk assessments completed to date were conducted with assistance provided by scientists in the source countries. Continued cooperation among trading partners is critical to reducing the risks of inadvertent intercontinental movement of invasive species.

Reference

- FAO. International Standards for Phytosanitary Measures, Import Regulations: Guidelines for Pest Risk Analysis, Rome, Italy: Secretariat of the International Plant Protection Convention, Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1996, Publ. № 2, 21 p.
- Kliejunas J. T., Tkacz B. M., Burdsall H. H., DeNitto Jr. G. A., Eglitis A., Haugen D. A.,

- Wallner W. W. Pest risk assessment of the importation into the United States of unprocessed *Eucalyptus* logs and chips from South America. Gen. Tech. Rep. FPL-GTR-124, Madison, WI: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, 2001, 134 p.
- Liebholt A. M., MacDonald W. L., Bergdahl D., Mastro V. C. Invasion by exotic forest pests: A threat to forest ecosystems // Forest Science Monograph 1995, 30, 1—49.
- National Invasive Species Council. Meeting the Invasive Species Challenge: National Invasive Species Management Plan, 2001, 80 p.
- Mattson W. J. Exotic insects in North American forests: ecological systems forever Altered // In: Britton K.O., ed. Exotic pests of eastern forests. Asheville, NC: Tenn. Exotic Pest Plant Council & U.S. Department of Agriculture, For. Serv., 1998, 187—194.
- NAPPO. NAPPO Standard for Plant Pest Risk Analysis. North American Plant Protection Organization, NAPPO Document 934.004, 1993, 9 p.
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R. and Morrison D. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States // Bioscience, 2000, v. 50 (1), 53—65.
- Tkacz B. M., Burdsall H. H., DeNitto Jr., Eglitis G. A., Hanson J. B., Kliejunas J. T., Wallner W. W., Brien J. G. O., Smith E. L. Pest risk assessment of the importation into the United States of unprocessed *Pinus* and *Abies* logs from Mexico // 1998, Gen. Tech. Rep. FPL-GTR-104, Madison, WI: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, 116 p.
- U. S. Congress, Office of Technology Assessment, Harmful Non-Indigenous Species in the United States. OTA-F-565 Washington, DC: U.S. Government Printing Office, 391 p. 1993, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1991. Pest Risk Assessment of the Importation of Larch from Siberia and the Soviet Far East. Miscellaneous Publication № 1495. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture, Forest Service.
- U. S. Department of Agriculture, Forest Service. Pest Risk Assessment of the Importation of *Pinus radiata* and Douglas-fir Logs from New Zealand // Miscellaneous Publication № 1508. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, 1992.
- U. S. Department of Agriculture, Forest Service,. Pest Risk Assessment of the Importation of *Pinus radiata*, *Nothofagus dombeyi*, and *Laurelia philippiana* Logs from Chile // Miscellaneous Publication № 1517. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, 1993.
- U. S. Department of Agriculture, Forest Service. Gypsy Moth Management in the United States: a cooperative approach. Final Environmental Impact Statement, Washington, DC: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, 1995.
- Wallner W. E. Invasive pests («biological pollutants») and US forests: whose problem, who pays? // EPPO Bulletin, 1996, v. 26, 167—180.
- Warshall P. The Madrean sky island archipelago: a planetary overview // In: DeBano L. F., Folliott P. F., Ortega-Rubio A., [and others], tech. co-ords. Biodiversity and management of the Madrean archipelago: the sky islands of southwestern United States and northwestern Mexico; 1994 September 19—23; Tucson, AZ. Gen. Tech. Rep. RM-GTR-264. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, 1995, 6—18.

NATURALIZATION OF ALIEN AND CULTIVATED PLANTS IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA

Tzvelev N. N.

*Komarov Botanical Institute, Prof. Popov Str. 2,
St. Petersburg, 197376, Russia,
E-mail: tzvelev@herb.bin.ras.spb.ru*

Owing to high development of the brain, the man has been given almost unlimited possibilities of a quite special, very quick evolution without changing the body structure, which, as distinct from usual slow «biogenous» evolution of other organisms of the biota, can be called «technogenous». A tendency originates from here of not a mere self-adaptation to the environment, but, quite the contrary, of modification, adaptation of the environment in accordance to one's wishes and needs. Irreversible anthropogenic changes of the Earth surface, resulting in a considerable decrease of distribution ranges of other its inhabitants and in extinction of many of them, became especially evident in the last half of the recently ended millennium, but only during its last century the man has finally grasped the importance of conservation of the present biological diversity. Forest felling, ploughing steppes and meadows, draining swamps and swampy meadows, exploitation of different rock outcrops, water pollution have been the main causes of extinction of indigenous plant species, first and foremost more rare and less «active» of them, unable to adapt to new conditions created by human activity. An example of an extinct species in the North-West Russia can be *Saussurea esthonica* Baer ex Rupr., which as few as 30 years ago occurred in spring fens at a brook near the village Bolshaya Pudost in Gatchina town environs. This brook was attempted to use for water supply of neighboring houses, which resulted in its complete drying up and loss of a lot of rare species, which had inhabited its banks.

However, the anthropogenic effect to the natural environment has the other side: the man has been considerably enriching the flora, partly due to deliberately distributed introduced plants of food, forage, ornamental, industrial or medicinal importance, some of them proved able to naturalization, partly due to undeliberately distributed foreign plants, usually called alien. Many of the latter prove unable to propagate and die soon (so called «ephemerophytes»), others live for a longer time with forming sedentary clones or colonies (so called «colonophytes»), the thirds propagate successfully, but occupy destroyed habitats, more free of indigenous species (especially roadsides), and only few of them are able to naturalize completely.

By observation of the anthropogenic changes in floras, one can easily conclude about a gradual increase of floristic similarity within the same cli-

matic zone, owing to both elimination of more rare, partly endemic species from the floras, and naturalization of the most «active» invaders from other floras. In the temperate zone of the Northern Hemisphere, an increasing number of European, Asian and North American species have been getting the circumpolar distribution. The same process with at least the same rate takes place in the tropical zone, where many weeds and escaped species have nearly ubiquitous, pantropical distribution, and in many cases the true land of origin of such species is impossible to determine.

Very many experts in alien species indicate a predominant advance of more southern non-indigenous species northward, rather than opposite way. Partly it is connected with a predominant transportation of goods (especially food) from the south to the north, but the main cause of usually more southern origin of alien plants is some «aridization» of anthropogenic habitats, resulted from usual forest felling and drainage of swamps, not to speak of building the roads and railways, where not only steppe, but some semi-desert species are able to advance far to the north along roadsides and bank slopes. Thus, in the North-West Russia, at the railways near the Gatchina-Tovarnaya station and especially near Kuznetsovka village in Sebezh town environs, true steppe phytocoenoses have formed as a result of introduction, with *Festuca valesiaca* Gaud. s. l., *Koeleria cristata* (L.) Pers. and *K. delavignei* Czern. ex Domin, species of *Salvia* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenzl and other steppe plants.

Successfully naturalized species, both alien and deliberately introduced, have been recently referred to as «invasive», i.e. foreign species encroached upon the territory under discussion; from the Latin «invado (invasi, invasum)» — encroach, or «invasio» — encroachment. To note, there is one more rather large group of wild species, usually referred to as «archaeophytes», which also got to the territory under discussion together with the man, or with beginning of agriculture, and in fact are also alien by origin. In the North-West Russia, including Leningrad, Pskov and Novgorod Regions, and the town of Saint-Petersburg, such archaeophyte species are about 80, though some of them had an opportunity to penetrate there before the man.

Let us quote some more figures from the recently published «Manual of the vascular plants of North-West Russia» (Tzvelev, 2000). Among 2730 species of vascular plants mentioned in the book, 1564 species represent the indigenous (aboriginal) part of the flora, and 1166 species (about 43 percent) comprise its non-indigenous (anthropogenic) part, though there is no sharp boundary between the two. The non-indigenous (resulted from human activity) component, in its turn, is subdivided into 2 secondary constituents: the deliberately disseminated by man, i.e. cultivated or introduced — 697 species, and non-deliberately disseminated by man, or the alien — 469.

A considerable part of introduced species under conditions of the North-West Russia for different causes is not able to propagate without human assistance. Especially many ornamental herbaceous plants belong to this group, among them such widespread as *Paeonia officinalis* L., *Phlox paniculata* L.,

Callistephus chinensis (L.) Nees etc., as well as some trees and shrubs, among them being almost countrywide species, e.g. *Caragana arborescens* Lam., *Syringa vulgaris* L., *Spiraea chamaedrifolia* L., *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim., etc.

Cultivated species, which are able, at least in the slight degree, to independent propagation and escaping wild, are about 118, only 35 of them have been able to enter natural phytocoenoses and get naturalized completely. Some of such «invasive» species deserve to be enlarged upon. First of all, belonging to this group are some of the ornamental trees and shrubs with ornithochorous dissemination, i.e. with assistance of local birds eating their fruits. The American Juneberry, *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, has become especially widespread, to occur in our forests rather frequently. Following the latter as to expansion, but at a quicker pace, is later introduced into cultivation *Aronia mitschurinii* Skvorts. et Maitul., apparently, obtained by I. V. Michurin as a result of hybridization of several North American species. *Aronia*, as a rule, bear abundant fruit and, according to our observation, thrushes prefer its fruits to those of the indigenous rowan (*Sorbus aucuparia* L.). Expanding to a lesser degree are *Malus baccata* (L.) Borkh., despite bullfinches and waxwings readily eating its fruits, *Viburnum lantana* L. and *Cotoneaster lucidus* Schlecht. Escaping from under cultivation more successfully are some roses (*Rosa* L.), dogwood species — *Swida alba* L. and *S. sericea* (L.) Holub, and the Eastern Asian *Rosa rugosa* Thunb. has completely naturalized and become one of the typical plants of sandy-pebble shores of the Gulf of Finland, occupying the same habitats, as at the shores of the Pacific Ocean. Disseminating by themselves, but mainly along railroads, are *Padus virginiana* (L.) Mill., *Grossularia uva-crispa* (L.) Mill. and *Berberis vulgaris* L., as well as the anemochorous *Acer negundo* L.

Among herbaceous plants introduced into cultivation by man, a Caucasian subalpine species *Heracleum sosnowskyi* Manden. should be mentioned first for its capacity for naturalization. In 1950—70ss this species was actively introduced into cultivation as a silage plant, but later its cultivation was abandoned, though it survived on field margins and near farms. Only in the last decades of the 20th century this species began a fast invasion into natural phytocoenoses, i.e. meadows, forest glades, gully slopes, with supplanting indigenous species and forming almost pure stands. For the cattle, it is inedible fresh, because of stinging hairs covering the plant over. At present, a fight against the plant has to be carried on, but it is rarely successful, since cutting down the stems of this biennial results in prolonging the specimen's life for 1—2 years more.

Naturalized from under cultivation and quite widespread are 2 herbaceous lianas: the North American *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray and *Calystegia spectabilis* (Brummitt) Tzvel., the latter resulted from hybridization of the American *Calystegia inflata* Sweet to the indigenous *C. sepium* (L.) R. Br. These species are usually a part of the coastal tall grass stands, especially at the Gulf of Finland coast. In many places, usually also near waterbodies, large groups of species rather widely cultivated in gardens, the North American *Aster novi-englaii* L. and close to the latter hybridogenous *A. salignus* Willd. may occur.

Less actively escaping from gardens and parks are North American golden-rods — *Solidago serotinoidea* A. et D. Löve and *S. canadensis* L., and even earlier the European daisy (*Bellis perennis* L.) distributed over meadows and forest glades. A good chance of naturalization have compositae widely cultivated in gardens: *Helianthus tuberosus* L., *Inula helenium* L., *Rudbeckia laciniata* L. and *Calendula officinalis* L., as well as a very ornamental *Impatiens glandulifera* Royle, the latter quite often forming large stands at waterbody banks and in gulches. The ornamental North American *Lupinus polyphyllus* Lindl. was before planted by foresters as a forage plant and a soil fertilizer, but at present, especially in more western districts, it has been expanding very actively, with replacing many rare pine-forest species. Such forage plants, as *Medicago sativa* L., *M. varia* Martin. and *Onobrychis viciifolia* Scop. are naturalized enough, but occur mainly along railways.

Some ornamental plants are able to escape wild and have been quite naturalized in places, among them *Lavatera thuringiaca* L. (it is especially numerous in lime pits at the lower Volkhov River), *Saponaria officinalis* L. (mainly along roads and river banks), *Dianthus barbatus* L. (expanding from gardens and parks to forests and forest glades). Some tendency to getting wild can be marked even for such garden plants, as *Narcissus poeticus* L. and *Hemerocallis* L. species, but due to throwing their rhizomes out by gardeners. In environs of Vyra village on the Oredzh River, on a drained spring fen, an abundant development was observed of such a vegetable plant as *Rheum rhabarbarum* L., usually never getting wild.

Among 469 species of the flora of the North-West Russia, non-deliberately disseminated by man, about 80 (e.g., *Sambucus racemosa* L., *Pastinaca sativa* L., *Bunias orientalis* L., *Convolvulus arvensis* L. etc.) can be referred to as archaephytes, which take as if intermediate position between indigenous and alien plants. The most numerous among true alien (adventitious) plants are bearing no fruit, and sometimes no flower «ephemerophytes» and «colonophytes», 168 of them were found in only one locality and no more occur there at present. 53 species have been perfectly naturalized in the North-West Russia, most of them expanding along roads, especially railroads — so called «railroad» plants. Among them, such almost countrywide species deserve mentioning, as *Sisymbrium loeselii* L., *S. altissimum* L., *S. wolgensse* Bieb. ex Fourn., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Lepidium densiflorum* Schrad., *Erysimum marschallianum* Andr., *Amaranthus retroflexus* L., *A. albus* L., *A. blitoides* S. Wats., *Chaenorrhinum minus* (L.) Lange. Occurring somewhat less often are *Hordeum jubatum* L., in recent years having been quickly spreading along roads, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, several species of *Bromus* L., *Kochia densiflora* (Moq.) Aellen, *Salsola tragus* L., *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., *Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schulz, *Diploaxis viminea* (L.) DC., *Camelina microcarpa* Andr., *Oenothera rubricaulis* Klebahn, *Geranium sibiricum* L., *Mulgedium tataricum* (L.) DC. etc.

The North American *Conyza canadensis* (L.) Cronq. and *Lepidothecca suaveolens* (Pursh) Nutt. became almost countrywide weed plants. The Ameri-

can annuals *Galinsoga ciliata* (Raf.) Blacke and *G. parviflora* Cav. can be found in nearly every lawn in towns. The Asian *Impatiens parviflora* DC. has become occurring not only in ruderal places at roads and in inhabited areas, but also in dampish forests, quite often in competition with the indigenous *I. noli-tangere* L. Expanding very quickly along roads and paths is the North American *Juncus tenuis* Willd., which became in recent years one of common plants. Completely naturalized, very «active» and able to displace indigenous species are widely known *Elodea canadensis* L. and *Epilobium adenocaulon* Hausskn. with a very closely related species *E. pseudorubescens* A. Skvorts. Only in recent decades the Central European *Noccaea coerulescens* (J. et C. Presl) F.K. Mey. and the North American *Geum macrophyllum* Willd. became actively spreading in natural phytocoenoses (in forests and forest glades) the latter, will, probably, be able to displace indigenous species.

Many rare alien species, but mainly ephemerophytes and colonophytes, are found in recent years by V. I. Popov in the commercial port area. In particular, a small population of a subtropical species *Commelina communis* L., found by him (Popov, 1994: 126) consisting of dwarf specimens, but bearing normal fruit, is interesting. The North American annuals *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen and *Ambrosia artemisiifolia* L., which are regarded quarantine weeds, occur more frequently year by year at roads and in inhabited areas. They, as a rule, bear flowers, but due to late flowering they have no time to bear fruit and, apparently, exist only owing to new introductions. It is not impossible, of course, that with time they will adapt to our climate by accelerating their ontogenesis.

One more small group of foreign plants, introduced to Russia with park or lawn grass mixtures, deserves mentioning. As early as in the last half of the 18th century it came into fashion to use the Western European grass mixtures, first French, then German, for different parks (Hylander, 1943). Some information in such park plants, which are about 50 in the North-West Russia, is available in our «Manual» (Tzvelev, 2000) and in the paper of M.E. Ignatyeva and G.Yu. Konechnaya (2000). Belonging here are also such species of the Central European origin, as *Poa chaixii* Vill., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilm., *Carex brizoides* L., *Phyteuma spicatum* L., *P. nigrum* F. W. Schmidt, *Primula elatior* L., *Colchicum autumnale* L., *Pimpinella austriaca* Mill., *Chaerophyllum aureum* L., *C. hirsutum* L., *Poterium sanguisorba* L. etc., they having preserved not only in parks existing now, but in usually small plots of meadows, forests and forest glades, which once were landlords' parks, and at present looking like natural enough. It was not occasional, that A.O. Haare (1979) found such species in many localities mainly in the basins of the Mga and Tosna Rivers and mistook them for late glacial relicts, which had come there from the south-west. Many of such park species are not active and do not spread, quite often existing as small colonies and sometimes separate specimens (e.g., *Carex umbrosa* Host). However, more active species may also belong to them, e.g., *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl and *Trisetum flavescens* (L.) Beauv., which have become rather common species of our meadows and forest glades. Probably, such species as

Pimpinella austriaca, *Heracleum sphondylium* L., *Primula elatior*, *Colchicum autumnale* and some others are also able to disseminate without outside help. In any case, species of the lawn-park grass mixtures make an essential part if invasive plants of the North-West Russia, common in forests and forest glades species *Bellis perennis* and *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. are probably belonging to this group.

Geographical origin of species naturalized in the North-West Russia (except for archaeophytes) deserves detailed reference. Most of them — 306 species — originate from more southern regions of Eurasia, though some of them only scarcely penetrate into the West Siberia or the South-West Asia. Distributed only in Europe (principally in its central part) are 130 species, only in Asia (usually in its east) 39 species. There are 76 species of the American and mainly the North American origin, however, enough naturalized and actively expanding species are especially numerous among them, e.g., *Elodea canadensis*, *Juncus tenuis*, species of *Amaranthus* and *Lepidium*, *Echinocystis lobata*, *Epilobium adenocaulon*, *Geum macrophyllum*, species of *Oenothera*, *Lupinus polyphyllus*, *Amelanchier spicata*, *Aronia mitschurinii*, *Swida sericea*, *Acer negundo*, species of *Galinsoga*, *Conyza canadensis*, *Lepidothea suaveolens*, *Aster novi-belgii* etc. 4 species, among them the very active *Heracleum sosnowskyi*, originated from the Caucasus. There is even one species of the South African origin — *Platystrophia brachypoda* (Thell.) Tzvel., which we have found at the railroad near the station Gatchina-Tovarnaya. After our record, this species was found as well in Udmurtia and Vladivostok environs.

Taxonomically most of the naturalized species belong to the largest families of extra-tropical flowering plants. Species of 4 families distinctly predominate: *Asteraceae* — 83, *Poaceae* — 63, *Brassicaceae* — 58, *Fabaceae* — 41. These families are followed by *Lamiaceae* — 28, *Chenopoiaceae* and *Apiaceae* — 27, *Rosaceae* — 21, *Polygonaceae* — 20, *Scrophulariaceae* — 17, *Ranunculaceae* and *Boraginaceae* — 15. Rather a high position of *Brassicaceae* in this list is quite understandable, as this family is generally peculiar for a great number of weeds and ruderal species.

There remains for us to determine, what is more — good or harm — of invasive species, these foreign incomers, invading our indigenous flora? We have already mentioned, that they gradually enrich the flora, by increasing a number of its species. Invasion into forests of such trees and shrubs, as *Amelanchier spicata*, *Aronia mitschurinii* and *Malus baccata* so far does more good, than harm, by opening prospects of their use by man and giving a valuable additional fodder for birds. Naturalization of such ornamental plants with beautiful flowers, as *Rosa rugosa*, *Dianthus barbatus*, *Impatiens glandulifera*, *Lavatera thuringiaca*, *Saponaria officinalis*, species of *Aster* and *Solidago*, *Sisyrinchium septentrionale* Bicknell, medicinal horseheal (*Inula helenium* L.) etc. so far does not bring harm to natural phytocoenoses either, however the ornamental *Lupinus polyphyllus*, as we have mentioned, became doing essential harm by active displacement of rare species of the local flora. No doubt, naturalization of *Heracleum sosnowskyi* proved to be even more harmful, the

fact makes us to take a great care and consider possible consequences of introduction of non-indigenous plants in future.

Numerous alien plants, settled in roadsides and wastelands in inhabited areas, usually do no essential harm to the indigenous flora, but some of them (e.g., *Conyza canadensis*) may become weeds of fields and vegetable gardens. Besides, it is most undesirable if among the alien species there are inedible for cattle, poisonous or thorny species (e.g., species of *Euphorbia* or *Carduus acanthoides* L.), which may propagate in pastures, as well as species with allergenic pollen, like widely known in this respect *Ambrosia artemisiifolia* and *Cyclachaena xanthiifolia*. Species of *Galinsoga*, and sometimes *Xanthoxalis* do harm to lawns and flower gardens, when spreading in abundance on beds. As we have already mentioned, among the species displacing indigenous ones from natural phytocoenoses there are such very «active» alien species, as *Elo-dea canadensis* and *Epilobium adenocaulon*. The latter, obviously, has completely displaced from spring fens of the Karelian Isthmus *E. obscurum* Schreb., which was rather frequent there before. Probably, such alien plants actively escaping from parks and suburban forests, as *Geum macrophyllum*, *Impatiens parviflora* and *Pimpinella austriaca* will in the near future be able to displace indigenous species. Only few alien plants of economical value may be used for planting in private gardens, e.g., the estragon (*Artemisia dracunculus* L.) and (*Glycyrrhiza korshinskyi* Grig.), a large and stable colony of the latter was recently found by L.V. Averyanov (1999).

References

- Ignatyeva M. E., Konechnaya G. Yu. Flora of historical parks of Saint-Petersburg. // In: Formation of vegetation cover on the urban territories, Novgorod: Univ. publ., 2000, 72—78 (in Russian).
- Popov V. I. On new and rare alien species of St. Petersburg environs // Botanicheskiy. Zhurn., 1994, v. 79, № 7, 124—127 (in Russian).
- Haare A. O. New locality of relict species in Leningrad Region // Novosti Sist. Vyssh. Rast., 1979, v. 15, 240—247 (in Russian).
- Tzvelev N. N. Identification key-book of the vascular plants of North-West Russia. St. Petersburg: Khim.-Pharm. Akad. publ., 2000, 782 p. (In Russian).
- Hylander N. Die Grassameneinkommlinge schwedischer Parke mit besonderer Berücksichtigung der *Hieracia silvaticiformia* // Symb. Bot. Upsal., 1943, v. 7, № 1, 1—432.

BRINGING AND INTRODUCTION OF VASCULAR PLANTS TO THE FLORA OF RUSSIA AND ADJACENT COUNTRIES DURING THE LAST 50 YEARS

Ulyanova T. N.

*All-Russian Institute of Plant Industry,
190000, St.-Petersburg, B. Morskaya str., 42, Russia*

A revealing of new introduced plants on the territory of any country is very important problem. In works of native (Malyshev, 1981; Kolesnikov, 1976 and others) and foreign (Kloot, 1987; Westor, 1977) authors the satiation of regional floras of the World by introduced species is shown, and, as consequence of it, the extinction of native species is observed; this process, as a result, leads to unification of floras of the Globe. Introduced species, having no possibility to inculcate in alien for them vegetable communities existing on new territories, firstly settle in open ruderal localities. In these new condition they have no factors restraining their spreading — diseases and vermin's, from which they suffer in their homeland. For the future, just these species become malicious ruderal and segetal weeds on new territories. According to our 30 years studying on the territory of the former USSR, its flora includes about 1500 species of segetal and ruderal plants. As most harmful species we consider about 300 species (20%) characterized by especially often finding (75—100%) and abundance (3—5 points) (Ulyanova, 1989). The analysis of geographical origins of this species group shows, that almost all of them in different time, often very long ago, have been introduced into different regions of the former USSR from different floristic areas. It have to be noticed, that most of species, adduced further, grow in their homeland in more favorable conditions (in latitude 35—50 degrees North), therefore on the territory of the former USSR practically all of them are found in its southern regions.

The agriculture of our country is based mainly on the plants, introduced from different N. I. Vavilov's center's of origin of agricultural plants (1965). For example, widely distributed in southern areas corn *Zea mays* L. has South-American origin. Its malicious weeds on all the territory of growing in the former USSR (Caucasus, Middle Asia, Far East) are the American species too: *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. trifida* L., *A. psilostachya* DC., *Xanthium strumarium* L., *X. spinosum* L., *Amaranthus retroflexus* L., *A. blitoides* S. Wats., *A. albus* L., and also introduced East-Asian plant *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. In the last years (nearly 20 years ago) to these species in the North Caucasus (Krasnodar and Stavropol regions) two American species — *Solanum cornutum* Lam. u *Galinsoga parviflora* Cav. Have been added. Absolutely all of the species mentioned now are the malicious weeds not only of

corn, but of cotton on all over the territory of the Middle Asia (Ulyanova, 1995; 1998).

Literally in the last 30 years *Helianthus lenticularis* Dougl. ex Lindl., *Solanum cornutum* Lam., *S. carolinense* L., *S. triflorum* Nutt., *Cenchrus pauciflorus* Benth, *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen have been introduced from North America and have inculcated in the agricultural crops on the territory of Russia and others countries (Ukraine, Byelorussia, Georgia) (Ulyanova, 1998).

In the firm belief we can say, that the most «aggressive» species on the territory of the former USSR, an concretely of Russia, is *Ambrosia artemisiifolia* L., although further spreading of the rest of species of this genus (*A. trifida* L., *A. psilostachya* DC.) excites an anxiety of obstruction by them of agricultural crops.

As all radix-offspring perennial weeds extra anxious seems to be *Ambrosia psilostachya* DC., Origin: North America. Distribution: Europe, Canada, USA, Australia, in Russia — Bashkiria, Volgograd, Samara, Orenburg, Saratov Districts, Krasnodar, Stavropol regions. Quarantine caused by this species is put on 1440 hectares. The species reproduce mainly by radical offspring's, by rhizomes and by radical pieces, however reproduction by seeds exists too. For germination soil must have the temperature 13—15 degrees in the first half of May, but young growth arises also in summer. Radical buds are situated very close from one to other (1—2 cm between), as a result a great number of sprouts are formed, and by this manner overgrown population arises.

Ambrosia trifida L., the very northern species. Origin: North America. Distribution: in America — Canada and USA; in Europe — Belgium, Netherlands, Norway, Sweden; in Russia — Bashkiria, Voronezh, Volgograd, Orenburg, Penza, Saratov regions, Habarovsk, Krasnodar, Stavropol regions, Checheno-Ingushetia. Quarantine is put on 51178 hectares. Potential areal of *Ambrosia trifida* can reach latitude 60 degrees North. Ripens earlier than *A. artemisiifolia*.

Helianthus lenticularis Dougl., Origin: North America. Distribution: all Europe and the former USSR. In Russia is found in Bashkiria, Volgograd, Orenburg, Krasnodar, Ekaterinburg, Chita, Volgograd regions; in Kazakhstan — Aktyubinsk, Kustanay, Pavlodar, Semipalatinsk, Uralsk, Tselinograd regions; in Uzbekistan — Fergana region. This species forms mixed population, germinates in the end of April, is resistant to cold (Moskalenko, 2001).

In the last years *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. (*Iva xanthiifolia* Nutt.) — Introduced from USA to USSR. Distributed in southern and middle parts of Russia, grows also in Ukraine, Caucasus and in many European countries. Forms mono-species thickets in ruderal localities, decreases plant succession. In the last years this weed has began to obstruct agricultural crops (Ulyanova, 1978). In the last 50 years on the territory of the former USSR several species of the genus *Solanum* have appeared, which have been found firstly in open and ruderal localities, and then have began to occupy and obstruct agricultural crops.

***Solanum rostratum* Dun.** — Origin: North and Central America. Distribution: Australia, Austria, Bulgaria, Germany, Denmark, Czechia, Slovakia. In Russia this species is spreaded in the area of 26.3 hectare, the main niduses — in Stavropol and Krasnodar regions, in Kalmykia, Rostov Oblast, Primorskiy Kray, Kabardino-Balkaria and North Ossetia; in Ukraine — Dnepropetrovsk, Donetsk, Zaporozhye, Kirovograd, Crimean, Voroshilovgrad, Nicolayev, Odessa and Kherson regions; in Kazakhstan and Azerbaijan. Late spring weed. One plant forms 200—500 thousands of seeds, reproduces very quickly. It is the main fodder crop for Colorado beetle and potato moth. (Ulyanova, 1991).

***Solanum carolinense* L.** — Radix-offspring perennial plant, dangerous aggressive weed, must be quarantined. Radix can be 2,5 m length. Origin: USA, Canada, where it is malicious weed. In the former USSR — Abghasia, Adzharia, Georgia; in Russia — Maritime Territory. This species obstructs all agricultural and virgin fields in subtropics zone. Reproduction by seeds, radical offspring's, rhizome pieces, practically can not be destructed. Species form dense thickets, forcing out all other vegetation. Vector of virus diseases of tomatoes.

***Solanum triflorum* Nutt.** — Origin: North America. Distribution: North America Germany; in Russia — Omsk District and Altay Territory. In Russia grows on 4734 hectares.

***Cenchrus tribuloides* L.** — Annual cereal. Origin: North America. Distribution: North and South America, Argentina, Australia. In Ukraine — Dnepropetrovsk, Kharcov, Kherson Districts. Usually reproduces by seeds, but if this plant has been rooted out and left on soil, it forms additional rootlets along the all stem and takes root, continuing to grow. The young grows appear in May, and then in moist soil, during all the summer. Especially strongly injures tropical agriculture's.

It is necessary to notice one else very aggressive species of North-American flora — *Hordeum jubatum* L., introduced in 20th years to the southern part of the Far East (surrounding of Vladivostok and Ussuriysk). Now this species have becomes ruderal-segetal plant of all the region, forming unispecial thickets, can not be eaten by cattle, and obstructing agricultural crops. Being decorative in ear phase, these plants are evidently harmful for animals and men in the phase of fruit ripening, when sharp ears fall. Now the appearance of this species is marked not only in the Far East, but in Siberia, and already not only as ruderal, but as segetal weed too. Besides, we have marked the appearance of this species in agricultural crops of the northern part of this region — in Magadan District. (Ulyanova, 1998).

Now in Sakhalin *Hieracium aurantiacum* L. is widely spread, it has been introduced from Carpathians probably in the beginning of 30th years. In «A key for identification of plants of the Far East Territory» this species yet was absent, however in «Flora of the USSR» it already was registered for Sakhalin. According to our observation, made in year 1974, the abundance of *H. aurantiacum* is so great, that mountain and valley meadows, pastures and hill slopes, in the time of flowering, become of orange-red color. Actually, the main part of heterospecific meadows of the Sakhalin Island (especially in the southern part) under the pressure of this species turns into monospecific thick-

ets, can not be eaten by cattle. *H.aurantiacum* rhizome perennial plant with overground sprouts taking roots. This species spreads very quickly, reproduced vegetatively and by seeds (Ulyanova, 1998).

Becomes anxious the settling in the North-West of Russia (Leningrad, Novgorod and Pskov Districts) of the fugitive from garden agriculture — North-American fruit tree *Amelanchier spicata* (Lam.) C.Koch. Probably, birds carry its fruits, in consequence this species becomes common in forests of this region. So quick and wide settling can lead to unforeseen results. Also, in this region the species *Conyza canadensis* (L.) Cronq. has begun its unrestrained spreading in open and broken localities. Neglected agricultural fields, broken pastures, forest glades, road borders here and there look as specially sown by this plant. At the same time, this species has become the real weed of kitchen-gardens (Ulyanova, Kondratenko, Ivanov, 1999). On the whole, we can see, that many species of American flora, for example, from the genera *Amaranthus*, *Ambrosia*, *Cyclachaena*, *Galinsoga*, *Solanum* and others have considerable adaptation possibilities on the territory of the former USSR.

At the same time, exists the threat of appearance in Russia of following species from the family Convolvulaceae:

***Ipomea hederacea* L.** — Its seeds have been found in year 2000 in 446 cases in agricultural planting of grain from USA. Eastern, central and southwestern regions of USA. Obstructs gardens, crops of soy-pea and corn (Moskalenko, 2001).

***Ipomea lacunosa* L.** — Its seeds have been found in year 2000 in 461 cases in agricultural planting of grain from USA (Moskalenko, 2001).

***Jacquemonthia tamnifolia* (L.) Griseb.** — Its seeds often are found in the time of custom examination of soy-pea from USA. Obstructs soy-pea and corn.

From the family Polygonaceae:

***Emex spinosa* (L.) Campd.** — Its fruits often are found in loads of wheat from USA and Australia. Distribution: USA, Latin-American and African countries, Australia, Italy, France (Moskalenko, 2001).

Also, the following facts, connected with migration of plants from the European part of the USSR to USA, are interesting. So, for example, *Salsola kali* L. for the first time has been brought to USA in years 1873—1874 with seeds of flax from Russia, where this species grows ever in european or in asiatic parts of the country in open communities, and is considered as one of the most malicious weeds. In 50th years of XX century from our country to southern regions of USA the species *Halogeton glomeratus* (Bieb.) C.A. Mey., has been brought; there it has obstructed millions of hectares of droughty sheep pastures. Because of this poisonous plant, enormous number of sheep's have perished. *Aegilops triuncialis* L. in its homeland nidi in Caucasus and Fore East can be found very rarely in grain agricultural crops. When this species has been brought to pastures of western regions of USA, it has become there a considerable competitive species (Banting, 1977; Crafts, Robbins, 1964).

Concerning the fact, that the brought species firstly settle in broken by men or by natural factors localities, their ecological niche, in territorial sense,

increases on the Globe, and it is impossible to stop this process. However, it is necessary to minimize, as far as possible, the harm done by brought plants as weeds. On this purpose it is necessary to observe brought plants permanently and to study their peculiarities, which can lead to their further expansion. It seems of State importance to organize a floristic service of monitoring of brought species of plants, this service would prevent the bringing in very early stages and take measures for control in proportion to urgency.

References

- Banting A. I.* Agricultural ecology at present and in future // In: Pest, disease and weed control strategy in future, Moscow: Kolos, 1977, 22—41 (in Russian).
- Crafts A., Robbins I.* Chemical weed control, Moscow: Kolos, 1964, 456 p. (In Russian).
- Kloot P. M.* The naturalized flora of South Australia. The documentation of its development // Adelaide Bot. Gard., 1987, v. 1, 81—90.
- Kolesnikov B. P.* Plant world protection problems // Zhurn. Obschey Biologii, 1976, v. 37, № 5, 635—648 (in Russian).
- Malyshev L. I.* Changes in the Earth's flora under the influence of anthropogenic pressure, Moscow: Vysshaya Shkola, 1981, № 3, 20 p. (In Russian).
- Moskalenko G. P.* Quarantine weedy plants of Russia, Moscow, 2001, 275 p. (In Russian).
- Ulyanova T. N.* Adventitious plants as a source of replenishing the specific composition of the segetal flora in the USSR // In: Problems of studying the adventitious vegetation in the USSR, Moscow: Nauka, 1989, 18—20 (in Russian).
- Ulyanova T. N.* Adventitious plants in the segetal flora of North Caucasus // In: Collection of scientific publications on applied botany, genetics and plant breeding, 1991, v. 139, 20—24 (in Russian).
- Ulyanova T. N.* Adventitious plants: harmful weeds in Russia's segetal flora // In: Current state and ways of enhancement of integrated weed control in cultivated field crops, Pushchino, 1995, 126—132 (in Russian).
- Ulyanova T. N.* Geographic sources of adventitious plants in the segetal flora of the USSR // In: Collection of scientific publications on applied botany, genetics and plant breeding, 1991, v. 139, 126—132 (in Russian).
- Ulyanova T. N.* Useful and weedy plants on the territory of Valdaisky National Park // In: Novgorod the Great, 2000, 290—296 (in Russian).
- Ulyanova T. N.* Weedy plants in the flora of Russia and other CIS countries, St. Petersburg, 1998, 344 p. (In Russian).
- Ulyanova T. N., Kondratenko V. I., Ivanov I. A., Malkova E. A.* Weedy plants of Novgorod, Vologda and Arkhangelsk provinces // In: Scientific and technical newsletter of the Vavilov Institute of Plant Industry, St. Petersburg, 1992, 69—74 (in Russian).
- Vavilov N. I.* Centers of origin of cultivated plants // In: Selected works, Moscow, 1965, v. 5, p. 9—104 (in Russian).
- Vestor L. L.* Naturalization of plants in Hawaii // In: Proceedings of IV Pacific Scientific Congress Committee C, Section B, Moscow, 1997, 57—60 (in Russian).

ECOLOGY OF *TAMARIX RAMOSISSIMA* IN WESTERN NORTH AMERICA AND CENTRAL ASIA

Patrick B. Shafroth

*U. S. Geological Survey, Fort Collins Science Center,
2150 Centre Ave., Building C, Fort Collins, CO 80526, USA,
E-mail: Pat_Shafroth@usgs.gov*

Introduction

Riparian (streamside) corridors are highly susceptible to invasions by non-native (exotic) plants. Relatively high levels of physical disturbance and moisture availability along rivers provide site conditions suitable for colonization by many weedy taxa (Planty-Tabacchi et al., 1996; Tickner et al., 2001). As a result, exotic species often compose greater proportions of the flora of riparian zones than that of upland habitats (DeFerrari and Naiman, 1994). Some of these species become invasive (i.e., widely naturalized, persistent, and with negative impacts, sensu Mack et al. 2000; deWaal et al. (1994).

Land and water managers are commonly faced with the task of controlling invasive species and restoring habitats to a more «natural» condition. Information on the ecology of invasive species in their native range may be useful in understanding the dynamics and mechanisms of plant invasions in the introduced range. With respect to plant invasions, the most common application of this approach has been investigations into native herbivores or pathogens that may limit population growth in a plant's native range, but which are absent in the introduced range (DeLoach, 1997). Research has also been directed at identifying particular genotypes from the native range that were introduced to better understand invasions (e.g. Novak and Mack, 1993). Genetic changes within the introduced range such as novel hybrid formation (Vila et al., 2000; Gaskin and Schaal, 2002) and post-invasion adaptation (Siemann and Rogers, 2001) can influence the competitive ability of introduced species. Other aspects of a plant's ecology in its native range may be useful as well, but have not been commonly investigated. For example, information on basic environmental tolerances and competitive interactions could lend insights into why certain sites have been invaded and which others may be subject to future invasion.

A few species of shrubs or small trees in the genus *Tamarix* L. (saltcedar, tamarisk, grebenshik, dzhingil) were introduced to the United States of America in the late 1800's and early 1900's for horticultural use and other more utilitarian purposes such as streambank erosion control (Figure 1) (Baum 1967, Robinson, 1965). Most of these species did not become invasive, but some spread widely, especially in the 1930–1960s (Robinson, 1965), and came to dominate the floodplain vegetation of many western US rivers,

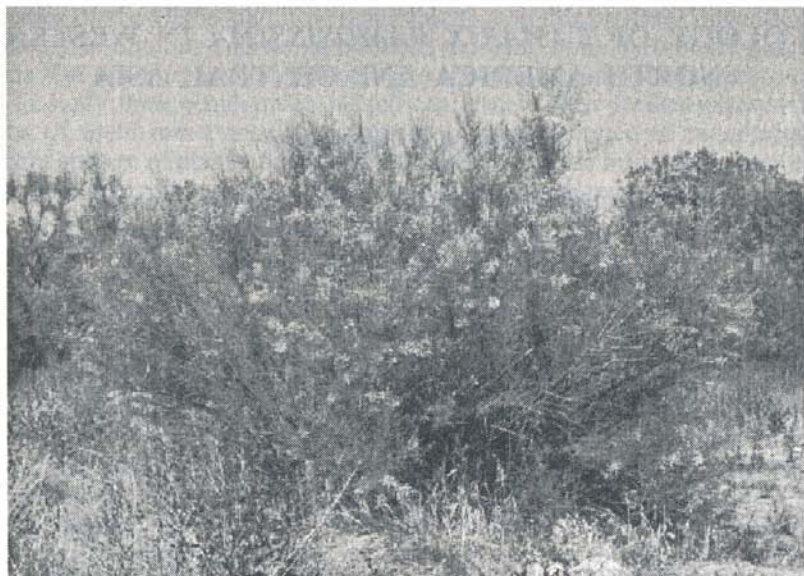


Figure 1. *Tamarix* sp. growing along the Arkansas River, Colorado, USA. This individual is approximately 2m tall. (Photo by P. B. Shafroth)

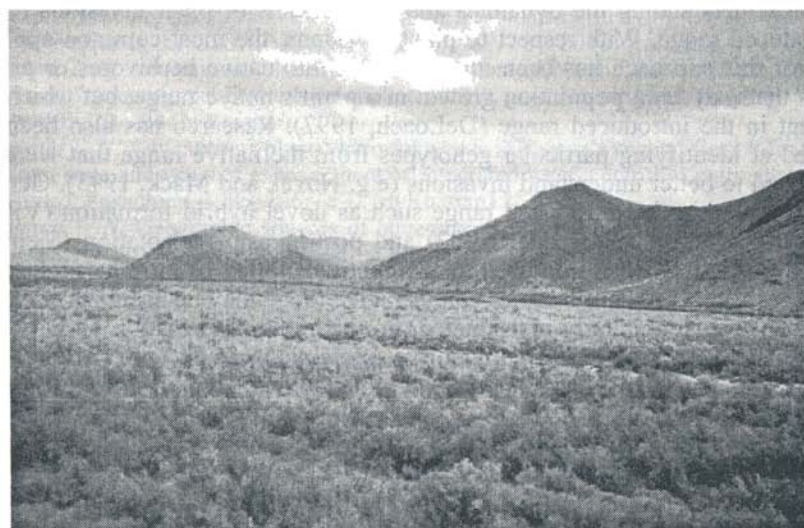


Figure 2. Dense invasion of *Tamarix* spp. along the Gila River, Arizona, USA. The valley bottom in this photo is approximately 3 km across and the pictured vegetation is almost entirely *Tamarix* spp. (Photo by P. B. Shafroth)

sometimes replacing native forests of *Populus* and *Salix* (Figure 2). Historically in the North American literature, the invasive *Tamarix* has been referred to as *T. ramosissima*, *T. pentandra*, and *T. chinensis* by different authors at different times. Recent work examining DNA sequence data of *Tamarix* spp. in its native and introduced ranges indicates that the most invasive species in western North America are *T. ramosissima* Ledeb., *T. chinensis* Lour. and hybrids between these two species (Gaskin and Schaal, 2002). In western North America, *Tamarix* spp. have naturalized populations in most US states west of 100° longitude, as well as in the southern portions of some of the Canadian provinces, and the northern portions of Mexico (Figure 3). Within this general range, populations are most common and grow in highest densities at low elevations along rivers between ca. 30° and 45° latitude, including the Colorado, Rio Grande, Pecos, and Gila Rivers.

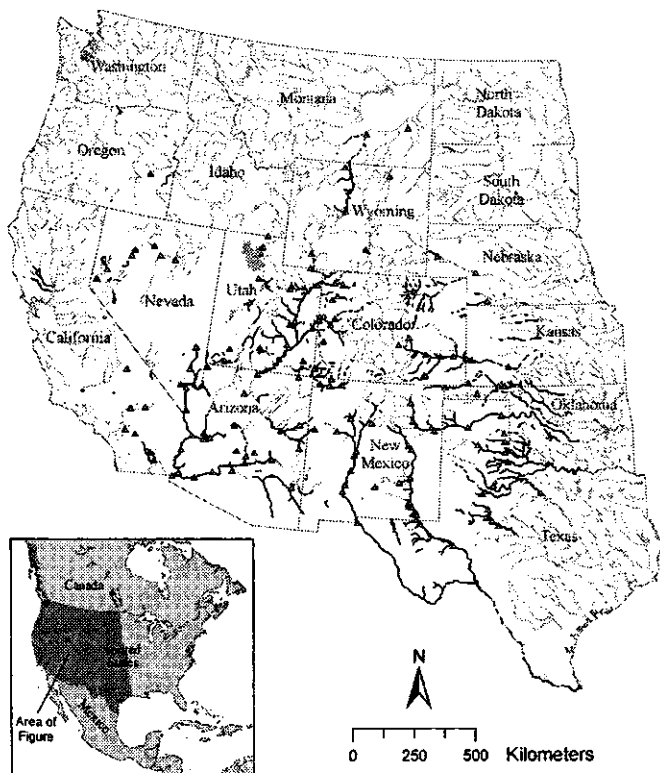


Figure 3. Distribution of invasive *Tamarix* spp. in western North America. Solid lines are areas of saltcedar, and dashed lines are areas of intermittent or scattered invasion, per Robinson (1965). Triangles are observations made at various U. S. Geological Survey stream gaging stations from 1997–2002 (J. M. Friedman, unpublished data)

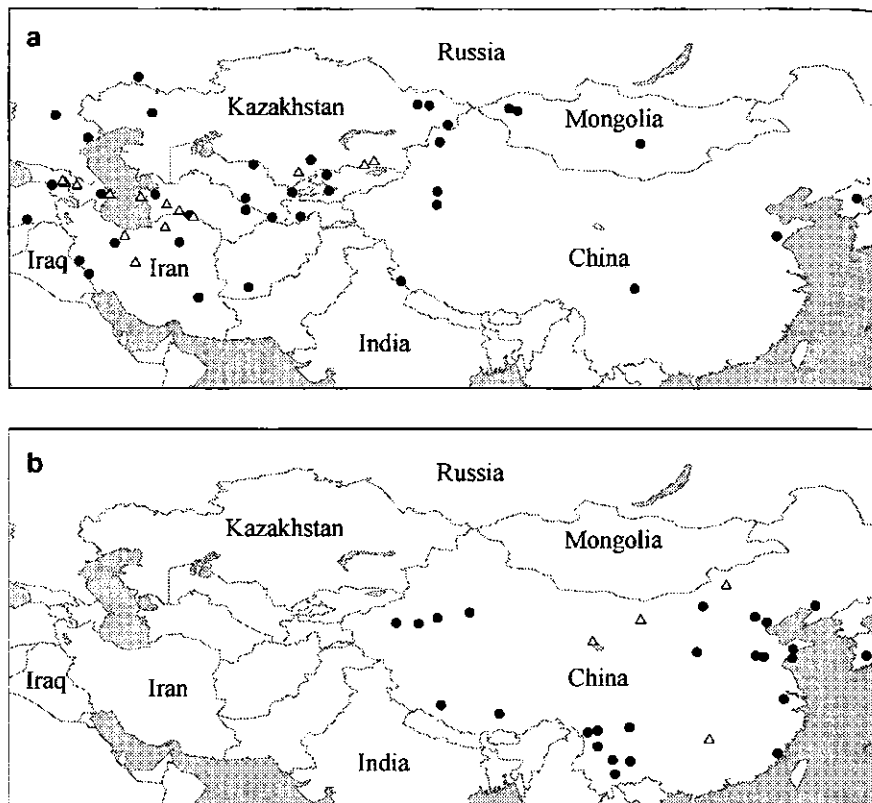


Figure 4. Distribution of (a) *Tamarix ramosissima* and (b) *Tamarix chinensis* in Asia. Closed circles are occurrences noted in Baum (1978). Open triangles are from Gaskin and Schaal (2002)

The native range of *T. chinensis* extends from central China to Japan (Baum, 1978), although many of its occurrences may be the result of cultivation. In this paper, I focus on *T. ramosissima*, which has a broader geographic range, including most of Central Asia (Figure 4 a). Collections from the north part of its range are reported from southern Russia at ca. 51° (Berezutskii and Zabaluev, 1999; Baum, 1978), and in the south part of its range from southern Iran at ca. 30° (Baum, 1978). Longitudinally, *T. ramosissima* is reported from ca. 41° in eastern Turkey, to ca. 126° in North Korea (Baum, 1978). *T. ramosissima* usually occurs as a component of multi-species stands within flood-plain forests («tugais»); dense, monospecific stands occur, but are less common than in North America (Mailun, 1973). Similar to western North American riparian forests, Central Asian tugais are often dominated by species in the genera *Populus*, *Salix*, *Tamarix*, and *Elaeagnus*. Historically, some of the most

widespread tugai forests occurred along major Central Asian rivers such as the Ili, Syr Dar'ya, and Amu Dar'ya.

A rich, largely Russian language, scientific literature exists on the ecology and dynamics of tugai forests and their constituent species. Past research in this region has revealed physical site conditions (e. g., soil and groundwater characteristics), species assemblages (associations), and community dynamics associated with *T. ramosissima*. In this paper, I present a partial review of some aspects of the ecology of *T. ramosissima* (one of the most invasive *Tamarix* spp. in western North America) in its native and introduced ranges. Information on the ecology in the native range is presented to assist North American scientists and land managers in their efforts to understand the ecology and dynamics of these species in their naturalized range and to demonstrate the general usefulness of this approach to studying invasive species. A more thorough and lengthy synthesis of the literature on the ecology of Central Asian tugai forests is in preparation.

Ecology of invasive *Tamarix* spp. in western North America

Research from North America indicates that some *Tamarix* spp. (including *T. ramosissima*) have been successful invaders because, relative to native woody pioneer species, they can become established under a broad range of conditions, and they have a relatively high tolerance of drought, soil salinity, and fire. A lack of herbivory is likely another factor contributing to the high competitiveness of these species in the introduced range (Mack et al., 2000; DeLoach, 1997; Rusanov, 1949).

Widespread dam construction and associated streamflow regulation in western North America in the 1930's—1960's resulted in the exposure of bare sediment and/or changes to the timing and magnitude of flooding. In many cases, the establishment requirements of *Tamarix* were better met by the regulated conditions than those for native species. For example, the seed dispersal period of *Tamarix* is longer (May–October) than native *Populus* and *Salix*, which enables *Tamarix* seed to germinate on bare, moist alluvial deposits at times when native seed is not present (Shafroth et al., 1998).

In western North America, *Tamarix* is more drought and salt tolerant than native *Populus* and *Salix* (Vandersande et al., 2001; Smith et al., 1998; Shafroth et al., 1995). Therefore, it has an advantage over these taxa in situations where soils are naturally saline, or where salts have become more concentrated over time due to some modification of the system, such as a lack of overbank flows following flow regulation. Also, *Tamarix* has an advantage in settings that are naturally xeric (but still with more water availability than uplands) or that have become drier due to human activities such as groundwater pumping, or streamflow diversion (Stromberg, 1998, Shafroth et al., 2000).

Fire has become an increasingly important type of disturbance in riparian ecosystems of western North America (Busch, 1995; Ellis, 2001). Fire tends to

kill native *Populus*, whereas *Tamarix*, *Tessaria* and to a lesser extent *Salix* are able to resprout (Busch, 1995, but see Ellis, 2001). *Tamarix* may perpetuate fire disturbance due to the large quantity of standing dead stems it produces and its highly combustible, multiple-stemmed form (Ohmart and Anderson, 1982). Flow regulation indirectly promotes fire in riparian ecosystems because dead, combustible vegetation tends to accumulate without floods that transport and export this material and promote its decomposition (Ellis et al., 1998).

Ecology of *T. ramosissima* in Central Asia

Research on Central Asian tugai vegetation often use the ecological profile approach, in which detailed observations are made of topography, vegetation, soils, and groundwater along a transect extending across the river valley (e. g., Dikareva, 1992). Vegetation dynamics and species tolerances are generally inferred from differences in soil and groundwater conditions associated with stands of different ages. This is similar to chronosequence approaches commonly used in forest ecology, though most of the Central Asian tugai literature has relied more on general descriptions than deliberate measurements of stands of different ages along a particular river. Fluvial geomorphic processes are given some attention in the context of site creation for new tugai stands and sedimentation over time, but the driving variables for change are groundwater depth, salinity, and flood duration. As a result of this emphasis, the literature from the former Soviet Union provides an indication of the groundwater depth and salinity tolerances of *T. ramosissima*, topics that have not been thoroughly studied until recently in western North America (e. g., Kuzmina and Novikova, 1997; Kuzmina and Treshkin, 1997).

In addition to information on soils and groundwater conditions, there are numerous published descriptions of plant associations characteristic of tugai forests. *T. ramosissima* grows in a variety of associations. Its occurrence along the Tarim River of western China provides a good example (Petrov, 1961). On low, young floodplain surfaces (ca. 0.5 m above groundwater) with abundant, fresh groundwater, scattered *T. ramosissima* grow among vegetation complexes including patches of hydrophilic herbaceous monocots such as *Phragmites communis* and *Typha* spp., and forbs such as *Glycyrrhiza* spp. On the next highest fluvial surface (the first terrace; ca. 1–1.5 m above floodplain) *T. ramosissima* is one of several woody plants (including *Elaeagnus angustifolia*, *Hippophae rhamnoides*, and *Halimodendron halodendron*) growing in the understory of or between stands dominated by *P. pruinosa* and *P. diversifolia*. *T. ramosissima* is not a constituent of plant associations on the second terrace, which is ca. 4–5 m above the first terrace. Here, decadent *Populus* stands are surrounded by more drought and salt-tolerant shrubs, such as *H. halodendron*, *Lycium turcomanicum*, and *Tamarix hispida*. Finally, along the south edge of the Tarim R. valley, *T. ramosissima* often occupies a transition zone between *Populus* tugais and

sand dunes («barchan»). Other examples of associations containing *T. ramosissima* abound in the Central Asian literature (e. g., Kuzmina and Novikova, 1997).

Predicting future spread in North America

Although the spread and expansion of *T. ramosissima* has generally slowed in recent decades in the southwestern part of the USA, it continues to occupy new sites in the northern and southern parts of its North American range (D. G. Smith, personal communication). Collaboration between researchers in the northern (e. g., Russia, Kazakstan, Canada, USA) and southern (e.g., Turkmenistan, Iran, Mexico, USA) limits of the range of *T. ramosissima* could provide data on the genetic identity and climatic tolerances of plants growing on the two continents, enabling predictions of future spread into currently unoccupied areas. *T. ramosissima* can tolerate minimum temperatures as low as -51.4° in a horticultural planting and -41.7° in a natural setting (Rusanov, 1949), and it can tolerate burial by more than 80 cm of snow (Krupennikov, 1951). These reports suggest that there is potential for *T. ramosissima* to continue to occupy sites in the northern part of its North American range. Less is known about the southern range, and at least at some sites, *T. chinensis* and hybrids may be more common in southern localities in North America (J. Gaskin, personal communication).

Conclusion

Even though *Tamarix* has already expanded into a large proportion of its potential range in North America, there is potentially much to be gained from information from its native range. In some cases, studies of basic environmental tolerances of particular species have already been done by researchers in a plant's native range. Knowledge of this existing work would certainly serve to better focus the hypotheses of researchers in the introduced range and, in some cases, could eliminate the need for redundant studies in the introduced range. Development of models predicting future spread can be greatly strengthened through incorporation of genetic and climatic data from the native range. Application of data from the native range to the particular case of *Tamarix* invasion in western North America may reveal strengths and weaknesses of this approach that can be applied or refined for application to new invasions.

Acknowledgements

Thanks to Y. Dgebuadze, D. F. Pavlov, Y. Slynko, G. Smith, and everyone else who organized and orchestrated the excellent workshop in Borok. Russian articles referred to in this manuscript were translated for the author by Zhenia G. Golovkin. T. Fancher produced Figures 3 and 4.

References

- Baum B. R. Introduced and naturalized tamarisks in the United States and Canada (Tamaricaceae) // Bailey, 1967, v. 15 (1), 19—25.
- Baum B. R. The genus *Tamarix*. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem, 1978, 209 p.
- Berezutskii M. A., Zabaluev S. A. New and rare species in the flora of Saratov region // Bulletin MOIP, Biology Department, 1999, v. 104 (2), 58 (in Russian).
- Busch D. E. Effects of fire on southwestern riparian plant community structure // The Southwestern Naturalist, 1995, v. 40, 259—267.
- DeFerrari C. M., Naiman R. J. A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington // Journal of Vegetation Science, 1994, v. 5, 247—258.
- DeLoach C. J. Biological control of weeds in the United States and Canada // In: J. O. Luken and J. W. Thieret, eds., Assessment and management of plant invasions. New York: Springer-Verlag, 1997, 172—194.
- DeWaal L. C., Child L. E., Wade P. M., Brock J. H. Ecology and management of invasive riverside plants. West Sussex, England: John Wiley and Sons Ltd., 1994, 217 p.
- Dikareva T. V. Present state and dynamics of vegetation in the Tedzhen River delta // Problems of Desert Development, 1992, v. 5, 74—77 (in Russian).
- Ellis L. M., C. S. Crawford and M. C. Molles. Comparison of litter dynamics in native and exotic riparian vegetation along the Middle Rio Grande of central New Mexico, U.S.A // Journal of Arid Environments, 1998, v. 38, 283—296.
- Ellis L. M. Short-term response of woody plants to fire in a Rio Grande riparian forest, Central New Mexico, USA // Biological Conservation, 2001, v. 97, 159—170.
- Gaskin J. F., Schaal B. A. Hybrid *Tamarix* widespread in U.S. invasion and undetected in native Asian range // Proceedings of the National Academy of Sciences, 2002, v. 99, 11256—11259.
- Krupennikov I. A. The effect of soil salinity and moisture on tamarisk // In: Ministry of High Education. Kishenevsky State University. Scientific, Moldavian publishing house, 1951, 3 (1) (in Russian).
- Kuzmina J. V., Novikova N. M. Ecological-dynamic characteristics of vegetation communities in the Amu-Darya and Syr-Darya river deltas // In: V.S. Zalataev, editor, Ecosystems of river floodplains: structure, dynamics, resource potential, Moscow: Russian Academy of Sciences, Water Problems Institute, 1997, 472—543 (in Russian).
- Kuzmina J. V., Treshkin S. E. Soil salinization and dynamics of tugai vegetation in the southeastern Caspian Sea region and in the Aral Sea coastal region // Pochvovedeniye, 1997, v. 6, 726—734 (in Russian).
- Mack R. N., Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H., Clout M., Bazzaz F. A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control // Ecological Applications, 2000, v. 10, 689—710.
- Mailun Z. A. Tugai vegetation. // In: «Vegetation cover of Uzbekistan and ways of its efficient utilization, Tashkent: FAN» Publishing House, 1973, v. 2, 303—375 (in Russian).
- Novak S. J., Mack R. N. Genetic variation in *Bromus tectorum* (Poaceae): introduction dynamics in North America // Canadian Journal of Botany, 1993, v. 71, 1441—1448.

- Ohmart R. D., Anderson B. W. North American desert riparian ecosystems // In: G. L. Bender, editor, Reference Handbook on the deserts of North America. Greenwood Press, Westport, Connecticut, USA. 1982, 433—479.
- Petrov M. P. Comparative description of tugai vegetation of the Amu Darya and the Tarim rivers (Southern Sinkiang) // Transactions of the Tashkent State University, 1961, v. 187, 64—76 (in Russian).
- Planty-Tabacchi A-M, Tabacchi E, Naiman RJ, DeFerrari C., Decamps H. Invasibility of species-rich communities in riparian zones // Conservation Biology, 1996, v. 10, 598—607.
- Robinson T. W. Introduction, spread and areal extent of saltcedar (*Tamarix*) in the western states. United States Geological Survey Professional Paper, 1965, 491—A. 13 p.
- Rusanov F. N. Tamarisks of Central Asia. Tashkent: Publishing house of the Academy of Sciences of the Uzbek SSR, 1949 (In Russian).
- Shafroth P.B., Friedman J.M., Ischinger L. S. Effects of salinity on establishment of *Populus fremontii* (cottonwood) and *Tamarix ramosissima* (saltcedar) in south-western United States // Great Basin Naturalist, 1995, v. 55, 58—65.
- Shafroth P. B., Auble G. T., Stromberg J. C., Patten D. T. Establishment of woody riparian vegetation in relation to annual patterns of streamflow, Bill Williams River, Arizona // Wetlands, 1998, v. 18, 577—590.
- Siemann E., Rogers W. E. Genetic differences in growth of an invasive tree species // Ecology Letters, 2001, v. 4, 514—518.
- Smith S. D., Devitt D.A., Sala A., Cleverly J. R., Busch D. E. Water relations of riparian plants from warm desert regions // Wetlands, 1998, v. 18, 687—696.
- Tickner D. P., Angold P. G., Gurnell A. M., Mountford J. O. Riparian plant invasions: hydrogeomorphological control and ecological impacts // Progress in Physical Geography, 2001, v. 25, 22—52.
- Vandersande M. W., Glenn E. P., Walworth J. L. Tolerance of five riparian plants from the lower Colorado River to salinity, drought, and inundation // Journal of Arid Environments, 2001, v. 49, 147—159.
- Vila M., Weber E., D'Antonio C. M. Conservation implications of invasion by plant Hybridization // Biological Invasions, 2000, v. 2, 207—217.

INVERTEBRATES

EFFECT OF SALINITY-TEMPERATURE COMBINATIONS ON TOLERANCE IN BAIKALIAN AMPHIPOD *GMELINOIDES FASCIATUS* (STEBB.)

*Verbitsky V. B.*¹, *Berezina N. A.*²

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: verb@ibiw.yaroslavl.ru*

² *Zoological Institute of Russian Academy of sciences,
199034 St-Petersburg, University emb., 1, Russia,
E-mail: Nadya_Berezina@hotmail.com*

Introduction

In 1960—1970s the amphipod *Gmelinoides fasciatus* from the Lake Baikal was introduced into the 22 lakes and reservoirs of Northwest, Central and East parts of Russia, where successfully established (Zadoenko et al, 1985). From these lakes and reservoirs *G. fasciatus* has spread by a natural way into the different freshwater basins. Present range of the amphipod is extensive and limited by latitudes 48°—74°N and longitudes 25°—110°E (Panov & Berezina, 2002). Recently this freshwater species began to invade the brackishwater part of estuaries as well the Neva Estuary (Gulf of Finland, Baltic Sea) (Panov et al., 1999). With the idea of the estimation of possibilities of *G. fasciatus* further expansion in brackish waters its salinity resistance was investigated. These results show that potential upper limit of tolerance in the adult amphipods of this species is salinity 5—7‰ and successful reproduction to 2‰ (Berezina etc., 2001). Also, it is known, that the range of salinity tolerance in invertebrates depends on water temperature and significantly is narrowed at deviation from temperature optimum (Kinne, 1964). The purpose of the present work is experimental study of resistance in the Baikalian amphipod *G. fasciatus*, depending on temperature and salinity of water.

Material and methods

Adult males of *G. fasciatus* with body length from 6.5 up to 12.3 mm were used in the experiments. Amphipods were caught in littoral of Rybinsk

reservoir, Upper Volga basin (58°01', 38°12') in July 2000. Then they were acclimated at 9 temperature-salinity regimes in experimental microcosms (Table 1).

Table 1

Experimental conditions and survival in amphipods *G. fasciatus* at the acclimation

Variant	Temperature, °C	Salinity, ‰	Acclimation time, day	Survival, %
I ₁	22.2—25.6	0.2	41	100
I ₂	22.2—25.6	2.0	31	100
I ₃	22.2—25.6	5.0	32	0
II ₁	16.0—23.6	0.2	41	100
II ₂	16.3—23.0	2.0	31	100
II ₃	16.3—23.0	5.0	32	25
III ₁	12.9—14.3	0.2	41	100
III ₂	12.7—14.3	2.0	31	100
III ₃	12.7—14.2	5.0	32	50

At the further description the acclimation temperatures is named «high» for variants I₁, I₂, I₃, «variable» for variants II₁, II₂, II₃, and «low» for variants III₁, III₂, III₃.

Amphipods were held in the experimental microcosms by the area 1800 cm² in laboratory room at distracted solar light with additional illumination during 16 h (with 7 up to 23 h). The filtered river water was filled in microcosms to a level of 15—20 cm. The mineralization of the river water was 200 mg l⁻¹. The ionic content of the water: Ca²⁺ — 30.5, Mg²⁺ — 16.0, Na⁺ — 8.2, K⁺ — 5.3, HCO₃⁻ — 107.5, SO₄²⁻ — 27, Cl⁻ — 5.5 mg l⁻¹. Salinity of the water was increased up to 2 and 5 g l⁻¹ by addition of sea salt in the river water. All microcosms were placed in plastic tanks with water, in which the certain temperature regime was creating and regulating with the use of thermal regulators during all acclimation time. The dispersions of standard temperatures in microcosms were not more 0.8—1.5° C. The oxygen concentrations and pH of water, quantity and type of the forage (dried birch leafs), and also initial density of amphipods (100 ind./microcosm) were equal in all experimental variants.

After the acclimation the resistances in amphipods to high temperature (critical thermal maximum, CTM) and to high salinity (critical salinity maximum, CSM) were estimated. For estimation of CTM amphipods were placed (one ind. in a test tube) in test tubes (15 ml) with the filtered river water. The test tubes were established in transparent vessel with flowing water and were connected with thermostat. Initial water temperature in the vessel and temperature in the microcosm, from where the amphipods were taken after acclimation, were equal. Thermostat was switch on regime of increasing temperature with constant speed — 0.2° C per one minute (Ushakov, 1988). CTM was defined as value of temperature

at the moment, when individual became immovable. In total 290 evaluation of CTM were made. Critical salinity maximum, or CSM, was used as a parameter of resistance to high salinity. For estimations of CSM, the lethal salinity was evaluated after transfer of amphipods from microcosms to water with gradually increasing salinity (plus 1‰ every 10 min). We tested not less than 15 amphipods from each experimental variant (148 ind. in total).

Results and discussion

For the acclimation time the survival of *G. fasciatus* was not equal (Table 1). In variants with different temperature of acclimation and salinity of water 0.2—2.0‰ (I₁, I₂, I₃, II₁, II₂, II₃) the survival was about 100%. At salinity of 5‰ the survival was not more than 50% and significantly decreased, depending on water temperature. At high temperatures and 5‰ the mortality of amphipods reached 100% in last part of acclimation time.

Values of CTM increased with increasing of water temperature. In the range 12.5—17.0° C these values increased gradually ($r^2 = 0.67$ при $P < 0.01$) and in the range 17.—24.0° C the thermal resistance became a stable value (Figure 1). The average CTM ($33.6 \pm 0.8^\circ \text{C}$) for amphipods taken from brackish water (2‰) was less than the average CTM (35.3 ± 0.5) for amphipods that were acclimated in fresh water.

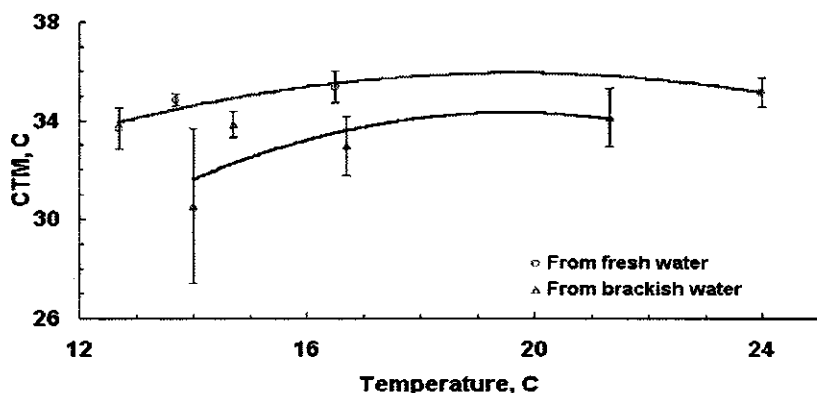


Figure 1. Critical thermal maximum (CTM) for amphipods *G. fasciatus* taken from fresh (1) and brackish (2) waters depending on acclimation temperature. On abscissa axis are the temperatures of acclimation environment and on ordinate axis are the values of CTM, °C

Other studies of thermal resistance for different groups of invertebrates such as protozoan, mollusks, hydroids, crustaceans and leeches, shown, that organisms lived at high water temperatures has more tolerable to high temperatures than organisms from habitats with low temperatures (Alexandrov,

1956; Ushakov, 1956; Polyansky, 1957). Also several authors (Fray, 1967, 1971; Dregolskaya, Korotneva, 1980) revealed existence of the temperature «regulation zones», in which values of CTM were not increased with increasing of acclimation temperature. The similar peculiarity of variation CTM depending on initial temperature of water was found for cladoceran crustacean (Verbitsky, Verbitskaya, 1999, 2000).

At different acclimation conditions the salinity resistance of the amphipods was various (Figure 2). Values of CSM for amphipods from fresh water with high temperatures were much higher than the values for amphipods from fresh water with low temperatures. It is likely that with increasing of acclimation temperature the metabolism of invertebrates intensified and as a result, the values of CSM and other physiological parameters increased. For example, the osmotic pressure in mollusks as well as salinity resistance significantly increased while acclimation temperature became high (Khlebovich et al., 1983). If water salinity increased the values of CSM decreased for *G. fasciatus* (Figure 2). Salinity resistance of amphipods from microcosms with brackish water was lower than the resistance of amphipods from fresh water. At salinity of 2‰ the values of CSM were higher for amphipods from low temperatures (12–14° C) than the values for amphipods from microcosms with temperature ranges of 16–22° C and 23–26° C. Also, in microcosms with water salinity of 5‰ we noted the significant increasing of amphipods mortality along with increasing of acclimation temperature (see table 1).

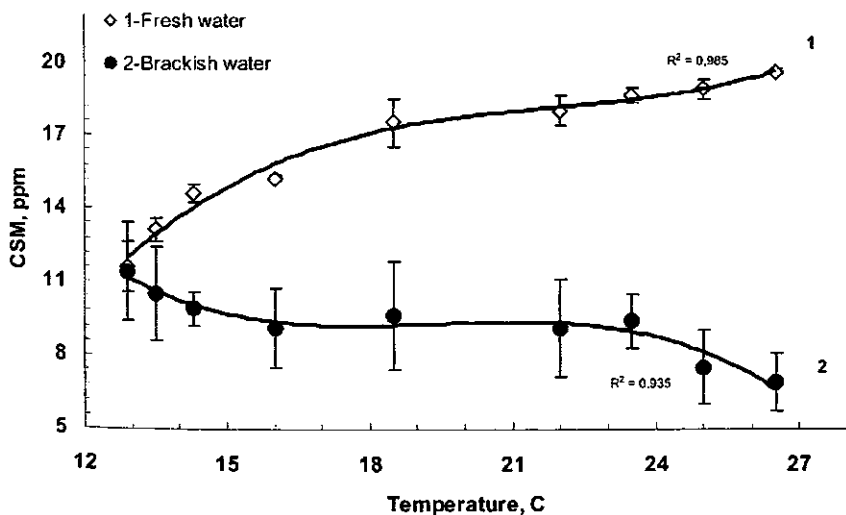


Figure 2. Critical salinity maximum (CTM) for amphipods *G. fasciatus* taken from fresh (1) and brackish (2) waters depending on acclimation temperature. On abscissa axis are the temperatures of acclimation environment and on ordinate axis are the values of CSM, ‰

At water salinity of 5‰ and temperatures 23—26° C, the amphipods are not able to survive. Decreasing salinity resistance with increase in temperature of water was also found for mollusks (Komendantov et al., 1985). We assume that temperatures below 16° C are more suitable for the acclimatization of *G. fasciatus* in brackishwater habitats, and this species will be not able to colonize brackishwater areas with high summer temperatures.

Conclusion

Our experiments showed that the thermal resistance of *G. fasciatus* was increased proportionally to acclimation temperature, but level of the thermal resistance for amphipods from brackish water was lower (1.5—2.5° C), than for amphipods from fresh water. Also we revealed that in fresh water the temperatures of 22—26° C were favorable to the amphipods while the temperatures of 12—14° C were the most unfavorable for the organism as they decrease its adaptive potential. However with increasing of acclimation salinity of water from 0.2 to 2—5‰ the salinity resistance was decreased and the lowest water temperatures (12—14° C) were the most suitable for successful acclimation of the amphipods. Our results have shown, that amphipods *G. fasciatus* in natural conditions are able to invade in brackish waters of central and northern part of Europe. The high summer temperatures will limit their distribution in brackish waters in southern regions.

References

- Alexandrov V. Ya. About relation of thermal resistance of protoplasm with temperature conditions of existence // Reports of the USSR Academy of Sciences, 1952, v. 133, № 1, 149—152 (in Russian).
- Berezina N. A., Khlebovich V. V., Panov V. E., Zaporozhec N. V. Salinity resistance of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.), introduced into the Gulf of Finland (Baltic Sea) basin // Reports of the USSR Academy of Sciences, v. 379, № 3, 414—416 (in Russian).
- Dregolskaya I. N., Korotneva N. V. Dynamic of thermal resistance of hydroid organism depending on shot temperature acclimation // Russian Journal of Ecology, 1980, № 5, 84—87 (in Russian).
- Khlebovich V. V., Aladin N. V., Komendantov A. Yu. Osmotic regulation in *Dreissena polymorpha* at different combination of temperature and salinity of water // In: Mollusks: systematics, ecology and distribution, Leningrad, 1983, v. 7, 223—224 (in Russian).
- Kinne O. The effect of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature combinations // Oceanogr. Mar. Biol., 1964, № 2, 281—339.
- Komendantov A. Yu., Khlebovich V. V., Aladin N. V. Peculiarities of osmotic and ionic regulation of bivalvian mollusks depending on environmental factors // Russian Journal of Ecology, 1985, № 5, 39—46 (in Russian).

- Panov, V. E., Berezina N. A. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) // In: (Leppakoski E., Olenin S. & Gollasch S., eds) Invasive Aquatic Species of Europe, Kluwer Publ., Dordrecht, 2002.
- Panov V. E., Krilov P. I. & Telesh I. V. The St. Petersburg harbor profile // In: (Gollasch, S. & E. Leppakoski, eds) Initial risk assessment of alien species in Nordic coastal waters, Nord, NCM, Copenhagen, 1999, v. 8, 225—244.
- Perova S. N. Macrozoobenthos of Gor'kovskoe Reservoir // *Biologiya Vnutrennikh Vod*. In form. Bull., 1992, № 94, 34—40 (in Russian).
- Polyansky Yu. I. Temperature adaptations of Protozoa. 1. Thermal resistance of *Paramecium caudatum* depending on temperature of existence // *Zool. Zhurn.*, 1957, v. 36, 11, 1630—1646 (in Russian).
- Skalskaya I. A. On distribution of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) in Rybinsk Reservoir // *Biologiya Vnutrennikh Vod*. Inform. Bull., 1994, № 96, 35—40 (In Russian).
- Shcherbina G. Kh., Arkhipova N. R., Bakanov A. I. On the changes in zoobenthos biological diversity of Upper Volga and Gorky reservoirs // In: Popchenko VI & Bychek EA (eds), Problems of biological diversity of aquatic organisms in Volga River basin. Institute of Ecology of Volga River Basin, Togliatti, 1997, 108—114 (in Russian).
- Ushakov B. P. Thermal resistance of muscle of mollusks and leeches in relation with condition of species existence // *Zool. Zhurn.*, 1956, v. 35, 7, 953—964 (in Russian).
- Ushakov B. P. Thermal resistance of crustacean in relation with condition of species existence // *Bulletin of the USSR Academy of sciences: biological series*, 1956, № 5, 67—75 (in Russian).
- Ushakov V. B. Physiological model of stabilized form of natural selection in nuclear level // *Journal of evolutionary biochemistry and physiology Zhurn. Evol. Biokhim. Physiol.*, 1988, v. 24, № 1, 89—93 (in Russian).
- Verbitsky V. B., Verbitskaya T. I. Temperature adaptation of planktonic crustaceans Daphniidae in nature and experiment // In: Abstracts of III Russian International symposium «Physiological mechanisms of natural adaptations», Ivanovo, 1999, 20—21 (in Russian).
- Verbitsky V. B., Verbitskaya T. I. The thermal resistance of *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) (*Crustacea: Cladocera*) depending on temperature of environment // *Biology of Inland Waters*, 2000, № 3, 62—67 (in Russian).
- Verbitsky V. B., Verbitskaya T. I. Critical thermal maximum of cladoceran crustacean depending on temperature of environment // In: Abstracts of International Conference «Ecological problems in boundary of centuries», S.-Petersburg, 2000, 32 (in Russian).
- Zadoenko I. N., Leis O. A., Grigorjev V. F. Results and perspectives of acclimatization of the Baikalian amphipods in water bodies of the USSR // *Proceedings of GosNIORKh*, 1985, v. 232, 30—34 (in Russian).

**DISTRIBUTION OF *EOCYZICUS ORIENTALIS* DADAY,
1914 (CRUSTACEA, CONCHOSTRACA)
IN EASTERN EUROPE**

Dobrynina T. I.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: ad@ibiw.yaroslavl.ru*

Eocyzicus orientalis Daday, 1914 is the only representative of genus *Eocyzicus* in Russia and contiguous countries (Dobrynina, 1995). The species is described by Daday (Daday, 1914) by material collected by himself and other investigators in five Asian regions: Uzbekistan, Amu Darya river basin, waterbody at Nukus town (42°30' N and 59°15' E); Northwest China, waterbody in vicinity of Kashgar (39°30' N and 76° E); Azerbaijan, waterbody in the lower Kura River (39° N and 48° E); North-Eastern Iran, waterbody in northern part of Khorasan region (37° N and 59° E); India, waterbody near Bombay city (19° N and 73° E).

At a later time, *E. orientalis* was repeatedly discovered by Smirnov (Smirnov, 1936) in Azerbaijan at a distance of 15 km from Sarirabad town in irrigative channel near Pokrovka village (39°55' N and 48°38' E). Over species locations were not known. On the basis of this material *E. orientalis* could be referred to rare and endemic species of Southwest Asia, preferring arid and semiarid landscapes, having area of distribution from 19° N to 42°30' N and from 48° of East longitude to 76° E). The species wasn't noted in Europe.

Material

Field collections of *E. orientalis* were made up by author in small permanent and ephemeral waterbodies, fish ponds and rice field in the South of Russia (Krasnodar Kray, Astrakhan, Rostov, Volgograd Oblasts) and adjacent countries (Ukraine, Moldavia, Azerbaijan, Uzbekistan) in 1970—1980th. The collection materials sent to the author by colleagues and kept in the Institute of Biology of Inland Waters RAS, Borok, Yaroslavl Oblast were also used in the present article.

The following new species locations were discovered: Krasnodar Kray, Goryachiy Klyuch settlement, fry pond of fish farm, 06.06.1979; the same territory, Primorsk-Ahtarsk town, fry pond of the «Akhtarskiy» fish farm, 12.06.1979; Rostov Oblast, Kagalnik settlement, pond of the «Vzmorye» fish farm, 13.06.1979; vicinity of Rostov-on-Don, ephemeral waterbody, 10.06.1979; Astrakhan Oblast, ponds of sturgeon fish-farm situated in the Volga River delta, 2.06.1975; Volgograd Oblast, pond of the «Ergeninskiy» fish-farm, 22.06.1976; vicinity of Volgograd City, ephemeral waterbody,

15.06.1972; Ukraine, Kherson Oblast, pond of Ukraine sturgeon fish-factory, 04.06.1981; Moldavia, Dubossar region, Oksentia village, ponds of Pridnestrovskiy fish-factory, 30.06.1989; Azerbaijan, Bank settlement, fry ponds of Kurinskiy sturgeon fish-factory, 05—18.06.1984, 08—15.06.1986; Azerbaijan, Ali-Bayramly, pond of Ali-Bayramly fish-factory, 06.06.1981; Azerbaijan, Varvara settlement, ponds of Varvarinskiy fish-factory; 25.05.1981; Turkmenistan, basin of the Murgab River, littoral in the south part of Tashkepinskoe reservoir, 19.06.1979; Uzbekistan, Kara-Kalpak, ephemeral waterbody in the vicinity of Nukus town, 26.06.1987; the same region, rice checkrows and channel near the Kara-Teren Lake, 03.07.1987; the same region, Karauziak district, rice checkrows near Madaniyat settlement, 20.06.1987; the same region, Yangiaryk district, rice checkrows, 10.06.1992; Uzbekistan, Syr-Darya region, rice checkrows situated on the left bank of the Syr-Darya River, 07.05.1988; Uzbekistan, vicinity of Tashkent City, rice checkrow, 12.06.1992; Uzbekistan, vicinity of Samarkand Town, ephemeral waterbody, 03.06.1975.

In this way, the appearance of *E. orientalis* is stated in semi-desert and steppe zones of Eastern Europe during last 30 years. Species distribution widened in comparison with first half of 20th century to the north from 42°30' N (Uzbekistan, vicinity of Nukus town) to 48°30' N (Volgograd region) and to the west from 48° E (Azerbaijan, Lower Kura River) to 28°15' E (Moldavia, Dubossary). In description of *E. orientalis* Daday (Daday, 1914) pointed at presence of species in addition to arid zone of the West and Central Asia in vicinity of Bombay city. The subsequent investigations of Indian conchostracan fauna (Bond, 1934; Nayar, Nair, 1968; Battish, 1981) didn't corroborate the presence of *E. orientalis* there, that let us to doubt in reliability of Daday's pointing on whereabouts of species so far to the south and, furthermore, in tropic zone and to consider the latitude of 37° N as the southern border (North-Eastern Iran, Khurasan province) and longitude 69°17' E as the eastern one (Uzbekistan, vicinity of Tashkent city) of species range.

The enlargement of *E. orientalis* range to the northwest is bound up with intensive fish farming on pond farms in the South of Russia, Ukraine and Moldavia. Apparently, this species was introduced in fishponds of Krasnodar and Rostov Oblasts together with fish larvae from Trans-Caucasian fish hatcheries and was spread to other south regions of Eastern Europe due to later introducing of fish into new ponds. Invasion in northerner waterbodies of steppe and forest-steppe zones isn't noted. The species isn't registered in the Western Europe.

E. orientalis is the spring-summer monocyclic form. The species inhabit ephemeral and shallow permanent waterbodies that are characterized by unstable in terms of several parameters conditions: water-level, temperature, pH, oxygen content, salinity. Hatching from eggs of these crustacean animals starts in spring at water temperature of above 10° C. The optimal temperature range for hatching and subsequent development is 20—30° C, number of hatched larvae vastly decreases at the temperatures above 35° C and embryos cease to develop at the temperature of 40° C. Sexual maturity begins of 11—16th post-larvae stage. Small size individuals pass a greater number of postlarvae ecdyses in comparison with large size ones. In this way, animals in rice check-

row near Kara-Teren Lake grown up to 4.5 mm and became sexually mature after 16th ecdysis only, but, at the same time, females in rice checkrow near the Syr-Darya River became oviferous already after 11th ecdysis being the size of 6.3 mm. Treatment of field material from different geographic regions showed that minimal shell length of sexually mature individuals is 4.2 mm, the maximal one is 11.6 mm, it can be counted over 40 growth lines on shells of large specimens.

In spite of great number of juvenile stages, these animals are able to reach sexual maturity and to lay eggs for a short time before drying up of a water body. Prolificacy of females *E. orientalis* varies from 57 to 5054 eggs in a laying. Females discard eggs to water before ecdysis or during it. Eggs have spherical form, their external cover is smooth and without excrescences. Diameter of eggs is 121—143 microns.

The active phase of animal's life lasts from 3 weeks to 2 months depending on temperature conditions and duration of waterbody existence. Populations of *E. orientalis* exist as resting eggs in anhydrobiosis state for other months of a year. The high fecundity of females reaching some thousands eggs in a brood and presence of resting eggs secure populations in case of unfavorable conditions.

E. orientalis prefer littoral zone in fish ponds. Animals at naupliar and first postlarvae stages distribute relatively evenly throughout the water column. They move down to near-bottom layer as they grow and about 90% of animals concentrate there to the end of ontogenesis.

E. orientalis develops usually in great number (some thousand individuals/m³) in ponds where fish fries are grown. Animals stir up small fractions of bottom throughout waterbody that hinders development of phytoplankton and filtering crustaceans, leads to significant reduction of oxygen concentration and, sometimes, to mass death of fish, and adversely affect on fish fry growing.

References

- Dobrynina T. I. Suborder Conchostraca // In: Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands. Crustacea, St. Petersburg: Zoological Institute RAS, v.2, 1995, 30—32, 22—231 (in Russian).
- Battish S. K. On some conchostracans from Punjab with the description of three new species and a new subspecies // Crustaceana, 1981, v. 40, № 2, 178—196.
- Bond R. M. Report on phyllopod Crustacea (Anostraca, Notostraca and Conchostraca) including a revision of the Anostraca of the Indian Empire // Memoirs of Connecticut Academy of Sciences, 1934, v. 10, 29—62.
- Daday D. E. Monographie systematique des Phyllopoetes Conchostraces // Annales des sciences naturelles, Zoologie, 1914, 9e serie, t. 20, 39—330 (In French)
- Nayar C. K., Nair K. K. N. On a collection of Conchostraca (Crustacea: Branchiopoda) from South India, with description of two new species // Hydrobiologia, 1968, v. 32, № 1—2, 219—224.
- Smirnov S. Zweiter Beitrag zur Phyllopoden-fauna Transkaukasiens // Zoologischer Anzeiger, 1936, bd. 113, heft 11/12, 311—320 (In German)

PENETRATION OF ALIEN PHYTOPHAGOUS INSECTS INTO RUSSIA

Izhevsky S. S.

All-Russia Scientific Research Institute of Plant Quarantine, Moscow

The appearance of a new species in a regional entomofauna unavoidably leads to violation of existing consortion (including trophic ties), which, in its turn, results in inevitable environmental changes. The process of independent (active) and anthropogenous (passive) penetration of alien phytophages (Table 1) that constantly occurs in Russia, as in any other country is defined as invasion.

Table 1

Origin and modern range of invasive quarantine species in Russia (quantity/percent)

Species	Modern range	Source of invasion into the European part of Russia
Origin — Asia (4/50%)		
Oriental fruit moth (<i>Cydia molesta</i> (Busck.))	Cosmopolite	Western Europe
San Jose scale (<i>Quadraspidiotus perniciosus</i> Comst.)	Asia, North America, Europe, Africa	North America, Europe
Peach fruit moth (<i>Carpocapsa niponensis</i> (Wals.))	Asia	Till absent
Cotton (tobacco) whitefly (<i>Bemisia tabaci</i> Gen.)	Cosmopolite	In greenhouses — Europe
Origin — Northern America (3/37%)		
Fall webworm (<i>Hyphantria cunea</i> Drur.)	North America, Asia, Europe	Europe (Hungary)
Western flower thrips (<i>Frankliniella occidentalis</i> (Perg.))	America, Asia, Europe, Africa	Europe (The Netherlands)
Grapevine phylloxera (<i>Viteus vitifoliae</i> (Fitch.))	America, Europe, Asia, Africa	Europe (France), USA
Origin — South America (1/13%)		
Potato tuber moth (<i>Phthorimaea operculella</i> Zell.)	South America, Asia, Europe	Europe (Bulgaria? Greece?)

The migration flow from the contiguous territories consists, as a rule, of the species already registered in the fauna of Russia. Strictly speaking these species can not be called alien: they are quite «friendly». However, invasion of the populations possessing new properties (e.g., with increased resistance of the specimen to

pesticides). But it happens so, that the migration flow includes verily alien species. These are the species that managed to create secondary areas in the countries-neighbors of Russia. This was the case with Colorado potato beetle that penetrated to our territory from Poland on its own, this was the case with fall webworm that flew from Hungary. This, most probably, will be the case with Western corn root-worm which will come to us from Ukraine.

A huge number of insects can passively penetrate with any commodities, as well as on means of transport. And not only from the countries that have direct contacts with Russia, but also from the territories in no way connected with Russia — as a result of re-export.

The destiny of alien invasive species on the new territory can vary. The major part do not settle due to various reasons. Possibly, even entomologists do not have enough time to register them.

Some of the alien species successfully get established on the new territory and form dense populations rather soon. As soon as the density of such population grows over the permissible threshold, the insects acquire the status of pests.

There is also an intermediate group. Its representatives also get established, but the populations they form have very low density for a long period of time. The destiny of such species can vary. They can gradually disappear, can be at a lower density level for a long time, but can also sharply increase it and get the status of a pest.

No one knows the number of the species, belonging to the first group. The number of the species from the second group can be evaluated more or less precisely. And we know the exact number of the species of the third group. The majority, though not all of them, have the status of quarantine species. According to our data, collected for the whole territory of the former USSR, by 1990 the general number of established adventive species from groups two and three, was approaching 100 (without greenhouse pests).

The origin of adventive phytophages in Russia is of them are of East Asian origin. They penetrated basically during the introduction of fruit, citrus, and decorative subtropical cultures that lasted for many years. These mainly established on the territory of Trans-Caucasian and Central Asian republics of the USSR, which are now independent states. Together with independence the states also obtained a scope of problems, connected with the adventive pests.

Apart from South-East Asian species, the adventive species established on the territory of Russia also include those of Australian, South American and Mediterranean origin. There is quite a number of representatives of North American flora and fauna, which should excite special interest in this audience.

It turned out, that we do not only exchange delegations, but also, so to say, «gifts», among which there are rather expensive ones. Just have a look at table: invasion and establishment of each species incur multimillion losses that do not tend to decrease as years go by.

Investigating the history of invasions is by no means enlightening —

it makes many things clear and offers food for thought. Why, for example, is the intensity of establishment of harmful alien species (as we once found with Dr. Jack Coulson) similar in our two countries throughout the 50 previous years? Both in Russia and in the USA a new alien pest gets established every three years, averagely.

But the essence of the retrospective analysis is, to my mind, the possibility to forecast new invasions. We should do our best if not to prevent but at least to decrease the damage to ecology and economy.

What are we to expect in the nearest future?

I suppose, the best chance to get established on the new territory have two groups of alien phytophagous pests. The first one is — polyphagous insects. Besides the species in table 2, we can also mention thrips and Japanese beetle.

Table 2

**Origin and existing area of invasive (in Russia) species of insects
(quantity/percent)**

Species	Existing (present) area	Origin of drift into European part of Russia
Origin — Asia (4/50 %)		
Oriental fruit moth (<i>Cydia molesta</i> (Busck.))	cosmopolitan	west Europe
San Jose scale (<i>Quadraspidiotus perniciosus</i> Comst.)	Asia, North America, Europe, Africa	North America, Europe
Peach fruit moth (<i>Carposina niponensis</i> (Wals.))	Asia	till absent
Cotton (tobacco) whitefly (<i>Bemisia tabaci</i> Gen.)	cosmopolitan	in greenhouses—Europe
Origin — North America (3/37 %)		
Fall webworm (<i>Hyphantria cunea</i> Drur.)	Asia, North America, Europe	Europe (Hungary)
Western flower thrips (<i>Frankliniella occidentalis</i> (Perg.))	Asia, North America, Europe, Africa	Europe (The Netherlands)
Grapevine phylloxera (<i>Viteus vitifoliae</i> (Fitch.))	Asia, North America, Europe, Africa	Europe (France), USA
Origin — South America (1/13 %)		
Potato tuber moth <i>Phthorimaea operculella</i> Zell.)	South America, Asia, Europe	Europe (Bulgaria? Greece?)

To the second one belong the species trophically connected with their host plants, introduced earlier. Of such, the most widely expanded in Europe are the most important cultivated plants: potato, tomato, tobacco, maize, sunflower.

In Palaearctic a great number of aboriginal polyphagous phytivorous insects feed on the above-mentioned cultures to this or that extent. Some of them have become real pests (for example, European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) — for maize, large clouded knothorn (*Homoesoma nebulellum*) for sunflower). However, the greater danger present nearctic species, specializing on the above-mentioned plants.

Rushing to Europe in pursuit of their main food target-species and settling on them, these very species acquire here the status of the most dangerous pests. I will give just two examples: Colorado potato beetle, that «caught up with» potato; and fall webworm with box elder.

No doubt, yet not all phytophages that can become 'pests' in Palaearctic have penetrated here. The majority «lost the trail» of their food plants and did not leave their origin area. But the process of intercontinental transmission of the insects won't stop. Even more so, it tends to accelerate.

Since an invasion of a new species by itself does not mean the appearance of a new pest, the optimal solution would be to settle two problems: to make a forecast for penetration of the alien phytophagous insect to the territory (proper invasion) and to forecast the possibility of its acclimatization and establishment.

To settle the problem, it seems to us necessary and sufficient to follow the algorithm that includes 6—7 consistent steps. Any additional information will, naturally, increase the reliability of the forecast. First of all, it is necessary to determine the origin area of the target plant (1). Then the data on the insects feeding on these should be collected and evaluated in accordance with their host specificity and food specialization (2). Further, the character of larval and imaginal nutrition should be studied (3). Capability for active migrations should be fixed (4). Possibility of and the character of the anthropogenous transition should be evaluated (5). And, finally, it is necessary to determine, whether there are climatic analogues on the territory of the two zones (6).

It is obvious that the most exact answers to all these questions can be found in the process of investigations on the territory of country from which the alien species originate. In case there is no such possibility, one has to deal with virtual explorations.

I used this very approach when I analyzed the risk of invasion of nearctic sunflower phytophages on the territory of Russia. And I would like to wind up with a concrete example that will illustrate my words.

Of 169 species of insects trophically connected with sunflower in North America, 6 most probable candidates for invasion were selected (table 2). I do not exclude the possibility of invasion of some other species from the list. But staying on the safe side of it, I introduce significant limitations for the forecast. Of representatives of 43 families, that include the above-mentioned Nearctic sunflower phytophages, I consider it most probable that representatives of only three families Tephritidae, Cecidomyiidae and Curculionidae can invade and acclimatize in Russia.

MODERN ROLE PONTO-CASPIAN INVADERS IN THE KUYBYSHEV RESERVOIR

Kalayda M. L.

*Kazan State University,
18, Kremlevskaya Str., 420008, Kazan, Russia,
E-mail: kalayda@mi.ru*

In a fauna of ecosystem Kuybyshev Reservoir the important components are the Ponto-Caspian invaders: different species of amphipoda, cumacea, mysida, polychaeta and hirudinea, mussels *Dreissena* and *Monodacna*.

The Ponto-Caspian species have series of features doing them perspective for acclimatization. Among these qualities — ability to survive in sweet water, high fertility and propensity to mass development, habitation on a surface of a soil. In this connection, in 60 years of XX century the Ponto-Caspian species were used for acclimatization in reservoirs of Russia. The forms of the Caspian parentage for acclimatization undertook mainly from delta of the Don and Dnieper rivers. For invading reservoirs of Volga the introducers were undertook from delta of Don (Ioffe, 1974). The Caspian kinds in delta of Don show themselves as more reophilous and oxyphilous organisms invading mainly sandy and silt-sand substrates.

Introduction of mysids and mussels *Monodacna* and its results

Introduction of four mysid species (*Paramysis intermedia*, *P. lacustris*, *P. ullskyi* and *P. baeri*) and mussel (*Hypanis (Monodacna) colorata*) into Kuybyshev Reservoir were started in 1957 and were on till 1968 (Ioffe, 1974; Lukin et al., 1968; Egereva, 1975). The first results of mysids and mussels *Monodacna* acclimatization in Kuybyshev Reservoir were mentioned in works of I. V. Egereva (1970, 1975) and other authors (Lukin et al., 1968). Mysids were transported from the Don River delta in 1957—1963 (during autumn), 1965 and 1967, and from Tsimlyansk Reservoir in 1964, 1965—1966 (in spring). In total 22.102 mln individuals of mysids were introduced in Kuybyshev Reservoir during 1957—1967 (Kurbangaliyeva, 1974). Basically, they were represented by *P. intermedia* and *P. lacustris*; portion of *P. ullskyi* and *P. baeri* was much smaller. In the 1960s only rare individuals of *P. ullskyi* occurred near the dam of the Kuybyshev HPS; by the 1970s it appeared in high densities in the middle and upstream parts of Kuybyshev Reservoir (Egereva, 1970). The mysids became a food item for fish: they were found in stomach content of perch (*Perca fluviatilis*) since 1964, Volga pike-perch (*Stizostedion volgense*) since 1966 and pike-perch (*Stizostedion lucioperca*) since 1969 (Lukin et al., 1968; Egereva, 1975). During the next years the abundance *P. ullskyi* grew and by 1980th this specie make up to 40% of mysids numbers

(Bondarenko, 1983). In 1980s the abundance of *P. ullskyi* grew rapidly and in the lower parts of the reservoir at sand-silt bottoms their numbers reached 5—6 thousand ind./m² in favourable years and in unfavourable conditions — 100—200 ind./m². Now in the upper areas of Kuybyshev Reservoir mysids *P. ullskyi* are usual in Kama and Volga area, their usual density in autumn vary from 40 to 200 ind./m² and meet in nutrition *Stizostedion volgense* frequency 18%. It should be noted that *P. ullskyi* was present in small amounts in the middle Volga River earlier, before Kuybyshev Reservoir was constructed.

Except for mysids mussel *M. colorata* was introduced into Kuybyshev Reservoir in 1965—1970 (Egereva, 1970). In total, 1100 mollusks were delivered from Tsimlyansk Reservoir during 1965 year. Then, during 1966—1970, the mussels were delivered from the Taganrog Gulf of Azov Sea. It was supposed to let out a plenty of mollusks, however their large part was lost during transportation. In 1970 the conclusion that *Monodacna* is not present was made (Kurbangalieva, 1974).

However during the recent years we found molluscs of various sizes in the Kama area and in the lower areas of reservoir. Abundance of the young individuals (3—5 mm) ranged from 20 to 80 ind./m² in autumn period. These results support the conclusion that there was successful acclimatization of *Monodacna* mussels in the Kuybyshev Reservoir (Kalayda, 2001). It is necessary however to note, that *Monodacna* was not met in a fish diet which we studied. The importance of *Monodacna* mussels as a food object is not great in region of Middle Volga yet.

Self-introduced invaders

The biological features of the Ponto-Caspian kinds have allowed them not only to acclimatize in Kuybyshev Reservoir during their introduction, but also have resulted in appearance of self-introduced invaders. Several species were not introduced intentionally, but appeared due to their natural or human mediated range expansion: gammarids *Corophium curvispinum*, *Pontogammarus abbreviatus*, *Dikerogammarus haemobaphes*, cumaceans *Pterocuma sowinskyi*, zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *D. bugensis*), and the polychaete *Hypania invalida*.

Hypania invalida Grube

In Kuybyshev Reservoir polychaetes were not introduced. However in June 1960 two species of polychaete (*Hypania invalida* and *Hipaniola kowalewskii*) in quantity of 15.4 thousand individuals were introduced in Volgograd Reservoir. Polychaetes were transported from the delta of Don (Ioffe, 1974). It is possible, that *H. invalida* has penetrated in Kuybyshev Reservoir from Volgograd. For the first time *H. invalida* appeared in lower parts of Kuybyshev Reservoir in 1977—1978, in 1981 *Hypania* was found already in middle parts of the reservoir nearby Tetyushi settlement, in 1982 — in Novodevi-

chye, Ulyanovsk areas (Milovidov, 1986). Abundance of *Hypania* in the bed of reservoir with depth about 10 m varied within 14—4727 ind./m², and biomass was 0.2—35.5 g/m².

We found *Hypania* in small amounts (40—80 ind./m²) in summer 1993 in silt-sandy sediments in Sviyazhsk Bay, i.e. almost 400 km upstream from the dam of the Kuybyshev HPS (Kalayda, 1996). In summer-autumn of 1994—1995 *Hypania* became one of the most abundant benthic species in this region. Since autumn of 1994 we found *Hypania* in stomachs of sterlet *Acipenser ruthenus*, a very valuable commercial fish. The polychaete occurrence in benthic samples usually do not exceed 28%, while in sterlet stomachs it reaches 46%. The maximum quantity of *Hypania* in sterlet stomach — 141 individuals. Average weight of worms, found in digestive tract of sterlet was 12.8 mg in summer, and 8.0 mg in autumn.

In Kuybyshev Reservoir *H. invalida* meets on depths — from 2 up to 20 m. In the summer on depths about 3—4 m the size spectrum of worms ranged from 4 to 8 mm, and on depth more than 9 m — they were larger. Basic factor determining allocation polychaetes, is the character of a ground substrates. A silt and silt-sand substrate is important for its food and features of their biology — to build a tube.

The maximal abundance and biomass of *H. invalida* now are found on a silt-sand substrate on depth 20 m — 2400 ind./m² and 23.73 g/m².

F. D. Mordukhay-Boltovskoy (1953) wrote, that the maximal abundance and biomass of *H. invalida* was 5500 ind./m² and 15.4 g/m² in Don. He had to observe so-called «Corophium soils» at high density of crustaceans. Now we could note presence of «*Hypania* soils» on some of Volga's fields. The biomass of *H. invalida* on them is much higher, than maximal biomass mentioned by F. D. Mordukhay-Boltovskoy (1953). It is connected to augmentation of the individual size of *Hypania*'s body. Tubes of *H. invalida* in Kuybyshev Reservoir are longer, denser, and consist more silt material than in its native habitats.

The size of *Hypania* within its natural geographic area reach 14 mm, but lengths up to 10 mm prevail (Ioffe, 1974). In the present time the size of worms varied from 2.0 to 29.7 mm in Volga parts of Kuybyshev Reservoir. In the autumn the majority of individuals (64.5%) have length from 9 up to 15 mm. In the summer and autumn *Hypania* of different sizes were present on various depths. The correlation between length of *Hypania* and depth has appeared moderate negative in summer ($r = -0.44$; $p < 0.01$), and — weak positive in autumn ($r = 0.24$; $p < 0.01$). The individual weight of worms *Hypania* varied within 0.5—28 mg. *Hypania* tend to the greater growth rate on smaller depths. The correlation between individual weight of worms and depth in the summer was moderate negative ($r = -0.35$; $p < 0.01$), and very weak positive during autumn ($r = 0.15$; $p < 0.01$). Analysis of the weight parameters revealed two classes of *H. invalida* (1.5—3 mg and 8.5—9.5 mg) in the summer and three classes in the autumn (1.3—2.6 mg, 8% of population; 4.0—5.5 mg, 24.5% and 7.5—20.0 mg, 33%). In autumn the worms of 10—16 mm length and 7.5—20 mg prevailed (63.3% of population).

Within the natural habitation area *Hypania* worms reach sexual maturity usually at length of 7–8 mm (Ioffe, 1974). In Kuybyshev Reservoir the size of mature females, containing ova in their perigastrum, varied from 7.5 to 26.2 mm. The moult of them (84.2%) had length more than 10 mm. Their weight ranged within 5.5–20 mg, from them 85.7% had weight more from 9 up to 17 mg.

In Kuybyshev Reservoir the number of ova in a perigastrum of *Hypania* varied from 15 to 122 in the early 1990s (Kalayda, 1996) and from 4 to 289 in 2000 (Figure 1). Most of the mature females (57.7%) had 100–200 ova. In 1993–1996 no females with ova of different size classes were found, while in 1999–2001 about 5.6% of mature females had two size groups of ova. For instance, one female with length of 15.3 mm and weight of 13 mg had 11 large and 55 considerably smaller ova in a perigastrum. This means that probably *Hypania* is able to spawn two times in Kuybyshev Reservoir.

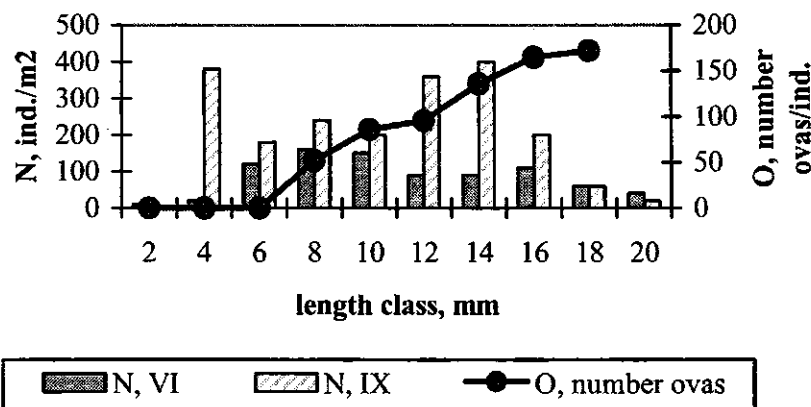


Figure 1. Abundance *Hypania invalida* in June (N, VI) and September (N, IX) 2000 on silt substrates on depth 8.5 m and average number of ova in perigastrum of females (O, number ova/ind.) in dependence on length of a body. On the left axis of ordinates — abundance (ind./m²); on a right axis of ordinates — average number of ova in a perigastrum females (number ova/ind.); on an axis of abscissa — length class of a body (mm)

The smallest worms *Hypania*, presenting new generation, meet in the beginning of September (about 2 mm and 1 mg). By spring of the next year these worms grew up to the length of about 4 mm and biomass 1.5–2 mg. By middle of summer these worms grow up to length about 10–14 mm and biomass 9–16 mg, become mature and begin to breed. Some individuals that do not achieve sexual maturity in summer begin to breed in the spring of the next year. There are two breeding seasons of *H. invalida* in Kuybyshev Reservoir — spring and the end of summer. The most of *H. invalida* are breed-

ing, probably, in August. The lifetime of *H. invalida* vary from 10 to 14 months.

We can make a conclusion that *H. invalida* is self-introduction specie and had acclimatized in Kuybyshev Reservoir. *H. invalida* is a dominant on silt and silt-sand substrates. We may notice an increase of a length and weight, decrease of fertility of worms in their new habitats.

The «Caspian» biocenoses

Polychaete worms in Kuybyshev Reservoir assimilated in pelophilous biocenoses and have reached very high densities. High densities of invaders were also found in other types of biocenoses. In this connection there is a question about mutual relation of typical pelophilous — oligochaeta and larvae of Chironomidae with polychaetes. In silt sediments of open areas, oligochaete *Limnodrilus hoffmeisteri* or *Isochaetides michaelseni* are dominant species (occurrence 75—90%), *H. invalida* (occurrence 32—46%) is subdominant, larvae of *Chironomus* f. l. *semireductus* (occurrence 23%) or other forms of larvae are on the third place, on the fourth place a leeches — *Herpobdella octoculata*. In total, in structure of such typical pelophilous biocenoses are about 35 species of zoobenthos organisms.

A new type of bottom biocenoses, epipelophilous, appeared, which was not characteristic for Volga and for Kuybyshev Reservoir in the previous period. This type of biocenoses is formed on dense silt-sand substrates. Its basic feature is the dominance of the Ponto-Caspian invaders — polychaete and gammarids. Similar phylum biocenoses — «Caspian» — was mentioned by F. D. Mordukhay-Boltovskoy (1953) on rigid and silt-sand substrate in conditions with good aeration on the Don and Dnieper rivers.

Amphipoda, Cumacea

Increase in abundance of gammarids (*D. haemobaphes*, *P. crassus*, *P. abbreviatus*, *P. obesus*), crustaceans *C. curvispinum* and *P. sowinskyi* in psammophilous and pelophilous biocenoses is also remarkable. The specific phytophilous biocenosis with dominating gammarids *P. crassus*, *D. haemobaphes*, *P. abbreviatus*, *P. obesus* and chironomids larvae as subdominants was formed on filamentous algae. Gammarids *P. crassus*, *D. haemobaphes* and *P. abbreviatus* became dominant also in lithophilous biocenosis. Subdominants were the leeches and chironomids larvae. *C. curvispinum*, became the mass form, especially in the Kama's areas during the recent years: it occurs on silty-sandy bottoms, down to the depth of 10 m in abundance ranging within 20—240 ind./m². It is interesting that amphipods increase in numbers on dredging sites and within other areas of hydro-technical works. Total abundance of amphipods on newly washed sandy substrates increases up to 2100 ind./m², where *C. curvispinum* reaches up to 1800 ind./m². In Volga's and Kama's areas *Pterocuma sowinskyi* is meet in small abundance — 20—60 ind./m² on psammophi-

lous biocenosis. Cumacea, mysids and gammarids became a favourite food object for pike-perch (*Stizostedion volgense*).

Caspiobdella fadejewi

In 2001 in the top part of Volga's area of Kuybyshev Reservoir in our collections the leech *Caspiobdella fadejewi* was submitted in structure of the zoobenthos for the first time. This leech, probably, has penetrated in Kuybyshev Reservoir from basin of the Don River (Zhokhov, 2001). Maximal abundance and the biomass of *C. fadejewi* was mentioned in channel fields of the Volga River with depths 10—12 m on psammophilous biocenoses (240 ind/m²; 0.72 g/m²). On shallow fields of Volga with depths 1.5—2 m on silt-sand substrates its abundance changed from 20 up to 60 ind/m² at a biomass 0.08—0.38 g/m². Earlier *C. fadejewi* was found in Kuybyshev Reservoir by L. N. Lapkina, A.M. Svirsky and T.I. Zharikova (2001) in as a single specimen on one bream during expedition of 1987.

Aspidogaster limacoides

During the last years *Aspidogaster limacoides* Diesing was found in digestive tract of *Abramis ballerus* and *Rutilus rutilus* (Kalayda, Lubarskya, 2000). The diffusion of *Aspidogaster* connected with the penetration of *Dreissena* from delta of Volga (Zhokhov, 2001). Infestation of fishes is high enough — 18.2% at intensity of infestation 3—32 *Aspidogaster* per one fish.

Zebra and quagga mussels (*D. polymorpha* and *D. bugensis*)

Quagga mussels presents in zoobenthos since 1998 in Volga's and Kama's areas. On the average *D. bugensis* compounds 5—15% from number of zebra mussel on channels and shallow fields. In 2001 Quagga mussel was found by us in Inferior Kama's Reservoir too. *D. bugensis* basically is usually meet in lithophilous biocenoses of a dextral coast of Volga. Its uses various phylums substrates: stones, wood, large mussels of *Unio*.

In 2001 in Volga's areas in district of Kazan the mass joint settlements of zebra and quagga mussels were found, together with which were met *Spongilla lacustris* and gammarids *D. haemobaphes*, *P. crassus*, *P. obesus*.

In joint settlements the common number of mussels varied from 13 up to 45 individuals. In all settlements *D. bugensis* are dominated quantitatively (60.9—71.8%). *D. bugensis* vary in length from 4 up to 33 mm and biomass from 9 up to 5503 mg. Basis of a population (40.5%) consists of individuals with biomass from 1.4 up to 2.1 g/m² and length of a conch from 22 up to 27 mm. Quagga mussels in Sviyazhsk Bay in 2000 had large density in littoral in comparison with a bed of the river.

If on bed of the river with depths 8—12 m in July and September *D. bugensis* biomass was accordingly 2.97 and 19.67 g/m², on littoral fields with smaller silty substrate and lithophilous biocenoses in the same seasons its biomass was 16.58 and 47.25 g/m², respectively. The maximal biomass of zebra mussels was on silty and silty-sandy substrates (134—253 g/m²). These substrates were present on fields of Kuybyshev Reservoir with depths of 6—9 m. On lithophilous and psammophilous biocenoses with depths up to 3 m the biomass *Dreissena* was much lower — 16.2—18.5 g/m². The maximal abundance and biomass of zebra mussels was 2120—8560 ind./m² and 164—1348 g/m² during different years (Figure 2). Average biomass was within 6—10 g/m² (95% from a general biomass of the zoobenthos).

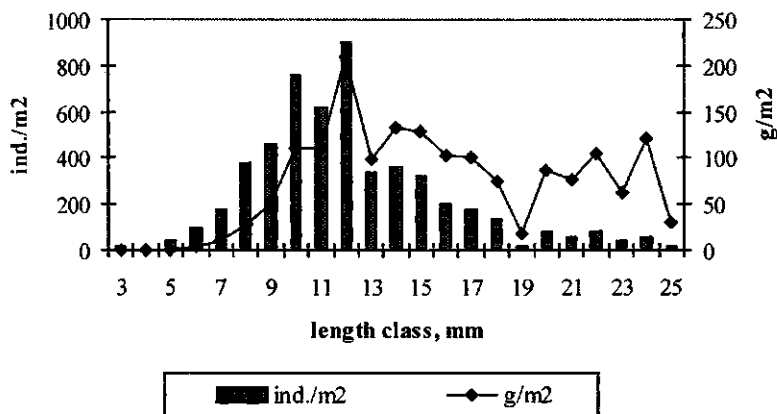


Figure 2. Abundance and biomass of *D. polymorpha* mussels in July, 2000 in the Sviyajsk Bay in Kuybyshev Reservoir. On the left axis of ordinates — abundance of mussels (ind./m²); on a right axis of ordinates — biomass (g/m²); on an axis of absciss — length class of a concha (mm)

The dependence of crude mass of mussels *D. bugensis* (together with a concha, W_b , mg) from their linear dimensions (L , mm), is expressed by the equation:

$$W_b = (0,11 \pm 0,04) L^{(3,04 \pm 0,11)},$$

where the confidence limits are shown at a level of 0.99. The relative errors of quotient of proportionality and parameter of a degree in the equation of regression do not exceed accordingly 13.5% and 1.4%, the correlation coefficient between W_b and L was $r = 0.99$.

The characteristic of size-age structure of a population *D. bugensis* in the Volga areas of Kuybyshev Reservoir is shown in Table 1. The average of size-weight characteristics are given with the indicating of size of a standard deviation of conforming parameter.

**Size-weight-age structure of quagga mussels (*D. bugensis*) population
in Volga areas of Kuybyshev Reservoir in September, 2001**

Age	Length, mm	Height, mm	Thickness, mm	Mass, mg	Height/ Length
0+	9.8±3.1	7.0±1.1	4.5±0.9	125±76	0.63±0.03
1+	13.9±1.1	8.8±1.1	5.8±0.7	338±78	0.63±0.03
2+	16.9±1.3	10.2±0.5	7.2±0.4	578±90	0.64±0.04
3+	21.8±2.0	13.1±1.2	9.3±1.6	1223±217	0.60±0.03
4+	24.4±1.4	14.7±1.0	11.2±1.0	1864±223	0.61±0.03
5+	26.9±1.2	15.8±1.2	12.0±0.9	2507±310	0.60±0.01
6+	30.5±1.1	18.0±1.3	17.0±1.2	4534±645	0.60±0.03

Ponto-Caspian fishes-invasers in the Kuybyshev Reservoir

From the representatives of the Ponto-Caspian fish faunistic complex in Kuybyshev Reservoir we can note four species: kilka (*Clupeonella cultriventris caspia* Svet.), goby fish (*Neogobius melanostomus* Pall.), Benthophilinae fish (*Benthophilus stellatus* Sauv.), Black Sea-Caspian pipefish (*Syngnathus nigrolineatus caspius* Eichw.).

C. cultriventris caspia for the first time had appeared in 1964 in the lower parts of the reservoir and became abundant by 1967. *S. nigrolineatus caspius* had appeared in the Suskan Bay in 1962 and began to meet constantly in the upper parts of the Volga areas since 1995, in a estuary of the Kazanka River among on filamentous alga since 1996. Youngs Black Sea pipefishes had probably got from Tsimlyansk Reservoir on Volgodonsk canal or together with mysids during works on their acclimatization. Since 1997, goby fish began to be found in winter catches from the bay where Volga and Kama rivers join. Earlier this fish was found only in stomach contents of burbot (*Lota lota* L.). Benthophilinae fish in recent period is meet on biotopes with sandy bottom sediments in the Volga and Kama areas on depths up to 10m.

Conclusion

Recent investigations have shown that intentional and unintentional introduction of Ponto-Caspian species resulted to changes in the zoobenthos communities of Kuybyshev Reservoir. The Ponto-Caspian species became dominants in most of typical benthic biocenoses and in structure of a epipelophilous biocenosis, new for reservoir. Invaders have replaced some native species, and became an important food item for fish. We may suppose also that the invasive species play an important role in the ecosystem of Kuybyshev Reservoir, however this aspect needs further investigations.

References

- Bondarenko L. F. Mysids near the dam of the Kuybyshev HPS // In: Problems of preservation of waters and fish resources, 1983, Kazan, 157—158 (in Russian).
- Egereva I. V. Brief results of works on acclimatization of fodder invertebrates // In: Patterns of formation of a food supply and ichthyofauna of Kuybyshev Reservoir. Proc. of Tatar GosNIORKh dept., 1970, v. 11, 48—50 (in Russian).
- Egereva I. V. Acclimatisation of mysids in Kuybyshev Reservoir and their role in a feeding of Percidae fishes // In: Acclimatization of fishes and invertebrates in reservoirs of the USSR. Reports of GosNIORKh., 1975, v. 105, 252—237 (in Russian).
- Zhokhov A. E. Introductions of parasites into the Volga River basin: modern state of the Problem // In: U.S.-Russia Invasive Species Workshop. 27—31 August, 2001, Borok, Russia: Book of Abstracts.-Yaroslavl, 2001, 259—262 (in Russian).
- Ioffe T. I. Enrichment of a food supply for fishes in reservoirs of USSR by acclimatization of invertebrates // Reports of GosNIORKh, 1974, v. 100, 1—226 (in Russian).
- Kalayda M. L. To a question on acclimatisation of polychaetes in Kuybyshev Reservoir // In: Proceedings of the VII Congress of Hydrobiological Society RAS, Kazan, 1996, v.1, 189—192 (in Russian).
- Kalayda M. L. Ponto-Caspian invaders complex in formation of the zoobenthos in the Kuybyshev Reservoir, Kazan: University press, 2001, 38 p. (In Russian).
- Kalayda M. L., Lubar'skaya O. D. On the question about infection rate parasites of *Abramis ballerus* in the Kuybyshev Reservoir // In: Problems of guarding of health of fishes in aquaculture. Book of Abstracts of the reports scientific — practical conference, 2000, Moscow, 69—70 (in Russian).
- Kurbangaliyeva Ch. M. Abstracts of lectures on hydrobiology, Kazan: University press, 1974, 69 p. (In Russian).
- Lukin AV, Ioffe T. I., Egereva I. V. A modern state of works on acclimatization of fishes and fodder animals in Kuybyshev Reservoir // In: Acclimatization of fishes and invertebrates in reservoirs of USSR, Moscow: Nauka, 1968, 145—148 (in Russian).
- Milovidov V. P. Spreading of polychaete *Hypania invalida* Grube in Kuybyshev Reservoir // Rybnoye Khozyaistvo, 1986, № 5, 59—40 (in Russian).
- Mordukhay-Boltovskoy F. D. (1953): Ecology of the Caspian fauna in the Azov-Black Sea Basin // Zool. Zhurn., v. 32, № 2, 203—211 (in Russian).

ZOOPLANKTON OF RYBINSK RESERVOIR AS THE FOOD BASE OF PLANKTOPHAGOUS FISHES

Krylov A. V., Dobrynin A. E., Kiyashko V. I.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,*

Since zooplankton is the secondary link in trophic chains of water ecosystems, it plays great role in their structural and functional organization. It takes place in self-cleaning process by consuming phyto- and bacterioplankton; it is used in monitoring of ecological conditions of water bodies of different types and is the impotent component of food of many species of fishes.

Structure organization of zooplankton under the influence of planktophagous fishes was repeatedly investigated and described for water bodies of different types. The results were obtained for fish-farm ponds when drastic fall of zooplankton biomass down to minimal values was observed (Braginskiy, 1957). In study of stint role in structure reorganizations of plankton community in scale of Rybinsk reservoir it was noted that zooplankton biomass reduced in several times in the center of stint aggregations having the maximum fish density but restored during a day due to transfer of plankton organisms (Ivanova, 1982).

Active invasion and development in reservoirs of Upper Volga of Ponto-Caspian tyulka (*Clupeonella cultriventris*), the new planktophagous species make us turn to this question. The present investigations were made to characterize pelagic zooplankton of Rybinsk reservoir as food base of planktophagous fishes and clarify features of its organization in zones of fish accumulation.

Materials and methods

Integral zooplankton samples throughout vertical water column were collected with 10 liters planktobathometer in August and September of 2000 on 17—20 stations covering all area of Rybinsk reservoir. Treatment of samples was carried out according to standard methodic (Kiselev, 1956). The structure organization of community was judged by number, biomass and species quantity of zooplankton, Shannon index and dominating species.

Results and discussion

The high values of zooplankton number (from 33 to 100, 46 on average thousand individuals/m³) and biomass (from 1 to 8, 3.8 on average gm⁻³) were registered that characterized Rybinsk reservoir as water body with «feeding ability above the

average» (Pidgaiko, Aleksandrov, Ioffe et al., 1968). Zooplankton reached the greatest quantitative development in Mologski and Sheksninski stretches due to richest development of community in sedimentation zones (Table 1).

The base of zooplankton number in the most places was formed by Copepoda except Sheksninski stretch there Cladocera prevailed. Naupliar stages of development of Cyclopoida, Mesocyclops leuckarti (Claus), Daphnia galeata Sars, D. cristata Sars, Bosmina longispina (Leydig) were noted among species dominating in number. The large species of Cladocera — D. galeata, D. cristata, B. longispina prevailed in biomass.

Table 1

**Average values of quantitative development of zooplankton
of Rybinsk reservoir in summer of 2000**

Stretch	Number				Biomass			
	Thousand individuals/m ³	Rotatoria, %	Copepoda, %	Cladocera, %	g/m ³	Rotatoria, %	Copepoda, %	Cladocera, %
Sheksninski	56.8	5.7	45.3	48.9	3.9	0.1	4.3	95.6
Mologski	78.0	6.5	48.9	44.5	4.9	0.1	8.4	91.6
Main	44.2	7.1	50.1	42.8	3.2	0.2	7.5	92.3

In autumn number of zooplankton in reservoir averaged about 35000 individuals/m³, its biomass was about 0.3 gm⁻³ on average. Reduction of zooplankton biomass in autumn characterized reservoir as water body with low feeding ability. The maximum density of organisms was registered in sectors of Sheksninski stretch (about 33 000 individuals/m³ and 0.9 gm⁻³) and minimal one was in sectors of Central stretch (about 18 500 individuals/m³ and 0.2 gm⁻³). Cladocerans were the most numerous group (50% on average). Cladoceran species Bosmina longispina and rotifer one Euchlanis dilatata Ehrenberg had the most relative abundance that averaged 47.8 and 21.5% correspondingly. Cladocerans prevailed in biomass averaging 83.1% due to dominating of Bosmina longispina.

The analysis of tyulka's stomach contents showed that food base was formed mainly by copepods — Calanoida (19.7%), copepodit stages of Cyclopoida (5.3% on average), and by cladocerans which are represented by genus Leptodora (29.1% on average), Bythotrephes (12.9% on average), Daphnia (20.1% on average), Bosmina (9.2% on average). During autumn, the food base was constituted by Bosmina (38.1% on average), Bythotrephes (33.4% on average), Cyclopoida (15.4% on average), Daphnia (9.7% on average), Chydoridae (8.4% on average) and Leptodora (5.2% on average). It isn't difficult to note the similarity in composition of dominating in zooplankton species and tyulka's alimentary lumps. The high correlation coefficient ($r = 0.66$ at $p = 0.001$) confirms it. The main differences were observed for

large crustaceans: Leptodora, Bythotrephes and Heterocope, which, apparently, don't form enough dense accumulations for catching with planktobathometer but the density of which is high enough for tyulka's selective feeding.

At common tendency to similarity of composition of species dominating in zooplankton communities and species used by planktophagous fishes for feeding we can expect the presence structure reorganizations of coenoses at mass accumulation of fishes. During the summer the reduction of number and biomass of *Daphnia galeata* in 2 and 2.5 times correspondingly and *Leptodora kindtii* (Focke) in 13.3 and 10 times correspondingly was observed at presence of higher density of planktophagous fishes in different parts of reservoir's area (Figure 1 a, b).

The high densities of fishes, however, are not the factor of grazing of large organisms only, but that act as the markers of animal plankton gatherings. In this way, during the summer, the higher numbers and biomasses of *Daphnia cristata* (in 2 and 2.1 times), *Bosmina longispina* (in 2.7 and 1.8 times), *B. crassicornis* P.E. Müller (in 2.5 and 4 times), *Heterocope appendiculata* Sars (in 1.5 and 1.4 times) were registered in sections where the planktophagous fishes were stated. During the autumn *Bosmina longispina*, *Bosmina crassicornis*, *Daphnia cucullata* Sars, *Diaphanosoma brachyurum* (Levin), juvenile stages of development of Cyclopoida were most abundant exactly in sections with greatest quantity of planktophagous fishes. On the whole, some reliable correlation dependencies between quantitative development of zooplanktonic species and density of planktophagous fishes were obtained (Table 2).

On the whole, on this initial investigation step, we can conclude that Rybinsk reservoir is the water body with middle feeding ability and it is entirely able to provide the food needs of planktophagous fishes including the invasive species Ponto-Caspian tyulka. It was discovered that the presence of dense fish's aggregations leads to reduction of number and biomass of large zooplanktonic species but, at the same time, it can serve as marker of richest communities.

Table 2

Basic correlation dependencies between quantitative development of zooplanktonic species and density of planktophagous fishes

Showings	Correlation coefficients
Number of <i>Daphnia cristata</i>	0.69
Number of <i>Bosmina crassicornis</i>	0.78
Number of <i>Calanoida</i>	-0.77
Biomass of <i>Daphnia cristata</i>	0.63
Biomass of <i>Bosmina crassicornis</i>	0.66
Biomass of <i>Calanoida</i>	-0.65

N = 45; $p < 0.05$

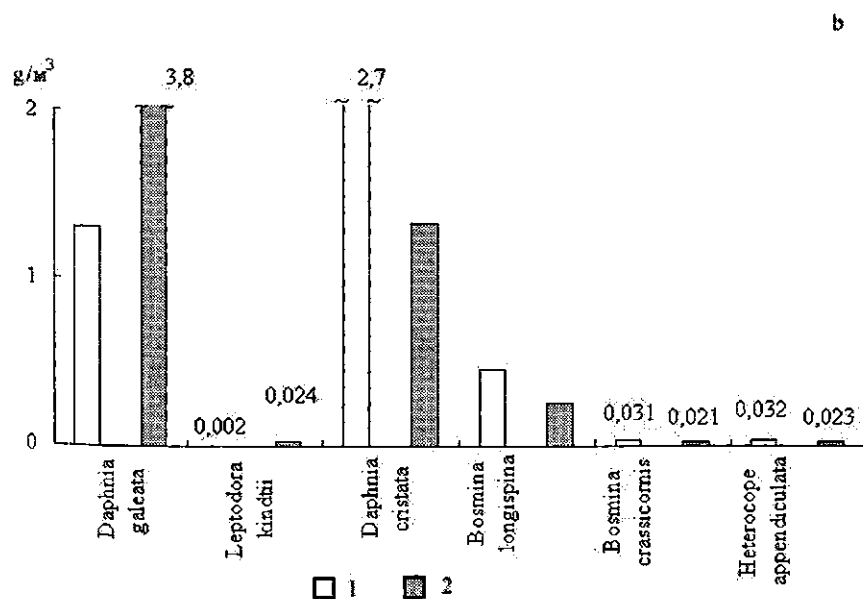
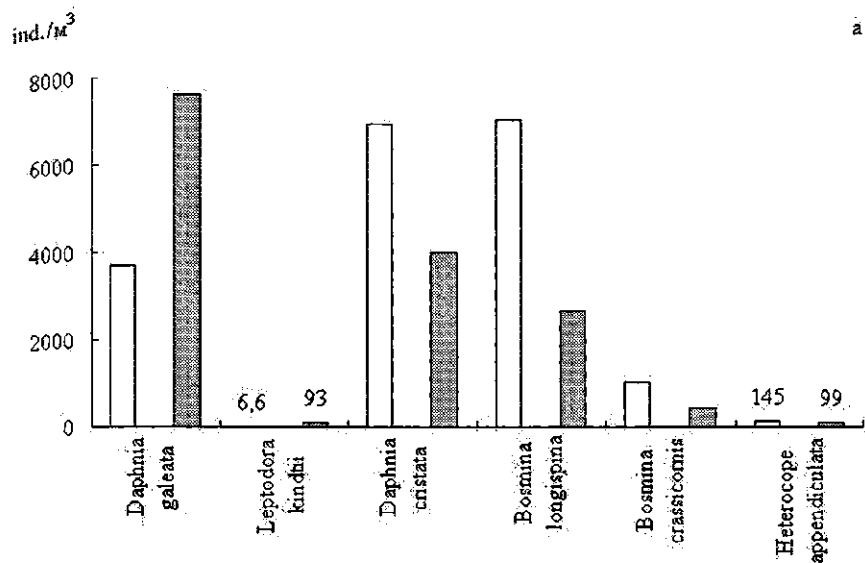


Figure. Abundance (a) and biomass (b) some species of zooplankton

References

- Braginskiy L. P.* Dynamics of pond zooplankton and its changes under the influence of fertilizers. Thes. doct. dissertation, Kiev, 1957, 17 p. (In Russian).
- Ivanova M. P.* Population variability of freshwater smelt. Rybinsk, 1982. 145 p. (In Russian).
- Kiselev I. A.* Methods of zooplankton investigation // In: Life of freshwater waterbodies. Moscow-Leningrad, 1956, v. 4, Part 1, 183—265 (in Russian).
- Pidgaiko M. L., Aleksandrov B. M., Ioffe C. I., Maksimova L. P., Petrov V. V., Savateeva E. B., Salazkin A. A.* Short biological-production characteristic of waterbodies of Northwest USSR // Proceedings of GosNIORKh, v. 67, 1968, 205—228, (in Russian).

**NON-INDIGENOUS LEECHES *CASPIOBDELLA*
FADEJEWI (EPSTEIN, 1961)
AND *ACIPENSEROBDELLA VOLGENSIS* (ZYKOFF, 1903)
IN THE UPPER AND MIDDLE VOLGA RESERVOIRS**

Lapkina L. N., Svirsky A. M.

*I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: lapkina@ibiw.yaroslavl.ru, svirs@ibiw.yaroslavl.ru*

The family of the fish leech *Piscicolidae* has been divided by V. M. Epstein (Epstein, 1989) into 3 sub-families and contains 120 species living on the fishes from fresh, brackish and marine waters. The species *Caspiobdella fadejewi* and *Acipenserobdella volgensis* are referred to the sub-family *Piscicolinae*. In its infra-structure there are 8 tribes including 15 genera of 48 species, which has occupied the continental waters in the Northern hemisphere. The species *C. fadejewi* and *A. volgensis* are referred to the tribe *Piscicolini* numbering 12 species. The most of them, including two mentioned above, is palearctic and not found in the nearctic zone, an another part of the holarctic area. At first both species were included into the genus *Piscicola* Blainville, 1818. After revising the system of the fish leech made by V.M. Epstein on the basis of their genital structure and other features, *Piscicola fadejewi* has been attributed to the genus *Caspiobdella* Epstein, 1969, and *Piscicola volgensis* (Zykoff, 1903) has been considered as a new genus *Acipenserobdella* Epstein, 1969 (Epstein, 1969). In Lukin's opinion (Lukin, 1976), the new classification reflects well natural ecological and geographical groups of leech. Lukin has placed the species under discussion into a group of palearctic endemics with a restricted distribution, a sub-group of Caspian fauna¹.

Five species of leech belong to this sub-group including species of the genus *Caspiobdella*: *C. tuberculata* Epstein, 1966; *C. caspica* Selensky, 1915 and *C. fadejewi*. It is quite possible that the genus *Acipenserobdella* with the only species *A. volgensis*, is close to this sub-group (Lukin, 1976).

Literature data testify that earlier *C. fadejewi* occupied rivers (the Vorskla, the Danube, the Dniester, the Dnieper, the Don, the Seversk Donets) and reservoirs (Bereslavsk, Varvarovsk, Karlovsk and Tsimlyansk) of the Azov-Black sea basins, and was absent in numerous collections from the Volga

¹ Most of species in the genus *Piscicola* are dispersed in other zoo-geographical zones, for example *P. punctata* (Verrill, 1871) is nearctic, others are attributed to the different palearctic groups. So *P. geometra* (L., 1761) is transpalearctic and *P. respirans* Troschel, 1850, is the northern species.

(Epstein, 1962, 1963, 1969; Lukin, 1976). The first finding of this species in the Volga was done by Yu.S. Dontsov (1969) in the Volgograd reservoir where he had examined 26 species of fish (3499 specimens) during 1963—1967. The leech *C. fadejewi* was found in the upper part of the reservoir (Kayukovskaya volozhka and the Balakov branch) though its middle and lower parts were also investigated. The leech was taken from 2 species of fish: silver bream *Blicca bjoerkna* (26 specimens; 7.68% of incidence (extend) of infection of fish and 1 of intensity of fish infected) and common bream *Abramis brama* (256 specimens; 12.5% and 3.6 correspondingly) (Dontsov, 1969). This finding has not been noticed and mentioned in the book «The River Volga and its Life» — *C. fadejewi* is not in the list of the fish parasitic fauna of the Volga (Izumova, 1978).



Figure 1. The scheme of the Volga reservoirs: 1 — Ivankovo, 2 — Uglich, 3 — Rybinsk, 4 — Gorky, 5 — Tsheboksar, 6 — Kuibyshev, 7 — Saratov, 8 — Volgograd

At the end of 1970s in the Rybinsk reservoir a large leech collection was taken from 6 species of fish, in which for the first time *C. fadejewi* was widely presented together with the traditional for this reservoir *Piscicola geometra* L. (Epstein, Lapkina, 1980). In Epstein's opinion, the presence of *C. fadejewi* in the waters far from historically formed habitats (rivers and reservoirs of the Azov-Black sea basins) is coincident with its migration into the Volga through the Volga-Don channel. Summer collections in 1981 and 1987 from reservoirs of the Volga (Figure 1) confirmed the presence of *C. fadejewi* all over the Volga cascade (Table 1). In the Ivankov and Uglich reservoirs the infection of common bream by *C. fadejewi* is about 100% (Lapkina, Komov, 1983).

Table 1

Invasion of common bream by leech *C. fadejewi* in the Volga reservoirs

Reservoirs	Number of examined fish	Number of infected fish	Number of leeches	Incidence (extent) of infected of fish, %	Mean intensity of fish infected
June-July, 1981					
Ivankovo	43	43	1200	100.0	27.9
Uglich	12	12	669	100.0	55.8
Rybinsk	363	222	1465	61.1	6.6
Gorky	139	112	1329	80.6	11.9
Cheboksary	11	1	2	9.1	2.0
Kuibyshev	65	58	486	89.2	8.3
August-September, 1987					
Rybinsk	61	21	51	33.0	2.4
Gorky	75	60	317	80.0	5.2
Cheboksary	30	28	303	93.3	10.8
Kuibyshev	20	18	400	90.0	22.2
Saratov	20	20	440	100.0	22.0
Volgograd	59	47	522	79.7	11.1

A distribution of *C. fadejewi* in each reservoir is sparse and depends partly on the anthropogenic loading. As a rule the fish upstream the large cities are more infected by leech than fish downstream where sewages inflows. In the Rybinsk reservoir the invasion of common bream by *C. fadejewi* correlates positively with the downstream remoteness of the bream localities from the city of Cherepovets — the main source of domestic and industrial sewages (Figure 2), which contain aromatic and polyaromatic hydrocarbons, heavy metals and other high toxic components.

In addition to *P. geometra* and *C. fadejewi* in the Upper and Middle Volga the leech *A. volgensis* was first found by authors in the Rybinsk (1992) and Gorky (1997) reservoirs. In the first case 10 specimens were found among

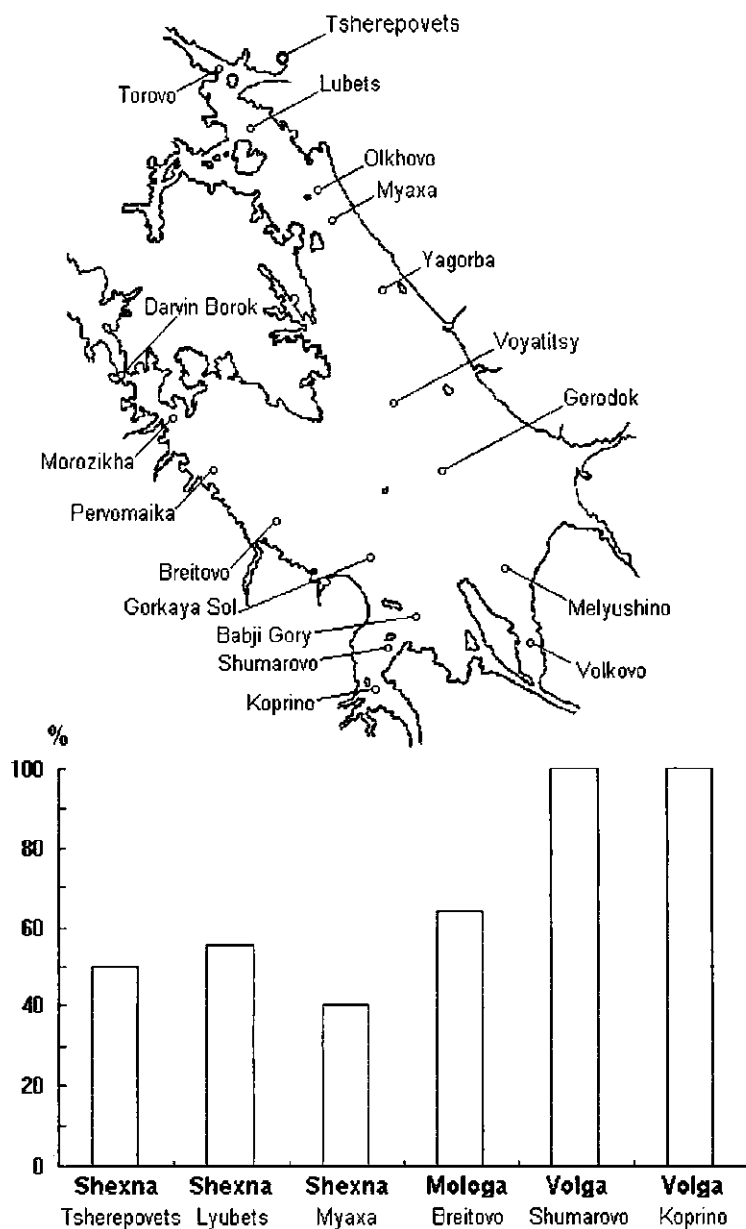


Figure 2. Scheme of the Ribinsk Reservoir and diagram of invasion (%) of common bream by the leech *C. fadejewi* in the different reaches

570 *C. fadejewi* taken from common bream, in the second case 1 specimen was among 21 others correspondingly. Earlier on the expedition conducted in 1987 this species of leech was noted southward – in Kuibyshev (on 1 common bream) and Volgograd (on 1 sterlet *Acipenser ruthenus* and 4 common bream) reservoirs. When examining 265 common bream, 55 sterlet, 6 European catfish *Silurus glanis*, 5 European pike-perch *Stizostedion lucioperca* and 4 orfe *Leuciscus idus* only 6 specimens of the leech were found at that time. Neither in the Gorky nor in the Rybinsk reservoir *A. volgensis* was noted that year as well as on the expedition conducted in 1981 when 633 common bream from 6 reservoirs of the Volga were examined (Table 1).

Before the Volga regulation, investigations of fish and parasitic fauna had been carried out during 100 years in the region. The results were summarized by E. A. Bogdanova and I. P. Nikol'skaya (1965). These authors concluded that, «there is a weak invasion of fish by leech in the Volga» (Bogdanova & Nikol'skaya, 1965; page 11). They included in the parasitic fauna of the river 5 species of leech and *Piscicola volgensis* was among them². From 1903 (when the leech was first described by V. P. Zykov) it was found several times on sterlet *Acipenser ruthenus*, Russian sturgeon *A. guldenstadti* and starred sturgeon *A. stellatus* (Plotnikov, 1909; Schegolev, 1922; Behning, 1924) southward the city of Saratov near the borough of Tumak (Dogel & Bychovckij, 1939) and northward Saratov near the town of Volsk (Nicol'skaya, 1940). Later *P. volgensis* was noted in juvenile of Russian sturgeon (Dubinin, 1952) and in bastard sturgeon *A. nudiventris* (Epstein, 1962) from the Lower Volga, but it was not found anywhere in the Upper and Middle Volga (Izyumova, Shigin, 1958). After the river regulation this species retained its former habitat for a long time. It was noted in the Volgograd reservoir (Bogdanova, 1962; Reshetnikova, 1967; Ivanov, 1969; Dontsov, 1969; Izyumova, 1979) and was not mentioned in the parasitic fauna of the Kuibyshev (Kosheva, 1961; Vagin et al., 1966), Gorky (Barysheva, 1960; Mashtakov, 1979) and Rybinsk (Izyumova, 1979) reservoirs. *A. volgensis* has been included in the list of parasites of Upper Volga only in the end of the 20th century (Zhokhov, 2000, 2001).

The new genus name, *Acipenserobdella*, given to the leech *P. volgensis* by V. M. Epstein (1969), reflects its specificity in relation to its host — sturgeon. Its rare findings in cyprinids were considered to be casual (Reshetnikova, 1967; Dontsov, 1969; Epstein, 1987). In waters of the Upper and Middle Volga *A. volgensis* is always found on common bream. Among sturgeons, only sterlet inhabits the Upper Volga. In the Middle Volga there are scanty populations of Russian and Siberian sturgeon. Moreover, the latter has been here acclimatized. The sterlet in the Ivankovo and Uglich reservoirs has been considered to be a disappearing species, in the Rybinsk reservoir it is a rare species which was reintroduced. So sturgeons, the specific hosts of the leech *A. volgensis*, are not

¹ Others in the list were *Pescicola geometra*, *Cystobranchus* (= *Pescicola*) *fasciatus* Kollar, 1842, *Cystobranchus mammillatus* (Malm, 1863), *Hemiclepsis marginata* (Muller, 1774).

numerous in these regions as compared to common bream. It is widely spread and an ordinary species with high abundance in all reservoirs of the Volga (Slyn'ko et al., 2000).

The euryphagous leeches *C. fadejewi* and *P. geometra*, living on many species of fish, including sturgeon and bream, are strong competitors to *A. volgensis*. From our and literature data *P. geometra* lives on more than 30 species of fish, *C. fadejewi* half less but prefers mainly common bream. The invasion of fish by *P. geometra* changes seasonally and is absent in summer; *C. fadejewi* lives on fish during the whole year (Table 2). A wide range of fish hosts along with other reasons has promoted their increase in reservoirs of the Volga considerably (Lapkina et al., 2002). Besides their areas of distribution extend so far as the habitats of *A. volgensis*, that creates a strong competition to the latter.

Table 2

Seasonal invasion of common bream by the leech *C. fadejewi* and *P. geometra* in the Rybinsk Reservoir

Month	Number of examined fish	Incidence (extend) of infection of fish, %	Mean intensity of fish infected, <i>C. fadejewi</i>	% of all leeches	
				<i>C. fadejewi</i>	<i>P. geometra</i>
Jan	36	86.1	4.8	81	19
Feb	22	92.0	6.8	85	15
Mar	30	93.3	5.2	87	13
Apr	15	86.7	6.8	86	14
May	56	85.7	19.4	91	9
Jun	25	76.0	15.5	100	0
Jul	10	60.0	16.5	100	0
Aug	0	—	—	—	—
Sep	153	64.1	3.5	99	1
Oct	16	62.0	4.7	100	0
Nov	16	62.0	4.7	89	11
Dec	48	45.0	2.2	96	4

A comparison the fertility and resistance to an accidental unsuitable host of 3 leeches is not in favour of *A. volgensis* competitive ability. However some features of its reproductive behavior, which are likely adaptive, allow the species of the genus *Acipenserobdella* to guarantee more safety during a reproduction in comparison to *P. geometra* and *C. fadejewi*¹. They are follows: the

¹ Our knowledge of *A. volgensis* is extremely scanty and represents the brief morphological and systematic description only (Epstein, 1969; Lukin, 1976). We had an opportunity to watch the life of 10 leeches (taken from common bream) in the laboratory for one month.

ability for coupling on a body of the host, not on a substrate only, that shortens the time of seeking a sexual partner; a short period of coupling, when the leech is especially vulnerable to a predator, lasting few minutes while in competitive species it takes some hours; the protection of cocoons (covering them by the body) during the first hours after their laying when cocoons' chitin membranes are not yet hard.

In its turn *C. fadejewi* is more sensitive to unfavorable natural and anthropogenic impacts than *P. geometra* and has worse living characteristics such as a longer embryonic period and a longer cycle «from egg to egg»; smaller and shorter size of specimens, a small back sucker, so its swimming capacity is worse than that of *P. geometra*. In the absence of the host, juvenile and adult specimens of *Caspiobdella* lose quickly their ability to infect fish and die earlier than *Piscicola* (Lapkina, 1986). In spite of that and the recent introduction of *C. fadejewi* in the Volga waters, the system «*C. fadejewi* — common bream» is stable enough and its high competition capacity is supported by several factors. In the Rybinsk reservoir there is one spring generation of *Piscicola* and some generations of *Caspiobdella* represented by adults and cocoons of different age. The cocoons are tens times as resistant to a toxic impact as adults, therefore, when the latter die because of pollution, the cocoons provide further existence of population. The absolute and relative fertilities of *C. fadejewi* are much higher than those of *P. geometra* (Lapkina, 1986). Abundance of common bream, the potential host of *C. fadejewi*, is higher than that of pike-perch and pike, the main hosts of *P. geometra* (Gerasimov, Poddubnii, 1999).

V.M. Epstein commented in 1980 the leech findings in the Rybinsk reservoir as follows, «A sudden appearance of *C. fadejewi* in the large number in the waters extremely far from the area formed historically for this species, is very interesting. It may be assumed that this event has recently taken place, and *C. fadejewi* has not had time to replace *P. geometra* as it had happened in the reservoirs of the Volga-Don, Severskiy Donets and other waters».

At present the fate of invaders is as such: *C. fadejewi* has become a real competitor to *P. geometra* inhabiting throughout the Volga long since. It is always dominant on common bream, widespread and mass species of the fish fauna of the Volga reservoirs, and runs 80% of the found leeches. *A. volgensis* has expended its natural area northwards and is adapting to the new host, common bream, but it is still rare in the reservoirs of the Upper and Middle Volga.

The study was supported by Russian Foundation for Basic Research (project № 01-04-48543).

References

- Barysheva A. F. Parasitofauna of the fish of the Gorky reservoir in the first year of its establishment. Publishers of the Academy of Science USSR, Moskow-Leningrad, 1960, 3(6), 273—282 (in Russian).

- Behning A. L. Study of benthic life in the Volga. Publishers of Sargublitz, Saratov, 1924, 398 p. (In Russian).
- Bogdanova EA and Nikol'skaya NP (1965) Parasitofauna of the fish of the River Volga before the regulation of its flow // Proc. GosNIORKh, 60, 5—109 (in Russian).
- Dogel' V. A., Bykhovskii B. E. The fish parasites of the Caspian sea. Publishers of the Academy of Science USSR, 1939, 7, 1—152 (in Russian).
- Dontsov Yu. S. Studies on the leech of fish of the Volgograd reservoir // Publishers of XXIII conf. Volgogradsk. ped. in-ta. Volgograd, 1969, 110—112 (in Russian).
- Dubinin V. B. Parasitofauna of juvenile sturgeon of the Lower Volga. Publishers papers LGU, Leningrad, USSR, 1952, v. 141, 238—251. (in Russian).
- Epstein V. M. The leeches // In: Bykhovskii B. E. (ed.) Guide to the Parasite Fauna of Freshwater fishes of the USSR, Publishers of the Academy of Sciences, Moscow. Leningrad, 1962, 617—622 (in Russian).
- Epstein V. M. Fish leech of fresh and marine waters of the USSR // Avtoref. dis. kand. biol. Sciences, Charkov, 1963, 16 p. (in Russian)
- Epstein V. M. (The revision of the genus *Piscicola* and *Cystobranchnus* (Hirudinea, Piscicolidae) // In: Markevich AP (ed.) Problems of Parasitology, Naukova Dumka Publishers, Kiev, 1969, Part 2, 286—287 (in Russian)
- Epstein V. M. Annelida // In: Bauer O. N. (ed.) Guide to the Parasites of Freshwater Fish Fauna, Nauka Publishers, Leningrad, 1987, 340—373 (in Russian).
- Epstein V. M. Setaceous, tortoise and fish leeches of the world fauna (the system reproach to the classification and phylogeny) // Avtoref. dis. dokt. biol. Sciences, Leningrad, 1989, 34 p. (In Russian).
- Epstein V. M., Lapkina L. N. New information of biology and the geographic distribution *Caspiobdella fadejewi* (Epstein) // Book of Abstracts IX conf. Ukrainsk. parasite society, Naukova Dumka Publishers, Kiev, 1980, 116—117 (in Russian).
- Gerasimov Yu. V., Poddubny S. A. The role of the hydrological regime in formation of fish community on shallow waters of plainland reservoirs // Publishers of IBIR RAS, Yaroslavl, 1999, 171 p. (in Russian).
- Ivanov V. P. Parasitofauna of the sturgeon of the Volgo-Caspian basin. In: Parasite animals of Volgogradsk region, Volgograd, 1969, 306—311 (in Russian)
- Izyumova N. A., Shigin A. A. Parasitofauna of the fish of the Volga in the regions of the Gorky and Kuibyshev reservoirs // Proc. Biol. st. «Borok», Publishers of the Academy of Science USSR, Moscow-Leningrad, 1958, v. 3, 364—383 (in Russian)
- Izyumova N. A. Parasitofauna of the fish of the Volga river and the Volga reservoirs. In: Mordukhai-Boltovskoy FD (ed.) The River Volga and its Life, Publishers of the Academy of Sciences, Leningrad, 1978, 248—252 (in Russian).
- Kosheva A. F. Parasitofauna of commercial fish of the Kuibyshev reservoir (in the first year of its establishment) // Proc. Kuibyshevsk. med. in-ta, Kuibyshev, 1961, v. 16, 79—97 (in Russian)
- Lapkina L. N., Komov V. T. New data on the locality of the leech *Caspiobdella fadejewi* in the Volga reservoirs // Parasitology, 1983, v. 17 (1), 70—72 (in Russian).
- Lapkina L. N. Biological and ecological features of the fish leeches *Caspiobdella fadejewi* (Epstein) and *Piscicola geometra* L. Biology and ecology of the water organisms, Nauka publishers, Leningrad, 1986, 195—207 (in Russian).
- Lapkina L. N., Zharikova T. I., Svirsky A. M. Infection of fish by leech (fam. *Piscicolidae*) in the Volga reservoirs // Parasitology, 2002, v. 36 (2), 132—139 (in Russian).

- Lukin E. I.* Fauna of the USSR. The leeches, Nauka Publishers, Leningrad, 1976, 484 p. (in Russian).
- Mashtakov A. V.* Ecological analysis of parasite fauna in common bream of the Gorky reservoir // In: Flerov B.A. (ed.) Physiology and Parasitology of Freshwater Animals. Nauka Publishers, Leningrad, 1979, 168—176 (in Russian).
- Nikol'skaya N. P.* The studying of parasitic and bacterial infection of fish of the Volga. Funds VNIORKh, 1940 (in Russian).
- Plotnikov V.* Leeches of the Saratov environs // Proc. Volzhsk. Biol. Saratov Station, 1909, v. 3 (5), 1—17 (in Russian).
- Reshetnikova A. V.* Parasites of fish downstream of the XXII CPSU Congress Volga Hydroelectric Power Plant // Proc. Volgogradsk. filial GosNIORKh, 1967, v. 3, 299—320. (in Russian).
- Schegolev G. G.* The list of leech collected by the Volga biological station // Proc. Volzhsk. Biol. Station, 1922, v. 6 (4), 241—246 (in Russian).
- Slyn'ko Yu. V., Kiyashko V. I., Yakovlev V. N.* The list of fish species in the River Volga basin // In: Yakovlev V.N. (ed.) Catalogue of plants and animals of water bodies of Volga Basin, Publishers of IBIW RAS, Yaroslavl, 2000, 252—277 (in Russian).
- Zhokhov A. E.* Parasites of fish of the Rybinsk and Gorky reservoirs // In: Kopylov A. I. (ed.) Problems of the Upper Volga ecology, Yaroslavl, 2001, 421—424 (in Russian).
- Zhokhov A. E.* The list of fish parasites in the Upper Volga basin // In: Yakovlev V. N. (ed.) Catalogue of plants and animals of water bodies of Volga Basin, Yaroslavl, 2000, 278—308 (in Russian).
- Zykov V. P.* Material on the fauna of the Volga and the hydrofauna of Saratov province // Bull. Moskovsk. Association of Nature Investigators, 1903, v. 27 (1), 1—48 (in Russian).

DREISSENA BUGENSIS: EVOLUTIONARY UNDERPINNING FOR INVASION SUCCESS BASED ON ITS RANGE EXTENSION IN EUROPE

**Orlova M. I.¹, Antonov P. I.², Shcherbina G. Kh.³,
Therriault T. W.⁴**

¹Zoological institute, Russian Academy of Science,
Universitetskaya emb., 1, St.Petersburg, 199034, Russia;

²Institute of Ecology of the Volga Basin, Russian Academy of Sciences,
Komsina str., 10, Togliatti, 445003, Russia

³I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,

⁴Great Lakes Institute for Environmental Research, University of Windsor,
Windsor, Ontario, N9B 3P4 Canada

*Author for correspondence: (E-mail: marina_orlova62@mail.ru)

Introduction

Dreissena bugensis was first recorded by Andrusov (1890) in the Bug River and described as *Dreissensia rostriformis* Deshayes (Andrusov, 1890). Latter Andrusov (1897) elevated it to the species level and used the name *Dreissensia bugensis* Andrusov. This species maintained a very restricted distribution within its native region — Dnepr-Bug Liman and lower Inguletz River — between the 1890s and 1940s (Zhuravel, 1951) co-occurring with *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in the Dnepr-Bug Liman. Unlike *D. bugensis* which maintained a restricted distribution, the congeneric *D. polymorpha* has a very broad distribution owing to its invasive nature (Orlova, 2002) and is one of the most studied Ponto-Caspian species. The European invasion history for *D. polymorpha* covers two centuries and has been attributed to shipping and timber rafting along man-made waterways linking the Black and Baltic Seas (Andrusov, 1897; Nowak, 1971; Karataev et al., 1998; Olenin et al., 1999). More recently, *D. polymorpha* has expanded its range north of 60°N in Europe (Antzulevich and Lebardin, 1990; Valovirta and Porkka, 1996; Orlova et al., 1999). Theoretically, those invasion corridors were also available for *D. bugensis*. However, *D. bugensis* was known only from the Black Sea estuaries and artificial water bodies of the Ukraine until the 1990's (Mills et al., 1996). The first record of the species outside the Ponto-Azov region occurred in 1992 in the middle reaches of the Volga River (Antonov, 1993). In contrast, *D. polymorpha* invaded the Volga cascade just after reservoir creation and was

firmly established following the impoundment of Rybinsk Reservoir (Ovchinnikov, 1954). Haplotypes of the cytochrome oxidase subunit I (COI) mitochondrial gene show *D. polymorpha* from the upper Volga (Rybinsk Reservoir), Northern Europe and North America are different from those in the Caspian Sea and very similar to those found in the Black Sea basin (May et al., submit.). This genetic evidence suggests one of Black Sea basin populations was the source for this invasion and that the Volga-Don waterway is one of probable routes of introduction to the Upper Volga. It is interesting that *D. bugensis* invaded most areas in the Dnepr basin but was restricted from the neighboring Volga basin. There was a 40 year time lag following the connection of the Volga-Caspian basin and Ponto-Azov basins via the Volga-Don waterway. Thus, this paper is intended to address issues related to the unique dispersal pattern displayed by *D. bugensis* in the Ponto-Azov and Volga-Caspian basins. We suggest modern dispersal vectors available to *D. bugensis* and comment on observed invasion patterns. We also consider factors that have facilitated the spread of *D. bugensis* in Europe and hypothesize on mechanisms that delayed the spread of this species.

Material and methods

We reviewed available literature on dreissenid phylogenetics, taxonomy and paleontology in addition to historical records and dynamics of range expansion for *D. bugensis* in Europe. Furthermore, we sampled 22 locations along the Volga River system and northern Caspian Sea between 1992 and 2001. The Dnepr Liman population was sampled in 2001 to estimate comparative changes in population structure of *D. bugensis* through the course of establishment. Data from the Dnepr and Dniestr River basins is based on published literature and personal communications. Dr. Alexander Naseka (RAS Zoological Institute) provided two additional samples from the littoral zone of the upper reach of Tsimliansk Reservoir.

At most localities studied, sampling was done using ponar grabs or mollusks were collected from the measured length/area of hard substrates. In Kuybyshev and Saratov Reservoirs we towed a 30 cm wide rake over a fixed distance to estimate abundance (Shkhorbatov and Antonov, 1990). In the Dnepr Liman we used a benthic trawl, while samples from the eastern Gulf of Finland were collected by scuba diving. All *Dreissena* individuals were identified, counted and species contribution (% to total *Dreissena* spp abundance) was calculated. All mollusks were measured to the nearest millimeter or binned into groups to restore the size structure of populations.

Results and discussion

1. **Dynamics of *D. bugensis* records outside its historical range in Europe and facilitating factor.** Between the 1940's and 1990's *D. bugensis* extended its range northward in the Dnepr River and lower reaches of the

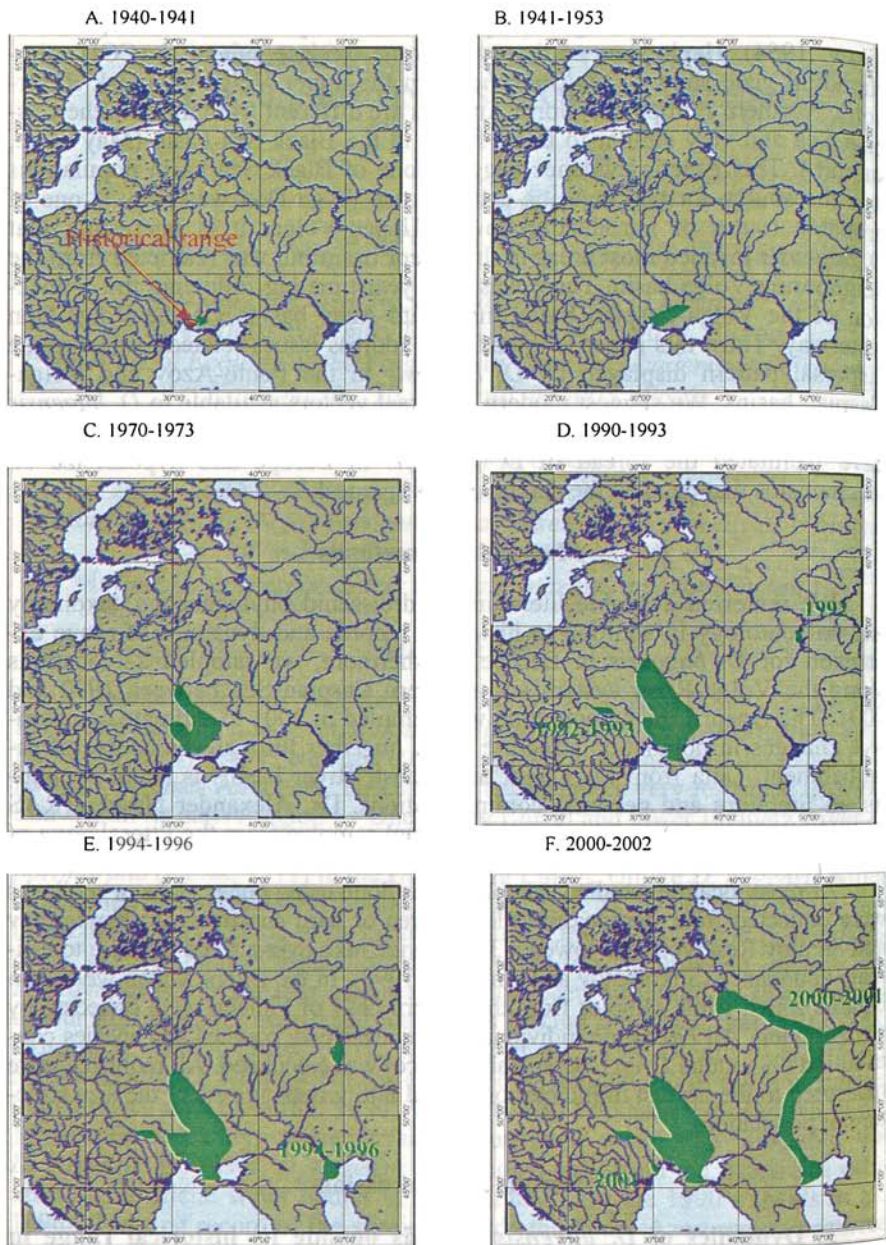


Figure 1. Range expansion (striped pattern) of the *D. bugensis* in Europe based on data of authors and personal communications,

A. 1940-1941



B. 1941-1953



C. 1970-1973



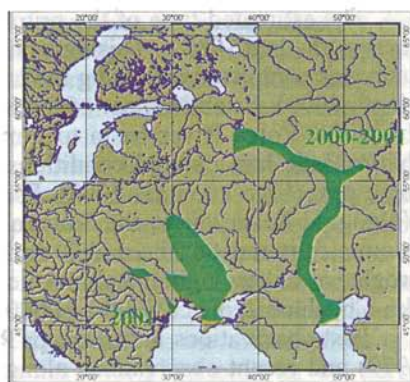
D. 1990-1993



E. 1994-1996



F. 2000-2002



from Kharchenko, 1995; Mills et al., 1996; Orlova, Shcherbina, 2002; recent observations mentioned over the text

Pripiat' River (Figure 1 A-D; Kharchenko, 1995; Mills et al, 1996). It also extended its range southward from the Dnepr-Bug Liman along irrigation system of canals on the Crimean peninsula. In the entire Dnepr basin the establishment of *D. bugensis* was detected several years subsequent to the establishment of *D. polymorpha* (Pligin, 1979). The stabilisation of environmental conditions in newly created reservoirs that approximated ancient estuarine conditions was beneficial for *D. bugensis* (Zhuravel, 1950; 1951; Pligin, 1979). The first record of *D. bugensis* in the Dnepr River basin dates from 1992–1993 in the Dnestr Reservoir (Kharchenko, 1995; Figure 1 D). However by 2001 (Figure 1 F) the species was common in the Dnestr Liman, near Krasnaya Kossa (I. Grigorovich, pers. comm.) Interestingly, this location also supported the newly recorded Central American dreissenid, *Mytilopsis leucophaeata* (Therriault et al., 2002). *Dreissena bugensis* persisted in Dnestr Reservoir near Novodnestrovsk in 2001 (I. Grigorovich, pers. comm.) (Figure 1 F). There is no evidence that *D. bugensis* has invaded the Danube basin (Mills et al., 1996). Similarly, this species is absent from the littoral zone of the upper stretch of Tsimliansk reservoir.

The first record of this species in the Volga-Caspian basin was in 1992 (Figure 1 D). There is no palaeontological evidence suggesting that *D. bugensis* was ever present in the Caspian Sea or the Volga River. Between 1992 and 2001 *D. bugensis* extended its range along a 3000 km stretch between Uglich Reservoir and freshet shallows of the Northern Caspian Sea, where salinity ranges between 2–3‰ (Figure 1, D-F). It was found in 7 of 9 of reservoirs of the Volga River cascade, being absent only from Ivankovo and Verkhnevolzhskoye reservoirs. The species was also absent from the upper reaches of the Volga-Baltic waterway — at Sheksna reservoir and Beloye Lake. This observation might be due to low dissolved calcium concentrations. In these waterbodies, dissolved Ca^{+} concentration is often below 20–28 mg l^{-1} (Alekin 1953; Bylinkina et al., 1982; Bylinkina, 2001), which could limit dreissenid establishment (Sprung, 1987; Ramcharan et al., 1992).

The estimated time of the primary *D. bugensis* invasion to the Volga basin was the late 1980's. This date coincides with the date the Volga River cascade was completed following the impoundment of Cheboksary reservoir (Litvinov, 2000). Establishment of the Volga cascade changed the flow regime of the entire Volga River basin to a more lacustrine environment. In doing so, this cascade has restored conditions peculiar for the Volga basin in the geologic past (Slyn'ko et al., 2002). Estuarine conditions were common from the Volgograd Reservoir to the Samara Luka region, while lacustrine conditions dominated in most of the middle and upper Volga system, which included vast proglacial Lakes, Uglich-Rybinskoie, Kostromskoie, Rostovskoie, and Galichsko-Chuchlomskoie ca 7000–10000 years ago (Obidientova, 1977).

Past observations in the Dnepr River basin (Zhuravel, 1950; 1951; Pligin, 1979) and recent observations along the Volga River, suggest the restoration of conditions typical of the geological past via reservoir creation, has provided a mechanism to facilitate the establishment of *D. bugensis* outside its native

range. Mills et al. (1996) have suggested that both species have different habitat preferences and environmental limits leading to differential range expansion in Great Laurentian Lakes and in Ukraine. The observed time lag between the establishment of *D. polymorpha* and *D. bugensis* along Volga cascade is also attributed to differences in environmental limits and in greater degree to habitat preferences. Unlike *D. bugensis*, *D. polymorpha* can readily establish itself along natural riverine and estuarine environments as well as artificial ecosystems of canals and reservoirs soon after their creation, before environmental conditions have stabilized.

2. Major sources, vectors and suggested patterns of range expansion.

Despite differences in time of establishment, both species have been primarily introduced into target ecosystems within the Ponto-Azov basin via shipping from the Dnepr-Bug Liman. For the most northward Dnepr River locations, the Pripiat' River delta and the Ros' River Reservoir, shipping is believed to be the major vector, while the any Dnepr River population located downstream could serve as a potential source for upstream populations. Rapid colonization of irrigation channels in southern Ukraine has occurred since the 1970's and has been attributed to massive veliger drift with current from lower reaches of the Dnepr River (Pligin, 1979).

There is a high probability that frequently visited river ports along the Volga River may represent recipient areas for primary introductions of *D. bugensis* from the Dnepr basin via the Volga-Don waterway. Therefore, shipping should be mentioned as a major vector for primary introductions. Considering the transitional nature of the Volga River cascade continual ecosystem, the highly abundant populations identified in 1992 and 1993 in the lower Kuybyshev and Upper Saratov reservoirs (Figure 1 C) have likely resulted from downstream drift of larvae from an initial site of introduction situated upstream. This location would be in the middle or upper part of Kuybyshev reservoir or possibly even Cheboksary reservoir. Further chronology of *D. bugensis* records in the Volga River (Figure 1 C) assumes that the Upper Saratov reservoir, and lower Kuybyshev reservoir, served as a principal donor sites for further, massive dispersal, of *D. bugensis* to downstream locations along the Volga River. Based on available records, the rate of downstream dispersal is about 695 km/year. This rate is similar to rates of 300—500 km/year estimated for *D. polymorpha* in North America (Johnston and Padilla, 1996).

Kirpichenko (1997) determined that conditions in Kuybyshev reservoir allowed *D. polymorpha* larvae to settle 500 km downstream off parental populations thereby providing evidence for this pattern of downstream dispersal observed for *D. bugensis*. Also, Padilla et al. (2002) used natural experiments in Midwest river systems in North America to estimate downstream colonization potential by *D. polymorpha*. Their study showed that *D. polymorpha* populations at downstream locations were highly dependent on recruitment from upstream populations. For new invasive species with planktonic larvae, early downstream drift can represent rapid yearly extensions that enhance the probability of establishment. These patterns and rates of dispersal are appropriate

to estimate downstream dispersal of *D. bugensis* in the Volga River and they should be reflected in a wave-like pattern of *D. bugensis* distribution along this recently invaded reservoir cascade. The contribution of *D. bugensis* to total *Dreissena* spp. abundance in Kuybyshev reservoir confirms the expected wave-like dispersal pattern typical of newly expanding populations (Table).

Also, we estimated annual linear distance of salination in the Volga River based on current water velocity and on the assumption that the transportation of pollutants and drifting particles, including planktonic organisms, is approximately equal to the current velocity (Litvinov, 2000). Furthermore, we assume that planktonic development of *D. bugensis* is similar to the 2 to 4 week period required by *D. polymorpha* (by L'vova et al., 1994). Thus, these calculations result in a minimal distance of 76 km and a maximal distance of 997 km per year. The average of 536 km/year is consistent with Kirpichenko's calculations and observed chronology of records.

Establishment of *D. bugensis* in Uglich Reservoir (Volga River), or any additional upstream localities, is possible only by human-mediated vectors, including shipping, fishing, boating, and scientific expeditions for fish and planktonic research (Orlova and Shcherbina, 2002). Interestingly, the expected pattern of human-mediated dispersal is characteristic of a non-contiguous jumping pattern. Such a dispersal pattern is less dependent on distance, thereby lowering the predictive capabilities for dispersal in either time or space (MacIsaac et al., 2001). Terminal populations can exist for long time periods, maintained by the occasional, long-distance re-introduction of new propagules.

3. Peculiarities of *D. bugensis* establishment. The regularity in age/size structure of populations is evidence of species establishment. Initial observations in Saratov and Kuybyshev Reservoirs (1992–1993) and the Volga River delta (1994–1995) are believed to be coincident with the initial *D. bugensis* colonization at those localities. Small sized individuals (less than 1 year old) dominated the observed age distribution suggesting recent colonization. In contrast, later observations at these localities indicated the size structure of the *D. bugensis* population was not significantly different from the co-occurring *D. polymorpha* populations or from populations observed in their native habitats (Figure 2). Distinct from the size-structure observed at downstream locations, another pattern was identified in populations from Upper Volga reservoirs. In 1997, small sized individuals dominated populations. Despite high abundances and an extensive colonized area, in 2000 and 2001 the settlements were dominated by older, larger individuals with very few younger, smaller individuals (Figure 2).

At many localities, *D. bugensis* has become an important contributor to total *Dreissena* spp. settlement (*D. bugensis* + *D. polymorpha*). In the Dnepr Liman, Volga delta, Kuybyshev and Saratov Reservoirs *D. bugensis* tended to displace *D. polymorpha* over time (Figure 3). This displacement phenomenon has been previously noted for the Dnepr drainage (Kharchenko, 1995; Mills et al., 1996) and irrigation channels on southern Ukraine (Kharchenko, 1995).

Table

Contribution (%) of *D. bugensis* into *Dreissena* spp. abundance at different habitats along Kuybyshev reservoir.
All data are averages \pm SE.

Date	Locality		Habitats				
	Name	Geogr. coordinates	Riverbed slope		Ridge of the riverbed slope		Littoral* zone
			% in total abundance	% in juvenile cohort	% in total abundance	% in juvenile cohort	% in juvenile cohort
19.09.01	Sviyaga River mouth	55°47,255' 48°46,823'	48.3 \pm 7.3	14.5 \pm 5.6	No data	No data	14.12 \pm 1.5
20.09.01	Krasnovidovo	55°20,98' 49°07,529'	83.3 \pm 15.2	12.3 \pm 9.5	43.7 \pm 5.3	0.6 \pm 0.6	84.5 \pm 4.4
20.09.01	Rybnaya sloboda	55°24,694' 50°04,157'	No data	No data	83.1 \pm 6.0	40.1 \pm 23.0	No data
21.09.01	Loishevo	55°23,283' 49°31,365'	97.2 \pm 0.6	89.5 \pm 2.3	No data	No data	94.4 \pm 1.8
22.09.01	Tetiushi	54°50,82' 48°54,724'	No data	No data	No data	No data	87.8 \pm 10.6
22.09.01	Bolshoi Tcheremshan River mouth	54°01,045' 49°10,372'	27.3 \pm 23.4	25.7 \pm 22.9	No data	No data	94.8
23.09.01	Tcheremshan Bay		No data	No data	No data	No data	3.2 \pm 1.9
24.09.01	Togliatti port	53°27,207' 49°24,415'	100	100	No data	No data	No data

* population is contributed by juveniles only.

4. *D. bugensis* invasion peculiarities in the light of its evolutionary origin. Extant Ponto-Caspian dreissenids are traditionally represented by two lineages within the genus *Dreissena* based on shell morphology, palaeontological records, and ecology (Nevekskaya, 1963; Taktakishvili, 1973; Baback, 1983; Rosenberg and Ludyanskiy, 1994; Starobogatov, 1994). These two subgenera are 1) *Dreissena* s.str. (Starobogatov, 1994) or *Dreissena* Beneden, 1835 (Baback, 1983) and 2) *Pontodreissena* (Logvinenko and Starobogatov, 1966). *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas, 1771) is the freshwater invasive representative of the *Dreissena* s.str while *D. bugensis* Andrusov, 1897 is the freshwater invasive representative of the *Pontodreissena*. More recently, allozyme variation (Spidle et al., 1994; Spidle et al., 1995; Andreeva et al. (this volume) and DNA polymorphism studies (Claxton et al., 1997; Stepien et al., 1999; Stepien et al., 2002) have questioned the distinction between subgenera. However, there is evidence that these two lineages differentiated about 10 million years ago.

Additional molecular studies on dreissenids are currently underway but we have only commented on *D. polymorpha* and *D. bugensis* since they are the only species considered in this paper. Sequencing mitochondrial genes (i. e., COI and 16S) will provide additional information on the phylogenetics of the entire group (Therriault et al., 2002; May et al., submit.). These new studies are resolving the relationships with *Dreissena* (*Carinodreissena*) *stankovici* Lvova et Starobogatov, 1982 from Ohrid and Priespa Lakes and *Dreissena* (*Pontodreissena*) *rostriformis* Deshayes 1838 from the Central and South Caspian Sea and place them in context with the two dreissenids considered here, *D. polymorpha* and *D. bugensis*. These recent studies currently applied to both extant *Pontodreissena* groups — *Dreissena bugensis* and *D. rostriformis* based on enhanced molecular resolution and question the full species status of *D. bugensis* offered by traditional taxonomists (Andrusov, 1897; Zhadin, 1952; Starobogatov, 1994; Rosenberg and Ludyanskiy, 1994). Based on analyzed DNA markers, *D. bugensis* is almost identical genetically to the *D. rostriformis* despite different environmental requirements, spatial isolation and some differences in shell morphology. There are two discordant opinions about ancestral form for *D. bugensis*. The latest version (Starobogatov, 1994) is based on *Pontodreissena* phylogeny, developed by Andrusov (1897) and suggests the fossil the *Dreissena tchadae*, the form, morphologically transitional between *D. rostriformis* and *D. bugensis*, as the most probable ancestor for *D. bugensis*. At a contrary, most detailed palaeontological review provided by Baback (1983) supports the suggestion that *D. bugensis*, has evolved during Late Novo-Euxinian epoch directly from *D. rostriformis distincta*, deep-water Caspian ecotype, which has invaded to the Black Sea depression (Kuyalnic Sea) from Caspian depression (Akchagyl Lake). Following her findings, the *D. tchadae* (indicated in quoted source as *D. rostriformis tchadae*) should be considered as a representative of another branch of *Pontodreissena* evolution in Euxinian depression (Chauda Lake), which has evolved from *Dreissena rostriformis abchasica*, the group, aborigine to Lower Chauda Lake. *D. tchadae* has extinguished from the basin during second intrusion of Mediterranean waters, between Novoeuxinian

and modern epochs. Close genetic similarity between modern *D. rostriformis* from the Caspian Sea (we have identified available individuals used in Theriault et al., 2002, as *D. rostriformis distincta*) and *D. bugensis* makes us to follow Baback's point of view rather than Starobogatov's one. Both versions are however concordant in opinion that *D. bugensis* is a very young group with an «approximate age» of no more than several thousand years, which evolved in Black Sea depression and received broader tolerance to freshwater conditions than ancestral form whether this is Caspian immigrant *D. rostriformis distincta* or aboriginal *D. ichaudae*.

Thus based on molecular and palaeontological evidence, speciation in *Pontodreissena* has lead to a separation into two modern groups: one freshwater ecotype, *Dreissena bugensis*, and one brackish water, lacustrine ecotype, *D. rostriformis*. A divergence has likely completed during the end of the last glacial period which merged into the second catastrophic Mediterranean phase in the Black Sea basin geologic evolution occurred ca 7500 years ago (Ryan et al., 1997). The conditions in the ancient Black Sea, especially in coastal zones and estuaries, were characterized by rapid changes in salinity, temperature, water level fluctuation, water current velocity and other abiotic factors (Mordukhai-Boltovskoi, 1953, 1960; Ryan et al., 1997; Ballard, 2002; Reid and Orlova, 2002). Evolution under these conditions has resulted in selection for broad environmental tolerances within the *D. bugensis* ecotype in comparison with the ancestral form and with those acquired by *D. polymorpha* over evolutionary time. Temperature and habitat preferences in *D. bugensis* are different than in successful invader *D. polymorpha* (Mills et al., 1996), whose evolution is believed to occur much earlier and so far under other thermal and habitat conditions (Andrusov, 1897; Starobogatov, 1994). The capacity to breed at lower temperatures is a prerequisite for *D. bugensis* colonization of a broader number of habitats within various ecosystems, especially those already supporting *D. polymorpha* and can result in vertical stratification of these two species (Claxton et al., 1997; Claxton et al., 1998). With respect to salinity, the tolerance of *D. bugensis* to freshwater and oligohaline conditions exceeds that of ancestral *D. rostriformis* and it is closer to the freshwater congener *D. polymorpha* (Markovsky, 1954; Shkorbatov et al., 1994; Starobogatov, Andreeva, 1994; Orlova et al., 1998). However tolerance to increased salinity in *D. bugensis* is reduced in comparison with *D. polymorpha* (Orlova et al., 1998) and ancestral *D. rostriformis* (Guseinov and Zaikov, 1987). The more recent origin of *D. bugensis* in comparison to *D. polymorpha* is one possible explanation for its restricted distribution in Europe, despite the existence of potential invasion corridors since the 19th century. This is also an explanation for the absence of any palaeontological records of fossil *D. bugensis* in Volga basin and Caspian Sea, while, as mentioned above, the conditions appropriate for freshwater lacustrine *D. bugensis* were present in the neighboring Volga-Caspian basin in geologic past. However the last natural temporary connections via Kumo-Manych depression linked ancient Black and Caspian Seas during Khvalyn time (Reid and Orlova, 2002), which is some earlier the evolution of *D. bugensis* has completed.

Interestingly, modernly *D. bugensis* only establishes in new ecosystems

of large Ukrainian Rivers and canals following the establishment of *D. polymorpha* (Pligin, 1979; Mills et al., 1996). This observation is consistent with the findings reported here for the Volga River reservoir cascade. Probably, more advanced invasion of the zebra mussel can be explained by its evolution, which is believed to complete by ca 10—14 mln years in rivers contributed great lakes and seas of Para-Thethys basin (Starobogatov, 1994). Evolutionary origin of *D. polymorpha* could also be a reason to suggest both its different thermal requirements and higher affinity for shallow water and riverine conditions then there is in *D. bugensis*.

Summary

Despite the same vectors for primary (i. e., shipping) and secondary (i. e., larval drift) introductions for *D. polymorpha* and *D. bugensis*, their distributions and range expansions have differed significantly, especially in Europe. *D. bugensis* invasions start only when conditions in newly created ecosystems (i. e., reservoirs) change from riverine to more lacustrine, conditions that are similar to ancient limans of the Black Sea region (Zhuravel, 1950, 1951; Pligin, 1979). This observed affinity for lacustrine conditions by *D. bugensis* may be a consequence of a very recent evolutionary origin (ca. 10000—7000 years ago), that separated *D. bugensis* from its lacustrine ancestor, *D. rostriformis*. One of the most remarkable peculiarities of *D. bugensis* establishment in European systems is that in large river systems, it often displaces *D. polymorpha* at sites where they co-occur. It is probable that this higher capacity to colonize deeper waters both in America and Europe and the associated displacement of *D. polymorpha*, has resulted from recent evolutionary events that have provided *D. bugensis* with broader environmental tolerances.

Acknowledgements

This research was supported by Russian Biodiversity program. This work was also supported by Russian Foundation for Basic Research (projects № 00-15-97825 and 01-04-48542), Maj and Tør Nessling Foundation, Finnish Ministry of Environment (to MIO) and Russian Foundation for Basic Research (01-04-48542) (to GKbS) and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (to TWT).

References

- Alekin O. A. Fundamentals of hydrochemistry, Leningrad: Hydrometeoizdat, Russia, 1953, 296 p. (In Russian).
- Andrusov N. I. Dreissena rostriformis Desh. in the Bug River // Proc. St-Petersburg Soc. of Nature Researchers. Department of Geology and Mineralogy, 1890, 1—2 (in Russian).

- Andrusov N. I. Fossil and recent Dreissenidae of Eurasia. // Proc. St-Petersburg Soc. of Nature Researchers. Department of Geology and Mineralogy, 1897, 25, 1—683 (in Russian, with German summary).
- Antonov P. I. About invasion of bivalve *Dreissena bugensis* (Andr.) into the Volga River Reservoirs // In: Ecological problems of large river basins. Book of abstracts of international conference, Togliatti, 6—10 September, 1993. Publishers of IEVB RAS, Togliatti, Russia, 52—53 (in Russian).
- Antzulevich A. E., Lebardin M. V. «Travelling mussel» *Dreissena polymorpha* (Pall.) in the vicinity of Leningrad // Reports of Leningrad university, 1990, 4, 109—110 (in Russian).
- Baback, E. V. The Pliocene and Quaternary Dreissenidae of the Euxinian Basin // Proc. of Palaeontological Institute Academy of Science of USSR, 1983, 204 p. (In Russian).
- Ballard R. D. Black Sea Mysteries. Ancient shipwrecks and telltale shells bring to life epics of distant trade and prehistoric flood // National Geographic, 2002, 199 (5), 52—69.
- Bylinkina A. A. Hydrochemical characteristic // In: Ecological problems of the Upper Volga. Publishers of IBIW RAS, Yaroslavl, Russia, 2001, 26—37 (in Russian).
- Bylinkina A. A., Trifonova N. A., Kudriavtzeva N. A., Kalinina L. A., Genkal L. F. Hydrochemical regime of Sheksna reservoir and water-bodies of Northern Dvina River system // In: Butorin N. V. (ed), Ecological researches of water bodies of the Volga-Baltic and the Northern Dvina River waterways, Leningrad: Nauka, 1982, Russia, 48—69 (in Russian).
- Claxton W. T., Martel A., Dermott R. M., Boulding E. G. Discrimination of field-collected juveniles of two introduced dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) using mitochondrial DNA and shell morphology // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1997, v. 54, 1280—1288.
- Claxton W. T., Wilson A. B., Mackie G. L. and Boulding E. G. A genetic and morphological comparison of shallow- and deep-water populations of the introduced dreissenid bivalve *Dreissena bugensis* // Can. J. Zool., 1998, v. 76, 1269—1276.
- Karataev A. Y., Burlakova L. E., Padilla D. K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Journal of Shellfish Research, 1998, v. 17, 1219—1235.
- Kharchenko T. A. (1995) *Dreissena*: range, ecology, fouling impacts // Gidrobiol. Zhurn., v. 31, 3—20 (in Russian).
- Kirpichenko M. Y. (1997) Problem of density in hydrobiology, Togliatti: Publishers of IEVB RAS, 52 p. (In Russian).
- Litvinov A. S. Exchange of energy and mass in reservoirs of Volga cascade. Yaroslavl: Yaroslavl state university, 2000, 84 p. (In Russian).
- Lvova A. A., Makarova U. T., Karataev A. Y. and Kirpichenko M. Y. (1994) Planktonic larvae // In: Y. I. Starobogatov, ed, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Taxonomy, ecology and practical meaning, Moscow: Nauka, 149—155 (in Russian).
- MacIsaac H. J., Grigorovich I. A. and Ricciardi A. Reassessment of species invasion concepts: the Great Lakes basin as a model // Biological Invasions, 2001, v. 3, 405—416.
- Markovsky Y. M. Invertebrate fauna of the lower reached of Ukrainian Rivers and

- their environmental conditions. Dnieper-Bug Liman, Kiev: Academy of Sciences of Ukrainian SSR press, 1954, Part 2, 208 p. (In Russian).
- May G., Gelembiuk G., Gerner M., Orlova M., Lee C. E. Phylogeography of zebra mussel invasions and systematics of *Dreissena* using mtDNA haplotypes // *Molec. Ecol.* (submitted)
- Mills E. L., Rosenberg G., Spidle A. P., Ludyansky M., Pligin Y. A review of biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater Dreissenid introduced to North America // *American Zoologist*, 1996, v. 36, 271—286.
- Mordukhai-Boltovskoi F. D. Ecology of Caspian fauna in Azov-Black Sea basin // *Zool. Zhurn.*, 1953, v. 32 (2), 203—211 (in Russian).
- Mordukhai-Boltovskoi F. D. Caspian fauna in Azov and Black Sea basin, Moscow: Publishers of the Academy of Science USSR, 1960, 288 p. (In Russian).
- Nevesskaya L. A. Identification book for Bivalve mollusks of quaternary marine deposits of the Balck Sea basin, Moscow: Publishers of the Academy of Science USSR, 1963, 211 p. (In Russian).
- Nowak E. The range expansion of animals and its cause // *Zeszyty Naukowe*, 1971, № 3. Translation by the Smithsonian Institution and National Science Foundation, Washington, D. C. Foreign Science Publication Department of the National Center for Science, Technology, and Economic Information, Warsaw, Poland, 1975, 1—163.
- Obidientova G. V. Erosion Cycles and Formatting of Volga Valley, Moscow: Nauka, 1977, 240 p. (In Russian)
- Olenin S., Orlova M., Minchin D. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) // In: Gollasch S., Minchin D., Rosenthal H and Voigh M (eds) Case histories on introduced species: their general biology, distribution, range expansion and impact. Kiel: University of Kiel, 1999, 38—42.
- Orlova M. I. *Dreissena polymorpha polymorpha* Pallas, 1771: Evolutionary origin and biology as prerequisites for invasion success // In: Leppakoski E.S., Olenin S. and Gollasch S. (eds). Alien species in European waters, Kluwer Publishers, 2002.
- Orlova M. I., Khlebovich V. V. and Komendantov A. Y. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // *Russian Journal of Aquatic Ecology*, 1998, v. 7, 17—28.
- Orlova M. I., Anokhina L. E., Panov V. E., Nekrasov A. V., Klimentenok S. N. Preliminary environmental state assessment for littoral zone in Resort District of St. Petersburg // *Baltic Floating Univ. Res. Bull.*, 1999, v. 3, 37—43.
- Orlova M. I., Shcherbina G. K. On distribution of *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) in reservoirs of the Upper Volga river basin // *Zool. Zhurn.*, 2002, v. 81 (5), 515—520 (in Russian).
- Ovchinnikov I. F. *Dreissena* of Rybinsk reservoir // In: Book of Abstracts, The third Ecological conference, Kiev: Kiev University publishers, 1954, 107—109 (in Russian).
- Padilla D. K., Schneider D. W., Rehmann C. R., Stoekel J. A., Sparks R. E. Metapopulation dynamics, mortality and recruitment in the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): potential for control in large river systems // In: 11th international conference on aquatic invasive species, Alexandria, Virginia. Book of Abstracts, 2002, p. 120.

- Pligin Y. V. Extension of *Dreissena bugensis* (Andr.) range // Molluscs 1979, v. 6, 222—224 (in Russian).
- Ramcharan C. W., Padilla D. K. and Dodson S. I. Models to predict potential occurrence and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1992, v. 49, 2611—2620.
- Rosenberg G. and Ludyanskiy M. L. A nomenclatural review of *Dreissena* (Bivalvia: Dreissenidae) with identification of the quagga mussel as *Dreissena bugensis* // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1994, v. 51, 1474—1484.
- Ryan W. B. F., Pitman W. C., Major C. O., Shimkus K., Moskalenko V., Jones G. A., Dimitrov P., Görür N., Sakiç M. and Yuce H. An abrupt drowning of the Black Sea shelf // Mar. Geol., 1997, v. 138 (1—2), 119—126.
- Slynn'ko Y. V., Korneva L. G., Rivier I. K., Shcherbina K. H., Papchenkov V. G., Orlova M. I., Theriault T. W. Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // In: Leppakoski E.S., Olenin S. and Gollasch S. (eds). Alien species in European water, Kluwer Publishers, 2002, 399—411.
- Spidle A. P., Marsden J. E. and May B. Identification of the Great Lakes quagga mussel as *Dreissena bugensis* from the Dnieper River, Ukraine, on the basis of allozyme variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1994, v. 51, 1485—1489.
- Spidle A. P., Mills E. L. and May B. Absence of naturally occurring hybridization between the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*D. polymorpha*) in the lower Great Lakes // Can. J. Zool., 1995, v. 73, 400—403.
- Sprung M. Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs // Archiv für Hydrobiologie (Suppl.), 1987, v. 79, 69—86.
- Stepien C. A., Hubers A. N. and Skidmore J. L. Diagnostic genetic markers and evolutionary relationships among invasive dreissenoid and corbiculoid bivalves in North America: phylogenetic signal from mitochondrial 16S rDNA // Mol. Phylogen. Evol., 1999, v. 13, 31—49.
- Stepien C. A., Taylor C. D., Dabrowska K. A. Genetic variability and phylogeographical patterns of a nonindigenous species invasion: a comparison of exotic vs. native zebra and quagga mussel populations // J. Evol. Biol., 2002, v. 15, 314—320.
- Shkorbatov G. L., Antonov P. I. Methods of ecological researches // In: Starobogatov YI (ed), Methods for studies of bivalve mollusks. Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR. 1990, v. 190, 45—62 (in Russian).
- Shkorbatov G. L., Karpevich A. F., Antonov P. I. Ecological physiology // In: Y. I. Starobogatov, ed, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Taxonomy, ecology and practical meaning, Moscow: Nauka publishers, 1994, 53—75 (in Russian).
- Starobogatov Y. I. Taxonomy and palaeontology // In: Y. I. Starobogatov, ed, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Taxonomy, ecology and practical importance, Moscow: Nauka, 1994, 18—46 (in Russian).
- Starobogatov Y. I., Andreeva S. I. Range // In: Y. I. Starobogatov, ed, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Taxonomy, ecology and practical importance, Moscow: Nauka, 1994, 47—53 (in Russian).
- Taktakishvili I. G. Pliocene *Dreissena* from western Georgia, Tbilisi: Metznierba, 1973, 150 p. (In Russian).
- Theriault T. W., Docker M. F., Orlova M. I., Heath D. D. and MacIsaac H. J. (2002). Molecular resolution of Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) including the first

- report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin // Mol. Phy. Evol. (in review).
- Valovirta I. and Porkka M. The distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in the eastern Gulf of Finland // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica, 1996, v. 72, 63—78.
- Zhadin V. I. Mollusks from fresh and brackish waters of the USSR, Moscow. Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR., 1952, 376 p. (In Russian).
- Zhuravel P. A. On the problem of enrichment of foraging resources of reservoirs in the south-east of the Ukraine // Zool. Zhurn., 1950, v. 29, 128—139 (in Russian).
- Zhuravel P. A. About *Dreissena bugensis* (Mollusca) from the system of the Dnepr River and about its recent appearance in Dneprovskoye Reservoir // Zool. Zhurn., 1951, v. 30, 186—188 (in Russian).
- Zhuravel P. A. About range expansion of *Dreissena bugensis* in artificial water bodies // Gidrobiol. Zhurn., 1967, v. 3, 87—90 (in Russian).

THE EFFECT OF MASS INVASIVE SPECIES ON MACROZOOBENTHOS PRODUCTIVITY IN GORKY RESERVOIR¹

Perova S. N., Shcherbina G. Kh.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,*

152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,

E-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru, gregory@ibiw.yaroslavl.ru.

The process of spreading of the Caspian species in the Volga River basin which has begun thousand years ago after the termination of glacial epoch still proceeds nowadays (Karpevich, 1975). Building of reservoirs, growth of navigation intensity, increasing pollution from industrial and household sources, intentional acclimatization and many other factors have resulted in significant changes in the fauna of the Volga River. The construction of hydraulic engineering has transformed the river channels having previously non-silted bottom and constant water current into system of reservoirs with slow water current and silted bottom sediments. The distribution of some species and forms was promoted by reduction of current. Some others were actively settled with courts. One of the most striking example concerns zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas). The range and number of zebra mussel has extended considerably. It occupied reservoirs much more intensively than rivers, where water current causes drift of its veligers preventing their settling on the substrate and where the more abundant suspended particles worsened conditions of mussel filter-feeding (Mordukhay-Boltovskoy etc., 1974).

Gorky reservoir, impounded in 1955—1957, is a waterbody of lacustrine-riverain type. Its area can be divided into riverine and lacustrine parts differing in morphometrical and hydrological features. The riverine parts have constant water flow preventing the bottom from silting. Sediments are represented by pure and slightly silted sands. Grey silts prevail in the expanded lacustrine part characterized by slow water flow. Just after the reservoir was impounded, the bivalve mollusk zebra mussel, appeared there, successfully settled and in fact, by the second year after impoundment became a mass species (Figure 1). The process of zebra mussel spreading in Gorky reservoir was much faster than in such other reservoirs as Ivankovo and Rybinsk reservoirs where it became a mass species only by the 15th year after the impounding of the reservoirs. The mollusk invasion into the Gorky reservoir has resulted in active spread of the *D. polymorpha* bottom communities, the most productive ones in a range of different waterbodies. Though the frequency of zebra mussel occur-

¹ Translated by D. Pavlov.

rence in Gorky reservoir in 1981 was slightly higher (24%) than in 2000 (20%), the mean values of abundance and biomass were increased by several times (Table 1).

In 2000, the second species of the genus *Dreissena*, *D. bugensis* Andrusov, quagga mussel, was discovered in the riverine part of Gorky reservoir (from so called, Kostroma extension up to the town of Kineshma). Its number accounted just for 1—2% of the total abundance of dreissenid in most of stations and only near Ples town the portion of quagga mussel increased up to 17%. Young *D. bugensis* was not found in all the stations and only specimens 24—34 mm in size, that corresponds to age of +2 to +4, were registered. The size of *D. polymorpha* reported from the same stations ranged from 3 to 26 mm and the share of its under-yearlings amounted to about 70%.

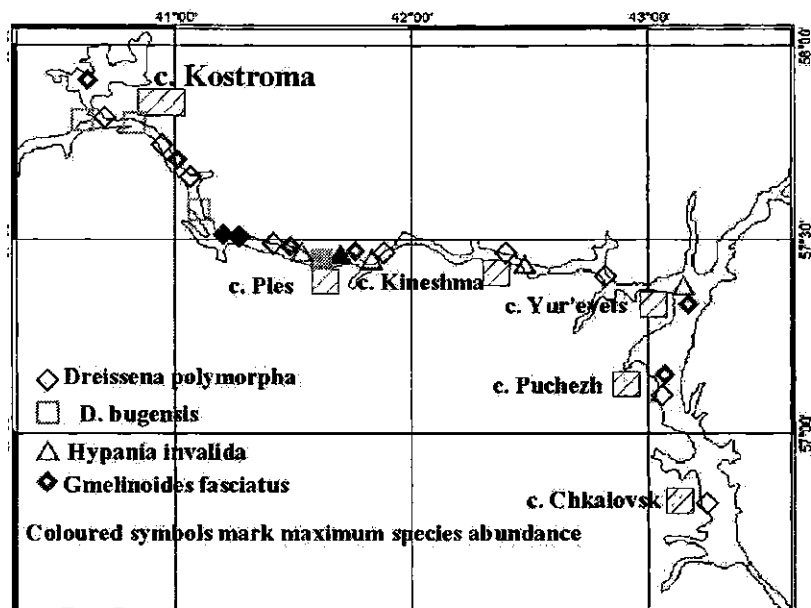


Figure 1. Modern distribution of mass invasive species in Gorky Reservoir

Table 1

Comparative mean and maximal biomass (B) and abundance (N)
of zebra mussel in Gorky Reservoir in 1981 and 2000

Year	B, g/m ²	B max., g/m ²	N, ind./m ²	N max., ind./m ²
1981	332.2±111.5	686.5	209±70	440
2000	617.1±321.2	1771.1	1092±682.6	3620

In 50s to 60s intentional acclimatization aimed in improvement of feeding base of commercially important fish was carried out in the Volga reservoirs. With this purpose the invertebrates of the Caspian complex (mysids, mollusks, polychaetes) were intentionally introduced in the reservoirs (Mordukhay-Boltovskoy et al., 1974). During 1962 to 1965 two gammaride species, *Micruropus possolskii* and *Gmelinoides fasciatus* originating from small lakes of the Lake Baikal basin were introduced in the Gorky reservoir (Ioffe, 1968). The latter species was successfully introduced over all the waterbody and further has appeared in the all Upper Volga reservoirs. In 1994 *G. fasciatus* was found for the first time in the Belaye lake (Shcherbina et al., 1997). In late 70s to early 80s the impact of anthropogenic factors on water quality became more pronounced, the processes of silting of bottom sediments and water eutrophication of the Gorky reservoir were intensified (Shakhmatova and Kravchenko, 1983). At that time only sparse and isolated specimens of *G. fasciatus* were reported. However, with the improvement of ecological conditions as a result of the decreasing anthropogenic pressure in early 1990s, this amphipod became a common species for all Gorky Reservoir. As a typical inhabitant of overgrowths *G. fasciatus*, is rarely found at the depths below 2—3 m. However in zebra mussel communities it lives at depths of 6—13 m reaching high abundance and biomass. From 2 to 5 *G. fasciatus* specimens were found in the intestines of benthivorous fish caught in the zebra mussel communities of Gorky reservoir.

For the first time Caspian polychaete *Hypania invalida* Grube was registered in Gorky reservoir in 1992 (Shcherbina, 2001). Nowadays this species has occupied the whole stretch of the river from Ples town to the town of Kineshma. If the maximal size of *H. invalida* registered in the Caspian Sea was 11 mm, in Gorky reservoir some specimens reached 25—29 mm, i.e. in northern habitats the size of *Hypania* increased more than two-folds. At present *H. invalida* is a constant food component of white bream (*Abramis ballerus* L.), bream (*Abramis brama* L.) and roach (*Rutilus rutilus* L.) in the riverine part of Gorky reservoir.

Till the late 1970s Gorky reservoir was considered to be poor in macrozoobenthos, characterized by a low mean biomass (3—4 g/m²) and low diversity of species composition (Mitropol'ski and Biserov, 1982). In the first half of the 1980s, with the establishment of stable zebra mussel communities on sandy sediments the mean biomass increased up to 8.5 g/m² (Biserov, 1988). The most significant increase in productivity (up to 23 g/m²) was registered in the late 80s (Perova, 1992). In the first half of the 90s a considerable increase in macrozoobenthos species composition was reported from standard stations: in 1989—31, in 1993—58, 1995—71 species. This increase was especially evident for the numbers of mollusk and insect larvae species. These changes were most notable in channel parts where the zebra mussel communities are most common (Perova, 1998).

Thus the invasion of *Dreissena polymorpha* in Gorky reservoir (this mollusk is most abundant at the depths from 2 to 15 m), has significantly improved

habitat conditions of many representatives of the bottom fauna and resulted in an increase in the productivity of bottom communities. Being filter-feeder the mollusk filtrates great volumes of water enriching sediments with organic matters and contributing to the waterbody self-purification. Agglutinates and faeces of zebra mussel serve as food for chironomid larvae, oligochaetes and other bottom invertebrates. The maximal abundance of oligochaetes, leeches and the invasive species *G. fasciatus* and *H. invalida* was registered in the zebra mussel communities (Shcherbina, 2001) (Figure 2).

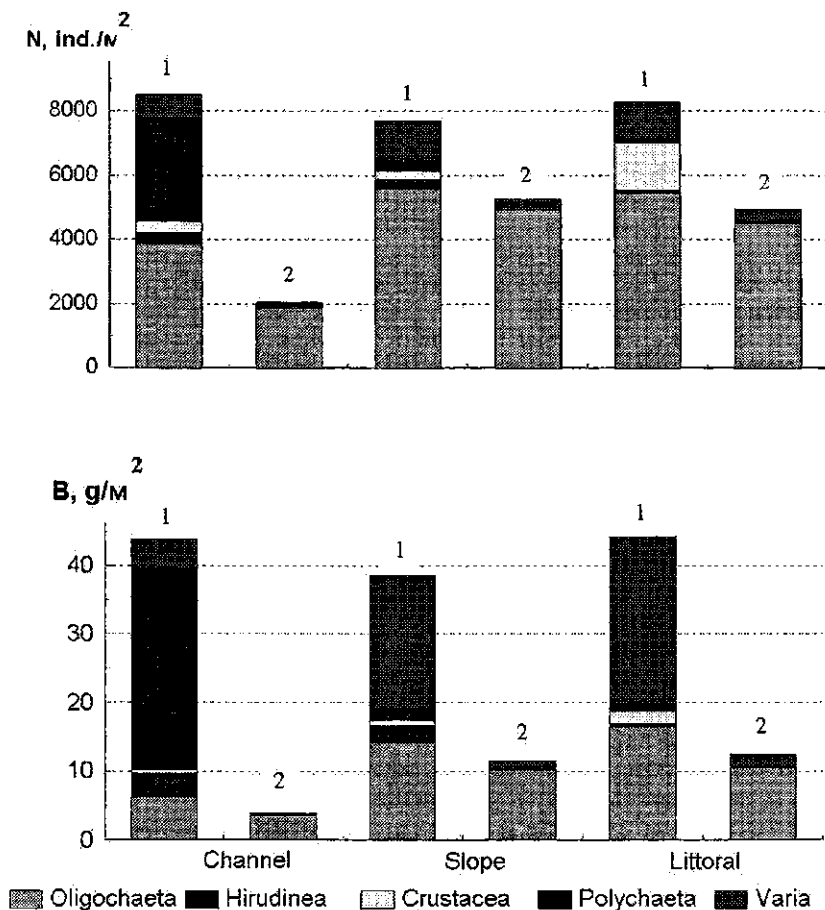


Figure 2. Mean abundance (N) and biomass (B) of macrozoobenthos in different zones of the riverain part of Gorky reservoir in summer, 1992. Note. 1 — abundance and biomass of macrozoobenthos in biocenosis of zebra mussel; 2 — same at station where druses of zebra mussel were absent

At these communities abundance and biomass of bottom macroinvertebrates is closely related to the intensity of zebra mussel filtration activity especially in the channel section of the riverain part. In May the macrozoobenthos biomass in the zebra mussel communities was 1.8 times higher than at stations from which zebra mussel was absent. In July the same parameter was 11.5 times greater. At stations situated on a slope the biomass was 2.4 times higher in spring and 3.4 times in summer (Table 2).

Table 2

Mean abundance (N, ind./m²) and biomass (B, g/m²) of macrozoobenthos in different zones of the riverain part of Gorky reservoir in spring and summer, 1992

Channel				Slope			
Spring		Summer		Spring		Summer	
N	B	N	B	N	B	N	B
3483	21.91	8190	43.93	13462	46.45	7703	38.56
3571	12.00	2058	3.81	9220	19.38	5250	11.45

Note. Top — abundance and biomass of macrozoobenthos in zebra mussel communities. Bottom — abundance and biomass at stations where zebra mussels was not found.

In conclusion. Changes in the bottom fauna of Gorky reservoirs is obviously related to the appearance of invasive species, *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, *Gmelinoides fasciatus* and *Hypania invalida*. This resulted in the increase of efficiency of bottom communities and improvement of fodder base for benthivorous fish.

Acknowledgements

The study was supported by Russian Foundation for Basic Research (projects № 99-04-49089, 01-04-48542).

References

- Biserov V. I. The zoobenthos of Gorky reservoir in first half of 80th years // Biology of Inland Waters. Information Bulletin, 1988, № 77, 25—28 (in Russian).
- Ioffe C. I. The review of the GosNIORKh activity on intentional acclimatization of fish and food invertebrates in ieservoirs. — Improvement and increase of fodder base for fishes in inland waterbodies USSR // Proc. of GosNIORKh, v. 67, Leningrad, 1968, 7—29 (in Russian).
- Karpevich A. F. The theory and practice of acclimatization of water organisms, Moscow: Pischevaya Promyshlennost, 1975, 432 p. (In Russian).
- Mordukhay-Boltovskoy F. D., Dziyuban N. A., Ioffe C. I. Changes in fauna of Volga under

- influence of the anthropogenic factors // In: Proceedings of The Second conference on study of water bodies from the river Volga basin « Volga-2», Borok.: AN USSR, 1974, 7—11 (in Russian).
- Mitropol'ski V. I., Biserov V. I.* Long-term dynamics of the zoobenthos in Gorky Reservoir // In: Ecology of water organisms of the reservoirs of the Upper Volga, Leningrad: Nauka, 1982, 145—153 (in Russian).
- Perova S. N.* The state of macrozoobenthos in Gorky reservoir // *Biologiya Vnutrennikh Vod. Inform. Bull.*, 1992, № 94, 34—40 (in Russian)
- Perova S. N.* Structure of macrozoobenthos in Gorky reservoir // *Biologiya Vnutrennikh Vod.*, 1998, № 3, 29—33 (in Russian).
- Shakhmatova R. A., Kravchenko A. A., Erofeeva A. N.* The zoobenthos of Gorky reservoir // In: Ecological and faunistic studies in a nonchernozem zone of RSFSR, Saransk: Mordovian university, 1983, 64—70 (in Russian).
- Shcherbina G. Kh.* Auto-acclimatization of the Ponto-Caspian polychaete *Hypania invalida* from The Upper Volga river basin // *Zool. Zhurn.*, 2001, № 3, 278—284 (in Russian).
- Shcherbina G. Kh., Arkhipova N. R., Bakanov A. I.* On the change of a biological variety of zoobenthos in Upper Volga river basin and Gorky reservoirs // In: Problems of a biological diversity of water organisms from the Volga region. Zooplankton, zoobenthos, Togliatti: IEVB, 1997, 108—114 (in Russian).

RECENT DISTRIBUTION OF BOREAL-ARCTIC AND PONTO-CASPIAN INVERTEBRATES IN THE VOLGA RIVER CASCADE OF RESERVOIRS¹

Rivier I. K.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: rivier@ibiw.yaroslavl.ru*

Expansion represents one of the main features of living beings, one of the most important ecological properties of a species. Hydro-engineering that became intensive in the mid XIX considerably accelerated the rates of species expansion. Numerous aquatic species are found in the regions that were atypical for them before.

According to I. I. Nikolayev (1985) increase in XX century rates of species expansion are determined exclusively by anthropogenic factors: hydro-engineering, intentional introduction, navigation and eutrophication. These factors play different roles in the species expansion. Changes of water body natures as a result of a river flow regulation or eutrophication led to acceleration of species expansion within their natural range. As a result of the second group of factors, intentional acclimatization, navigation, construction of large artificial channels, species become able to spread quite far from their natural ranges, on other continents, to overpass those geographical barriers that were impenetrable for them before. Now, transoceanic navigation plays increasing role in such like expansion. Usually, first findings of invaders take place in port waters.

Intentional acclimatization, i.e. intentional of artificial species introduction was often accompanied by introduction of unexpected, non-target organisms, thus deteriorating results of intentional acclimatization or even negative influenced over a whole water body ecosystem.

Intensity of expansion and success of a species introduction under new conditions depend on many reasons and factors. According to the results of studies carried out by I. I. Nikolayev (1985) in Baltic Sea and by F. D. Mordukhai-Boltovskoy (1960) in the Ponto-Caspian region several factors could be distinguished. The expansion vector is directed from the multi-species populations towards few species ones. For example, the center of polyphemoid crustacean species origin lies within the Caspian depression, where there are 23—25 species. Only 1—4 species expanded to the westward direction, i.e. into the Azov-Black Seas basin, only 4 species moved to the east (Aral Sea basin), 3—4 species moved

¹ Translated by D. Pavlov.

northwards to the Tsimla (River Don) and Volgograd (River Volga) reservoirs, 1 species moved further the North (upstream of the Volga River), to the Kuybyshev reservoir. Out of the Volga-Caspian basin, 1 species expanded to the South (Turkey, Geldjik Lake), 1 species moved to the North and 1 species spread out of the continent.

The species having wider diapason of ecological tolerance (euribiontic species) expand far away from the center of origin. These are, first of all, brackish water (estuarine) and littoral species. Among polyphemoids, these are estuarine Pont-Azov or North-Caspian species originating from the desalinated shallow water zone: *C. (C.) pengoi*, *Cornigerius*, *Podonevadne*. South-Caspian polyphemoids, *C. (C.) micronyx*, *C. (C.) longiventris*, *Polyphemus exiguus*, are absent out of the Middle and South Caspian. By a similar manner spreads the neretic species, *Pleopis polyphemoides* of the ocean stenohaline polyphemoids (Rivier, 1998). The Baikal shallow water species, *Gmelinoides fasciatus* was successfully introduced into many water bodies by intentional acclimatization. Quite long ago this species acclimatized in the Upper Volga and during last years it expanded its range up the Belaye Lake, far upstream from the place of its release (the Rybinsk and Gorky reservoirs).

The success of expansion could be explained by two more statements, although these statements can not be proved by fully evident examples. These are only theoretical assumptions. Myer (1974) hypothesized that any species during its evolution passes a stage when its ability to self-expansion is maximal. High adaptive potential of a species usually relates to its high polymorphism. Zooplankters give numerous examples of this. For instance, high variability in *C. (C.) pengoi*, and in *Cornigerius maeoticus maeoticus* (producing such morphs as *C. m. bicornis*, *C. m. lacustris*, etc) coincides with their eurybiontic capabilities. There other examples among the «Northern invaders». Morphologically stable species, *Cyclops kolensis* spread over the whole Volga River basin, including the Volgograd reservoir, as well as slow running parts of the Volga River delta, Uglich, Ivankovo reservoir, the lakes of the Upper Volga basin and its also numerous in the Lake Baikal.

The second theoretical statement is that the species «new-comers», forming numerous populations in new water bodies, discover a free biotope, «uninhabited» niche and been not suffering, for some time, pressure of competition surge their abundance. This statement is most evident in case of a species arrival into newly formed (constructed) water body, such a man-made lake. However, species can also invade ancient, presumably already fully mature ecosystems, such as the Baltic Sea or the Great Lakes of Northern America. Are there any empty ecological niches there? It seems likely, that the main condition of successful species invasion is that its target ecosystem is recently unstable, but not that a species arrived with ballast waters or as a result of intentional introduction or by any other means. Instability of an ancient, mature ecosystem means that natural ratio of species abundances is disturbed and many aboriginal species are near the edge of extinction. Perhaps, such unstable state of a water body allows for spe-

cies invasions contributing to further modification of the anthropogenically-disturbed ecosystem.

However, some ecosystems, usually these are the hypothermic lakes, are more resistant to invasions and still hinder for the pressure of invaders. According to I. I. Nikolayev (1985), as more stable and anthropogenically undisturbed the ecosystem as less the danger of an invasion. This is a kind of an ecosystem conservatism. As examples of such like ecosystems are the profundal zones of the lakes Ladoga, Onega and Baikal.

As it was noted above, the most successful usually are those species invaded newly formed ecosystems, such as reservoirs where the new water body appears flooding forest soils, fields and even territories of cities. It is clear that as shorter the life cycle of an aquatic organism as faster it expands over new waters. As an example, it is known that in a reservoir, formation of phyto- and zooplankton communities takes 3—4 years, while formation of a fish community takes 10—15 years (The Volga and its life, 1978).

Building, about 150—200 years ago of a Mariinskaya and Severo (North) Dvinskaya water way systems provided an opportunity for penetration into the Volga River of zooplankters, originating from the lakes lying to the northwest: the lakes Onega, Ladoga, Belaye, Kubenskoye, etc. However, lacustrine species were presented in the Volga River earlier, forming small, unstable populations in backwaters and river valley wetlands. Only formation of lacustrine-like bays provided conditions for real invasion of northern species into the Volga River basin. Many of studies carried out by N.A. Dzyuban were devoted to the problem of spread of northern invaders (Dzyuban, 1963; Dzyuban and Urban, 1968; Mordukhai-Boltovskoy and Dzyuban, 1976). Northern planktic species prevailed among invaders in the Volga River, which naturally reflects the direction of river's flow, from north to south.

The following species were attributed by N.A. Dzyuban to the northern invaders: *Heterocope appendiculata*, *Cyclops kolensis*, *Limnospila frontosa*, *Daphnia cristata*, *Bosmina longispina*, *Bythotrephes longimanus*. Besides *C. kolensis* these species are stenolimnophilic and are developing during summer time in cleanest parts of pelagial.

Fifteen year-long studies of winter zooplankton living under ice cover have shown that there is a specific psychrophilic winter combination of limnic species. Among them are 8 species of g. *Notholca*, including giant species close to those one from the Lakes Ladoga and Baikal, *N. squamula frigida*, reaching size of 500 μm , giant sinchetes, reaching size of 200—300 μm , *S. verrucosa* and *S. lakowitziana*, psychrophilic *Conochiloides natans*, reaching up to 600 μm , etc. In the Rybinsk reservoir *Daphnia longiremis* was also found, the species common for northern Belaye and Siverskoye Lakes. These species form only winter populations, while in the summer time they exist in resting stages. In spring, these species can be found for some time in deep cold water layers of in the central, less heated in spring parts of water body.

Winter complex included in the specific under the ice biocenosis could be treated as a real example of invasions into the Volga River reservoirs. Winter

biocenoses are not only peculiar in their composition, including Arctic or Alpine water bodies. They are peculiar in terms of their functioning. Dense groups of zooplankters can be found beneath the lower edge of the ice, but highest densities are situated near the oxyclinic zone. The process of methane-genesis is accompanied by the active functioning of methane-oxydasing bacteriae. Heterotrophic algae, protozoans, rotifers, cladocerans, dipromids and cyclops are also concentrated here. Quantitatively, winter meta-limnial biocenoses are as rich as summer ones. The biomass of just only cyclops, *C. colensis* in particular, can reach 60 g/m^3 (Rivier, 1986). In spring this species is the main food item for the planktivorous fish all over the Volga River.

References

- The Volga and Its Life*. F. D. Mordukhai-Boltovskoy (ed), Leningrad: Nauka, 1978, 330 p. (In Russian).
- Dzyuban N. A. Northern invaders in the Kuybyshev reservoir // In: Proceedings of 1st scientific-technical workshop on the Kuybyshev reservoir studies, Kuybyshev, 1963, 48—58 (in Russian).
- Dzyuban N. A., Urban V. V. Abundance and distribution of some northern invaders in the Kuybyshev reservoir zooplankton // In: Abstracts of workshop on the research of the Volga basin water bodies, Togliatti, 1968, 110—111 (in Russian).
- Dorogostayskiy V. C. Vertical and horizontal distribution of the Lake Baikal fauna // In: Proc. Irkutsk University, 1923, v. 5 (in Russian).
- Kozhov M. M. The Lake Baikal biology, Moscow: USSR Acad. Sci. publishers, 1962, 314 p. (In Russian).
- Myer E. Populations, species, evolution, Moscow: Mir publishers, 1974, 460 p. (in Russian).
- Mordukhai-Boltovskoy F. D. The Caspian fauna in the Azov-Black Sea basin. Moscow-Leningrad: USSR Acad. Sci. publishers, 1960, 260 p. (In Russian).
- Mordukhai-Boltovskoy F. D., Dzyuban N. A. Changes in composition and distribution of the Volga River fauna as a result of anthropogenic impacts // In: Biological production processes in the Volga basin, Leningrad: Nauka, 1976, 67—82 (in Russian).
- Nikolayev I. I. Some aspects of the ecology of spontaneous spread of aquatic species // Proc. of GosNIORKh, 1985, v. 232, 81—90 (in Russian).
- Rivier I. K. Composition and distribution of winter zooplankton communities, Leningrad: Nauka, 1986, 168 p. (In Russian).
- Rivier I. K. The Predatory Cladocera (*Onychopoda*: *Podonidae*, *Polyphemidae*, *Cerropagidae*) and *Leptodoridae* of the world, Leiden, 1998, 213 p.
- Sokolova E. A. The population structure of *Limnospira frontosa* Sars in the Rybinsk Reservoir // In: Book of abstracts of American-Russian symposium on invasive species, Borok, Russia, Borok, 2001, 212—213 (in Russian).
- Stolbunova V. N. Development of *Heterocope appendiculata* Sars in the Rybinsk Reservoir // In: Book of abstracts of American-Russian symposium on invasive species, Borok, 2001, 214—215 (in Russian).

DEVELOPMENT OF *HETEROCOPE APPENDICULATA* SARS (CALANOIDA, TEMORIDAE) IN THE UPPER VOLGA RESERVOIR

Stolbunova V. N.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: rivier@ibiw.yaroslavl.ru*

Heterocope appendiculata has established in reservoirs of the Upper Volga after its regulation and formation of deep lake-like reaches. As a typical inhabitant in large lakes of the north-west the crustacean took up an ecological niche of the pelagic stenolimnophilous. *Heterocope* was studied in the Ivankovo, Uglich, Rybinsk and Sheksna reservoirs (Figure 1). It gets into the river part of the Upper Volga from the Upper Volga lakes. Passing through rapids *Heterocope* is lost

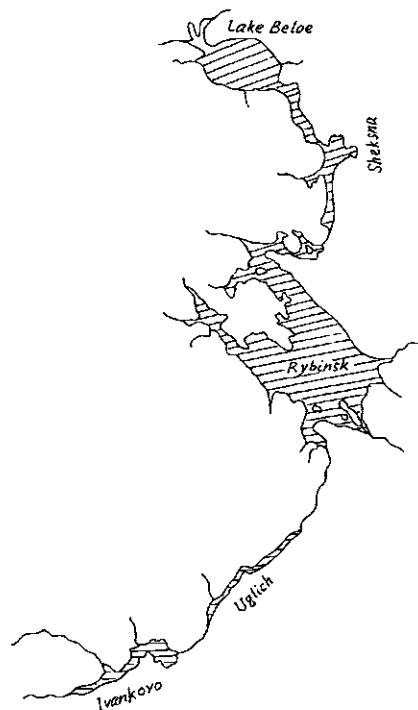


Figure 1. The scheme of location of Upper Volga reservoirs

gradually and only some individuals found themselves in slow water parts with favourable conditions for their development. According to long-term regular observations conducted in the Ivankovo and Uglich reservoirs from 1973 till 1995 the crustacean was not always found and was registered in 1978, 1987, 1990, 1992 and 1995 only in the near dam part. Its quantitative indices were low and varied in the ranges: 11–37 specimens/m³ and 0.001–0.01 g/m³.

This «northern invader» established in the Rybinsk reservoir through the Sheksna river from Lake Beloye is most numerous. Every year it appears in the reservoir in May when the water is heated up to 10–12° C. By the end of May *Heterocope* is presented mainly by copepodites. At the late of June- early July when water temperature increases up to 18–20° C the mature individuals amount to 75% of the population and start their reproduction. When the number of males increases; the females with spermatophores appear (Figure 2). As a rule females do not bear an egg sac and quickly shed it into the water (Rylov, 1930). With a decrease of water temperature to 10–13° C in August and in fall the crustacean abundance decreases. By November the crustacean drops out of the plankton and is not found under ice (Rivier, 1986).

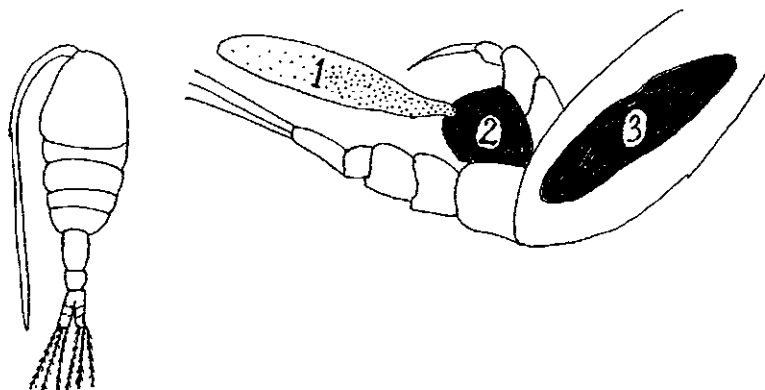


Figure 2. Stage of reproduction of *Heterocope appendiculata* Rybinsk reservoir, 27 June 2001). 1 — spermatophor, 2 — adhesive substance, 3 — ovary

Studies of the *H. appendiculata* structure conducted during the same period in different parts of the reservoir suggest that the proportion of males and females as well as the degree of its copepodites maturing was not the same. Populations in littoral and better warmed up zones matured earlier than those from central areas.

Seasonal changes of *Heterocope* abundance in different years show that the maximal number of the crustacean is observed in June-July (Figure 3). In 2001 the maximal abundance of *Heterocope* was observed at the end of June (up to 850 specimens/m³) in the Mologa reach less subjected to eutrophication and contamination and in a lake-like Main reach (up to 440 specimens/m³) preserving

some oligotrophic features (Figure 4). The comparison of average abundance of *H. appendiculata* in the reservoir according to long-term observations conducted from 1959 till 1997 testifies to this index increasing during the past years (Figure 5).

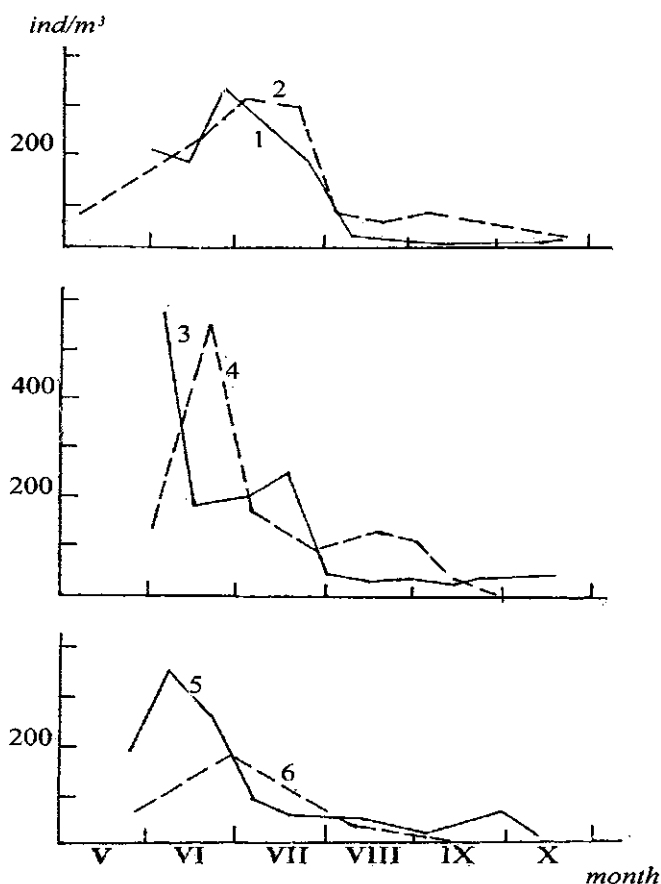


Figure 3. Seasonal dynamics of abundance of *Heterocope appendiculata* (ind./m³) in the Rybinsk reservoir in different years

At the end of June 2001 the average density of *Heterocope* in the Sheksna reservoir was 2.8 times as high than that in the Rybinsk reservoir and amounted to 427 specimens/m³. The maximal abundance of the crustacean was observed in Lake Beloye and reached 1135 specimens/m³. The mass development of *Heterocope* in this water body was pointed out in the literature before (Pikhtova, 1989).

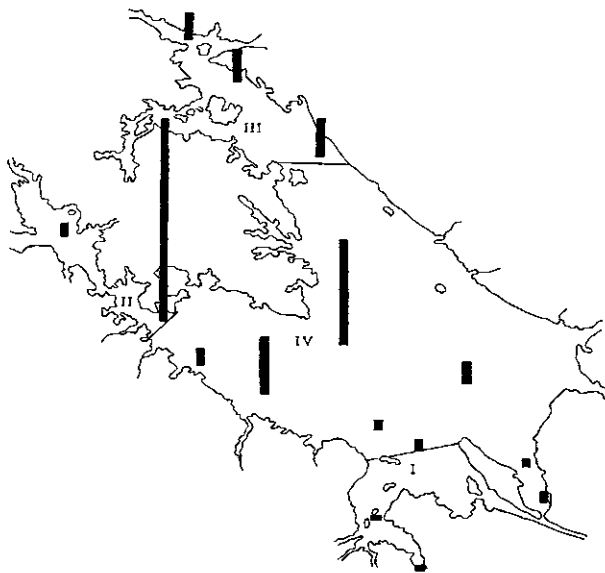


Figure 4. Distribution of abundance of *Heterocope appendiculata* (ind./m³) at the end of June 2001 in the Rybinsk reservoir. Reaches: I — Volga, II — Mologa, III — Sheksna, IV — Main. Scale: 1 cm — 100 ind./m³

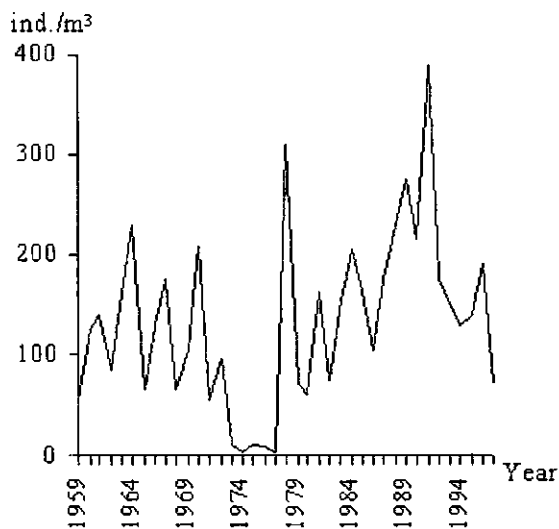


Figure 5. Long—term dynamics of abundance *Heterocope appendiculata* (ind./m³) in the Rybinsk reservoir

H. appendiculata due to its large size is valuable foodstuff and at present is the main food of tyulka — the dominant planktophage fish in the Rybinsk reservoir.

References

- Kiyashko V. I., Slynko Yu. V.* Change in the structure of fish pelagic communities in open parts of the Rybinsk reservoir after invasion of Black Sea-Caspian tyulka // In: Abstracts of American-Russian Invasive species workshop, Yaroslavl, 2001, 87—89 (in Russian).
- Pikhtova T. S.* Ecology and basic features of biology of zooplankton mass species in Lake Beloye // In: Biological resources and rational use of waterbodies in Vologda district. Issue. 293, Leningrad, 1989, 29—38 (in Russian).
- Rivier I. K.* Composition and ecology of winter zooplanktonic communities, Leningrad: Nauka, 1986, 160 p. (In Russian).
- Rylov V. M.* Freshwater fauna. Freshwater Calanoida. Leningrad, 1930, 288 p. (In Russian).

BENTHIC ALIEN SPECIES IN THE CASPIAN SEA: THE INFLUENCE ON BIODIVERSITY

Filippov A. A., Aladin N. V.

*Zoological Institute RAS,
199034 St. Petersburg, Universitetskaja nab., 1,
E-mail: aral@zin.ru*

Introduction

The Caspian Sea is the largest epicontinental water-body of the world. Its area is 436000 km², volume is 77000 km³, maximal depth is about 1000 m (Zenkevich, 1963). The lowered salinity of the Caspian Sea (not exceeding 14 ‰ in much of its area) supported co-existence of a number of fresh-water, brackish-water and marine species. Overall about 380 species and groups of macroinvertebrates were registered in benthic assemblages, from which 310 were autochthonic species (Yablonskaja, 1985).

In 20th century about 18 new benthic species have appeared in the Caspian Sea as a result of spontaneous, intentional and unintentional human-mediated introductions (Table). Intentional introductions started from 1930s and were aimed to increase diversity of invertebrates and to improve a food stock for commercial fishes. Spontaneous invasion was drastically intensified in 1950—1960s after the Volgo-Donskoy and Volgo-Baltiskiy Canals were built. These canals connected the Caspian Sea with the Black Sea and the Baltic Sea basins and thus provided the new routes for invasions (Karpevich, 1975).

Table

Non-indigenous species in the Caspian Sea benthic assemblages

№	Species	Abundance	Donor area	Way of intr.	Year of introd.	References
	Hydrozoa					
1	<i>Blackfordia virginica</i> Mayer	++	B-A	Ac	1950s	Logvinenko, 1959
2	<i>Bougainvillia megas</i> (Kinne)	++	B-A	Ac	1950s	Zevina, 1962
3	<i>Moerisia maeotica</i> (Ostroumov)	++	B-A	Ac	1950s	Naumov, 1968
	Kamptozoa					
4	<i>Barentsia benedeni</i> (Foetinger)	++	B-A	Ac	1950s	Zevina, 1968 a
	Polychaeta					
5	<i>Nereis diversicolor</i> O. F. Muller	+++	A	Int	1939	Zenkevich et al., 1945

№	Species	Abundance	Donor area	Way of intr.	Year of introd.	References
6	<i>Mercierella enigmatica</i> Fauvel	+++	B-A	Ac	1950s	Zevina, 1962
Cirripedia						
7	<i>Balanus improvisus</i> Darwin	+++	B-A	Ac	1950s	Saenkova, 1956
8	<i>B.eburneus</i> Gould	+++	B-A	Ac	1950s	Zevina, 1957
Decapoda						
9	<i>Palaemon elegans</i> Rathke	+++	B	Ac	1930s	Makarov, 1940
10	<i>P. adspersus</i> (Rathke)	+++	B	Ac	1930s	Bening, 1936
11	<i>Rhithropanopeus harrisii</i> (Gould)	+++	B-A	Ac	1950s	Nebolsina, 1959;
Bivalvia						
12	<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmel.)	+++	B	Ac	1920s	Bogachev, 1928
13	<i>Dreissena bugensis</i> (Andr.)	++	B-A	Ac	1990s	Orlova et al., 1998
14	<i>Abra ovata</i> (Phil.)	+++	A	Int	1940	Saenkova, 1956
15	<i>Monodacna colorata</i> (Eichw.)	++	A	Ac	1950s	Saenkova, 1960
Gastropoda						
16	<i>Lithoglyphus naticoides</i> Pfeiffer	+	B-A	Ac	1960s ?	Biserova, 1990
17	<i>Tenellia adspersa</i> (Nordmann)	++	B-A	Ac	1980s ?	Anzulevitch, Starobogatov, 1990
Bryozoa						
18	<i>Conopeum seurati</i> (Canu)	+++	B-A	Ac	1950s	Zevina, 1959

Notes. Donor area as A, the Azov Sea, B, the Black Sea; Way of introduction as Ac, accidental, Int, intentional; Abundance: +, rare species, ++, common species, +++, abundant species.

Among benthic species appeared in the Caspian Sea recently polychaetes *Nereis diversicolor*, bivalves *Abra ovata* and *Mytilaster lineatus*, decapods *Palaemon elegans* and *Rhithropanopeus harrisii*, and Cirripedia *Balanus improvisus* occurred in largest amount. After acclimatisation they formed abundant populations and transformed significantly benthic assemblages throughout the sea (Yablonskaya, Osadchih, 1996). The data available on these species impact on aboriginal fauna will be analysed herein.

Non-indigenous species and their impact on aboriginal benthic species

Among all non-indigenous species the bivalve mollusc *Mytilaster lineatus* had probably the worst impact on aboriginal fauna. This species was presumably brought in the Caspian Sea in 1917—1920s during transportation of small motorboats from the Black Sea to the Caspian Sea (Bogachev, 1928; Shorygin, Karpevich, 1948). In 1920s these molluscs were observed in vicinity of Baku, and also near Krasnovodsk and Derbent cities. By 1932 mollusc has practically

occupied all regions of the Caspian Sea and in following years it has become one of leading benthic species.

Abundance of *M. lineatus* after acclimatisation has undergone significant fluctuations. In the Southern Caspian Sea mass development of these molluscs was observed in 1930—1950ss. It reached biomass of 300—500 g/m², exceeding abundance of all the other benthic organisms in order of magnitude. In 1960—1970ss abundance of *M. lineatus* was reduced gradually. In 1976 its biomass was 5 g/m² only and it was no longer among the dominating species in benthic assemblages.

In the Middle Caspian Sea these molluscs were observed in abundance in 1940—1960ss (with biomass up to 90—130 g/m²) but by 1976 the decrease of abundance was reported here too (to 6 g/m²). In the Northern Caspian Sea abundance of *M. lineatus* was low (1.8 g/m² in average) until 1950s. Its essential increase was observed in late 1950—early 1960s (up to 30 g/m²) and in 1983—1990 (up to 50 g/m²) (Malinovskaja, 2000). Thus the farther from the place of introduction, the later the peaks of abundance were registered and the lesser values of maximum biomass were achieved.

Assessment of *M. lineatus* influence on aboriginal species is complicated by the scarcity of quantitative data on the Caspian Sea zoobenthos in the period prior his invasion. It is known that appearance of *M. lineatus* in the Middle and the Southern Caspian Sea has resulted in complete extinction of *Dreissena caspia* Eichw. and *Dreissena elata* (Andr.), which were widely spread in these areas before (Logvinenko, 1965). Disappearance of nematode *Monhystera bulbosa* Grimm is also alleged to *M. lineatus* impact (Chesunov, 1983, cited after Chepal'ya, Tarasov, 1997).

After essential reduction of *M. lineatus* amount in 1970s, abundance of survived species of *Dreissena* in the Middle and in the Southern Caspian Sea has been restored, and in the Middle Caspian Sea they started to dominate again in benthic assemblages (Yablonskaya, Osadchih, 1996). Thus, the initial adverse effect of *M. lineatus* on aboriginal species was subsequently partly repaired.

Polychaete *Nereis diversicolor* was intentionally transported into the Caspian Sea from the Azov Sea in 1939, 1940 and 1941. In 1944 worms were found in stomachs of sturgeons caught in a southwest part of the Northern Caspian Sea (Spassky, 1945), and in 1945 they were found in benthos of the Northern Caspian Sea as well (Shorygin, Karpevich, 1948). In the following years worms have spread all over the Caspian Sea (Yablonskaja, 1985).

In the Northern Caspian Sea gradual increase of *N. diversicolor* biomass (from 1.6 g/m² up to 4.1 g/m²) was observed in 1940—1980ss but by the end of 1990 it has dropped down to 1.5 g/m² (Malinovskaja, 2000). In the Middle Caspian Sea in 1950—1970ss *N. diversicolor* biomass varied between 2 and 3 g/m² (Yablonskaya, Osadchih, 1996) but in 1980s some decrease of its abundance was observed also (down to 1 g/m² by 1987) (Romanova, Osadchih, 1994). In the Southern Caspian Sea, as well as in the Northern Caspian, in 1960—1970ss the growth of *N. diversicolor* abundance (from 1 up to 6 g/m²) was observed

(Yablonskaja, Osadchih, 1996). Further dynamics of Nereis populations in the Southern Caspian Sea is poorly known.

Considering the effect of *N. diversicolor* introduction, most authors agreed that it did not affect negatively the aboriginal fauna (Birshtein, Spasskiy, 1952; Saenkova, 1956; Karpevich, 1975). Some reduction of Chironomidae and Oligochaeta abundance after introduction of this polychaete was observed but this was not considered as sufficient evidence of *N. diversicolor* unfavourable influence. Nevertheless, detailed analysis of both spatial distribution and seasonal dynamics of indigenous forms in the Northern Caspian Sea performed by other authors (Lebedev, 1955) clearly indicated negative influence of *N. diversicolor* on Chironomidae, Oligochaeta, Amphipoda and Adacna. This impact was expressed in both decrease of average abundance and displacement of indigenous species from common habitats by the newcomer. Clear spatial segregation of *N. diversicolor* and Chironomidae was also observed here (Lebedev, 1955).

In the Middle and the Southern Caspian Sea the structure of benthic assemblages has changed also. In the Middle Caspian Sea the distribution of *N. diversicolor* was accompanied by essential reduction of Chironomidae biomass (from 0.5 g/m² in the middle 1930s to 0.05 g/m² in 1976). Apart from this negative correlation in long-term dynamics, the obvious segregation of habitats occupied by Chironomidae and *N. diversicolor* was observed here also (Yablonskaja, 1985).

The low abundance of Chironomids in the Southern Caspian Sea complicated analysis of acclimatised species influence. Hence the examination of only those particular areas, where these species were abundant would be most useful. In his description of 1874 Caspian Sea voyage Grimm (1876) has mentioned, that in the Bay of Krasnovodsk and the Balhansky Bay Charophyta «...is occupied mainly by red Diptera larvae (obviously, Chironomidae, according to opinions of the authors of the present article)» (Page 42). Explorations carried out in this particular area in 1970s showed that Chironomidae were very rare here (Nikitina, Vasiliev, 1979). Reconstruction of palaeocenoses showed significant reduction of Chironomidae abundance by middle of 20th century in this area (Chepalyga, Tarasov, 1997). This could only be attributed to *Nereis* impact.

Bivalve mollusc *Abra ovata* was intentionally delivered into the Caspian Sea in 1940, 1947 and 1948 (Karpevich, 1975). For the first time the molluscs were found only in 1955 in the Northern Caspian Sea, and after that their spread down the coasts was observed (Saenkova, 1956; Karpevich, 1975).

In the Northern Caspian Sea in 1940—1970ss an increase of *A. ovata* biomass was observed with maximums in the late 1950s and in the end of 1970s (16 and 26 g/m² accordingly) (Yablonskaja, Osadchih, 1996). In 1990s some reduction of its abundance on a background of essential fluctuations took place (Malinovskaja, 2000). In the Middle Caspian Sea maximal abundance of these molluscs was registered in 1962 (62 g/m²), while in 1970s some biomass decrease and subsequent stabilisation at the level of 7—12 g/m² were observed (Romanova, Osadchih, 1994). In the Southern Caspian Sea biomass increase (up to 74.5 g/m²) was observed in 1950—1970ss (Yablonskaja, Osadchih,

1996). In 1980s some reduction of *A. ovata* abundance was registered here as well (Romanova, Osadchih, 1994).

Thus, just as well as in case of *Mytilaster*, essential fluctuations of *A. ovata* abundance were observed with maximums registered the later the farther from the place of delivery they were observed.

Introduction of *A. ovata* in the Caspian Sea was usually considered as taken place without any adverse effect on indigenous species (Zenkevich, 1963; Karpevich, 1975). Only few authors (Chepalyga, Tarasov, 1997) expressed the opposite point of view. They suggested that *A. ovata* has replaced *Cerastoderma* and autichthonic Caspian Cardiidae in their original habitats. Such replacement, in their opinion, became possible due to the greater competitiveness of *A. ovata*, who possess higher filtration rate and are able to survive in conditions of oxygen deficiency. Nevertheless the evidences of competitive relations of *Abra* with autichthonic Cardiidae species (*Hypanis*) were not clearly cut and need further investigation. As for the replacement of *Cerastoderma* by *A. ovata*, this process is shown to be of the short-term and reversible character (Zenkevich, 1947; Romanova, 1979; Filippov, 1995) and hence could hardly be considered as example of negative impact.

The shrimps *Palaemon adspersus* and *P. elegans* were brought into the Caspian Sea unintentionally in 1931, 1933 and 1934 during acclimatisation of the mullet (Shorygin, Karpevich, 1948). In late 1930s they were registered in abundance near the western coasts of the Middle Caspian Sea (Bening, 1936; Makarov, 1940). Afterwards shrimps were reported from around the Sea except areas of lowered salinity in the Northern Caspian (Karpevich, 1975). Quantitative data on shrimp abundance in the Caspian Sea are very scarce. It is known that these crustaceans were very often observed in high abundance (Karpevich, 1975), their biomass in Southern Caspian could reach 166 g/m² (Kasymov, 1987).

Assessment of shrimp impact on aboriginal Caspian species is hampered by scarcity of data about their abundance. Zenkevich (1963) believed that shrimps could compete with Myzidacea. Since the most part of shrimp ration comprised benthic invertebrates (Malinovskaja, 1961), they could possibly facilitate reduction of indigenous species populations. It is noteworthy at the Aral Sea *P. elegans* is considered to be the main cause of extinction of the only amphipod species there, *Dikerogammarus aralensis* (Khusainova, 1968; 1971). Nevertheless, in the Caspian Sea no evidence was revealed of unfavourable impact of shrimps on indigenous benthic species.

Crab *Rhithropanopeus harrisii* appeared in the Caspian Sea after the Volgodonskoy canal has been built. For the first time *R. harrisii* was found in the Caspian Sea in 1958 near the Kulaly Island. Out of the Northern Caspian Sea the crab was brought by ships (adults) and by cyclone current (larvae) along western coast of the Middle Caspian Sea and further all around the sea. In the mid-1960s the crab became one of main components of zoobenthos assemblages throughout the Sea, reaching biomass of 80 g/m² and number of 240 ind./m² (Yablonskaja, 1985).

Crab influence on the indigenous fauna of the Caspian Sea is also poorly understood. Being omnivorous species it can eat small crustaceans, worms, hydroids, small molluscs, though vegetation and mollusc juveniles prevail in his diet. Thus, his impact on benthic assemblages can be very essential and similar to that of benthos-eating fishes (Yablonskaja, 1985). Some palaeolimnological data suggest that crabs were responsible for recent reduction of abundance of small gastropods (family Hidrobiidae) in the Southern Caspian Sea (Chepalyga, Tarasov, 1997). This suggestion is supported by the data about reciprocal spatial distribution of these crabs and Hidrobiidae in the Aral Sea (Filippov, 1995). Nevertheless, there is not enough data for definite conclusion and this suggestion needs to be thoroughly examined.

Balanus improvisus and *B. eburneus* as well as many other invasive species had penetrated the Caspian Sea after constructing the Volgo-Donskoy canal. *B. improvisus* was found for the first time in the Northern and the Middle Caspian Sea in 1955 (Saenkova, 1956), and in one year it has spread all over the Caspian Sea. *B. eburneus* was found in the Caspian Sea for the first time in 1956 (Zevina, 1957). Recently these organisms were constantly observed in fouling communities, forming biomass of up to 10 kg m⁻² (Zevina, 1979).

Balanus invasion was probably the only example of favourable impact of alien species on indigenous fauna. Some authors (Osadchih, 1963; Zevina, 1968b) pointed out that distribution of *Balanus* in the Northern part of the Caspian Sea has not resulted in replacement of aborigines, moreover, abundance of some indigenous species has increased due to its appearance. *Balanus* shells transformed natural habitats and improved environmental conditions for some species in terms of better protection against wave activity and consumption by fishes, besides they provided additional surface for attachment of some sedentary species (Karpevich, 1975).

Conclusion

As it was shown above, after the introduction of some new species in the Caspian Sea significant inter-annual fluctuations of abundance of dominating benthic species (both indigenous and invasive) were observed in all parts of the Caspian Sea. Since such fluctuations took place on a background of relatively stable hydrological regime, it was possible to assume that they were caused by biological factors. This biological factor could be the misbalance of the Caspian ecosystem due to appearance of a new species. Among recent invaders only *M. lineatus* has probably caused extinction of aboriginal species. No other case of aborigine extinction due to invaders was reported. Thus overall the introduction of new species has probably led to increased biodiversity of the Caspian Sea benthic assemblages. Nevertheless the chances are high that future invaders could still cause the extinction of aboriginal species or put them at risk via reduction of their populations. Taking into account the high value of the Caspian Sea aboriginal fauna on one hand and intensification of

spontaneous invasions as well as unpredictable character of the new species impact on the other hand it is absolutely clear that special program on the prevention of non-planned invasions to the Caspian Sea should be elaborated.

Acknowledgements

The research was partly supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project N 01-04-49550).

References

- Antsulevich A. E., Starobogatov Ya. E.* First finding of molluscs from order Nudibranchia (=Tritoniformes) in the Caspian Sea // Russian Journal of Zoology, 1990; v. 69 (11), 138—140 (in Russian).
- Bening A. L.* Penetration of some new species into the Caspian Sea // Priroda, 1936, v. 4, 107—108 (in Russian).
- Birshtein Ya. A., Spassky N. N.* Benthic fauna of the Caspian Sea before and after introduction of *Nereis succinea*. Introduction of *Nereis* in the Caspian Sea. Moscow: MOIP publ., 1952, 115—145 (in Russian).
- Biserova L. I.* Occurrence and spatial distribution of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Lithoglyphidae) in the delta of Volga River // Russian Journal of Hydrobiology, 1990; v. 26 (2), 98—100 (in Russian).
- Bogachev V. V.* Mytilaster in the Caspian Sea // Russian Hydrobiological Journal, 1928, v. 7, № 8/9, 187—189 (in Russian).
- Chepal'ga A. L., Tarasov A. G.* Introduction of Atlantic species in the Caspian Sea: the fate of indigenous taxa and bio-systems // Russian Journal of Oceanography, 1997, v. 37 (2), 261—268 (in Russian).
- Filippov A. A.* Macrozoobenthos of inshore zone of the Aral Sea North in modern polyhaline conditions: density, biomass and spatial distribution // Proceed. of Zool. Inst., 1995, v. 262, 103—166 (in Russian).
- Grimm O. A.* The Caspian Sea and its fauna. // In: Proc. Aral-Caspian expedition, Attachment to the proceedings of St. Petersburg Society of Natural History, St. Petersburg; 1876, Issue 2, Notebook 1, 168 p. (In Russian).
- Karpevich A. F.* The theory and practice of acclimatization of water organisms. Moscow: Pischevaja Promyshlennost, 1975, 432 p. (In Russian).
- Kasymov A. G.* Animal world of the Caspian Sea. Baku: Elm. 1987, 155 p. (In Russian).
- Khusainova N. Z.* Biological basis for fish and invertebrate acclimatization in the Aral Sea // Fish and invertebrate acclimatization in water-bodies of USSR. Moscow; 1968, 100—104 (in Russian).
- Khusainova N. Z.* Recent changes in biological processes in the Aral Sea // Biological Sciences, 1971, v. 1, 176—190 (in Russian).
- Lebedev N. V.* About mutual relation of *Nereis succinea* with the aboriginal forms of benthos of the Northern Caspian Sea // The Bulletin of the Moscow University. A Series of Physical, Mathematical and Natural Sciences, 1955, v. 1 (2), 89—118 (in Russian).

- Logvinenko B. M. New invasive species in the Caspian Sea // Priroda, 1959, v. 2, 100—101 (in Russian).
- Logvinenko B. M. About changes in a fauna of the Caspian molluscs of genus *Dreissena* after introduction of *Mytilaster lineatus* (Gmel) // Biologicheskie Nauki, 1965, v. 4, 14—20 (in Russian).
- Makarov A. K. New species in the Caspian Sea, the Black Sea shrimp // Priroda, 1940, v. 4, 84 (in Russian).
- Malinovskaja A. S. On biology of shrimps acclimatized in the Aral Sea // Papers on Ichthyology and Hydrobiology, Alma-Ata: Izdatelstvo AN KazSSR, 1961, 113—124 (in Russian).
- Malinovskaja L. V. The role of acclimatizants in constructing of benthic fauna of the Northern Caspian // In: Matishov G.G., Ed. Introduced species in the European Seas of Russia. scientific Workshop; 2000 January 27—28, 2000; Murmansk. Murmansk: MMBI KNC RAN, 2000, 57—59 (in Russian).
- Naumov V. D. Coelenterata // In: Guidebook on the Caspian Sea invertebrates. Moscow: Pischevaya Promyshlennost. 1968, 43—50 (in Russian).
- Nebolsina T. K. The Crab in the Caspian Sea // Priroda, 1959, v. 6, 116 (in Russian).
- Nikitina E. N. and Vasiliev V. I. Benthic invertebrates of the Bay of Krasnovodsk and their role in providing feeding plots for wintering waterfowl // In: Maev E. G., Ed. Integrated Research of the Caspian Sea, Moscow: MGU. 1979, 119—123 (in Russian).
- Orlova M. I., Khlebovich V. V., Komendantov A. Yu. Potential eurihalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Russian Journal of Aquatic Ecology, 1998, v. 7, 17—28.
- Osadchikh V. F. Benthos of Northern Caspian after the regulation of Volga outflow // Russian Journal of Zoology, 1963, v. 42 (2), 184—197 (in Russian).
- Romanova N. N. About the relationship between *Cerastoderma lamarcki* and *Abra ovata* along the western coast of Northern Caspian. Molluscs // In: Abstracts of oral presentations, 6, St. Petersburg. St. Petersburg. 1979, 109—110 (in Russian).
- Romanova N. N., Osadchikh V. F. Long-term fluctuations in benthic assemblages of the Middle and Southern Caspian // In: Alexeev A.P., Ed. Ecosystems of the Seas of Russia under conditions of anthropogenic pressure; 1994, Sep 20—22, 1994; Astrakhan. Astrakhan: KaspNIRH. 1994, 189—191 (In Russian).
- Saenkova A. K. New species in the Caspian Sea fauna // Russian Journal of Zoology, 1956, v. 35 (5), 678—679 (In Russian).
- Saenkova A. K. *Monodacna colorata* in the Caspian Sea // Priroda, 1960, v. 11, 111 (In Russian).
- Shorygin A. A. and Karpevich A. F. New acclimatizants in the Caspian Sea and their significance for the sea biology. Simferopol: Krymizdat, 1948, 107 p. (In Russian).
- Spasskiy N. N. First finding of *Nereis succinea* in the Northern Caspian // Russian Journal of Zoology, 1945, v. 24 (1), 33 (in Russian).
- Yablonskaya E. A., Ed. *The Caspian Sea. Fauna and biological productivity*. Moscow: Nauka; 1985, 277 p. (In Russian).
- Yablonskaya E. A., Osadchikh V. F. Effect of the oceanographic conditions on benthos Development // In: F. S. Terziev, Ed. Hydrometeorology and hydrochemistry of the Seas. v. 6. The Caspian Sea. 2. Hydrochemical conditions and oceanographic funda-

- mentals of biological productivity development. St. Petersburg: Hydrometeoizdat, 1996, 263—278 (in Russian).
- Zenkevich L. A. Seas of the USSR 2. The fauna and biological productivity of the Sea, Moscow-Leningrad: Sovyetskaya Nauka, 1947, 588 p. (In Russian).
- Zenkevich L. A. Biology of the Seas of the USSR. Moscow: Nauka. 1963, 739 p. (In Russian).
- Zenkevich L. A., Birshtein Ya. A., Karpevich A. F. First outcome of reconstruction of the Caspian Sea fauna // Russian Journal of Zoology, 1945, v. 24 (1), 25—30 (in Russian).
- Zevina G. B. *Balanus improvisus* Darwin and *B. eburneus* Gould) on hydro-engineering constructions of the Caspian Sea // Doklady AN SSSR, 1957; v. 113 (2), 450—453 (in Russian).
- Zevina G. B. New organisms in the Caspian Sea // Priroda, 1959, v. 7, 79—80 (in Russian).
- Zevina G. B. Caspian Sea fouling assemblages and their fluctuations for the last ten years (from 1951 to 1961) // Russian Journal of Oceanography, 1962, v. 2 (4), 715—726 (in Russian).
- Zevina G. B. Enteroprocta // In: Guidebook on the Caspian Sea invertebrates, Moscow: Pischevaya Promyshlennost. 1968a, 65—67 (in Russian).
- Zevina G. B. The role of introduced species in fouling communities of the Caspian Sea // In: Acclimatization of fishes and invertebrates in water-bodies of USSR, Moscow. 1968 b, 86—94 (in Russian).
- Zevina G. B. Acclimatizants and auto-acclimatizants in the Caspian Sea // In: Integrated explorations of the Caspian Sea, Moscow: MGU, 1979, 108—119 (in Russian).

THE ROLE OF INVASIVE SPECIES IN MACRO-ZOOBENTHOS STRUCTURE IN THE UPPER VOLGA RESERVOIRS¹

Scherbina G. H.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: gregory@ibiw.yaroslavl.ru*

Spontaneous spreading of plant and animal species took place before appearance of human beings but further, human activity considerably accelerated this process. Building of numerous channels and reservoirs facilitated invasion of many invertebrate species in new habitats. In most cases, introduction of these species was accompanied by an «explosion» of their number, which is typical for «self-acclimatized species» (Karpevich, 1975). The problem of invasions and introduction was always important because appearance of new species often cause deep and even catastrophic changes in ecosystems.

Long before the Volga River flow was regulated by dams, the process of upstream invasion of some Caspian macro invertebrates took place. Such species as bivalve mollusk zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.), crayfish *Astacus leptodactylus* Esch., mysid *Paramysis ullskyi* Czern. appeared in the Upper Volga basin.

After regulation of the Volga River flow, many of the Caspian invaders (the majority of which were oxyphylic) were eliminated due to deterioration of their living conditions because of anthropogenic pollution. In parallel with extinction of some Caspian species those invaders that were able to adapt to changed conditions moved further upstream.

Among above mentioned invaders only zebra mussel and crayfish survived in the Upper Volga basin. In 1955—1958 mysid *P. ullskyi* was found in the Sheksna River, 78 km upstream the Rybinsk reservoir but after the reconstruction of the Volga-Baltic water way it disappeared more likely because increased concentration of mineral suspended solids (The Volga and Its Life, 1978).

Since 50th two main ways of invasion of bottom macro invertebrates could be distinguished in the Volga basin: unintentional (spontaneous) introduction and intentional introduction aimed in improvement of feeding conditions of commercially valuable fish.

Only during the period from 1948 to 1963 66 species of bottom macro invertebrates were intentionally introduced in numerous water bodies of the former USSR (Berdichevskiy et al., 1968). Among these species the majority consisted of

¹ Translated by D. Pavlov.

crustaceans (42 species) and mollusks (17 species). Into the Volga reservoirs, 4 Caspian mysids were intentionally introduced most often. These are *Paramysis lacustris* (Czerniavskiy), *P. intermedia* (Czerniavskiy), *P. ullskiy* (Czerniavskiy) and *P. baeri* (Czerniavskiy) released in 1957—1958 into the Rybinsk reservoir. From 1956 to 1959 the shrimp, *Palaemon modestus* originated from the Far East was also introduced in this reservoir. However, all these species were eliminated during winter time and further there were no more attempts for their intentional introduction in the Rybinsk reservoir (The Volga and Its Life, 1978).

Beside mysids, two polychaete worms, *Hypania invalida* Grube and *Hypaniola kovalewskyi* Grimm (totaling 15,400 specimens) from the river Don delta were intentionally introduced in the Volgograd reservoir (Ioffe, 1968). Further on, the latter species was not found in the reservoir, while *H. invalida* gradually invaded all the Volga River reservoirs. In 1962—1965 two gammarid species, *Micrurus possolskyi* Sow. and *Gmelinoides fasciatus* Stebb., originating from the Baikal Lake basin were intentionally introduced into Gorky reservoir. The latter one was successfully adapted and is found nowadays in numerous water bodies of the Russian North-West. It is worth to notice, that no one mysid introduced in the Volga River reservoir did not penetrate to the Upper Volga basin. After some period of adaptation in the mid 80th, the Baikal amphipod *G. fasciatus* and the Caspian polychaete worm *H. invalida* invaded intensively over considerable part of the Upper Volga basin (Figure 1). The amphipod increased its range due to its high mobility, while settled polychaete moved due to bottom trawlings in druses of zebra mussel (Scherbina, 2001 b).

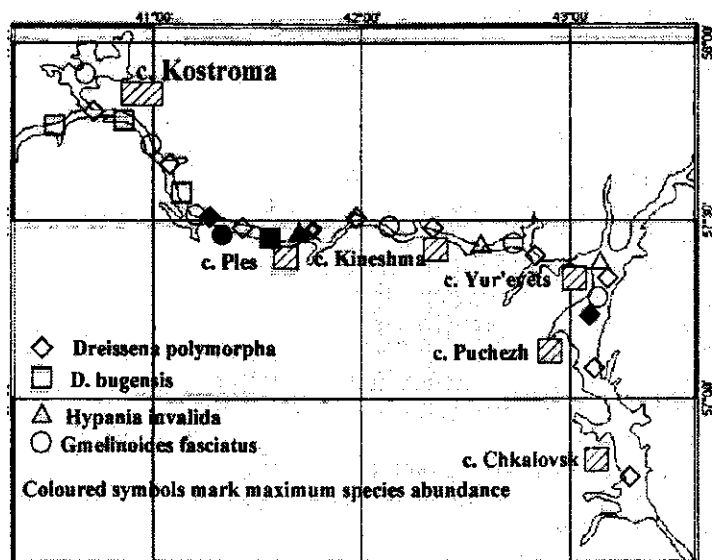


Figure 1. Modern distribution of mass invasive species in Gorky reservoir/

Two oligochaete species of g. *Potamothrix*, *P. vej dovskyi* and *P. heusheri* could be mentioned as self-introducing from the Ponto-Caspian basin to the Volga reservoirs along with dreissenids, *D. polymorpha* *D. bugensis* (Table 1). Although oligochaetes are subdominant species in some bottom communities they do not play any significant role in the structure of these communities. Other invasive bottom macro invertebrates nowadays play significant role in the ecosystems of the Upper Volga reservoirs. Below more detailed description of these species is given.

For the first time *Dreissena polymorpha* was found in the Ivankovo reservoir in 1953 (Feniyuk, 1959). In Rybinsk reservoir it was found in 1954 and in 1968 it invaded all parts of this reservoir (The Rybinsk Reservoir and its Life, 1972). In the Gorky reservoir zebra mussel invaded much faster: two years after impoundment of the reservoir (in 1956) it became a mass species (Mor dukhai-Boltovskoy, 1961).

Table 1

List of bottom macro invertebrates invaded the Upper Volga basin

Species	Year of first record	Reference
Polychaeta		
<i>Hypania invalida</i> Grube	1989	Scherbina et al., 1997
Oligochaeta		
<i>Potamothrix vej dovskyi</i> (Hrabě)	1969	Semernoy, 1974
<i>P. heusheri</i> (Bretscher)	1969	—«—»—
<i>Psammorectides moravicus</i> Hrabě	1986	Scherbina, 1998
Mollusca		
<i>Dreissena bugensis</i> Andrussov	1997	Orlova et al., 2000
<i>D. polymorpha</i> Pall.	1953	Feniyuk, 1959
Crustacea		
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Steb.)	1986	Scherbina, 1996

For the first time quagga mussel, *D. bugensis* was recorded in the Rybinsk reservoir by G. I. Biochino in 1997 (Orlova et al., 2000). In the fall 2000 quagga mussel was found for the first time in the Uglich and Gorky reservoirs. Introduction of two dreissenid species in the Upper Volga basin resulted in formation of respective communities (biocenoses), the most productive ones in a range of water bodies. Situated on the slopes of riverine parts and at depths of 4 to 7 m in lacustrine parts of reservoirs these communities intercept considerable portion of organic matter. This prevents accumulation of organic matter in the channel and profundal parts of reservoirs, i.e. mussels play a role of a peculiar biological filter. Leeches, oligochaetes, polychaetes and crustaceans feeding on mussels' excreta and/or using them for building of cases play significant role in dreissenid biocenoses of the Upper Volga reservoirs. Preda-

tory slow-moving leeches of g. g. *Erpobdella* and *Helobdella* are numerous within druses of dreissenids. These predators feed on young oligochaetes, polychaetes and chironomid larvae (Lukin, 1976). In the autumn 1992 it was revealed that in the channel part of the Gorky reservoir, on weakly silted sands where dreissena druses were absent, the number and biomass of main macro zoobenthos groups were considerably lower, than in the dreissena biocenoses (Table 2).

Table 2

Mean number (N, specimens/m²) and biomass (B, g/m²)
of main macro zoobenthos groups on the channel habitats of the riverine part
of the Gorky reservoir, in 1992

Polychaetes		Oligochaetes		Leeches		Crustaceans		Total benthos	
N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<u>3260</u>	<u>29.69</u>	<u>3890</u>	<u>6.32</u>	<u>320</u>	<u>3.30</u>	<u>350</u>	<u>0.57</u>	<u>8190</u>	<u>43.93</u>
0	0	1908	3.61	0	0	17	0.02	2058	3.81

Note. Top — number and biomass in dreissena biocenoses, bottom — same on stations where dreissena druses were absent.

Besides its role in the water self-purification process dreissena is also important as a food item for the molluscivorous fish. In the Upper Volga reservoirs a cyprinid, roach (*Rutilus rutilus* L.) most actively feeds on zebra mussel. It was revealed, that after turning its foraging towards consumption of zebra mussels, the roach's growth rate and condition factor increase considerably (Poddubnyi, 1966; Baranova, 1984). This was found to be most evident in the Plescheevo Lake. Before introduction of zebra mussel into the lake, there were two local forms of roach: one, inhabited coastal zone, was characterized by comparatively high growth rate and was feeding predominantly on the mollusks of g. g. *Valvata* and *Bithynia*, plus larvae of some mass chironomids, inhabiting zone of macro vegetation. The pelagic zone of the lake was inhabited by slow-growing form of roach, feeding on zooplankton and during spawning of cisco on its eggs (Poddubnyi et al., 1989). After introduction of zebra mussel in the lake in 1986 (Zhigareva, 1992), the roach having high plasticity of feeding habits and powerful pharyngeal teeth turned to feeding on zebra mussel. This was accompanied by increase in its growth rate and maximal size. In 1991 (i. e., 6 years after introduction of zebra mussel in the lake) these mollusks were found in the intestines of only 60% of roach, maximal length of which did not exceed 23.9 cm (Kasyanov and Iziyurnov, 1995). In 1996 the proportion of roach feeding on zebra mussel increased up to 77% and the fish's maximal length increased to 33 cm (Scherbina, 1999), i. e. after 5 years it was increased on almost 10 cm.

In the lake Plescheevo roach turns to feeding on zebra mussel and some other mollusks after reaching the length of more than 15 cm, which is related according to N. O. Lange (1967) to change of the third and the last form of

Table 3

**Structure of intestine content composition in different size groups of roach, *Rutilus rutilus*,
from the Lake Pleschevo in 1996**

Parameters	Size group of roach, cm						
	12—15	15.1—18	18.1—21	21.1—24	24.1—27	27.1—30	30.1—33
Minimal and maximal fish weights, g	30-40	45-80	80-140	125-210	165-350	280-415	385-540
Number of fish studied	11 (7)	11 (10)	18 (11)	16 (10)	16 (13)	7	6
General consumption index, ‰ ₀₀₀	6.7±1.4	44.3±8.1	66.9±11	171.4±32	249.9±31	234.8±36	284.7±42
Specific consumption index for dreissena, ‰ ₀₀₀ *	$\frac{0}{0}$	$\frac{37.32}{84.2}$	$\frac{62.61}{93.6}$	$\frac{107.83}{62.9}$	$\frac{241.04}{96.4}$	$\frac{234.15}{99.7}$	$\frac{284.40}{99.9}$
Mean number of dreissena consumed, ind. dreissena / ind. fish	0	5.1	19.4	45.5	45.6	45.9	50.7
Proportion of dreissena, %	0	60	55	80	100	100	100
Mean weight of consumed dreissena, mg	0	24.3	35.3	49.2	121.6	176.7	262.1
Mean weight of consumed dreissena, mm	0	4.7	5.7	6.5	8.1	11.0	13.4
Minimal and maximal number of consumed dreissena, ind. dreissena / ind. fish	0	1—33	1—59	1—160	1—259	8—87	12—83

Notes: * top — mean value of specific dreissena consumption index, bottom — % of total consumption index.

pharyngeal teeth. After that roach is able to crush shells and to consume mollusks. In the elder age groups of roach (exceeding 24 cm in length) the frequency of presence of zebra mussel in the intestines reaches 100%, specific consumption index consists of 96.4—99.9%% of total consumption index (Table 3).

It was revealed that as early in the spring as in March, i.e. under the ice cover, roach starts to consume zebra mussel. In April, the rate of consumption increases considerably and reaches its maximum during the summer time (Table 4).

Table 4

Seasonal dynamics of roach (*Rutilus rutilus* L.) feeding intensity in the Rybinsk reservoir, in 1997—1999

Month	Number of studied fish	Percentage of feeding fish	Consumption index, ‰ [*]
Март	148 (27)	18	64.15
Апрель	104 (57)	55	68.40
Июль	12 (11)	92	99.68
Август	38 (38)	100	295.43
Сентябрь	10 (5)	50	172.00

Note. In parentheses, the number of fish having food in their intestines; * — mean value of the consumption index calculated only for feeding fish.

In 80s to 90s dreissena biocenoses occupied about 25% of the deep bottom area in the Rybinsk reservoir. In early 80s mean biomass of zebra mussel in these biocenoses consisted of 594.8 g/m². In early 90s it increased up to 1341.8 g/m². Taking into the account the area occupied by dreissena biocenoses and its average biomass, calculated total zebra mussel biomass consisted of 732623 tons, 60% of which (i.e. 439574 tons) were below 20 mm in size, i.e. were subject to consumption by roach (Scherbina, 1999). If to accept yearly average P/B coefficient to be equal to 2.1, the coefficient of mollusk consumption of 50% and feeding coefficient of 10, then calculated potential molluscivorous fish production in the Rybinsk reservoir may reach 46155 ton only due to zebra mussel contribution. If average yearly P/B coefficient is equal to 2.1, coefficient of mollusks consumption of 50% and feeding coefficient of 10, then potential fish productivity of molluscivorous fish in the Rybinsk reservoir may reach 46155 tons only due to the dreissena contribution.

Experimental studies carried out in 1991—1992 revealed that different densities of zebra mussel in mesocosms (1.5 m³ in volume) had different impacts upon bottom community structures, especially during the first half of experiments (Scherbina, 2001a). In the mesocosms with zebra mussel biomass of 0.5 kg/m² in comparison with mesocosms without zebra mussels at all, the dynamics of main macro zoobenthos groups, of trophic structure, of dominant

species and of some other parameters did not differ significantly. At the same time, these parameters were different in the mesocosm having zebra mussel biomass of 1.5 kg/m^2 (Figure 2).

Significant increase in the quantitative parameters in the latter variant is due to zebra mussel filter feeding. Filtration results in active inflow of organic matter into bottom sediments, in the form of agglutinates and feces serving as food for scavengers, on which slow-moving predatory leeches feed, in turn. During the first half of experiment, as the dominant in terms of abundance and biomass, were the heterotopous species, mainly chironomid larvae invaded mesocosms after they were filled with water. The dynamics of the aboriginal species in different variants of the experiments did not differ significantly (Figure 2).

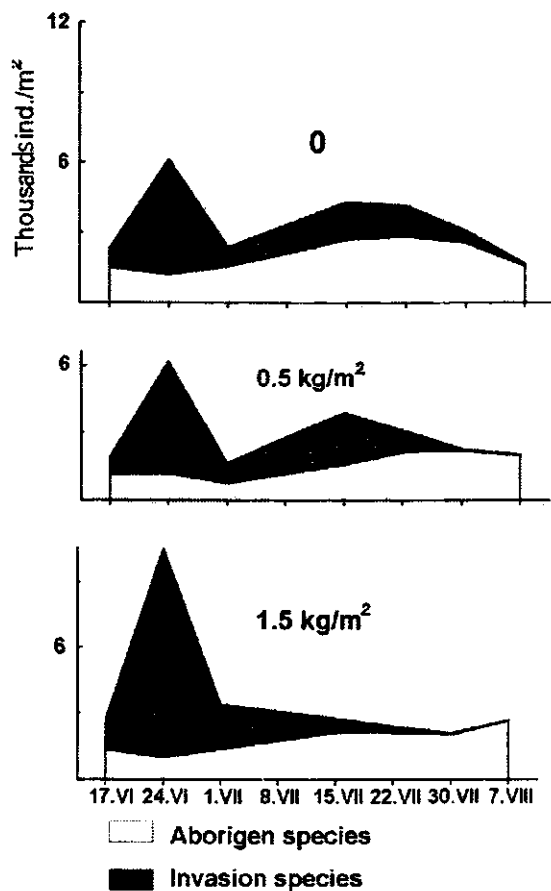


Figure 2. Dynamics of abundances of main macrozoobenthos groups in different variants of experimental mesocosms

Caspian polychaete *Hypania invalida* for the first time was found in small cove of the Ivankovo reservoir in summer 1989 (Scherbina et al., 1997). In 1991—1992 its biomass on some habitats reached 65—96 g/m². The highest biomass of this species, 125 g/m² was recorded in the riverine part of the Gorky reservoir within the dreissena biocenosis, at depth of 13 m. High biomass of this polychaete in the Ivankovo and Gorky reservoirs evidences its successful self acclimatization. It is worth noting, that the values of the maximal abundance and biomass of this species in the Gorky and Ivankovo reservoirs are considerably higher than in the other Volga River reservoirs (Table 5). In summer 1993 *H. invalida* was recorded for the first time in the Moskva River (L'vova et al., 1996).

The studies revealed that the individual lengths, weights and fecundities of *H. invalida* increased significantly when this species was moving northwards (Scherbina, 2001 b). Cases (dwelling tubes) of this polychaete are either situated within druses, between shells of zebra mussel or rise by 1/3 above the bottom. These features make the polychaete available for consumption by many benthivorous fish species. In the intestines of roach and bream (*Abramis brama* L.), caught within the dreissena biocenosis in the Gorky reservoir, 40 to 80 specimens of *H. invalida* having length of 5—25 mm, were found. In the bream intestines from the Kuybyshev reservoir the number of consumed polychaetes reached 160—180 specimens.

Table 5

Maximal number (N) and biomass of polychaete *Hypania invalida* in the some Volga reservoirs

Location of sampling station, year	Type of bottom sediments	N, ex/m ²	B, g/m ²	Reference
<u>Saratov Reservoir</u> , Lacustrine part, 1979.	Gray silt	1400	—	Dzyuban and Slobo-dchikov, 1980
<u>Kuybyshev Reservoir</u> , lower part, channel, 1978.	Gray silt	1280	—	<i>ibid</i>
Tetiyushski part, channel, 1984.	Gray silt	4727	35.54	Milovidov, 1986
Sviyazhskiy bay, 1995.	Sandy silt	1320	8.32	Kalaida, 1996
<u>Gorky Reservoir</u> , Downstream of Ples town, channel, 1992.	Sand + dre- issena	14550	125.4	Scherbina, 2001b
<u>Ivankovo Reservoir</u> , Village Lisitsy, channel, 1992.	Sand + dre- issena	15850	96.6	<i>ibid</i>

As it was noted above, in 1962—1964 two gammarid species from the lake Baikal basin were intentionally introduced in the Gorky reservoir. Among these species *Gmelinoides fasciatus* was successfully acclimatized all over the reservoir

(Ioffe, 1968). The main reason for this intentional introduction was the absence from the Upper Volga reservoirs of the Ponto-Caspian amphipods, that are very abundant in the Low and Middle Volga basins. Only in 1956, in the Gorky reservoir solitary finding of *Pontogammarus sarsi* (Sow.) was recorded (Mordukhay-Boltovskoy, 1961). For the whole period of 1957 to 2001 (during 1985 to 2001 the author of the present article participated all expeditions ran by IBIW RAS), only one crustacean, an isopod, *Asellus aquaticus* L. was found in the benthos of the Gorky reservoir. The same species is the only crustacean found in the benthos of the Kotorosl River, the Gorky reservoir tributary (Danilov and Semernoy, 1985). In this aspect it sounds doubtfully that *G. fasciatus* after its invasion to the Gorky reservoir contributed to drastic decrease of abundance of local amphipods of the Caspian origin, as it was stated by V. Panov et al. (2001). For the first time in the Rybinsk reservoir *G. fasciatus* was found in spring 1986 during complete benthological study. At that time, 18 transects were studied and this species was found only near Shumarovskiy island. During similar study in 1990 this amphipod was registered at all transects within the reservoir, in mouth sections of many Rybinsk reservoir tributaries and in the Sheksna River upstream of Cherepovets city. Earlier, the sand-stony North-Eastern coast of the Rybinsk reservoir, up to the depth of 4 m presented a «desert» inhabited only by sparse specimens of chironomid larvae and naidid oligochaetes. In 1990 the base of the abundance and biomass of zoobenthos here formed by *G. fasciatus*. In 1994 this amphipod was recorded in the Beloye Lake (Scherbina et al., 1997). The study into benthic communities of the Upper Volga reservoirs carried out in 1999–2001 revealed that nowadays *G. fasciatus* is the only representative of the amphipods on stony-sand habitats in coastal zone, in the zone of higher aquatic plants and in the vast majority of small tributaries of the River Volga and the Upper Volga reservoirs.

Usually, under typical conditions *G. fasciatus* prefers undergrowths of higher aquatic plants and can be rarely found on the depths below 2–3 m. At the same time, in the dreissena biocenoses it could be found at the depths of 6–15 m. Its maximal, for the Rybinsk reservoir, biomass (25 g/m²) was recorded in the main part of the water body in dreissena biocenosis at depth of 6 m. Since its arrival in the Upper Volga reservoirs this amphipod is a constant component in the food of younger age groups of perch (*Perca fluviatilis* L.), white bream (*Blicca bjorkna* L.), roach and some other benthivorous fish, feeding in the macrophytes and in dreissena biocenoses. For example, in the stomachs of ruffs (*Acerina cernua* L.) caught in summer 2001 in the Beloye Lake (the River Vogoba mouth) 67 to 135 specimens of *G. fasciatus* were found, having lengths of 3 to 10 mm. Only solitary specimens of chironomid and caddis flies larvae were also noted.

In conclusion. Maximal abundance and biomass of bottom species-invaders coincide with dreissena biocenoses. The excreta of zebra mussels provides food and building materials for cases (dwelling tubes). Majority of benthic invader invertebrates play significant role in the Upper Volga basin providing food for commercially important fish and being a component of a system of water self-purification.

References

- Baranova V. V. Growth of roach *Rutilus rutilus* (L.) (CYPRINIDAE) in water bodies of the Upper Volga river // *Vopr. Ikhtiologii*, 1984, v. 24, 253—257 (in Russian).
- Berdichevskiy V. V., Karpevich A. F., Lokshina I. E. Result and efficiency of (intentional) acclimatization of fish and invertebrates in the water bodies of the USSR for the 15 years // In: *Acclimatization of fish and invertebrates in the water bodies of the USSR*, Moscow: Nauka, 1968, 5—28 (in Russian).
- Danilov V. V., Semernoy V. P. Biocenological characteristics of the bottom communities of the River Kotorosl // In: *Biocenology of rivers and lakes of the Volga River basin*, Yaroslavl: YarGU publishing, 1985, 3—23 (in Russian).
- Dziyuban N. A., Slobodchikov N. B. *Hypania invalida* (Grube, 1860) in the Volga River reservoirs and a hydrobiological monitoring // *Gidrobiol. Zhurn.*, 1980, v. XVI, 56—59 (in Russian).
- Ioffe Ts. I. The review of fulfilled works on (intentional) acclimatization of fish food invertebrates in reservoirs // In: *Improvement and increase of fish feeding conditions in the USSR inland waters. Proc. of GosNIORKh*, 1968, v. 67, 7—29 (in Russian).
- Kalaida M. L. On acclimatization of polychaetes in the Kuybyshev reservoir // In: *Proc. of VII Congress of RAS Hydrobiological society*, Kazan, 1996, v. 1, 189—192 (in Russian).
- Karpevich A. F. Theory and practice of acclimatization of aquatic organisms. Moscow: Pischevaya Promyshlennost, 1975, 432 p. (In Russian).
- Kasyanov A. N., Iziyumov Yu. G. On studies into growth and morphology of roach (*Rutilus rutilus*) in lake Pleschevo in relation to dreissena introduction // *Vopr. Ikhtiologii*, 1995, v. 35, 546—548 (in Russian).
- Lange N. O. Structure and development of pharyngeal teeth in roach, vobla and taran in relation to peculiarities of their ecology // In: *Morphological analysis of fish development*, Moscow: Nauka publishing, 1967, 163—177 (in Russian).
- Lukin E. I. Leeches, v. 1. Leeches of fresh and brackish water bodies // In: *Fauna of the USSR*, Moscow: USSR RAS publishing, 1976, v. 109, 484 p. (In Russian).
- L'vova A. A., Paliy A. V., Sokolova N. Yu. The Ponto-Caspian invaders in the River Moskva within the city of Moscow // *Zool. Zhurn.*, 1996, v. 75, 1273—1274 (in Russian).
- Milovidov V. P. Distribution of a polychaete *Hypania invalida* Grube in the Kuybyshev reservoir // *Rybnoye Khoziyastvo*, 1986, v. 3, 39—40 (in Russian).
- Mordukhay-Boltovskoy Ph. D., Dziyuban N. A. and Ts. I. Ioffe. Changes in the Volga River fauna under influence of anthropogenic factors // In: *Second conference on studied of water bodies of the Volga basin «Volga-2»*, Borok: USSR RAS publishing, 1974, 7—11 (in Russian).
- Orlova M. I., Starobogatov Ya. I., Biochino G. I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and the northern Caspian Sea: further invasion per-

- spectives for the Baltic Sea region // In: Research across boundaries. Copenhagen, 2000, 194.
- Panov V. E., Berezina N. A., Timm T. Invasive history of the Baikal amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebbing and possibilities of its further distribution in Holarctic // In: Abstracts of Russian-American Symp. on Invasive Species, Borok, August 27—31, 2001. Borok, 156—157 (in Russian).
- Poddubnyi A. G., Malinin L. K., Kiyashko V. I., Strelnikov A. S. Fishes // In: The lakie Plescheevo ecosystem. Leningrad: Nauka, 1989, 181—212 (in Russian).
- The Rybinsk reservoir and its life*, Leningrad: Nauka, 1972, 364 p. (In Russian).
- Scherbina G. Kh. The role of dreissena in feeding of different size groups of roach in the lake Plescheevo // In: biological resources, their state and use in the Upper Volga basin, Yaroslavl: YarGU, 1999, 134—140 (in Russian).
- Scherbina G. Kh. The influence of a mollusk, *Dreissena polymorpha* (Pall.) on macrozoobenthos structure in the experimental mesocosms // *Biologiya Vnutrennikh Vod.*, 2001 a, v. 1, 63—70 (in Russian).
- Scherbina G. Kh. Self acclimatization of a Caspian polychaete *Hypania invalida* (Grube, 1860) in the Upper Volga basin // *Zool. Zhurn.*, 2001 b, v. 3, 278—284 (in Russian).
- Scherbina G. Kh., Arkhipova N. R., Bakanov A. I. On changes in the zoobenthos biodiversity in the Upper Volga and Gorky reservoirs // In: Problems of biodiversity of the Volga basin aquatic organisms. Zooplankton, zoobenthos. Togliatti: IEVB, 1997, 108—114 (in Russian).
- The Volga and Its Life* F. D. Mordukhai-Boltovskoy (ed.), Leningrad: Nauka, 1978, 348 p. (In Russian).
- Zhgareva N. N. Composition and distribution of fauna of macrovegetation undergrowths in the lake Plescheevo // In: Factors and processes of eutrophication of the lake Plescheevo, Yaroslavl: YarGU, 1992, 95—105 (in Russian).

PRESENT STATE OF BIODIVERSITY FORMING, INVASIONS IN FRESHWATERS OF NORTH-EASTERN FENNOSCANDIA

Yakovlev V. A.

*Kazan state university,
Kremlevskaya St., 18, 420008, Kazan, Russia,
E-mail: Valery.Yakovlev@ksu.ru*

Modern composition and other features of the freshwater zoobenthos fauna in north-eastern Fennoscandia are depended on historical, climatic, landscape and microhabitat factors. During the postglacial period many freshwater benthos and nectobenthos species have settled in inland waters of the Arctic and sub-Arctic regions, adapted for the more severe conditions (Starobogatov, 1970; Timm, 1983; Popchenko, 1988 et al.). Nowadays, the reduction of a role of native species and, vice-versa, moving of eurybiotic alien species from sub-Arctic and northern taiga areas is obvious. The aim of present study was an attempt to reveal the basic pathways and causes promoting changes in a fauna of north-eastern Fennoscandia and of invasion of species, boreal limits of which are to the south of the Polar circle.

The north-eastern Fennoscandia is situated down behind the Polar circle between latitudes 66° and 69°. Deficiency of heat, weak development of a soil cover and vegetation, formation of a surface waters in conditions of high humidity and other natural features in the northern regions cause low mineralization and low content of nutrients in surface waters. On ionic composition of surface waters correspond to the hydrocarbons-calcium and hydrocarbons-sodium types. The structure and functioning of biological communities in north freshwater ecosystems are adapted to specific to region environment condition. It is characteristic for water ecosystems low species diversity, simple trophic structure. All these factors determine the extremely sensitivity of water ecosystems to the anthropogenic disturbances (Moiseenko, Yakovlev, 1990).

The Murmansk region is noun with very high industrial activity and population in comparison with other northern territories. Many formerly oligotrophic lakes of the Murmansk Region has been experienced to eutrophication and contamination (toxification) owing to domestic sewage's, industrial activity in the water basins during last 5—60 years. Mainly sewage waters from the apatite-nefeline enrichment factories of «Apatit» Company from the «Pechenganikel» and «Severonikel» non-ferrous smelters cause anthropogenic load on water ecosystems. Acidification of surface waters by atmospheric sulfur dioxide deposition and natural acidity especially in peatland areas with high concentration of dissolved organic acids is considered an important ecological problem in northern Finland (Acidification..., 1990), Sør-Varanger area

(Norway) and in some areas of Murmansk region. Thermophication was indicated in the warm water drainage canal from the Kola NPS, and in Molokh-naya Bay of Imandra Lake (Moiseenko, Yakovlev, 1990).

Invertebrates were sampled in littoral, deep parts of lakes and in water courses using an Ekman dredge or by kicking technique described by Frost et al. (1972). Samplings were performed in Murmansk region (Russia), Finnish Lapland and north-eastern part of Norway from more than 600 small lakes, their supplementary streams, large lakes (Imandra, Lovozero, Umbozero), and rivers (Lotta, Panoy, Varsuga, Umba, Kola and others) in 1980—1996.

A total of 608 benthic and nektobenthic invertebrate taxa of various level, including 502 species were identified in the whole material, and 441 species and forms of invertebrates were registered by us (Table 1).

Table 1

Faunistic composition (species and forms) of freshwater benthos invertebrates in north-eastern Fennoscandia

Taxa group	Murmansk Region	Finnish Lapland	North-eastern Norway	Portion (%) from European fauna (Illies, 1978)
Oligochaeta	20	6 ¹⁾	11	?
Hirudinea	5	4	2	18
Gastropoda	10	12	6	10
Bivalvia	14 ¹⁾	6 ¹⁾	9 ¹⁾	?
Isopoda	0	1	1	?
Mysidacea	1	0	0	?
Amphipoda	1	1	1	?
Ephemeroptera	35	24	23	25
Plecoptera	24	22	20	10
Odonata	11	9	0	20
Heteroptera	7 ¹⁾	2 ¹⁾	6 ¹⁾	?
Coleoptera	29 ¹⁾	11 ¹⁾	8 ¹⁾	?
Sialidae	3	5	4	83
Trichoptera	96 ¹⁾	38 ¹⁾	23 ¹⁾	?
Chironomidae	140 ¹⁾	— ¹⁾	79 ¹⁾	10
Others	6	2	2	—
Total	402	143 ¹⁾	195 ¹⁾	?

¹⁾ The identification in species level was performed not always.

As a whole, invertebrate species list testifies to a rather high diversity of freshwater fauna in the region. The fauna is compounded by the species with the European-Siberian and Palaearctic distribution (Table 2).

Table 2

**Zoogeographical composition of freshwater zoobenthos invertebrates
in north-eastern Fennoscandia ¹⁾**

Taxa group	Cosmopolite	Holarctic and palaeartic		Europe-Siberian	
		occurring everywhere	northern	occurring everywhere	northern
Oligochaeta	10	6	1	—	1
Hirudinea	1	3	—	1	1
Mollusca	—	5	1	16	5
Ephemeroptera	—	6	3	19	13
Plecoptera	—	1	5	20	3
Odonata	—	1	1	7	8
Hemiptera	—	—	2	5	2
Coleoptera	—	—	7	14	9
Sialidae	—	—	—	2	3
Trichoptera	—	21	8	67	10
Chironomidae	—	29	9	58	38
Others	—	1	3	1	1
Total species (%)	11 (3%)	73 (17%)	39 (9%)	210 (49%)	94 (22%)

¹⁾ According to Jadin, 1940, Lakes..., 1974, Biological..., 1975, Invertebrates..., 1984, Nøst et al., 1986; Baekken, Aanes, 1990).

Eleven cosmopolitan species are presented exclusively by the annelids. The share of the typically stenothermic arctic species is insignificant (<3%). Approximately 31% of all species have wide distribution in northern regions of Eurasia and America (circumpolar, north-alpine, hypoarctic etc.). The shares of northern species are maximal in a fauna of insects (mayflies — 39%, chironomids — 35%, stoneflies — 28% and caddis flies — 18%) and it is minimal for the entirely homotopic habitat species and especially annelids (11%). The last fact quite confirms the earlier made conclusions about reduction of species diversity of the annelids in northern direction (Starobogatov, 1970; Popchenko, 1988).

It was documented for the terrestrial animals (Tchernov, 1978) an introduction of synanthropic species into the northern regions takes place during the present period. Invasion of the alien species into Arctic regions is become also easier, probably owing to a global rise in air temperature. Opportunities of invasion of birds, mammals and hexapods in the Arctic regions is facilitated, probably, owing to global increase of temperature, and also increase of density, a man migration. The representatives of sub-arctic and boreal fauna more often occur in Arctic regions. The similar phenomena are observed in a

fauna of the arctic inland waters, where the role of eurytopic species grows, their areas dilate in northern direction (Lastochkin, 1947; Popchenko, 1988; Vechov, 1989).

The main cause promoting northern distribution of freshwater species with the more southern origin is connected to anthropogenic changes of water ecosystems (Nikolaev, 1985 et al.). Invasions by alien species of northern regions are promoted by a gradual smoothing of latitude heterogeneity of some chemical characteristics of surface waters. An increase of the concentration of polluting matters, a water mineralization, and trophy degree are observed not only near to the industrial enterprises and towns, as well as everywhere in the Murmansk region (Moiseenko et al., 1996).

Tubificidae worms (*Tubifex tubifex*, *Limnordillus hoffmeisteri*, *Potamo-trix hammoniensis*), chironomids (*Chironomus*) prevail in benthic communities of polluted waters near to the industrial plants and large settlements and towns within the Murmansk region. Polluted waters are characterized by low number of species, particularly among the relicts (*Mysis relicta*, *Monoporeia affinis*) and sensitive groups i.e. stoneflies, mayflies, and Tanytarsini chironomids (Yakovlev, 2000). The dramatic changes in communities of the remote areas owing to the anthropogenic acidification and atmosphere deposition of heavy metals are also remarkable (Yakovlev, 1999).

Approximately 20 oligochaeta, gastropoda, stonefly, mayfly and dragonfly species were found in our samples from localities in north-eastern Fennoscandia, i.e. outside their continuous areas, extending lower of the Polar circle. Earlier was considered that oligochaeta worm *Pothamo-trix hammoniensis*, as well as some representatives of genus's *Isochaetides* and *Lamprodrilus* do not meet in territory of Murmansk region. Probably, they were not marked earlier mainly owing to lack of the large-scale collecting in region. Invasion of *P. hammoniensis* in the Imandra Lake basin we explain first of all with pollution and other anthropogenic factors.

Construction of canals, reservoirs, i.e. so-called «invasion corridors» facilitates to introduction of boreal species into the Arctic regions. Large rivers in territory of northeast Fennoscandia, such as Niva, Tuloma, Lotta, Kovda, Pasvik, Kemi are regulated completely on all their length or particulate by cascades of the HPS dams. Decrease of water flow speed, some increase of temperature and concentration of organic matters in water, more abundant development of aqueous plants on shallows, characteristic for reservoirs promote migration of the species to high latitudes. The rivers flowing to the northern direction carry warm waters to the Arctic seas. Animals fetch down far into of the tundra zone with warm waters, whereas the northern limit of their geographic range generally circumscribed to a northern taiga. For example, isopod *Asellus aquaticus* considered to be a common species in forest lakes of central and western areas in Norway (Okland, 1979), boreal Finland, south-western part of the Murmansk region, and does not occur within the Kola Peninsula. At the same time isopods were found in the Pasvik River on distance of 30—40 km from river mouth into the Barents Sea (Figure 1).

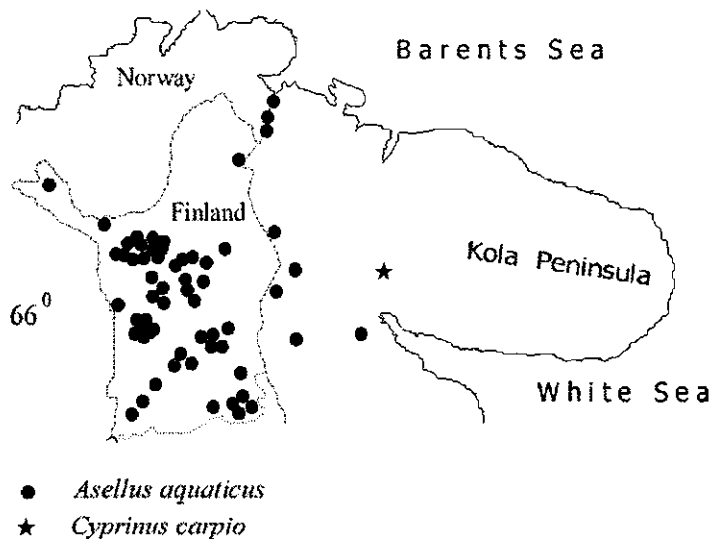


Figure 1. Localities where isopod *Asellus aquaticus* and common carp *Cyprinus carpio* were found in the north-eastern Fennoscandia

Intentional introduction or casual introduction of new species also can be the cause of appearance of alien species. For example, the Far East decapoda crab (*Paralithodes camchatica*) and the salmon fish (*Oncorhynchus gorbusha*) were successfully introduced into the Barents and White seas (Gorelov, 2000). Local population of common carp fish (*Cyprinus carpio*) exists, probably, temporarily, in the Imandra Lake from the beginning 80 years (Moiseenko, Yakovlev, 1990; Lukin, 1999). The attempt of fishpond cultivation of carp as it was done with an rainbow trout (*Salmo irideus*) in a cooling area close to the Kola NPS has not finished by success. Occurring in the open lake carps have found suitable conditions — optimum water temperature in the warm water discharge canal of the Kola NPS (above on 10—15° C than in lake).

Common in high-mountainous streams and rivers of moderate zone of Europe species, e.g. mayflies and stoneflies occur in northern regions both in the water currents, and in littoral zones of the lakes. Plecopterans *Nemoura* spp. and *Diura nanseni*, ephemeropterans *Leptophlebia marginata*, *L. vespertina*, *Prarleptophlebia cincta*, *Heptagenia fuscogrisea*, *H. sulphurea*, *Ephemerula vulgata*, *Baetis rhodani*, *Centroptilum luteolum*, *Siphonurus alternatus* and other species occur in brown-water of forest and tundra lakes. In severe deep zones of large lakes fauna is presented with the more conservative complexes from oligochaeta worms, relict mysids and amphipods, chironomids and *Pisidium* mussels. The southern immigrants inhabit this biotope rarely (Nikolaev, 1985). They also are not found in high-mountain lakes.

Many of alien species are eurybiotic, capable to adapt for new northern con-

ditions, or they are narrow specialized organisms, as, for example, species from high-mountainous reservoirs in moderate regions of boreal hemisphere. In the northern regions they inhabit more congenial for them shallow zones and protected from wave lakeshores. Warmer water on shallow waters, luxury water plants and other factors create more optimum condition. The non-native species seem to be having comparatively higher vitality and ability to reach mass abundance, apparently, can supersede from initial communities native species. It is quite possible to predict that the increase of an anthropogenic load in various forms will result in the further changes in freshwater species composition, community structure and function, especially in the advanced industrial regions, such as Kola North.

References

- Acidification in Finland*. P. Kauppi, P. Anttila and K. Kenttämies (eds). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1990, 1237 p.
- Baekken T., Aanes K. J. Bruk av vassdragets bunnfauna i vannkvalitetsklassifisering // In: Nr 2A. Forsuring, NIVA Rapport, 2000, 46 (In Norwegian).
- Biological productivity of northern lakes*. Lakes Zelenetskoe and Akulkino. 1975, v. 2. Zool. Inst. AS USSR, Leningrad: Nauka, 1975, 182 p. (In Russian).
- Frost S., Hurn A., Kershaw W. E. Evaluation of a kicking technique for sampling stream bottom fauna // Can. J. Zool., 1972, v. 49, 167—173.
- Gorelov V. K. Some theoretical and practical aspects of the water organisms acclimatization // In: Species introducers in the European seas in Russia, Apatity, 2000, 23—34 (In Russian).
- Illies J. *Limnofauna Europea*. Stuttgart, 1978.
- Invertebrates of Inari, Lapland, Finland* // Kevo notes, № 7, 1984.
- Jadin V. I. Fauna of rivers and water reservoirs // Proc. Zool. Inst. AS USSR, 1940, v. 5, № 3—4, 519—992 (in Russian).
- Lakes of various landscapes of the Kola Peninsula* // In: Drabkova V. G. and Slepukhina T. D. eds., v. 1, Leningrad: Nauka, 1974, 235 p. (In Russian).
- Lastochkin D. A. Value of paleogeography for modern distribution of a freshwater fauna // Zool. Zhurn, 1947, v. 27, № 2, 186—187 (in Russian).
- Lukin A. A. Accidental introduction of carp in the Imandra Lake (Kola Peninsula) // Vopr. Ichthyology, 1999, v. 39, № 3, 514—515 (in Russian).
- Moiseenko N. I., Rodushkin I. V., Dauvalter V. A., Kudryavtseva L. P. Formation of surface water quality and lake bottom sediments in condition of anthropogenic loads on water catchments within the Arctic area, Apatity, 1996, 264 p. (In Russian).
- Moiseenko T. I., Yakovlev V. A. Anthropogenic transformations of water ecosystems in Kola North, Leningrad: Nauka, 1990, 224 p. (In Russian).
- Nikolaev I. I. Some aspects of ecology of spontaneous distribution of hydrobionts // Proc. of GosNIORKh, 1985, v. 232, 81—89 (in Russian).
- Nøst T., Aagard K., Arnekleiv J. V., Jensen J. W. Vassdragsregulering og ferskvannsinvertebrater. En oversikt over kunnskapsnivaet // In: Økoforsk utredning, Trondheim, 1986, 180 p. (In Norwegian).

- Økland K. A. Localities with *Asellus aquaticus* and *Gammarus lacustris* G.O. Sars in Norway, and a revised system of faunistic regions // SNSF Teknisk Notat, 1979, 49/79, 1—64.
- Popchenko V. I. Freshwater oligochaetes of Northern Europe. Leningrad: Nauka, 1988, 287 p. (In Russian).
- Starobogatov Ya. I. Mollusk fauna and their zoogeographical distribution in continental reservoirs of world, Leningrad: Nauka, 1970, 370 p. (In Russian).
- Tchernov Ju. I. Environment and community of tundra zone // In: Communities of North and Man, Moscow: Nauka, 1985, 8—22 (in Russian).
- Timm T. E. Ecology of geographical diffusion of freshwater Oligochaeta (on an example of a fauna of North-West of the USSR). Thes. of Doct. Dissertation, Leningrad, 1988, 46 p. (In Russian).
- Vechov N. V. Distribution and biotopical allocation Diaptomidae copepoda crustaceans in waters of sub-arctic Europe region // Vestnik Zool., 1989, № 5, 52—56 (in Russian).
- Yakovlev V. A. Acidity of small lakes in Finnish Lapland-based on aquatic macroinvertebrate studies in 1993—1995, Rovaniemi: Kaupungin painatuskeskus, 1999, 48 p.
- Yakovlev V. A. Recent state of *Monoporeia affinis*, a malacostracan glacial relict species in the Imandra lake of the Kola Peninsula, Russia // Crangon, 2000, v. 4, 71—78.

FISH

WEB-SITE AND DATABASE «FRESHWATER FISHES OF RUSSIA»: A SOURCE OF INFORMATION ON THE CURRENT STATE OF THE FAUNA

Bogutskaya N. G., Naseka A. M.

*Zoological Institute RAS,
199034, St. Petersburg, Universitetskaya nab. 1, Russia,
E-mail: office@zin.ru*

The goal of this project is to design and develop an electronic publication, «A review on the freshwater fishes of Russia», on the server of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences in the form of interactive multimedia information retrieval system.

There are a number of reasons behind the decision to create this kind of system. The primary reason is to synthesize data on the biological diversity of freshwater fishes of the extensive territory of Russia. For almost 100 years the publications by Leo Berg have been the manual for several generations of Russian ichthyologists though the last edition of his «Fishes of fresh waters of USSR and adjacent countries» was published more than 50 years ago (Berg, 1948; 1949). Besides some regional check-lists and reviews (Bogutskaya & Naseka, 1996; Pavlov et al., 1999; Slyn'ko et al., 2000; Sheiko & Feodorov, 2000; Shed'ko, 2001; Chereshnev et al., 2001; Sideleva, 2001;), which have been produced recently, no one summarizing monograph has appeared since that time. In Europe outside Russia, the situation is not much better. As it is mentioned by Maurice Kottelat (1997, 1998), the systematics and nomenclature of European freshwater fishes is in a chaotic state without equivalent elsewhere. This author published «An heuristic check-list of freshwater fishes of Europe» but «exclusive of former USSR» (Kottelat, 1997). Almost at the same time an annotated check-list of cyclostomata and fishes of the continental waters of Russia (Annotated check-list..., 1998) was published. However, this is a very preliminary brief publication with a lot of larger or smaller factual, technical and methodological inaccuracies. So, to update data based on current systematic research and advanced methodology seemed to be the barest necessity.

Another important reason is to use advanced technology, software and telecommunication resources to allow the data to be presented in various formats (e.g. text, images, and even video).

The main technical objective was to use advantages of both a database and the Web, which have a lot of characteristics in common. Databases handle large amounts of structured information, can change quickly, have tools to manipulate their data, contain meta-data, are often shared across time and space, contain multiple instances of similarly-structured data, and database data can be selected and displayed in different ways. The Web can manage large amounts of data and has tools to manipulate its data; web data change quickly, need to be selected and displayed in different ways; web pages contain meta-data and are often shared across time and space.

Integrating the database with a web site makes possible using a database to publish data on the Web, to share data, to keep web pages up to date.

The availability of the database «Freshwater fishes of Russia» on the server of the Zoological Institute will allow unlimited access to all interested users.

The present Information System is designed as a digital zoological monograph based upon a data hyperbase using wide potential of hypertext. By the present, our hyperbase consists of two databases, taxonomic and bibliographic ones.

The core of the taxonomic database consists of one main table with 36 columns. The information deposited in the taxonomic database may be divided into three modules, or blocks: taxonomic (a scientific valid name, nomenclature, synonyms, other names), geographic (ranges and their changes due to dispersal, introductions or extirpation), morphological (diagnoses and descriptions).

The taxonomic module is the central one within our Information System. It is important to get scientific names right. No one will disagree with this. Information attached to the wrong species is actually misinformation and should rather not be published at all. The question of accuracy of species identification immediately concerns non-indigenous species. In some cases they are poorly known or unknown for locals and even ichthyologists.

The changing nature of classifications and scientific names makes it almost impossible to know under which species, genus, or even family names one will find pertinent information in the prior accumulated literature or in collections. Scientific names change for several reasons, which makes inventory especially difficult since information about a single taxon may be found under several scientific names. They are the valid name, the senior synonym, junior synonyms, previous combinations (only for species), and misspellings.

One of the principles of the Information System development is the possibility of quick reflecting changing taxonomic opinions. The main table of the taxonomic database includes a special system of mnemocodes and digital codes (the ZOOCOD system, see Lobanov, Smirnov, 1997) for compiling information for each of these names under a single name, which is considered at the moment to be the valid name. If the taxonomic status of a taxon changes, it is a very simple correction in the system of coding to compile again the entire complex of information but to a new name considered to be valid. Accord-

ingly, the list of genera and species generated from this taxonomic table into the web-site will get a respective change.

The web-site is under construction in parallel in two languages, English and Russian.

The main entrance into the nucleus of the site containing the most information is the list of species of Cyclostomata and fishes inhabiting the fresh and brackish water bodies of Russia (Bogutskaya et al., 2001). True marine forms, rarely or incidentally recorded from fresh or brackish waters, and Caspian marine forms have been excluded. The list comprises 365 species (379 in total, together with undescribed and doubtful ones) belonging to 148 genera, 38 families, and 14 orders. It reflects current taxonomy and the phylogenetic species concept applied, and includes all species newly described in the fauna of Russia.

It should be mentioned here that there are few alike but not similar information products. For example, FISHBASE2000 (Froese, Pauly, 2000) which is now available on-line in the Internet (www.fishbase.org). However, it contains data for all fish species and obviously detailed information can not be provided for each separate species.

The famous Catalog of Fishes (Eschmeyer, 1998) which is also available now from the web-site of the Californian Academy of Sciences. This site itself (www.calacademy.org/research/ichthyology) has some interesting information on the fish systematics. It is one of the best ichthyological sites in the world. But again, the contents and structure of information presented there are principally different from those to be displayed on our site (www.zin.ru/animalia/pisces), which is designed as a regional monograph.

Besides native species, information for twenty five species introduced from outside Russia («exotic» species), both failed and established, are given.

Data on recent distribution of all species gives an idea of the true scale of fauna transformations due to direct and indirect human impact. To our data, the number of species found out of their historical ranges (non-indigenous species) exceeds 105. This includes intentional introductions, unintentional introductions, incidental releases, natural invasions, invasions induced by unpremeditated introductions, natural dispersal, and so on. Intentional introductions were particularly intensive during 1958—1971. According to data by Karpevich (Karpevich, Bokova, 1961; Karpevich, 1998; and others), the number of translocations per year reached over 400, and the number of water bodies involved up to 370.

The contents and structure of the information to be presented on the web-site for each species from the list may be demonstrated today by the example of *Pseudorasbora parva*, a small invasive cyprinid, now widely spread in Palearctic.

Data for each species contain all components traditional for an ichthyological taxonomic review: the valid scientific name and vernacular names, the senior synonym and the original description with comments on nomenclature if necessary; the synonyms and main references; the diagnosis and de-

tailed morphological description (external morphology, sensory lateral line system, vertebral structure, skull, coloration, sexual dimorphism) linked with the species images and illustrations of characters; the description of the range linked with the distribution map.

The recent distribution of *Pseudorasbora parva* is an example of an incidental unintentional introduction. Its original range is in East Asia, from Amur and Korea to South China. It was brought together with planting stocks of Chinese carps to Khazakhstan, Uzbekistan and Kirgizia where it is now established in irrigational channels and lakes. In Europe, it was first recorded in 1961 in Romania. Then, it has spread upstream into many European countries: in 1967 it had already reached the Hungarian stretch of the Danube and in 1974 was first recorded in the Czechoslovakia. Later, in 1982, it was found in Austria and then in Germany, also in Slovenia. Besides the Danube, *P. parva* was reported in the Dnieper and Dniester. It was recorded from Lakes Skadar, Ohrid, Prespa and the Aliakamon in Greece. Through the Danube-Rhine canal it entered the western Europe: from France to Poland and Lithuania (Nieman River). It is found in Bulgaria and Thracean Turkey, in Aksu River in Anatolia. In Russia, it is widely spread in the Lower Don system, in Kuma and Terek Rives, and all over the lowland Kuban' drainage. The species now is also known from Iran and even Algeria.

This species invasion is only a single example among many others that emphasizes the necessity to identify and assess the invasive fish species within separate systems that pose the high risk of 1) successful transport between regions; 2) successful establishment within recipient ecosystems; and 3) potentially harmful for recipient ecosystems.

The bibliographic database is based on the information retrieval system ZOOBIB. This system was developed in the Zoological Institute by I. S. Smirnov and A.L. Lobanov (1997) within the System of Database Management FoxPro 2.0/2.5. It is rather simple and possesses some advantages. The system possesses a comfortable interface for data insertion which contains three fields of key words (geographic names, general terms and names of taxa); in case of a big number of key words to be inserted, here exists an additional unlimited field for key words; it is very useful in case of check-lists or fauna reviews, when a user needs to insert names of very many taxa, sometimes hundreds of them. The query of references is realized according to a simple request (any one character of the publication, for example, author's name or a part of a word from the title) or a complex request (combination of up to 16 key words). A list of references appears on the screen or is transferred to a printer. Using the ZOOCOD principles discussed above allows a user to get data on an individual specific taxon using any name from a certain number of names applied to this taxon. For example, *Phoxinus perenurus*, lake minnow, is known in the literature under more than 20 different names which are respectively inserted as key words in the bibliographic database. Using any one from these names, from the valid name to misspellings and typographic errors (*Cyprinus perenurus*, *Phoxinus jelskii*, *Phoxinus stagnalis*, *Phoxinus variabilis*, *Phoxinus altus*, *Phoxinus sabanejewi*, *Phoxinus percunurus*, *Moroco percunurus*,

Eupallasella percnura, *Eupallasella perenurus* and others), a user gets information linked to all of them. Besides this, the ZOOCOD principle connects data for taxa of the lower rank with taxa of the higher rank. Querying the database for information on taxa of superspecific level (genus, subfamily, family) a user will get references for both the taxon asked and the taxa included into it. For example, searching references on the Cyprinidae, a user will receive all references for its subfamilies, genera and species too.

At the moment, the bibliographic database already contains over 6000 records. This is only a small part of its supposed volume. The bibliographic database is planned to be translated into English and available on-line.

In general, the Information System «Freshwater Fishes of Russia» can be an efficient tool for summarizing data from different areas of theoretical and applied ichthyology, natural resource management and protection.

Acknowledgements

We are grateful to Dr. A. L. Lobanov and M. B. Dianov for their consultations and developing software for the project purposes, to T. I. Igoshina, A. L. Nemchinova and A. M. Komlev for technical assistance. The project is supported by a grant of the Russian Foundation for Basic Research, № 00-07-90304.

References

- Annotated check-list of Cyclostomata and Fishes of continental waters of Russia*, Moscow: Nauka, 1998, 220 p. (In Russian).
- Berg L. S. Freshwater fishes of USSR and adjacent countries, Moscow-Leningrad: Acad. Sci. USSR, 1948, v. 1, 1468 p. (In Russian).
- Berg L. S. Freshwater fishes of USSR and adjacent countries, Moscow-Leningrad: Acad. Sci. USSR, 1949, v. 2, 3, 469—1370 (in Russian).
- Bogutskaya N. G., Naseka A. M. Cyclostomata and Fishes of Lake Khanka (the Amur River system). Annotated check-list of species and comments on their taxonomy and zoogeography of the region, St. Petersburg: GosNIORKh publ., 1996, 89 p. (In Russian).
- Bogutskaya N. G., Naseka A. M., Komlev A. M. Freshwater fishes of Russia: preliminary results of the fauna revision // In: Zoological sessions (Annual reports 2000). Proceedings of the Zoological Institute RAS, 2001, v. 289, 39—50 (in Russian).
- Chereshnev I. A., Shestakov A. V., Skopetz M. B. Keys of freshwater fishes of the North-East of Russia, Vladivostok: Dal'nauka, 2001, 129 p. (In Russian).
- Eschmeyer W. N. Catalogue of fishes. San Francisco, 1998, 3 vols. 2905 p. — v. 1. Introductory materials. Species of fishes A-L. P. 1—958. — v. 2, Species of fishes M-Z. P. 959—1820. — v. 3. Genera of fishes. Species and genera in a classification. Literature cited and appendices, 1821—2905.
- Froese R., Pauly D., Editors. FishBase 2000: concepts, design and data sources //

- CD-ROM, ICLARM, Los Banos, Laguna, Philippines, 344 p. (www.fishbase.org).
- Karpevich A. F., Bokova E. N.* Translocations of fishes and aquatic invertebrates conducted in USSR in 1957—1958 // *Vopr. Ikhtiologii*, 1961, v. 1, № 3 (20), 552—563 (in Russian).
- Karpevich A. F.* Selected works: In two volumes. Acclimatization of hydrobionts and scientific basis for aquaculture, Moscow: Pamyatniki Istoricheskoy Mysli, 1998, v. 2, 870 p. (In Russian).
- Kottelat M.* European freshwater fishes // *Biologia (Zool.)*, 1997, v. 52 (suppl. 5), 1—271.
- Kottelat M.* Systematics, species concepts and the conservation of freshwater fish diversity in Europe // *Ital. J. Zool.*, 1998, v. 65 (suppl.), 65—72.
- Lobanov A. L., Smirnov I. S.* The principles of arrangement and using of classifiers of animals in the standard ZOOCOD // In: *Databases and computer graphics in zoological investigations. Proceedings of the Zoological institute*, 1997, v. 269, 73—75 (in Russian).
- Pavlov D. S., Savvaitova K. A., Gruzdeva M. A.* and others. The diversity of fishes from Taymyr Peninsula, Moscow: Nauka, 1999, 207 p. (In Russian).
- Shed'ko S. V.* List of cyclostomata and fishes of fresh waters of Primorsky Kray coast // In: *V.Y. Levanidov's Annual Mem. Meetings 1*, 2001, 229—249. (In Russian).
- Sheiko B. A., Feodorov V. V.* Cyclostomata and fishes // In: *Catalogue of vertebrates of Kamchatka and adjacent sea waters*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskiy Pechatniy Dvor, 2000, 7—72 (in Russian).
- Sideleva V. G.* List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of cottoid fishes // In: *New contributions to freshwater fish research. Proceedings of the Zoological institute*, 2001, v. 287, 35—71 (in Russian).
- Slyn'ko Yu. V., Kiyashko V. I., Yakovlev V. N.* Check-list of cyclostomata and fishes of the Volga basin // In: *Yakovlev V.N. (Ed.). Catalogue of plants and animals of water bodies of the Volga basin*, Yaroslavl: Izd-vo YaGTU, 2000, 252—277 (in Russian).
- Smirnov I. S., Lobanov A. L.* Specialised bibliographical system for zoologists — ZOOBIB // In: *Databases and computer graphics in zoological investigations. Proceedings of the Zoological institute*, 1997, v. 269, 131—132 (in Russian).

THE IMPACT OF ROUND (*NEOGOBIOUS MELANOSTOMUS*) AND TUBENOSE (*PROTERORHINUS MARMORATUS*) GOBIES ON GREAT LAKES NATIVE SPECIES

David J. Jude

University of Michigan, Center for Great Lakes and Aquatic Sciences,
501 East University Dr., Ann Arbor, MI 48109-1090, USA
E-mail: djude@umich.edu

Abstract

Round (*Neogobius melanostomus*) and tubenose (*Proterorhinus marmoratus*) gobies were transferred from the Black and Caspian Seas to the St. Clair River during 1990. Round gobies now occur in all the Great Lakes, several inland rivers, and have an access route to the Mississippi River. Tubenose gobies have been found in the St. Clair River, Lake St. Clair, Detroit River, western Lake Erie and most recently in Lake Superior. Round gobies have attained high abundances in many newly colonized areas with rocky substrate and zebra mussels. Round gobies have eliminated the native mottled sculpin *Cottus bairdi* where they overlapped, threaten endangered lake sturgeon by eating their eggs, and may impact lake trout spawning on reefs. A small darter *Etheostoma blennoides* has disappeared in Lake Erie and logperch *Percina caprodes* were reduced. Small round gobies eat invertebrates; larger fish eat zebra mussels and some fish. Consumption of zebra mussels provides a unique advantage to round gobies, as other fish do not eat them to any degree, while this contaminated food source can promote bioaccumulation of PCBs to top predators. Round gobies have recently invaded the deeper parts of the Great Lakes, where they have the potential to affect slimy *Cottus cognatus* and deepwater sculpins *Myoxocephalus thompsoni*. Round gobies will continue to expand and represent an unstudied threat to these ecosystems.

Introduction

Non-indigenous species have become prominent on terrestrial and aquatic landscapes. They tend to reduce biodiversity, modify habitats, and cause extinctions, which results at the very least, a gross loss of efficiency in energy transfer in ecosystems. Thousands of non-indigenous species have been introduced into the Great Lakes (Mills et al., 1993), especially after the opening of the Welland Canal, which bypassed Niagara Falls. Successful invaders have unique characteristics and exploit resources modified through anthropogenic activities or co-invaders, such as zebra mussels (*Dreissena polymorpha*).

A recent wave of new exotic species includes the round (*Neogobius melanostomus*) and tubenose (*Proterorhinus marmoratus*) gobies, which have been in the Great Lakes for 12 yr (Jude et al., 1992) and have attained high densities (Charlebois et al., 1997) in selected areas. They spread with the aid of freighters and through bait-bucket transfers. Because round gobies spawn over a protracted period, are nest guards, aggressive, can feed at night, and consume underutilized zebra mussels, round gobies have been very successful in their new habitats. Their impacts have been immediate: they depressed several co-habiting benthic fishes and they threaten others, which spawn on rocky substrate. Impacts on communities in inland lakes and trout streams will require studies to elucidate future negative impacts.

Distribution

Round gobies are present in all five Great Lakes, in the St. Lawrence River in Quebec, in the Flint, Shiawassee, and Saginaw Rivers in Michigan, and many other tributaries adjacent to a Great Lake (Jude, unpublished data), and are headed for the Mississippi River (Clearinghouse Staff, 1999; Steingraeber et al., 1996). Tubenose gobies are found along the shoreline of the St. Clair and Detroit Rivers, throughout Lake St. Clair, and in the tributaries along the St. Clair to the Lake Erie corridor; they appeared in Lake Superior in 2001. They are a cryptic benthic species (Jude and DeBoe, 1996) and we know less about this species, since it is small and not caught by anglers.

Round gobies occupy nearshore areas during spring and summer, then move to deeper water (15–50 m) (Charlebois et al., 1997). They have been found in 30 m of water in Lake Michigan (Jude, unpublished data) and even deeper in Lake Huron (J. Schaeffer, USGS, Ann Arbor, MI) during fall and early spring.

Advantaged of round gobies over native species

Many recent invaders have entered the Great Lakes and other water bodies through ballast water dumping by freighters (Mills et al., 1993; Moyle, 1991). Round gobies also have an unusual ability to be transported on, and survive in the ballast water of foreign and intra-Great Lakes freighters. Part of the reason for this is that the Family Gobiidae has many species which have adapted for a cavefish existence, can feed in the dark, and have a favorable Bohr effect which promotes oxygenation of the blood at high carbon dioxide levels, allowing them to survive low dissolved oxygen conditions. About 13% of respiration of round gobies occurs through the skin (Moyle and Cech, 1988).

In Lake Erie's central and western basin, zebra mussels, and more recently quagga mussels (*Dreissena bugensis*), cover vast bottom areas. These mussels provide ideal substrate for benthic organisms, such as *Gammarus* (Bially and MacIsaac, 2000; Ricciardi et al., 1997), and mussels act as food for round gobies (Ghedotti et al., 1996), thus affording them an ample food supply in rocky and

sandy areas of the Great Lakes. Since few other fish eat zebra mussels (French, 1993; French and Love, 1995), round gobies that survive early life history stages have an ample food supply, which favors survival (Ray and Corkum, 1997). Quagga mussels, which are abundant in lakes Ontario and Erie, recently found in Lake Michigan (Nalepa et al., 2001), and expected to colonize lakes Huron and Superior, will provide even more readily available food sources (Spidle et al., 1994). Round gobies can feed at night because of their exposed neuromasts (Hoekstra and Janssen 1985; Jude, 2001), are larger than most co-inhabiting benthic species, and females can spawn every 20 days up to six times during the year (Jude, 1997; Corkum et al., 1998). Certain males turn black and guard nests in cans, under rocks, on shipwrecks, and in holes usually with one entrance (Wickett and Corkum, 1998; Corkum et al., 1998), and die after spawning (Miller, 1984 b). Fertilization rates can reach up to 95%, and 95% of the eggs can hatch (Charlebois et al., 1997).

Impacts of gobies

General: Round gobies flourish in rocky- and debris-filled areas, especially those with high densities of zebra mussels (Jude and DeBoe, 1996) and can attain extremely high abundances where they frustrate fishers and steal bait. Tubenose gobies are basically benthivores; however, several in the St. Clair River ate round goby larvae (French and Jude 2001). In the St. Clair River, French and Jude (2001) found diets of smaller gobies significantly overlapped with logperch *Percina caprodes*, rainbow darters *Etheostoma caeruleum*, and northern madtom (*Noturus stigmosus*). Once round gobies grew >100 mm and switched to zebra mussels, no overlap occurred. Hence, they have great potential to compete with native fishes for invertebrate prey (Carman, 2002), and can assume a predatory role, since they ate larval fishes (Weimer and Sowinski, 1999) and an adult trout-perch (Jude, 2001).

Invertebrates: Djuricich and Janssen (2001) documented the propensity for eating small zebra mussels, but showed that many areas existed among the rocks and druses to hide small zebra mussels. Kuhns and Berg (1999) have shown that round gobies can reduce non-zebra mussel invertebrate densities, thereby altering the arthropod community leading to a potential resource depletion for mottled sculpins *Cottus bairdi* and other fishes. Larger round gobies feed on zebra mussels (Jude, 2001; Ray and Corkum, 1997) so their diet diverges almost completely from that of mottled sculpins. Carman (2002) also found severe impacts on benthic organisms (e.g., Trichoptera) in an inland river in Michigan.

Mottled sculpin: Populations of mottled sculpin decreased and other small benthic fishes, such as logperch, may also have decreased in the St. Clair River after round gobies invaded and successfully reproduced (Jude, 2001). Round gobies in the St. Clair River may have forced some species (e.g., mottled sculpin) to deeper water where they established a refugium in the faster current, because of their hypothesized superior ability over round gobies to detect prey with their neuromasts (Hoekstra and Janssen, 1985). However, they may

have experienced decreased recruitment because of sub-optimal spawning substrate and higher predation rates as occurred in Calumet Harbor, Lake Michigan (Janssen and Jude, 2001). Survey SCUBA data showed a well established mottled sculpin population rapidly declined after the first-invading round gobies entered the area in 1994. Both species are benthic with similar ecological requirements for nesting, feeding, and shelter. Mottled sculpins have been almost totally extirpated from the area since 1998 by round gobies due to three proposed mechanisms: competition for food resources at small sizes, for space at intermediate sizes, and for spawning sites at large sizes. Both species seek shelter under rocks by day and are more exposed, mainly for feeding, by night. Round goby and mottled sculpin spawning seasons overlap somewhat and they both deposit eggs on the underside of rocks defended by males. Janssen and Jude (2001) found that round gobies interfered with nest-guarding male mottled sculpins in laboratory studies by seizing their spawning shelters, causing near loss of all the mottled sculpin eggs. Dubs and Corkum (1996) also found that non-reproductive mottled sculpin were unable to defend shelters from round gobies. Janssen and Jude (2001) concluded that recruitment failure of mottled sculpins was caused by spawning interference, leading to dominance of Calumet Harbor by the exotic round goby and destabilization of the aquatic ecosystem.

Slimy and Deepwater Sculpin: Round gobies have been restricted to near-shore areas and harbors. Recently, round gobies have been expanding their range from these areas to offshore lakes Michigan (Clapp et al., 2001) and Huron (J. Schaeffer, USGS, Ann Arbor, MI). This offshore migration, which occurs to 60 m in the Black Sea (Miller, 1986), acts as a mechanism to spread round gobies into new habitat and also exposes round gobies to new fish community interactions. Slimy *Cottus cognatus* and deepwater sculpins *Myoxocephalus thompsoni* occupy the >10 m depths, allowing competition for scarce benthic resources, especially *Diporeia*, a major food source, which has declined dramatically in the late 1990s in Lake Michigan (Nalepa et al. 1998). A related species, the black goby (*Gobius niger*) negatively impacted a congener, *Myoxocephalus scorpius*, of the deepwater sculpin, in the Netherlands (Vass et al., 1975).

Darters (*Etheostoma* and *Percina* spp.): Even though mottled sculpin may be incapable of repelling larger and more aggressive round gobies seeking a spawning shelter, some darters (*Etheostoma* spp.) may not be impacted. Darters tend to be diurnal feeders (Greenberg, 1991) and they are much smaller at reproductive age than round gobies, hence they require smaller rocks for spawning. Several species of *Etheostoma* in the St. Clair River, especially rainbow darters, have not been adversely impacted by round gobies (Jude, 2001). Logperch may have been impacted by round gobies, but they are not nest guards. Similarly, at Calumet Harbor, Johnny darters (*Etheostoma nigrum*) remain abundant in the face of the invasion. Johnny darters spawn in Lake Michigan on the undersides of rocks in late June, a time when round gobies are actively spawning at Calumet Harbor.

There is also evidence of impacts on greenside darters *Etheostoma blennioides*.

noides in Lake Erie. They occurred in moderate numbers around Gilbralter Island (Jude and Janssen, unpublished diver and seining observations) and other similar sites (R. Thoma, personal communication, Ohio EPA) prior to round goby colonization during 1999–2000. The mechanism for their decline is unknown, but greenside darters spawn at night by laying large (1.8 mm) eggs on algae-covered rocks or aquatic plants; males guard the nest. Considering the large numbers of round gobies that now inhabit their territory, predation on eggs or larvae has probably reduced greenside darter populations in areas of overlap.

Inland Lake Impacts

Round goby males defend their nest relentlessly, but juvenile round gobies were able to eat eggs from a guarded nest (Wickett and Corkum, 1998). This strategy of surrounding a nest and stealing eggs from a guarding male, is a model of how this species will probably affect other nest-guarding native species with which it has yet to interact substantially, such as centrarchids in inland water bodies.

Lake Trout Eggs and Fry

Laboratory experiments have established round gobies as potential lake trout (*Salvelinus namaycush*) egg predators (Chotkowski and Marsden, 1999), and since they have been documented eating larval, YOY, and adult fishes (French and Jude, 2001; Weimer and Sowinski, 1999), they will probably eat lake trout fry as well. Nearshore spawning reefs will be rendered less optimal as spawning and nursery habitat.

Lake Sturgeon

Nichols (personal communication, USGS, Ann Arbor, MI) reported that native fishes and all round gobies collected in the St. Clair River after lake sturgeon spawning had ingested lake sturgeon eggs. Densities of eggs were reduced by 10 fold in 48 hr, suggesting a potentially dramatic effect on survival of this endangered species.

PCB Uptake

Zebra mussels filter large quantities of algae, detritus, and accompanying contaminants (de Kock et al., 1993) making PCB uptake by round gobies, the probable largest consumer of zebra mussels, a potential issue. An investigation of PCB concentrations in several levels of the food web in three areas of concern (M. Berg, D. Jude, and J. Janssen, and P. Charlebois, unpublished data) confirm that adult round gobies can take up high concentrations of PCBs (maximum of 4 mg/L dry wt PCBs), most likely from their dietary uptake of zebra mussels.

Control

The US Army Corps of Engineers has proposed an electrical barrier to prevent the dispersal of exotic species, especially the round goby through the Chicago Sanitary Canal to the Mississippi River (Savino et al., 2001), but there are reports that round gobies are already downstream of that point. Recently completed work on tributaries along the St. Clair-Detroit River corridor (Jude, unpublished data), showed that round gobies did not penetrate long distances upstream, that they appeared to be limited by low-head dams, eutrophic rivers with abundant macrophytes and predators, sterile, rocky, oligotrophic rivers, and large lakes with abundant macrophytes within a river system.

Conclusions

The round goby case is unique, and the special ecological and physiological attributes of this fish allowed it to exploit «trophic opportunities» (Moyle and Cech, 1988) in its new Great Lakes environment. There were fewer species in the Great Lakes than other comparable water bodies, and thus fewer competitors and predators. The presence of *Dreissena* as abundant, unexploited food, facilitated their proliferation. The extensive modified habitat created ideal conditions for both zebra mussels and for round gobies to hide in and spawn (Jude and DeBoe, 1996). Round gobies were also able to invade inland rivers, which had few to no zebra mussels and established fish communities (Carman, 2002). They are naturalized members of many fish communities, are eaten by top predators, reproduce regularly, attain high abundances, and migrate long distances from hatching sites. Round gobies have not yet reached peak abundance levels in the Great Lakes, and many ecological interactions and implications for toxic substance mobilization remain to be revealed as they infiltrate new habitats, especially trout streams and offshore habitats in the oligotrophic Great Lakes.

Acknowledgements

I would like to acknowledge National Sea Grant and USEPA grant no. CR821052 and G1985988-01-0 that supported some of the work reported here. This is contribution no. 264 from the Center for Great Lakes and Aquatic Sciences, University of Michigan.

References

- Bially R., MacIsaac H. Fouling mussels colonize soft sediments in Lake Erie and facilitate benthic invertebrates // *Freshwater Biology*, 2000, v. 43, 85—97.
- Carman S. Temporal feeding variation in riverine round gobies. M. S. thesis, 2002, Loyola University, Chicago, IL.

- Charlebois P. M., Marsden J. E., Goettel R. G., Wolfe P. R. K., Jude D. J., Rudnicka S. The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas): a Review of European and North American Literature // Illinois-Indiana Sea Grant Program and Illinois Natural History Survey. 2000, INHS Special Publication, № 20, 76 p.
- Chotkowski M., Marsden E. J. Round goby and mottled sculpin predation on lake trout eggs and fry: field predictions from laboratory experiments // Journal of Great Lakes Research, 1999, v. 25, 26—35.
- Clapp D., P. Schneeberger, D. Jude, G. Madison and C. Pistis. Monitoring round goby (*Neogobius melanostomus*) population expansion in eastern and northern Lake Michigan // Journal of Great Lakes Research, 2001 v. 27, 335—341.
- Clearinghouse Staff. North American range of the round goby // Dreissena, 1999, v. 10, № 3, 6.
- Corkum L., MacInnis A. J., Wickett R. G. Reproductive habits of round gobies // Great Lakes Research Review, 1998, v. 3, 13—20.
- De Kock D., Chr W., Bowmer C. T. Bioaccumulation, biological effects and food chain transfer of contaminants in the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // In: Zebra Mussels: Biology, Impact and Control. T. F. Nalepa and D. W. Schloesser, eds. 1993, 503—533.
- Djuricich P., Janssen J. Impact of round goby predation on zebra mussel size distribution in Calumet Harbor, Lake Michigan // Journal of Great Lakes Research, 2001, v. 27, 312—318.
- Dubs D. O., Corkum L. D. Behavioral interactions between round gobies (*Neogobius melanostomus*) and mottled sculpins (*Cottus bairdi*) // Journal of Great Lakes Research, 1996, v. 22, 838—845.
- French J. P. III. How well can fishes prey on zebra mussels in eastern North America? // Fisheries, 1993, v. 18, 13—19.
- French J. R. P. III, Love J. G. Size limitation on zebra mussels consumed by freshwater drum may preclude the effectiveness of drum as a biological controller // Freshwater Ecology, 1995, v. 10, 379—383.
- French J. R. III, Jude D. J. Diet and diet overlap of round and tubenose gobies and associated benthic species in the St. Clair River, 1992—1993 // Journal of Great Lakes Research, 2001, v. 27, 300—311.
- Ghedotti M. J., Smihula J. C., Smith G. R. Zebra mussel predation by round gobies in the laboratory // Journal of Great Lakes Research, 1995, v. 21, 665—669.
- Greenberg L. B. Habitat use and feeding behavior of thirteen species of benthic stream fishes // Environmental Biology of Fish, 1991, v. 31, 389—401.
- Hoekstra D. M., Janssen J. Non-visual feeding behavior of the mottled sculpin in Lake Michigan // Environmental Biology of Fish, 1985, v. 12, 111—117.
- Janssen J., Jude D. Recruitment failure of mottled sculpin *Cottus bairdi* in southern Lake Michigan induced by the newly introduced round goby *Neogobius melanostomus* // Journal of Great Lakes Research, 2001, v. 27, 319—328.
- Jude D. J., DeBoe S. Possible impact of gobies and other introduced species on habitat restoration efforts // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1996, v. 53 (Suppl. 1), 136—141.
- Jude D. J. Round and tubenose gobies: 10 years with the latest Great Lakes phantom menace // Dreissena, 2001, v. 11, № 4, 1—14.
- Jude D. J., Reider R. H., Smith G. R. Establishment of Gobiidae in the Great Lakes Basin // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1992, v. 49, 416—421.

- Kuhns L. A., Berg M. B. Benthic invertebrate community responses to round goby (*Neogobius melanostomus*) and zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion in southern Lake Michigan // Journal of Great Lakes Research, 1999, v. 25, 910—917.
- Miller P. J. Gobiidae // In: Fishes of the northeast Atlantic and Mediterranean. P.J.P. Whitehead, M. L. Bauchot, J. C. Hureau, J. Nielsen, and E. Tortonese, eds. 1986, 1019—1095.
- Mills E., Leach J., Carlton J., Secor C. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // Journal of Great Lakes Research, 1993, v. 19, 1—54.
- Moyle P. Ballast water introductions // Fisheries, 1991, v. 16, №1, 4—6.
- Moyle P., Light T. Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory // Biological Conservation, 1996, v. 78, 149—161.
- Moyle P. B., Cech Jr. J. J. Fishes: an introduction to ichthyology. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall, Inc., 1988.
- Nalepa T., Schloesser D., Pothoven S., Hondorp D., Fanslow D., Tuchman M., Fleischer G. First finding of the amphipod *Echinogammarus ischnus* and the mussel *Dreissena bugensis* in Lake Michigan // Journal of Great Lakes Research, 2001, v. 27, 384—391.
- Nalepa T. F., Harrison D. J., Fanslow D. L., Lang G. A., Lozano S. J. Declines in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan, 1980—1993 // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1998, v. 55, 2402—2413.
- Ray W. J., Corkum L. D. Habitat and site affinity of the round goby // Journal of Great Lakes Research, 2001, v. 27, 329—334.
- Ray W. J., Corkum L. D. Predation of zebra mussels by round goby, *Neogobius melanostomus* // Environmental Biology of Fishes, 1997, v. 50, 267—273.
- Ricciardi A., Whoriskey F., Rasmussen J. The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard structure // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1997, v. 54, № 11, 2596—2608.
- Savino J., Jude D., Kostich M. Use of electrical barriers to deter movement of round gobies // American Fisheries Society Symposium, 2001, v. 26, 171—182.
- Spidle A. P., Marsden J. E., May B. Identification of the Great Lakes quagga mussel as *Dreissena bugensis* from the Dnieper River, Ukraine, on the basis of allozyme variation // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1994, v. 51, 1474—1484.
- Steingraeber M., Runstrom A., Theil P. Round goby (*Neogobius melanostomus*) distribution in the Illinois Waterway system of metropolitan Chicago // In: U.S. Fish and Wildlife Service Publication, 1996, Fishery Resources Office, Onalaska, Wisconsin.
- Vass D. F., Vlasblom A. G., Koeijer P. De. Studies of the black goby (*Gobius niger*, Gobiidae, Pisces) in the Veerse Meer, SW Netherlands // Netherlands Journal of Sea Research, 1975, v. 9, 56—68.
- Weimer, M., Sowinski M. Diet of the round goby (*Neogobius melanostomus*) in Lake Erie // Dreissena, 1999, v. 10, 7—12.
- Wickett R., Corkum L. D. Nest defense by the non-indigenous fish, the round goby, *Neogobius melanostomus* (Gobiidae), on a shipwreck in western Lake Erie // Canadian Field-Naturalist, 1998, v. 112, 653—656.

**MORPHOLOGICAL CHANGES OF THE CASPIAN
TYULKA *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* NORDMANN,
1840 AFTER ITS ESTABLISHMENT
IN THE UPPER AND MIDDLE VOLGA RESERVOIRS**

Kasyanov A. N.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: kasyanov@ibiw.yaroslavl.ru*

Polymorphic species tyulka (kilka) *Clupeonella cultriventris* is presented in the Ponto-Caspian basin by two subspecies: Caspian tyulka *Clupeonella cultriventris caspia* Svetovidov, B 1941 and Black Sea or Azov Sea tyulka *Clupeonella cultriventris cultriventris* Nordman, 1840. Caspian tyulka is most adapted to live under varying conditions of salinity, temperature, and transparency. It is encountered in freshwater and marine environments with a salinity to 36‰, and easily resists drops in temperature to 3°C (Berg, 1948; Svetovidov, 1952; Kazanchev, 1981).

Such a capacity of the common (Caspian) tyulka facilitated its successful natural establishment in the Dneper (Salnikov, Sykhovan, 1959; Bulakhov, 1966), Middle Volga, and Kama reservoirs (Sharonov 1971; Pushkin, Antonova, 1977). Caspian tyulka is believed to penetrate in 1958 from the Volga through the Volga-Don canal also into the Tsymlyansk reservoir and into the Upper Don (Sharonov, 1971). Taking into account that while invading new waters tyulka showed a high migratory activity, one may assume that tyulka from the Azov Sea could also have penetrated into the Volga reservoirs through the Tsymlyansk Reservoir and Volga-Don canal.

By present time tyulka has expanded its area by more than 2800 km from the Volga mouth and moved northward by 10° (Yakovlev et al., 2001). During expansion into the Volga reservoirs it gradually crossed desert, stepp, and part of forest zones (Volga and it life, 1978). It has been precisely established that the border of its distribution runs along the Sheksna and Ivankovo reservoirs, as well as along the upper part of the Mologa arm of the Rybinsk reservoir (Ecological problems of the Upper Volga, 2001).

All this information allows to assume that morphological changes should accompany the process of invading new waters, as a freshwater form *Clupeonella cultriventris* m. *tscharchalensis* (Borodin, 1896), is known to inhabit isolated waterbodies (backwaters, flood plane lakes of the Lower Volga, and lake Charkhal), which differs from the Caspian tyulka *Clupeonella cultriventris caspia* Svetovidov, 1941, only in morphological features (Svetovidov, 1952).

The goal of this work is to study morphological changes in tyulka associated with its invasion of the Upper and Middle Volga reservoirs. Simultaneously an attempt is made to reveal flow of the tyulka invaders by means of morphological comparisons of the invaders with the Caspian and Azov tyulka.

Material and methods

Materials for this study were collected in 2001 from the Kuybyshev, Cheboksary, Gorky, and Rybinsk reservoirs, as well as from the North Caspian and the River Don. Catches of tyulka were performed with a help of the juveniles trawl. Altogether 14 samples were used numbering 665 specimens on the total.

In morphological studies we used the following countable characters: number of branching rays in dorsal (D), and anal (A) fins, number of keel scales (Vs), total number of vertebrae (Vert), and the number of vertebrae in the truncal (Va), intermediate (Vi), and caudal (Vc) sections of the backbone. The first three characters were counted by a postgraduate student Stepanov M. V., for which the author is grateful to him.

The number of vertebrae was selected in this study because this number is of high inheritance and embryonic vertebrae development starts very early (Kirpichnikov, 1987; Vanyushina, 1990; Izyumov, Kasyanov, 1995). The numbers of truncal, intermediate and caudal vertebrae were taken because the use of these characters yielded good results in previous studies of interspecies variability and population structure in some cyprinids (Kozhara et al., 1977) and in savalo *Prochilodus lineatus* (Characoidei, Curimatidae) from the Pilkomayo River (South America) (Izyumov, Kasyanov, 2000).

Counting vertebrae has always been performed by the author after boiling and preparation of the fish (Yakovlev et al., 1981). The counts started from the two partially reduced truncal vertebrae, the first of which fused with the occipital bone (basioccipitale). As in the cyprinids the proper truncal vertebrae (Va) in tyulka are characterized by a presence of the upper spinous processes and ribs. Intermediate section (Vi) included rear vertebrae of the truncal section differing from the typical vertebrae by a presence of well developed paraphyses fused with their bodies. The intermediate vertebrae differed from the caudal ones by an absence of the lower spinous process (Yakovlev, Izyumov, 1982). The counts of the caudal vertebrae in tyulka ended by three preural vertebrae (Pu), the last of which gives off the urostyl, not counted as in the whitefishes (Reshetnikov, 1980).

To assess the intergroup variability we used Zhivotovsky's (1982) index of the interpopulation diversity — μ , calculated by the occurrence frequencies of the backbone structure types, representing combination of vertebrae numbers in Va and Vi+c in a given specimen. The sum of intermediate and caudal vertebrae is treated as an individual character, since A. N. Svetovidov (1952) counted intermediate vertebrae as caudal ones.

To assess similarities and differences between tyulka populations we used an index r (Zhivotovsky, 1952) and Euclidean distances. Based on the matrix of the Euclidean distances a dendrogram was constructed by single or double linkage method (Andreev, 1980). The data were analyzed with a help of the standard software Statistica 5.0 for Windows. The statistical significance was estimated by Student's test and identity I (Plokhinsky, 1970; Zhivotovsky, 1982).

Results and Discussion

To assess similarity between 12 tyulka samples by 7 characters (D, A, Vs, Va, Vi, Vc, Vert) we used cluster analysis. A dendrogram was constructed which helped to reveal one large cluster. This cluster is represented by 10 tyulka populations from various parts of the Rybinsk, Kuybyshev, Cheboksary, Gorky, Sheksna, Ivankovo reservoirs and the North Caspian (№ 2) (Figure). Within the large cluster the tyulka populations are grouped by a random manner and without any relation to geographical connections of the waters and the time of their invasion. Only the river Don (№ 1) population stays significantly apart (at a level of 1.2).

Analysis of the morphological distances calculated using r -index (Zhivotovsky, 1982) which accounts for backbone phenotypes (Va-Vi+Vc), confirms the same trend as the previous analysis (Table 1).

Figure. Dendrogram of difference (Euclidean distance) among 12 tyulka samples from the Upper and Middle Volga reservoirs using 7 countable characters (D, A, Vs, Va, Vi, Vc, Vert). Designations of characters are given in the text. Axis x: 1 — Don River; 2 — North Caspian; Kuybyshev Reservoir; 3 — Togliatti; 4 — Laishevo; 5 — Cheboksary Reservoir; 6 — Gorky Reservoir; Rybinsk Reservoir; 7 — Pereborry; 8 — Glebovo; 9 — Pritivie; 10 — island Selin; 11 — Ivankovo Reservoir; 12 — Sheksna Reservoir; axis y: Euclidean distance

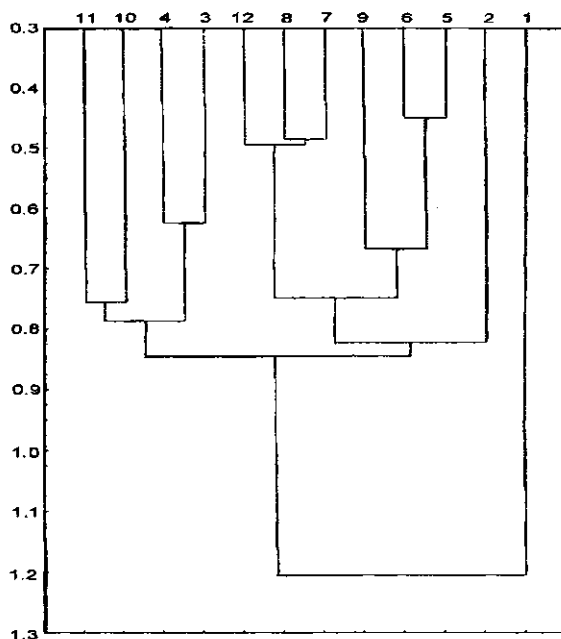


Table 1

**Matrix of similarities by r-index of tyulka populations from the Upper
and Middle Volga reservoirs**

Popu- lation number	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	0.824	0.795	0.704	0.793	0.713	0.743	0.601	0.464	0.593	0.470
2	—	1.000	0.885	0.863	0.915	0.903	0.802	0.704	0.829	0.748
3	—	—	0.930	1.000	1.000	1.000	0.844	0.737	0.892	0.771
4	—	—	—	0.903	1.000	1.000	0.878	0.757	0.878	0.836
5	—	—	—	—	0.909	1.000	0.802	0.771	0.869	0.806
6	—	—	—	—	—	1.000	0.895	0.765	0.908	0.865
7	—	—	—	—	—	—	0.892	0.788	1.000	0.844
8	—	—	—	—	—	—	—	0.838	0.891	1.000
9	—	—	—	—	—	—	—	—	0.891	0.895
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.000

Note. At $r=1$ there are no differences. Designations of populations. 1 — Don River; 2 — North Caspian, Kuybyshev Reservoir; 3 — Togliatti; 4 — Laishevo; 5 — Chiboksary Reservoir, Gorky Reservoir; 6 — Gorodets; 7 — Kostroma expansion, Rybinsk Reservoir; 8 — Perebory; 9 — Protivie; 10 — Glebovo; 11 — Sheksna Reservoir.

It is seen that the r -values between the Don tyulka (№ 1) and the remaining populations decrease with the distance from the Don river. On the contrary, in the Caspian tyulka (№ 2) the morphological distances to all other populations are much less than in the Don population. It is important to note that the differences in r -values between the Caspian tyulka and the one from the Rybinsk and Sheksna reservoirs (38—11) are much greater than between the Caspian and Middle Volga tyulka (№ 3—7). Assessment of r -values in table 1 shows that tyulka from various parts of reservoirs of the Middle Volga is almost uniform.

Comparison of the total number of vertebrae (Vert) in tyulka from the North Caspian with the invader populations established that beginning with the Gorky reservoir (43.04) in populations of the upstream reservoirs the values Vert are constant and significantly higher. They are especially high in tyulka of the Rybinsk and Sheksna reservoirs (Vert — 43.36—43.45 and 43.57, respectively). In this case the Don tyulka differs by Vert value from the Sheksna one greater (1.31 vertebrae) than does the Caspian tyulka (0.79) (Table 2).

It deserves attention that the mother population from the North Caspian and the invaders from the Middle Volga and Gorky reservoirs have 4 versions (k) of the character Vert (lim = 41—44). From these populations individuals with version of 43 vertebrae prevail with frequencies (p) from 0.489 to 0.686 (Table 2), while individuals with 44 vertebrae have p -value = 0.059—0.273.

In tyulka of the Upper Volga reservoirs there occurred a shift in distribution of frequencies of versions Vert (lim = 42—45), that is why fraction of tyulka individuals with 44 vertebrae in these populations increased ($p = 0.277—0.451$) (Table 2).

Table 2

Distribution of frequencies of versions (k) in tyulka from the Upper and Middle Volga reservoirs

Waterbody, versions, Vert	41	42	43	44	45	k	M±m	n
1. Don River	0.160	0.420	0.420			3	42.26±0.102	50
2. North Caspian	0.020	0.235	0.686	0.059		4	42.78±0.081	51
Kuybyshev Reservoir:								
3. Togliatti		0.275	0.588	0.137		3	42.86±0.089*	51
4. Laishevo		0.182	0.582	0.236		3	43.05±0.088	55
5. Cheboksary Reservoir	0.040	0.240	0.480	0.200	0.040	5	42.96±0.124*	50
Gorky Reservoir:								
6. Gorodets		0.188	0.566	0.245		3	43.06±0.091	53
7. Kostroma expansion	0.018	0.200	0.509	0.273		4	43.04±0.100	55
Rybinsk Reservoir:								
8. Perebory		0.118	0.412	0.373	0.098	4	43.45±0.117	51
9. Protivie		0.020	0.529	0.451		3	43.42±0.080	51
10. Glebovo		0.070	0.513	0.385	0.026	4	43.36±0.107	39
11. Ivankovo Reservoir		0.056	0.667	0.277		3	43.22±0.129	19
12. Sheksna Reservoir		0.017	0.467	0.450	0.067	4	43.57±0.083	60

Note. * — differences are insignificant with tyulka from the North Caspian at $p > 0.95$.

Having known the above fact we should reveal if there are changes in the axial skeleton structure in tyulka invaders. For this we compared the number of vertebrae in the three backbone sections (Table 3).

Table 3

Countable characters (M±m, lim) in tyulka from the Middle and Upper Volga reservoirs

Characters Waterbodies	Va	Vi	Vc	Vi+c	n
1. Don River	16.88±0.112 15—19	5.32±0.078 4—6	20.12±0.123 18—21	25.44±0.111 24—27	50
2. North Caspian	16.82±0.107 15—18	5.33±0.072 5—7	20.65±0.088 19—22	25.96±0.100 25—28	51

Characters Waterbodies	Va	Vi	Vc	Vi+c	n
3. Togliatti	16.88±0.077 16—18	5.27±0.089 4—7	20.71±0.085 19—22	25.98±0.094 25—27	51
4. Laishevo	16.69±0.081 15—18	5.73±0.099* 5—7	20.65±0.079 20—22	26.38±0.102* 25—28	55
5. Cheboksary Reservoir	17.00±0.086 16—18	5.20±0.085 4—7	20.78±0.112 19—22	25.98±0.123 24—28	50
6. Gorodets	16.81±0.094 16—18	5.66±0.085* 5—7	20.58±0.102 19—22	26.25±0.089* 25—28	53
7. Kostroma expansion	16.84±0.089 15—18	5.69±0.089* 5—7	20.53±0.093 19—22	26.20±0.102 24—28	55
8. Perebory	17.06±0.099 16—19	5.47±0.109 4—7	20.94±0.095* 20—22	26.41±0.132* 25—28	51
9. Protivie	17.37±0.083* 16—19	5.27±0.105 4—7	20.78±0.110 19—22	26.06±0.117 25—28	51
10. Glebovo	17.21±0.111* 16—19	5.15±0.094 4—6	21.05±0.109* 20—22	26.21±0.111 25—27	39
11. Ivankovo Reservoir	17.13±0.150 16—18	5.00±0.180 4—6	21.12±0.180* 20—22	26.11±0.169 25—28	19
12. Sheksna Reservoir	17.21±0.095* 16—19	5.33±0.090 4—7	21.03±0.087* 20—22	26.35±0.106* 25—28	60

Note. * — Significantly different from North Caspian tyulka at $p < 0.95$. Designations of characters are given in the text. Samples № 3—4 — Kuybyshev Reservoir, 6—7 — Gorky, 8—10 — Rybinsk Reservoir.

From the presented data it is clear that elongation of the backbone in the invader tyulka from Laishevo, Gorodets and Kostroma expansion occurred at the expense of the increase in the vertebrae number in the intermediate section, while in tyulka invaders from the Rybinsk Reservoir the elongation occurred at the expense of the truncal and caudal sections. Another regularity is observed in that tyulka populations dwelling in the near-dam areas of reservoirs (№ 6, 8), at places (№ 4, 10) from where further spreading proceeded, and at a periphery of the distribution area (11—20) are characterized by a long caudal backbone section, either with intermediate vertebrae or without them (Table 3). From this fact one may assume that the above tyulka predecessor populations underwent selection of individuals with a great number of caudal vertebrae as more able to overcome fast river currents. A similar selection of savalo individuals with a great number of the caudal vertebrae we observed in populations from the upstream parts of the Pilkomaio River (The Paraguyai basin) in comparison with the downstream parts (Izyumov, Kasiyanov, 2000).

The revealed changes in the morphological characters in tyulka invaders in comparison with the mother population in our case may probably be ex-

plained by the «principle of founder», meaning emergence of a new population from a few initial founders, which always carry only a small fraction of the total parental variability (Mayr, 1974). To test this explanation we studied morphological variability using index of itnerpopulation diversity μ , calculated through occurrence frequencies of the backbone phenotypes, which was used earlier in calculations of populatoin similarity index r .

The values of μ — index in the mother population from North Caspian and almost in all invader tyulka populations appeared equal (Table 4). The only exceptions were populations from the Cheboksary (№ 5) and Rybinsk (Perebory — № 8) reservoirs, in which μ — values were significantly higher, and Protivie population (№ 10) where it was smaller. On the whole these data do not agree with the level of variability which should be characteristic of the group of founders of new populations.

Table 4

**Frequencies of new 6-vertebrae phenotypes and μ -values
in tyulka from the Upper and Middle Volga reservoirs**

Pheno- types, waterbody	17—26	17—27	16—27	16—26	18—25	18—26	Σ 6-ти	$\mu \pm m$	n
1.	0.260	—	0.060	0.160	0.060	—	0.540	8.49±0.51	50
2.	0.260	0.020	0.157	0.118	0.137	0.039	0.731	7.18±0.51	51
3.	0.412	0.078	0.137	0.078	0.039	0.058	0.802	6.01±0.34	51
4.	0.364	0.163	0.200	0.073	0.073	0.036	0.854	7.21±0.48	55
5.	0.320	0.140	0.080	0.060	0.040	0.060	0.700	9.12±0.59*	50
6.	0.339	0.113	0.189	0.132	0.038	0.113	0.924	6.89±0.38	53
7.	0.309	0.200	0.127	0.109	0.036	0.073	0.854	8.14±0.53	55
8.	0.255	0.176	0.059	0.059	0.078	0.118	0.745	10.66±0.27*	51
9.	0.308	0.282	0.077	0.025	0.077	0.128	0.897	7.32±0.56	39
10.	0.294	0.255	—	—	0.235	0.137	0.921	5.67±0.38*	51
11.	0.474	0.105	0.053	—	0.105	0.158	0.895	5.88±0.59	19
12.	0.267	0.217	0.083	0.017	0.117	0.167	0.863	8.69±0.58	60

Note. In the first column digits designate the same tyulka samples as in tables 2 and 3. * — significantly different from North Caspian tyulka at $p < 0.05$. In bold type are the frequencies exceeding 0.100.

Nevertheless, the «principle of founder» is also manifested in the fact that in the daughter populations as compared with the low numbered mother one (Mayr, 1974) the selective value of certain phenotypes increases. Analysis of the occurrence frequencies of the backbone phenotypes ($V_a - V_i + c$) in tyulka from the same water bodies allowed to reveal (Table 4) that in all the populations the main

phenotype (17—20) occurring with a frequency from 0.255 to 0.474 possesses probably a high adaptive value, since 25—47% of tyulka individuals having such a ratio of trunical and caudal vertebrae can live both in fresh and marine waters. Another phenotype (17—27) becomes selection important in all the invaders beginning with Laishevo (Kuybyshev Reservoir); 18—20 in tyulka of the Upper Volga reservoirs; 18—25 phenotype occurs with frequencies from 0.105 to 0.235 in tyulka from North Caspian, Ivankovo, Sheksna reservoirs and from Protivie (№ 10). On the other hand, the other two backbone phenotypes 16—26 and 16—27 characteristic of the North Caspian tyulka ($p=0.118$ and 0.157 , respectively) occurred approximately with the same frequency as in tyulka from the Kuybyshev and Gorky Reservoirs (Table 4).

Thus the data obtained on changes of morphological characters in tyulka invaders indicate to microevolutionary transformations which have occurred in the invader populations. To estimate the scale of these transformations we assessed morphological differences using calculated values of the coefficients of «subspecies» difference CD (Mayr et al., 1956) for all the countable characters between the north Caspian and Azov tyulka and the invaders (Table 5).

Table 5

Values of the coefficient of «subspecies» difference CD between tyulka from the Don River and North Caspian and the invaders

Water body characters		3	4	5	6	7	8	9	2
1	D	0.30	0.13	0.27	0.15	0.02	0.02	0.91	0.04
	A	0.21	0.30	0.07	0.06	0.10	0.02	0.00	0.19
	Vs	0.89	0.83	1.01	1.11	1.01	0.49	0.64	0.48
	Va	0.03	0.03	0.05	0.24	0.16	0.24	0.20	0.01
	Vi	0.04	0.18	0.35	0.15	0.11	0.01	0.24	0.01
	Vc	0.40	0.26	0.42	0.60	0.49	0.59	0.61	0.35
	Vert	0.47	0.48	0.69	0.79	0.92	0.96	0.75	0.40
	Vi+c	0.37	0.33	0.73	0.52	0.38	0.57	0.44	0.35
2	D	0.04	0.16	0.20	0.09	0.02	0.04	0.81	
	A	0.19	0.12	0.14	0.14	0.08	0.09	0.19	
	Vs	0.48	0.47	0.64	0.53	0.67	0.24	0.46	
	Va	0.04	0.04	0.03	0.26	0.18	0.26	0.22	
	Vi	0.05	0.17	0.35	0.16	0.11	0.00	0.25	
	Vc	0.05	0.10	0.09	0.45	0.20	0.29	0.33	
	Vert	0.07	0.12	0.38	0.42	0.58	0.65	0.39	
	Vi+c	0.01	0.01	0.40	0.17	0.06	0.25	0.10	

Note. Designations of characters are given in the text. Designation of samples: 1 — Don River; 2 — North Caspian; 3 — Kuybyshev Reservoir (Togliatti); 4 — Cheboksary Reservoir; 5 — Gorky Reservoir, Rybinsk Reservoir; 6 — Glebovo; 7 — Protivie; 8 — Sheksna Reservoir; 9 — Ivankovo Reservoir.

It is established that the greatest values of CD between the North Caspian tyulka and the invaders calculated with three characters were as follows: 0.67 — Vs (№ 3 — Protivie), 0.45 — Vc (№ 6 — Glebovo) и 0.65 — Vert (№ 8 — Sheksna Reservoir). They were two times as low as the subspecies criterion $CD \geq 1.28$ (Mayr, 1974). The values of CD obtained using Vs and Vert for the Rybinsk and Sheksninsk tyulka (Mina 1986) give grounds to identify these established tyulka populations with the tribe rank in the Berg (1948) sense. Judging by the CD values (Table 4) one may state that the increase in the number Vs in the mother North Caspian tyulka began after its penetration into the Kuybyshev Reservoir, while the increase in the vertebrae number Vert occurred after invasion of the Rybinsk reservoir. The CD values between the Don tyulka and the invaders are higher than between the North Caspian one and the invaders, and the CD values (max = 1.11) obtained on the number Vs even approach the subspecies criterion. It should be noted that based on the CD values the subspecies (Azov-Black seas and Caspian) differ from each other poorer than the Don and North Caspian from the invaders (Table 4). Thus, the data provided (Figure, Table 1—4) allow to state that the morphological similarity of the Caspian tyulka with the one of the Upper and Middle Volga reservoirs is associated with the fact that the Volga reservoirs were invaded mostly by the progeny of the Caspian tyulka but not of the Don one.

To reveal causes of the morphological differences between the mother population and the invaders in the Upper and Middle Volga reservoirs we had to analyze the relationship between the time of the reservoir formation and the time of tyulka penetration into them. (Table 6).

Table 6

Times of reservoirs creation and of tyulka appearing in them

Reservoirs	Year of reservoir creation	Year of tyulka appearance	Number of generations
Kuybyshev	1955—1957	1964	18
Cheboksary	1981	1968	16
Gorky	1955—1957	1984	8
Rybinsk	1940—1947	1993	5

According to Sharonov (1971) in the Kuybyshev reservoir tyulka was first encountered in 1964, and during the subsequent years it spread over the whole reservoir. In 1968 tyulka moved upstream the Volga to the river Sura, and upstream the Kama to Chistopol city. The rate of expansion of tyulka into these reservoirs was extremely high — for 4 years it moved upstream the Volga approximately by 800 km. However, as it is shown above, the process of invasion into the reservoirs was not accompanied by distinct morphological changes (tables 1—4, samples № 3—5). Having reached the Sura mouth tyulka «slowed down» and stayed there for about 13 years, and after creation

of the Cheboksary dam it proceeded to settle in the Cheboksary and later in the Gorky Reservoir, where it was first found in 1984.

That time the northern border of the tyulka distribution area passed along the Gorky reservoir and remained there for about 9 years till 1993 when it was first caught in the Rybinsk Reservoir. Later (2000—2001) mature tyulka was found in the Ivankovo and Sheksna reservoirs.

In this connection it is necessary to mark out such places as Vasilsursk (Cheboksary Reservoir) and Perebory (Rybinsk Reservoir) which served as peculiar reserves of the fish possessing various backbone phenotypes, from where they spread later into other waters. Tyulka from these places is characterized by the maximal μ -values (Table 4).

The analysis of the relationship between the times of reservoir construction and tyulka invasions into the Upper and Middle Volga reservoirs allows to assume that the cause of the long-lasting delay in tyulka spreading in the first case had been the absence of the Cheboksary Reservoir. After its construction conditions were created (due to formation of lake-like parts) favourable not only for tyulka feeding and reproduction but also for its successful spreading into the upstream reservoirs. In the second case the cause of the delay (9 years) in tyulka further expansion into the Rybinsk Reservoir had probably been an obstacle in the form of the riverine part of the Gorky Reservoir where a rapid current occurred, especially during the working hours of the Gorky power plant. It is probably because of this reason that tyulka in the near-dam areas of the Gorky (№ 6) and Rybinsk (№ 8) reservoirs is marked out for its longer caudal backbone section (Table 3). It is worth repeating to say that it was the tyulka that had penetrated the Rybinsk reservoir which to the greatest extent deviated morphologically from the initial North Caspian tyulka (Table 1—4).

The morphological specificity of a population of any species is believed to depend on duration of its existence, determined by the number of passed generations. In our case 37 years passed since the beginning of the North Caspian tyulka invasion into the Volga reservoirs. Tyulka matures on the second year (Sharonov, 1971), and in different waterbodies a different number of its generations have passed (Table 6). According to our data a reverse relationship is revealed: the less is the number of generations that have passed, the greater are the morphological changes in the populations (Tables 1—4).

This data drive to an idea, that possibly only in the Rybinsk tyulka the morphological changes in the axial skeleton may have been caused by a rigid stabilizing selection. This idea is supported by essential changes not only in the number of vertebrae Vert but also in distribution of the number of versions of Vert, and by the change of the selective important backbone phenotypes (Table 2, 4). The selection in all the likeness progressed against phenotypes not adapted to fast water currents and to a different thermal regime. The Rybinsk Reservoir is located in the Northeast subregion of the Atlantic Continental zone, characterized by a more severe climate (Volga and its life, 1978). For example, the spread of smelt over reservoirs of the Volga and Kama was also

associated with overcoming the temperature barrier, not the cold one as in the case of tyulka, but the warm one (Volodin, Ivanova, 1987).

In conclusion we should like to note the following. Comparison of the tyulka invaders using countable characters (Vs, Vert, Va, Vi, Vc, Vi+c) has shown that the degree of their morphological specificity in comparison with the mother North Caspian population increases with the series: Kuybyshev and Cheboksary — Gorky — Rybinsk and Sheksna populations. Meanwhile the divergence of the latter populations has proceeded far enough to speak of formation in the North Caspian tyulka of a stable freshwater form and to give it a status of tribe in the sense of L. S. Berg (1948). At the same time the Kuybyshev tyulka from Togliatti region has remained almost unchanged.

The cause of the sharp morphological changes in tyulka invaders on the periphery of the distribution area has probably been a selection directed against individuals with certain backbone phenotypes not adapted to overcome temperature barriers and fast water currents. It is possible to assume that the main flow of tyulka invaders into the Middle and Upper Volga reservoirs originates in the Caspian.

References

- Andreev V. L. Classification structures in ecology and taxonomy, Moscow: Nauka, 1980, 140 p. (In Russian).
- Berg L. S. Fishes of freshwaters of the USSR and adjacent countries, Moscow — Leningrad: USSR Acad. Sci., 1948—1949, v. I—III, 1382. (In Russian).
- Bulakhov V. L. Enrichment of the ichthyofauna of the Leninsk reservoir by means of acclimatization of the semi-migratory fish species, Cand. Thesis., Dnepropetrovsk, 1966, 24 p. (In Russian).
- Vanyushina O. G. Ontogenesis of the axial skeleton in bream *Abramis brama* and roach *Rutilus rutilus* // In: Microevolution of freshwater organisms, Rybinsk, 1990, 4—9 (in Russian).
- Volga and its life, Leningrad: Nauka, 1978, 348 p. (In Russian).
- Volodin V. M., Ivanova M. N. Variability of population structure in smelt *Osmerus eperlanus* and tyulka *Clupeonella cultriventris caspia* during establishing in the Volga reservoirs // Vopr. Ikhtiologii, 1987, v. 27, № 4, 569—575 (in Russian).
- Zhivotovsky L. A. Indices of populational variability on polymorphic characters // In: Phenetics of Populations, Moscow: Nauka, 1982, 38—44 (in Russian).
- Izyumov Yu. G., Kasyanov A. N. On heredity conditioned number of vertebrae in roach *Rutilus rutilus* // Vopr. Ikhtiologii, 1995, v. 35, № 5, 594—597 (in Russian).
- Izyumov Yu. G., Kasyanov A. N. Interspecies structure and morphological variability of savalo *Prochilodus lineatus* (Characoidei, Curimatidae) from the Pilkomayo river basin (South America) // Vopr. Ikhtiologii, 2000, v. 40, № 4, 457—466 (in Russian).
- Kazanchev E. N. Fishes of the Caspian Sea, Moscow: Legkaya Promyshlennost, 1981, 167 p.
- Kirpichnikov V. S. Genetics and selection of fish, Leningrad: Nauka, 1987, 520 p. (In Russian).

- Kozhara A. V., Izyumov Yu. G., Kasyanov A. N. Spatial structure of populational phenetic diversity and the ways of its formation in some mass species of the cyprinids // In: Populational phenetics, Moscow: Nauka, 1997, 115—134 (in Russian).
- Mayr E. Population, species and evolution, Moscow: Mir, 1974, 453 p. (In Russian).
- Mayr E., Linsly E., Usiner. R. Methods and principles of ecological systematics, Moscow: Inostr. Literatura, 1956, 352 p. (In Russian).
- Mina M. V. Microevolution of fishes (evolutionary aspects of phenetic diversity), Moscow: Nauka, 1986, 207 p. (In Russian).
- Plokhinsky N. A. Biometria, Moscow: MGU, 1970, 367 p. (In Russian).
- Pushkin Yu. A., Antonova E. N., Tyulka *Clupeonella delicatula caspia morpho tscharchalensis* (Borodin) as a new component in the ichthyofauna of the Kama reservoirs // Rep. Perm. Laboratory of GosNIORKh, 1977, v. 1, 30—47 (in Russian).
- Reshetnikov Yu. S. Ecology and systematics of the whitefishes, Moscow: Nauka, 1980, 298 p. (In Russian).
- Salnikov N. E., Sukhovain P. G. Tyulka in the Kakhovsk reservoir // Zool. Zhurn., 1959, v. 386, № 9, 123—128 (in Russian).
- Svetovidov A. N. Herrings and shads (Clupeidae). Fauna of the USSR. Fishes, Moscow — Leningrad: USSR Acad. Sci., 1952, v. 2, issue 1, 333 p. (In Russian).
- Sharonov I. V. Expanding distribution areas of some fish in connection with the Volga flow Regulation // In: Materials of I conf. Volga basin waters, Kuybyshev, 1971, 226—232 (in Russian).
- Ecological problems of the Upper Volga. Collective monograph, Yaroslavl: Izd-vo YaGTU, 2001. 427 p. (In Russian).
- Yakovlev V. N., Izyumov Yu. G., Kasyanov A. N. Phenetic method of investigations of populations of the cyprinid fishes // Biol. Nauki, 1981, № 2, 98—101 (in Russian).
- Yakovlev V. N., Izyumov Yu. G. Morphological variability and interpopulation structure of the Volga bream // In: Ecology of aquatic organisms of the Upper Volga reservoirs, 1982, 171—193 (in Russian).
- Yakovlev V. N., Dgebuadze Yu. Yu., Kiyasko V. I., Slynko Yu. V. Morphobiological and ecological changes in the population of the Caspian tyulka (*Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840) in the course of spreading into the Upper Volga reservoirs // American-Russian Symposium on invasion species. Abstracts, Yaroslavl, 2001, 256—257 (in Russian).

DISTRIBUTION OF KILKA IN THE UPPER VOLGA RESERVOIRS AND DETERMINATION OF ITS TROPHIC STATE UNDER THE NEW ECOLOGICAL CONDITIONS¹

Kiyashko V. I., Slynko Yu. V.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,*

Black-Caspian Sea kilka appeared in the Upper Volga reservoirs in the second half of 1990s. Here it occupied ecological niche of pelagic planktivorous species which niche is also typical for it within the natural range. It is known that introduction of a new species causes sometimes considerable changes both in the relevant biotic community and in the ecosystem as a whole. For example, data on the intentional and unintentional introduction of fish shows that appearance of a new species is accompanied by structural modification in the fish community, changes in trophic chains and aggravation of trophic relations not only between invader and aboriginal species but only among aboriginal species themselves. Predatory species often turn to feeding on new food provided by invaders (Vasiliev, 1951; Tsyplakov, 1974; Changes in structure..., 1982).

Quite often under new ecological conditions invaders increase their number and occupy ecological and trophic niches of aboriginal species. For example, unintentional introduction of smelt in the Lake Siyamozero led to extinction of the aboriginal species, cisco. The smelt occupied trophic niche of cisco and became preferable food for local predator fishes (Changes of structure..., 1982). Kilka when appeared in the reservoirs of the Volga, Dnepr and Don cascades became the main food for predatory fishes of these water bodies (Sharonov, 1971; Tanasiychuk, 1974; Tsyplakov, 1974; Gostev and Kozlovskiy, 1986; Kozlovskiy, 1987).

Present article deals with distribution of kilka in the Upper Volga River reservoirs, determination of its trophic status under new ecological conditions and analysis of consequent changes in the feeding spectra of reservoirs' pelagic communities.

The Rybinsk, Gorky, Uglich, Ivankovo and Sheksna reservoirs, were studied during June to October 2000—2001. The studies totaled 128 trawlings, including 77 in the Rybinsk, 37 in Gorky, 9 in Ivankovo and 5 in Uglich reservoirs. Trawlings were carried out aboard of research vessel equipped with stern trawl. Index of food similarity was calculated to characterize inter specific tro-

¹ Translated by D. Pavlov.

phic relations (SP-coefficient) (Shorygin, 1952). The most numerous population of kilka was revealed in the Rybinsk reservoir which was chosen as of model water body in the present study. All studied species were ranked as «super dominant» (more than 50% of whole catch), «dominant» (25—50% of a catch), «concomitant» (5—25%) and «accidental» (less than 5%). Among all fish studied the following species were super dominants or dominants: kilka (10 stations), bream (6 stations), roach (3 stations), blue bream (3 stations), cisco and bleak (1 station each). The feeding was studied in kilka (length of 30—100 mm), bream (50—130 mm), roach (50—120 and 150—190 mm), bleak (60—150), blue bream (70—180 mm), perch (40—100 mm), zander (40—120 and 140—170 mm), stint (30—90 mm) and cisco (60—170 mm).

Characteristics of kilka gatherings and distribution

By 2000 kilka appeared in the all Upper Volga reservoirs and formed dense and stable gatherings in the Rybinsk reservoir which is a lacustrine type water body (Table 1). Less numerous kilka populations were found in the riverine type reservoirs, the Ivankovo, Gorky, Uglich and Sheksna which, more likely, reflects the peculiarities of their hydrology and morphometry. In these reservoirs kilka feed in the lacustrine-like widenings and use riverine parts as transit habitats. In all reservoirs kilka forms gatherings with other species.

Table 1

Species composition of catches (individuals/15 minutes of trawling)
of pelagic trawl in the Upper Volga reservoirs

Species	Ivankovo	Gorky	Uglich	Rybinsk	Sheksna
Kilka	2	16	1	578	43
Bream	83	3	14	37	<1
Roach	130	<1	<1	9	9
Bleak	1	0	<1	22	5
Blue bream	0	0	0	9	0
Sabrefish	1	3	1	2	1
White bream	0	0	7	< 1	0
Perch	7	<1	<1	2	60
Zander	1	<1	<1	1	1
Stint	0	<1	0	<1	<1
Cisco	0	0	0	9	0
Number of trawlings	9	14	5	18	7

Note. Ivankovo, Uglich and Gorky reservoirs were studied in August-September 2000, Rybinsk and Sheksna reservoirs were studied in June-July 2001.

In the Gorky, Uglich and Ivankovo reservoirs more often kilka in gatherings was accompanied by young bream, roach and sabrefish. In the Sheksna Reservoir it is accompanied by perch and roach, while in the Rybinsk reservoir by juvenile bream, blue bream, zander, perch as well as by adult roach, bleak, sabrefish and cisco.

In the Rybinsk Reservoir kilka now spread over its all parts, where it forms gatherings at the places of sunken (former) lakes and river channels, as well as the adjacent deep-water former flood-plains. Kilka forms stabile gatherings that present during all summer-fall period. It occupies 3—7 m depth horizon. However, sometimes it juveniles are caught in the surface water levels. Besides kilka 12 other fish species can be found at the same habitats (Table 2). Kilka is a constant member of the pelagic communities of all the reservoir parts (frequency of occurrence more than 50%). The occurrence frequencies of other species vary during the year from less than 25% to more than 50%. During summer, more often kilka forms gatherings with young bream, blue bream, perch, roach and bleak. In fall, young zander, cisco and stint can also be found in these gatherings.

Table 2

**Species composition of catches (individuals/15 minutes of trawling)
in the Rybinsk Reservoir in 2001**

Species	June—July		August		September	
	Mean	Lim	Mean	Lim	Mean	Lim
1. Kilka	13	0—90	46	0—301	319	0—2549
2. Bream	32	0—214	5	0—42	13	0—59
3. Roach	6	0—27	33	0—139	5	0—37
4. Bleak	9	0—93	39	0—491	4	0—45
5. Blue bream	5	0—39	7	0—54	6	0—59
6. Sabrefish	1	0—6	6	0—46	5	0—23
7. White bream	0.2	0—2	1	0—10	0.5	0—7
8. Ide	0.1	0—1	0.1	0—1	0.5	0—9
9. Stint	1	0—21	1	0—4	3	0—12
10. Cisco	8	0—124	1	0—18	11	0—120
11. Zander	0.2	0—2	4	0—27	4	0—17
12. Perch	5	0—68	1	0—4	1	0—13
13. Ruffe	0	0	0.3	0—3	2	0—42
Total catch	80	0—365	144	0—688	351	0—2587

Note. Number of trawlings: June-July 22; August 17; September 20.

During the season of active feeding, the ratios of species numbers change. In summer kilka forms nuclei of gatherings (super dominant species) at one out

of any five stations, while in fall at half of stations. As concomitant species juvenile bream, blue bream, perch, roach and bleak are found most often. At the stations, where kilka was at a rank of concomitant or accidental species, bream (15 stations), bleak (8 stations), roach (6 stations), blue bream (3 stations), sabrefish (3 stations) and cisc. The total catches and number of species varied within different parts of the reservoir from zero to several thousands specimens. Coefficient of variations of catches fluctuated between 129 to 189%. The catch variabilities for the most abundant species were as follows: kilka 190—216%, bream 136—235%, roach 153—225%, bleak 259—330% and so on. Average total catch for the reservoir increased from June to September by 4 times, while the catch of kilka increased by 24 times, which reflects appearance of its progeny in the given year.

Kilka exhibits most obvious seasonal changes of size-age structure in fish gatherings. From June to September number of yearlings increases by tenths of times. If in June-July the modal group of population was comprised of fish having lengths of 60—90 mm (two and three years old), then by September it was the fish with lengths of 30—60 mm, i.e. the yearlings. In mixed gatherings bream, white bream, ide, perch, zander and ruffe were presented by juveniles in the age of 0+—1+. Other fishes were presented both as juveniles and adults. The ratio of these groups during a season was changed inconsiderably.

Thus, by 2000 kilka spread over the whole reservoir. Its distribution within the water body is uneven. Stable gatherings were formed in highly productive zones of pelagial, so called «zones of biomass accumulations» (Poddubnyi, 1971). Absolute and specific abundances of kilka in the pelagial zone increase from June to September. Kilka forms mixed with other species gatherings and more often is accompanied by juvenile and adult cyprinids. The latter group exhibits spatial and temporal changes in their abundance and species composition.

Feeding spectra in kilka and mass species of pelagial gatherings

Food composition. Food composition of the pelagial fish is built up of mass species of zoo- and phytoplankton, larvae and pupae of chironomids, flying insects, fish at early life stages (Figures 1, 2, 3). Zooplankton is presented mainly by mass species of Cladocera (*Daphnia cucullata*, *D. longispina*, *D. galeata*), less abundant but rather not rare species of g.g. *Diaphanosoma*, *Limnospina*, *Scapholeberis*; *Bosmina coregoni* and *B. longispina*; *Leptodora kindtii* and *Bythotrephes longimanus*. Besides these species considerable proportion of food in facultative planktivorous fish belongs to Chydoridae (*Chydorus sphaericus*, *Alona*, *Leydisia*). Among Calanoida, *Heterocope appendiculata* dominated pelagic fish food. Representatives of g.g. *Eurytemora*, *Diaptomus*, *Eudiaptomus*, as well as Harpacticoida are found sometimes in the fish diet. Representatives of Cyclopoida are also innumerable in the diet of fish studied. Mainly, this group belongs to g.g. *Cyclops*, *Acantocyclops*, *Mesocyclops*, and their naupliar and copepodit stages. Very rare are Ostracoda.

In the end of June to July pelagic invertebrates were the main food for the pelagic fish. In all species except for kilka and stint, *Daphnia* and *Bosmina* dominated in the intestine and stomach contents. Main differences in the compared species concern composition of minor food items. In roach, perch, cisco these were presented by *Leptodora* and *Bythotrephes*, in bleak these were flying insects from the water surface and in bream, *Bythotrephes* and *Cyclopoida*. The food of kilka and stint differ from the food of above mentioned species in terms of composition of the major food items: *Leptodora*, *Heterocope* and *Bythotrephes* in kilka, *Bythotrephes* and *Leptodora* in stint. It should be noted that *Heterocope* presents in the kilka and stint food but in fact is absent from the food of other species (Figure 1).

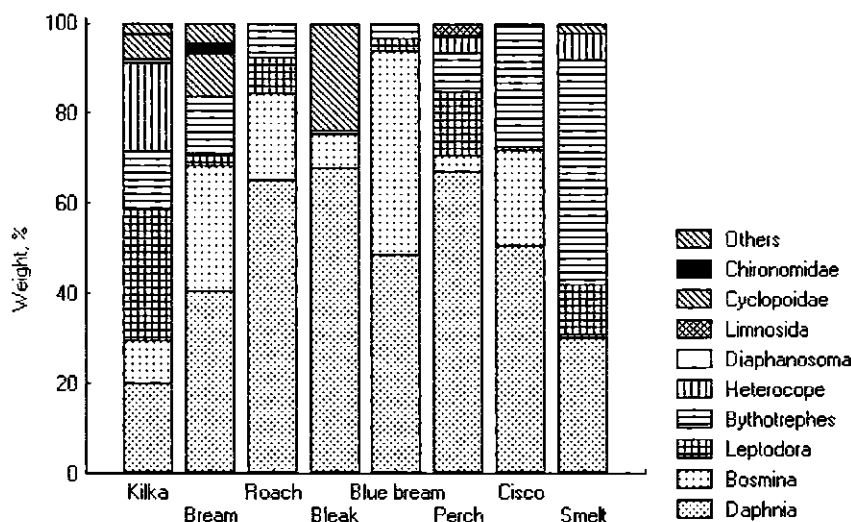


Figure 1. Food composition in fish of pelagic gatherings in June-July 2000

All species studied were feeding intensively. Among cyprinids mean values of index of intestine feeling fluctuated within the limit of 54—75.8‰. In kilka, stint, cisco, juvenile perch these values were higher. The highest values of this index were noted in perch (221.0‰) and kilka (127.4‰), stint and cisco were feeding less intensively (65.5‰ and 85.1‰, respectively). The juvenile zanders were absent from these catches

By August, the pelagic fish food became more variable. Juvenile cyprinids, in part, turns to bottom dwelling. Considerable part of their food comprises of secondary filtrators, Chydoridae (g.g. *Alona*, *Leydisia*, *Pleuroxis*), larvae and pupae of chironomids, detritus and *Ilyocriptus*. Roach and bleak are still feed in the mid water, consuming algae, *Daphnia* and flying insects (Figure 2). Among predatory species, two-year old perches selectively eat *Daphnia*

and *Bythotrephes* while juvenile zanders mostly feed on perch yearlings, sometimes on kilka. Typical pelagic fish, kilka, cisco and stint continue to consume, in varying ratios, same species as in June-July (Figure 2).

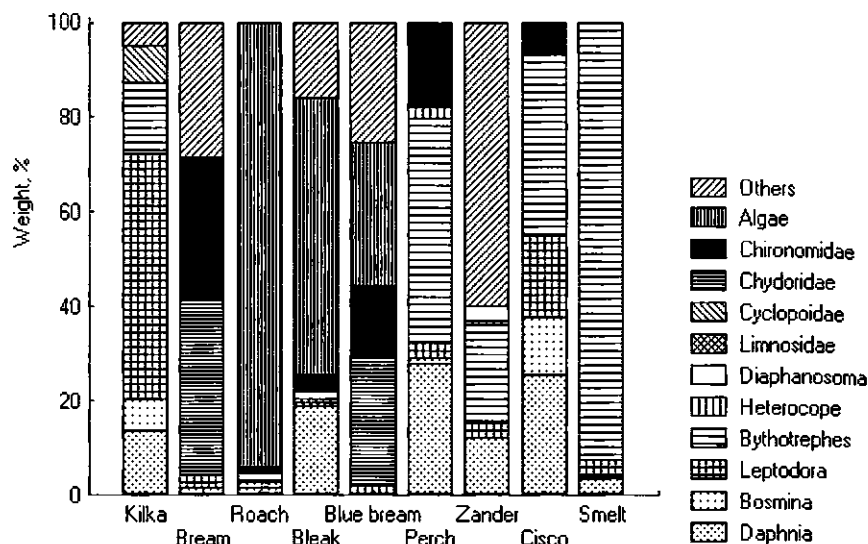


Figure 2. Food composition of fish in pelagic gatherings in August 2001

The feeding intensity in cyprinids is high, varying from 72.6 to 110.1‰. Bream shows an exception: in August, the value of intestine feeling is 3 times lower, than in June (23.8‰). Comparing to June the values of this index in kilka, perch and cisco decreased (91.1, 68.1, 51.4‰, respectively). In young zander they were still high (220.7‰). Stint was absent from the catches. In September the situation in pelagial changes considerably. Abundance of cyprinids (except for bream) decrease sharply. The fish feeding spectra differ from that ones in August but close to the spectra in June. In September only young bream still feed in the bottom layer. In other fish species the main food is comprised of planktic organisms. Cyprinids eat predominantly *Bosmina*, there was no food in stomachs of juvenile zander and innumerable perch. Kilka, cisco and stint were also not feeding at some stations. In stomachs of specimens continued to feed in September, *Daphnia*, *Leptodora*, *Bythotrephes* were still dominant. In all feeding species *Bosmina*, was numerous in stomachs, which reflects dominance of yearlings in gatherings and, consequently, in samples (Figure 3).

Among all cyprinids the highest values of stomach feeling were characteristic of bream (91.1‰). Roach, bleak and blue bream were feeding less intensively, exhibiting the index values of 27.5, 22.5 and 25.0‰, respectively. Juvenile perches were absent from catches, while juvenile zanders did not

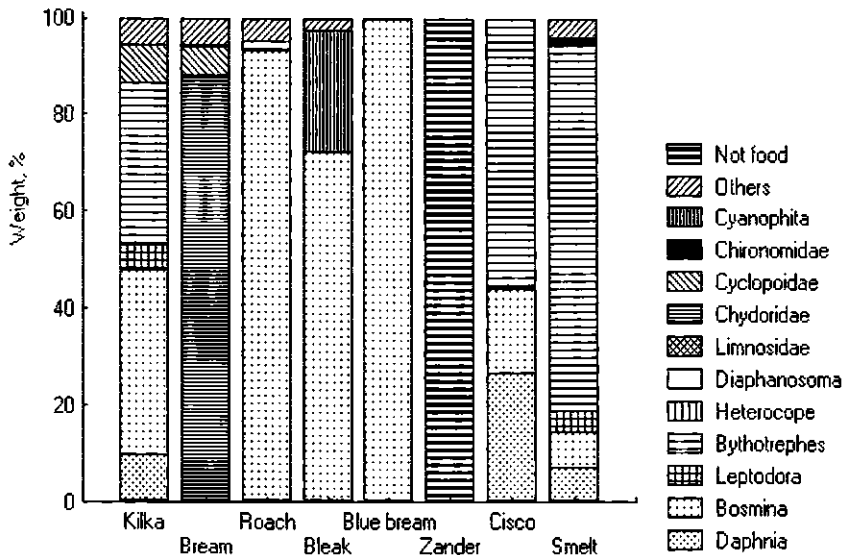


Figure 3. Food composition in fish of pelagic gatherings in September 2000

feed. In cisco and stint the feeding intensity increased (136.6 and 145.0%), respectively) and was still high in kilka (90.9%).

Similarities of food compositions (SP-coefficients). The analysis of inter-species relations in respect to feeding has shown that in pelagic gatherings the food compositions of kilka and aboriginal species overlap to different extents. The values of indices of food similarities (SP-coefficient) vary on some stations and in different months within 0 to 83%. (Table 4). The highest overlapping in the kilka trophic relations concerns cyprinids. This is determined not only by changes of abundance and distribution of species but also by seasonal dynamics of their feeding. In the mid summer their SP-coefficient values are consistently high, in August they are minimal and in September they vary on different stations within the values of 0 to 84%. The extent of similarity between kilka and cyprinids is determined by a structure of gatherings, in particular this extent depends on kilka's status in a gathering. Table 4 gives data on the 2 types of gatherings observed in the reservoir. In the first type gathering, kilka is a super dominant, in the second type it ranked as concomitant species. In the second type of gatherings bream, roach, bleak, blue bream and cisco were super dominants, by turns.

In mid summer in the 1st type gathering values of SP-coefficients of kilka and cyprinids are higher, than in the 2nd type gatherings (Table 4).

In August redistribution of species within the water body is observed. In the 1st type gatherings, the juvenile cyprinids, that were accompanied kilka in

the previous months, are substituted by stint, cisco, juvenile zander and perch. Cyprinids dominated on other stations, where kilka is innumerable (2nd type of gathering). On these habitats feeding spectra deviate from each other fully and SP-coefficient values are minimal for the whole season.

In September, when kilka intensively feeds in the 1st type gatherings, roach, bleak and blue bream seize feeding. In the 2nd type gatherings feeding spectra of kilka and cyprinids (except for bream) coincide for more than 50% (Table 3).

Another group of such species as perch and zander juveniles, stint and cisco during the whole study period feed to high extent on the same food items, as kilka, irrespectively of type of gathering. As a result, food similarities of these species and kilka are always high (Table 3).

Table 3

**Food similarities (SP-coefficient values) of kilka and mass fish species
in two types of gatherings**

Type of gathering	Month	Bream	Roach	Bleak	Blue bream	Perch	Zander	Stint	Cisco
1 st	June-July	41.4—	38.7—	79.1	30.4	—	—	42.1	—
		49.5	59.2	1.3—	12.3—	—	—	35.3—	—
2 nd		8.9— 40.3	20.0— 42.8	12.7	50.5	47.2	—	52.3	38.4
1 st	August	0.63	—	—	—	45.5	41.3	32.6	18.7—
2 nd		0.02	0.47	0	15.0	—	—	—	70.6
1 st	September	0—7.7	not found	—	н.п.	—	н.п.	45.5—	30.5—
2 nd		0.4—6.0	55.6	53.6	53.8	—	—	83.1	84.0
								56.8	83.0

Thus, during summer-fall period in fish forming pelagic gatherings feeding strategies change by a regular manner. Cyprinids (except for blue bream) turn from plankton- to bottom-feeding, percids, turn from plankton- to predatory feeding. Kilka, cisco, stint and blue bream during whole study period feed on plankton. The latter determine the dynamics of food similarities coefficient of kilka with latter species.

Among all the Upper Volga reservoirs the most abundant kilka population is in the Rybinsk Reservoir. During last 5 years (1995—2000) it spread all over the water body and settled on those pelagial habitats on which two species, blue bream and stint were dominated till mid 1990th. As a rule, blue bream inhabited lower horizons of water while stint was in the mid water (Permitin and Polovkov, 1978; The ecological factors..., 1993). Alike stint, kilka distributed unevenly both in vertical and horizontal directions, occupying the most productive parts of pelagial, the zones of biomass accumulation, concen-

trated within the depths of 3 to 7 m. Appearance of kilka in the reservoir in 1994 coincided with the development of the global warming process. In our opinion this process is one of the main factors that caused decrease in abundance of the northern invader, stint. Kilka moved in the Rybinsk Reservoir from the downstream Gorky reservoir. Increase in its number and spread over the water body took place gradually. In 1998 kilka comprised of no more than 5% of total catch, stint was solitary. In summer 2000 kilka was not dominant species yet but it reproduced very successfully and in fall became a super dominant species averaged 60% and in some stations even 100% of total catch. By this time, cyprinids (bream, blue bream, roach, bleak and sabrefish juveniles) started to use same habitats more intensively (Figure 4). In some parts of the water body these species form a base of pelagic gatherings, playing roles of super dominants or dominants (Table 3). Zander and perch juveniles, adult stint and cisco (the species innumerable nowadays) were also feeding there.

It is worth noting, that at the present stage of its spread kilka does not form mono-specific gatherings. One can assume, that years of successful reproduction in 2000 and in 2001 will yield in further increase of its number and consequently kilka will press out pelagial cyprinid juveniles.

Kilka invaded the water body at the period of stint population depression. This depression favors trophic conditions for kilka: it occupied the habitats that formerly were «belonging» to stint and was included as an important component, in the trophic chains of pelagic fish.

It is also possible that favorable conditions for reproduction of these species, i. e. optimal for stint spawning temperatures in spring and optimal for kilka spawning in summer can occur. This will cause appearance of numerous progeny of both species with consequent aggravation of their trophic competition.

In the Rybinsk Reservoir, as well as in the Low and Middle Volga reservoirs kilka prefers to feed on large pelagic crustaceans (Kogan, 1975; Kogan and Zaitseva, 1974). Kilka intensively feeds in all studied parts of the reservoir consuming mainly same food items as other species (Table 3). More often in the catches kilka is accompanied by cyprinids. The latter ones use pelagial as temporal habitat. These species are facultative planktivores. These are bream and roach juveniles and bleak of varying age. The frequencies of coincidence of kilka with these species are 74.4, 62.8 and 55.9%, respectively.

Conjugation of kilka with typical (blue bream, stint and cisco) and facultative (young perch and zander) planktivores is some lower, within the limits of 46.5—55.8%. Despite high level of conjunction, relative values of catches of kilka and other species of pelagic gatherings exhibit negative correlation. However, this correlation was significant only in relation to juvenile bream and bleak ($r_s = -0.55$ and $r_s = -0.33$, respectively). This suggests that either kilka at high numbers presses these species out of feeding habitats or due to peculiarities of their own biologies, they prefer different habitats.

The data given in the present article shows that kilka exhibit higher similarity of food composition with juvenile cyprinids, in the 1st type of gatherings as opposite to the 2nd type. Besides, in fall when kilka's number increased by tenth times, the food is absent from the cyprinid intestines from the 1st type gatherings, while in the second type gatherings these species continue to feed (Table 3). We believe this confirms that as a new component of ecosystem kilka has considerable impact on feeding conditions and feeding spectra of aboriginal species. Nowadays this impact is still local and depends on the kilka density in a gathering.

The relations of kilka with second (innumerous as a rule) group of species — stint, cisco, juvenile blue bream, zander and perch, show different fashion. Irrespectively to the kilka status in a gathering, the food similarities of kilka and these species is, as a rule, higher (Table 3). That is why if successful reproductions of these species coincide this will aggravate trophic relations of kilka with these aboriginal fish.

The number of kilka populations have not reached former stint population number yet. However, even now kilka influences considerably the trophologic state in the pelagial. During the highest numbers of stint population (1960—1970th) planktivorous fish did not impact abundance of their food items (Polovkova and Permitin, 1981). Occupying trophic niches of commercially valuable planktivorous fish species and juvenile stages of other fish kilka affects ecosystems negatively. This effect was also revealed in the other Volga River reservoirs (Bulakhov and Melnikov, 1965; Mikhman, 1969; Tsiplakov, 1972, etc.). Substitution of stint by kilka in the Rybinsk reservoir sharply changed the situation in the pelagial zone. Stint's preferred food item is *Bosmina longispina*, followed by *Bythotrephes* and *Leptodora* (Polovkova, 1970; Ivanova, 1982). According to our observations kilka prefers *Daphnia*, *Bythotrephes*, *Leptodora*, *Heterocope*. We assume that further increase of kilka abundance will cause aggravation of its feeding relations with aboriginal fish resulting potentially in full extinction of some species from the pelagic habitats.

References

- Bulakhov V. L., Melnikov G. B. On conditions of kilka *Clupeonella delicatula* (Nordman) development in the Leninsk reservoir // Vopr. Ikhtologii, 1965, 5, 3 (36), 500—563 (in Russian).
- Vasiliev L. I. On stint of the Rybinsk reservoir // Zool. Zhurn., 1951, 30, 6, 590—593 (in Russian).
- Gostev S. N. and S. V. Kozlovskiy. On the role of kilka in feeding of zander in the Kuybyshev reservoir // Biologiya Vnutrennikh Vod. Inform. Bull., 1986, 69, 33—36 (in Russian).
- Ivanova M. N. Populational variability of freshwater ciscos, Rybinsk, 1982, 145 p. (In Russian).

- The changes of fish population of eutrophied water body*, Moscow: Nauka, 1982, 247 p. (In Russian).
- Kogan A. V. The role of predatory Cladocera in feeding of kilka *Clupeonella delicatula caspia* morpha, *tscharchalensis* (Borodin) in the Kuybyshev reservoir // *Vopr. Ikhtiologii*, 1975, 15, 1 (90), 126—130 (in Russian).
- Kogan A. V. and E. M. Zaitseva. Feeding of kilka *Clupeonella delicatula caspia* morpha, *tscharchalensis* (Borodin) in the Kuybyshev reservoir // *Vopr. Ikhtiologii*, 1974, 14, 3 (86), 477—482 (in Russian).
- Kozlovskiy S. V. The ecology of kilka *Clupeonella delicatula caspia* (Svetovidov) and its role in the Kuybyshev Reservoir ecosystem. Dissertation cand. Biol. Sci., Leningrad, 1987, 24 p. (In Russian).
- Mikhman A. S. Some new data on feeding of larvae of Azov kilka *Clupeonella delicatula* (Nordman) and on the role of feeding in the fluctuations of its number // *Vopr. Ikhtiologii*, 1969, v. 9, № 5 (58), 878—887 (in Russian).
- The methodical guidelines on study on feeding and trophic relations on fish under natural Conditions*, Moscow: Nauka, 1974, 253 p. (In Russian).
- Sharonov N. V. Widening of ranges of some fish in relation to the Volga River flow regulation // In: *Volga-1*, Kuybyshev, 1971, 226—232 (in Russian).
- Tanasiychuk V. S. On adaptive capabilities of zander *Lucioperca lucioperca* (L) // *Vopr. Ikhtiologii*, 1974, v. 14, № 5, 806—813 (in Russian).
- Tsiplakov E. P. Widening of ranges of some fish species in relation to hydraulic engineering on the Volga River and intentional introductions // *Vopr. Ikhtiologii*, 1974, v. 14, № 3 (86), 396—405 (in Russian).
- Permitin I. E. and V. V. Polovkov. Peculiarities of formation and structure dynamics of pelagic fish gatherings // In: *Theoretical aspect of fishery research in reservoirs*, Leningrad: Nauka, 1978, 78—105 (in Russian).
- Polovkova S. N. Composition of food and diurnal vertical migration of stint // *Biology of inland waters. Inform. Bulletin*, 1970, № 6, 55—59 (in Russian).
- Polovkova S. N. and I. E. Permitin. On the use of food zooplankton by feeding gatherings of planktivorous fish // In: *Intrapopulational variability of feeding and growth of fish*, Yaroslavl, 1981, 3—35 (in Russian).
- The ecological factors of spatial distribution and migration of aquatic organisms*, St. Petersburg: Hydrometeoizdat, 1993, 333 p. (In Russian).
- Tsiplakov E. P. The kilka // In: *Proc. Tatarian branch of GosNIORKh*, 1972, 12, 175—177 (in Russian).
- Shorygin A. A. Feeding and trophic relations of Caspian fish, Moscow: Pischepromizdat, 1952, 286 p. (In Russian).

ESTABLISHMENT OF DREISSENIDS IN LAKE ONTARIO: IMPLICATIONS FOR THE ENDEMIC FISH COMMUNITY

Robert O'Gorman¹, Randall W. Owens²

*1 — USGS, Great Lakes Science Center, Lake Ontario Biological Station,
17 Lake Street, Oswego, New York 13126, U.S.A.,*

E-mail: robert_o'gorman@usgs.gov

*2 — USGS, Great Lakes Science Center, Lake Ontario Biological Station,
17 Lake Street, Oswego, New York 13126, U.S.A.,*

E-mail: randy_owens@usgs.gov

Introduction

Lake Ontario is one of the five interconnected Great Lakes of North America (Figure). It is 311 km long, 85 km wide, and encompasses 1,896,000 hectares, the smallest surface area of the five Great Lakes. Mean depth is 86 m and maximum depth is 244 m. It contains 1,631 km³ of water, the fourth largest volume among the North American Great Lakes. Compared to other freshwater lakes of the world, Lake Ontario ranks 15th in surface area and 11th in volume (Herdendorf, 1982). Lake Ontario is the easternmost Great Lake, receiving most of its water from the shallowest Great Lake, Lake Erie to the south, via the Niagara River. The Niagara River discharges water into southwestern Lake Ontario and the St. Lawrence River drains water out of north-eastern Lake Ontario to the Atlantic Ocean.

The endemic fish community that occupied Lake Ontario when Europeans colonized North America was destroyed by the second half of the 20th Century (Christie, 1973; Owens et al., 2002). Flourishing populations of piscivores and benthivores were extirpated or reduced to scarcity; only one endemic fish remained abundant in the profundal zone, the bottom-dwelling, slimy sculpin *Cottus cognatus* (Wells, 1969; Owens and Bergstedt, 1994). The diverse assemblage of endemic fishes had been replaced with a depauperate assemblage dominated by non-native alewives *Alosa pseudoharengus* and rainbow smelt *Osmerus mordax*. Alewives and, to a lesser extent, rainbow smelt are thought responsible for depressing endemic fishes through predation on larvae (O'Gorman and Stewart, 1999; Casselman et al., 1996). Through another pathway, alewives likely contributed to reproductive failure of original populations of two important piscivorous fishes in Lake Ontario, lake trout and Atlantic salmon *Salmo salar* (Ketola et al., 2000). Alewives contain thiaminase and lake trout and Atlantic salmon that eat alewives produce eggs with low thiamine levels (Fisher et al., 1996). The fry that emerge from thiamine deficient eggs suffer

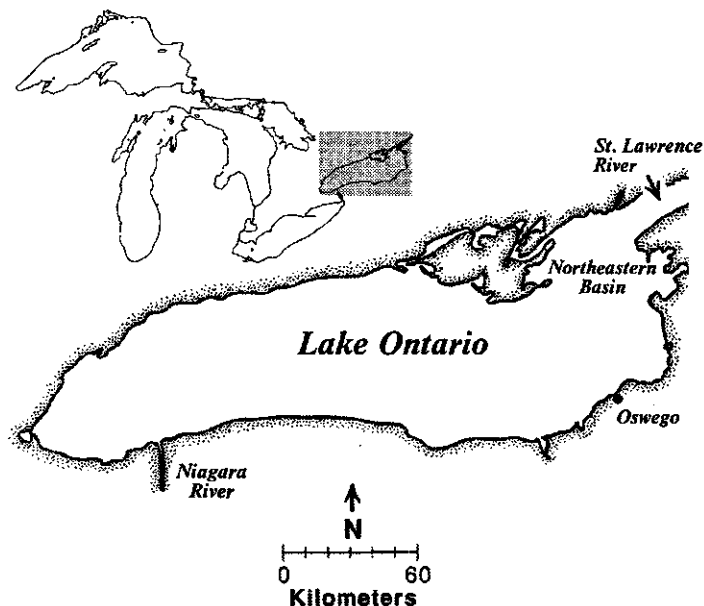


Figure. The Laurentian Great Lakes of North America. From west to east, Lake Superior, Lake Michigan, Lake Huron, Lake Erie, and Lake Ontario

high mortality shortly after swim-up, a condition called Early Mortality Syndrome (EMS). Rainbow smelt also contain thiaminase and they undoubtedly contributed to EMS syndrome in lake trout after becoming established in Lake Ontario in 1931 (Atlantic salmon were extirpated by 1900). Thus, restoration of endemic fishes was dependent on reducing exotic planktivorous fishes.

Establishment of Dreissenids

The zebra mussel *Dreissena polymorpha* was first discovered in North America in Lake St. Clair in 1988 (Hebert et al., 1989). However, based on length-frequency distributions, zebra mussels probably were established in lakes St. Clair and Erie by 1986 (Griffiths et al., 1991). Lake St. Clair is an 111,400 hectare waterbody (mean depth 4 m) through which water from the three upper Great Lakes flows south to Lake Erie (Figure 1) (Herdendorf, 1982). Zebra mussels spread downstream rapidly, colonizing all of Lake Erie and extreme western Lake Ontario by 1989 (Griffiths et al., 1991). The quagga mussel *Dreissena bugensis* was first discovered in North America in Lake Erie in 1989 (May and Marsden, 1992; Rosenberg and Ludyanskiy, 1994; Spidle et al., 1994) and by 1995, zebra and quagga mussels (hereafter collectively called dreissenids) were abundant in Lake Ontario (Mills et al., 1999). By 1995, dreissenids could be found at depths as great as 85 m in Lake Ontario and by 1997 dreissenids were

present at depths of 150 m (Negley et al., 2002). North American dreissenid populations were almost certainly established by discharge of ballast water into the Great Lakes from transoceanic ships (Hebert et al., 1989).

Prior to dreissenid colonization, the burrowing amphipod *Diporeia* spp. and the opossum shrimp *Mysis relicta*, were the two most abundant macroinvertebrates in the profundal waters of the Great Lakes where they were staples in the diets of native fishes. Depth distributions of the two macroinvertebrates overlapped broadly. In Lake Ontario, prior to establishment of dreissenids, *Diporeia* were scarce (<7 individuals m^{-2}) at depths <20 m, most abundant (2400–5400 m^{-2}) at 30–80 m, and common (<1000 m^{-2}) at >100 m (Nalepa and Thomas, 1976). In contrast, *Mysis* were scarce (<6 m^{-2}) at depths <50 m, common (73 m^{-2}) at 50–100 m, and most abundant (300 to 500 m^{-2}) at >100 m (Carpenter et al., 1974; Johannsson et al., 1994). Thus, at bottom depths of 30–50 m, *Diporeia* was the most abundant macroinvertebrate before dreissenid colonization.

Shortly after dreissenid establishment in Lake Erie, *Diporeia* disappeared, or nearly so (Dermott and Kerec, 1997). As the dreissenid population expanded in Lake Ontario during the mid 1990s, *Diporeia* disappeared at many sites at depths <100 m (Dermott, 2001; Lozano et al., 2001; USGS unpublished data). By 1999, *Diporeia* was absent, or nearly so, at nine index stations in 55 m to 95 m of water in southern Lake Ontario between the mouth of the Niagara River and Oswego (Owens and Dittman, in preparation). Similarly, sharp declines in *Diporeia* were noted during the 1990s in lakes Michigan (Nalepa et al., 1998) and Huron (T. Nalepa, personal communication) as dreissenids invaded those two Great Lakes.

Most researchers believe that the disappearance of *Diporeia* was caused by dreissenids, although the exact mechanism (s) remains unclear, (Dermott and Kerec, 1997; Nalepa et al., 1998). Evidence for the *Diporeia* — dreissenid link is that establishment and expansion of dreissenid mussels in four of the five Great Lakes was followed by the decline of *Diporeia* whereas in Lake Superior, the fifth Great Lake, where dreissenids are rare, *Diporeia* did not decline.

Fish Community Restoration and Dreissenids

The most recent attempt to rebuild Lake Ontario's endemic fish community began in the 1970s with programs to reduce alewife numbers by stocking piscivorous salmon and trout, restore lake trout *Salvelinus namaycush* by stocking hatchery reared juveniles, and reduce non-native sea lamprey *Petromyzon marinus* by killing their larvae in streams (Pearce et al., 1980; Elrod et al., 1995). Sea lamprey kill large-bodied fishes and were responsible, in part, for extirpating the endemic population of lake trout (Christie, 1973). By the early 1990s, effects of the various rehabilitation programs were apparent — alewife numbers were reduced (Jones et al., 1993) and an economically valuable sport fishery for trout and salmon was created (Bence and Smith, 1999); sexually mature lake trout were abundant although they produced few progeny (Elrod et al., 1995; O'Gorman et al., 1998); and sea lamprey were

reduced and killed far fewer lake trout than in the 1980s (Schneider et al., 1996). With non-native pest species suppressed and restoration of a key top predator well underway, resource managers began to investigate the feasibility of restoring extirpated profundal benthivores by transferring them from extant populations in the upper Great Lakes. Reestablishment of endemic benthivores would enhance reproductive success of lake trout by reducing the incidence of EMS once the benthivores were incorporated into salmonine diets. Benthivore reestablishment would also reconstruct the food web. Alewives and rainbow smelt, because of their depth distributions, did not fully utilize abundant *Mysis* and *Diporeia* in the deeper waters of the profundal zone (Wells, 1968), whereas endemic benthivores would occupy the entire profundal zone.

The first indication that dreissenid colonization might impede restoration of the Lake Ontario fish community was the response of slimy sculpin and lake whitefish *Coregonus clupeaformis* to the collapse of *Diporeia*, their principal prey (Owens and Weber, 1995; Hart, 1931). Prior to 1992, slimy sculpins were unusually abundant at depths of 70–150 m in southeastern Lake Ontario (Owens and Bergstedt 1994). However, the fish were lipid poor and less fecund (Owens and Noguchi, 1998) than slimy sculpins in other areas of the lake indicating that the dense population in the southeast was at or near carrying capacity (Owens and Weber, 1995). Although slimy sculpins in southeastern Lake Ontario were eating *Diporeia* in 1990–1991, by 1992 *Diporeia* was absent from bottom samples at 75 and 95 m and sculpin abundance at 70–50 m near Oswego declined 65% from 1991. By 1996, slimy sculpin abundance had fallen over 95% (Owens et al., 2002) and abundance remained depressed through 2001, suggesting that the population could not recover with *Diporeia* absent.

Lake whitefish, once abundant throughout Lake Ontario, were reduced to two spawning stocks in northeastern Lake Ontario by the 1960s (Christie, 1973; Casselman et al., 1996) and both stocks collapsed by the mid 1960s (Hoyle et al., 2002). However, they expanded during the 1980s due to improved reproductive success. Reproduction surged due to favorable temperature regimes and elimination of large rainbow smelt (putative predators on lake whitefish fry) by stocked trout and salmon (Casselman et al., 1996). Lake whitefish abundance peaked in the early 1990s and then began a period of decline marked by production of few young, poor survival of juveniles, declining growth and condition of adults fish, and capture of dead and dying lake whitefish in assessment nets (Hoyle et al., 2002). The period of decline coincided with, and was likely caused by, the disappearance of *Diporeia*, the principal prey of lake whitefish, from the northeastern basin (Hart, 1931; Dermott, 2001).

Geographic and depth distribution of lake whitefish also changed after *Diporeia* collapsed, as whitefish emigrated from the northeastern basin to the main lake, presumably, in search of food. In 1997, annual assessment netting in fall caught over 70 lake whitefish in southeastern Lake Ontario, whereas in nearly all years between 1980 and 1995, no or few whitefish were caught in the southeast (USGS, unpublished data). In the northeastern basin, prior to

dreissenid invasion, lake whitefish were found mostly at depths of 20–50 m. However in southeastern Lake Ontario during 1997, after dreissenid invasion, they were being caught at depths of 65–110 m (Owens et al., 2002). We suspect that lake whitefish shifted to deeper waters of the main lake basin in search of alternative food resources. During 1998–2000, we found that *Mysis* and quagga mussels dominated their diet and that *Diporeia* was uncommon (1998) or absent (1999–2000) (Owens and Dittman, manuscript in preparation). We do not expect lake whitefish or slimy sculpin populations to recover to pre-dreissenid levels unless *Diporeia* become abundant once again.

Not all of the changes in the Lake Ontario ecosystem triggered by dreissenids had negative implications for restoration of endemic fishes. Depth distribution of alewives shifted deeper in spring following dreissenid colonization (O’Gorman et al., 2000). Reasons for the shift were not clear but may have due to increased water clarity in nearshore water, a consequence of dreissenid filtering.

Coincident with the change in springtime depth distribution of alewives, the reestablished lake trout began reproducing successfully as evidenced by the appearance of one- and two-year-old unmarked fish in survey catches (Owens et al., 2002; all hatchery reared lake trout released in Lake Ontario are marked with coded wire tags, fin clips, or both). Lake trout spawn in shallow water in fall and the fry emerge in spring. Prior to establishment of dreissenids, alewives were shown to move over spawning shoals at night and eat lake trout fry (Krueger et al., 1995). Indeed, alewives were so numerous that they had the potential to eliminate all lake trout fry in some areas of the lake (Jones et al., 1995). After the dreissenid driven shift in depth distribution, however, alewives apparently no longer moved over the shallow shoals in sufficient numbers to eat all of the lake trout fry.

The shift in distribution of alewives to deeper water resulted in a change in their geographic distribution — alewives were no longer returned to the relatively shallow (mostly <50 m) northeastern basin in spring after overwintering in the deeper basin of the main lake (O’Gorman and Burnett, 2001). In the northeastern basin, yellow perch *Perca flavescens*, an endemic species, are an important part of the fish community, highly valued by sport anglers and commercial netters. Alewives, however, eat the fry of yellow perch in spring (Brandt et al., 1987) and thus perch reproductive success is inversely related to alewife abundance (Shroyer and McComish, 2000; O’Gorman and Burnett, 2001). Reproductive success of yellow perch in northeastern Lake Ontario improved after the dreissenid driven shift in springtime distribution of alewives.

Establishment of dreissenids in Lake Ontario may have indirectly served to lower springtime predation pressure on fry of endemic fishes in nearshore waters, and thereby assisted an ongoing program to restore a self reproducing population of lake trout as well as improving the outlook for restoring a reduced population of yellow perch. However, despite these two positive results, believed to be linked to dreissenid establishment, the net effect of establishment on the endemic fish community will likely be negative because of the

elimination of *Diporeia*, an important food for fish in profundal waters. Response of slimy sculpin and lake whitefish to the suspected dreissenid-linked collapse of *Diporeia* — sharply lower abundance, poor reproductive success, and shifts in distribution — suggest that populations of these two fishes can never be returned to former levels of abundance without *Diporeia* or a similar organism in the intermediate depths of the profundal zone. Reestablishing extirpated native benthivores by transfer from other Great Lakes will be difficult without *Diporeia* and, even if successful, endemic benthivorous fishes will never be as productive as they were historically.

Acknowledgements

This article is Contribution 1178 of the USGS Great Lakes Science Center.

References

- Bence J. R., Smith K. D. An overview of recreational fisheries of the Great Lakes // In: WW Taylor and P Ferreri (eds.) Great Lakes Policy and Management: A Binational Perspective. Michigan State University Press, 1999, 259—306.
- Brandt S. B., Mason D. M., MacNeill D. B., Coates T., Gannon J. E. Predation by alewives on larvae of yellow perch in Lake Ontario // Trans. Am. Fish. Soc., 1987, v. 116, 641—645.
- Carpenter G. F., Mansey E. L., Watson N. H. F. Abundance and life history of *Mysis relicta* in the St. Lawrence Great Lakes // J Fish. Res. Bd Can., 1974, v. 31, 319—325.
- Casselman J. M., Brown D. M., Hoyle J. A. Resurgence of lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in Lake Ontario in the 1980s // Great Lakes Research Review, 1996, v. 2, 20—28.
- Christie W. J. A review of the changes in the fish species composition of Lake Ontario // Great Lakes Fishery Commission Technical Report, 1973, № 23.
- Dermott R. Sudden disappearance of the amphipod *Diporeia* from eastern Lake Ontario, 1993—1995 // J Great Lakes Res., 2001, v. 27, 423—433.
- Dermott R., Kerec D. Changes to the deep-water benthos of eastern Lake Erie since the invasion of *Dreissena*: 1979 to 1993 // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1997, v. 54, 922—930.
- Elrod J. H., O'Gorman R., Schneider C. P., Eckert T. H., Schaner T., Bowlby J. N., Schleen L. P. Lake trout rehabilitation in Lake Ontario // J. Great Lakes Res., 1995, v. 21, Supplement 1, 83—107.
- Fisher J. P., Fitzsimons J. D., Combs G. F. Jr., Spitsbergen J. M. Naturally occurring thiamine deficiency causing reproductive failure in Finger Lakes Atlantic salmon and Great Lakes lake trout // Trans. Am. Fish. Soc., 1996, v. 125, 167—178.
- Griffiths R. W., Schloesser D. W., Leach J. H., Kovalak W. P. Distribution and dispersal of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Great Lakes Region // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1991, v. 48, 1381—1388.
- Hart J. L. The food of the whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchill) in Ontario

- waters, with a note of the parasites // Canadian Biology and Fisheries, 1931, v. 6, 447—454.
- Hebert P. D., Muncaster B. W., Mackie G. L. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusk in the Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1989, v. 46, 1587—1591.
- Herdendorf C. E. Large lakes of the world // J. Great Lakes Res., 1982, v. 8, 379—412.
- Hoyle J. A., Casselman J. M., Dermott R., Schaner T. Resurgence and decline of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) stocks in eastern Lake Ontario, 1972 to 1999. In: M. Munawar (ed) State of Lake Ontario (SOLO): Past, Present and Future, Leiden, The Netherlands: Backuys Publishers, 2002 (in press).
- Johannsson O. E., Rudstam L. G., Lasenby D. C. *Mysis relicta*: assessment of metalimnetic feeding and implications for competition with fish in Lakes Ontario and Michigan // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1994, v. 51, 2591—2602.
- Jones M. L., Koonce J. F., O'Gorman R. Sustainability of hatchery-dependent salmonine fisheries in Lake Ontario: Conflicts between predator demand and prey supply // Trans. Am. Fish. Soc., 1993, v. 122, 1002—1018.
- Jones M. L., Eck G., Evans D. O., Fabrizio M. C., Hoff M. H., Hudson P. L., Janssen J., Jude D., O'Gorman R., Savino J. F. Limitations to lake trout (*Salvelinus namaycush*) rehabilitation in the Great Lakes imposed by biotic interactions occurring at early life stages // J. Great Lakes Res., 1995, v. 21, Supplement 1, 505—517.
- Ketola G. H., Bowser P. R., Wooster G. A., Wedge L. R., Hurst S. S. Effects of thiamine on reproduction of Atlantic salmon and a new hypothesis for their extirpation in Lake Ontario // Trans. Amer. Fish. Soc., 2000, v. 129, 607—612.
- Krueger C. C., Perkins D. L., Mills E. L., Marsden J. E. Predation by alewives on lake trout fry in Lake Ontario: role of an exotic species in preventing restoration of a native species // J. Great Lakes Res., 1995, v. 21, Supplement 1, 458—469.
- Lozano S. J., Scharold J. V., Nalepa T. F. Recent declines in macroinvertebrate densities in Lake Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 2001, v. 58, 518—529.
- May B., Marsden J. E. Genetic identification and implications of another invasive species of dreissenid mussel in the Great Lake // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1992, v. 49, 1501—1506.
- Mills E. L., Chrisman J. R., Baldwin B., Owens R. W., O'Gorman R., Howell T., Roseman E. F., Raths M. K. Changes in the dreissenid community in the lower Great Lakes with emphasis on southern Lake Ontario // J. Great Lakes Res., 1999, v. 25, 187—197.
- Nalepa T. F., Thomas N. A. Distribution of macrobenthic species in Lake Ontario in relation to sources of pollution and sediment parameters // J. Great Lakes Res., 1976, v. 2, 150—163.
- Nalepa T. F., Hartson D. J., Fanslow D. L., Lang G. A., Lozano S. J. Decline in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1998, v. 55, 2402—2413.
- Negley T. L., Mills E. L., Baldwin B., O'Gorman R., Owens R. W. Invasion of Lake Ontario by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and quagga mussel (*D. bugensis*): historical development and ecological implications // In: M. Munawar (ed.), State of Lake Ontario (SOLO): Past, Present and Future. Leiden, The Netherlands: Backuys Publishers, 2002 (in press).

- O'Gorman R., Elrod J. H., Schneider C. P. Reproductive potential and fecundity of lake trout strains in southern and eastern waters of Lake Ontario, 1977—1994 // J. Great Lakes Res., 1998, v. 24, 131—144.
- O'Gorman R., Stewart T. J. Ascent, dominance, and decline of the alewife in the Great Lakes: food web interactions and management strategies // In: W.W. Taylor and P. Ferreri (eds.), Great Lakes Policy and Management: A Binational Perspective. Michigan State University Press, 1999, 489—514.
- O'Gorman R., Elrod J. H., Owens R. W., Schneider C. P., Eckert T. H., Lantry B. F. Shifts in depth distributions of alewives, rainbow smelt, and age-2 lake trout in southern Lake Ontario following establishment of dreissenids // Trans. Am. Fish. Soc., 2000, v. 129, 1096—1106.
- O'Gorman R., Burnett J. A. D. Fish community dynamics in northeastern Lake Ontario with emphasis on the growth and reproduction of yellow perch (*Perca flavescens*) and white perch (*Morone americana*), 1978—1997 // J. Great Lakes Res. 2001, v. 27, 367—383.
- Owens R. W., Bergstedt R. A. Response of slimy sculpins to predation by juvenile lake trout in southern Lake Ontario // Trans. Am. Fish. Soc., 1994, v. 123, 28—36.
- Owens R. W., Weber P. G. Predation on Mysis relicta by slimy sculpins (*Cottus cognatus*) in southern Lake Ontario // J. Great Lakes Res., 1995, v. 21, 275—283.
- Owens R. W., Noguchi G. E. Intra-lake variation in maturity, fecundity, and spawning of slimy sculpins (*Cottus cognatus*) in southern Lake Ontario // J. Great Lakes Res., 1998, v. 24, 383—391.
- Owens R. W., O'Gorman R., Eckert T. H., Lantry B. F. The Offshore fish community in southern Lake Ontario, 1972—1998. In: M. Munawar (ed.) State of Lake Ontario (SOLO): Past, Present and Future. Leiden, The Netherlands: Backuys Publishers, 2002 (in press).
- Owens R. W., Dittman D. E. Shifts in the diet of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and slimy sculpins (*Cottus cognatus*) following the disruption of the benthic food-web in Lake Ontario // Aquatic Ecosystem Health and Management Society, (in preparation).
- Pearce W. A., Braem R. A., Dustin S. M., Tibbles J. J. Sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the lower Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1980, v. 37, 1802—1810.
- Rosenberg G., Ludyanskiy M. L. A nomenclatural review of *Dreissena* (Bivalvia: Dreissenidae) with identification of the mussel as *Dreissena bugensis* // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1994, v. 51, 1474—1484.
- Schneider C. P., Owens R. W., Bergstedt R. A., O'Gorman R. Predation by sea lamprey (*Petromyzon marinus*) on lake trout (*Salvelinus namaycush*) in southern Lake Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1996, v. 53, 1921—1932.
- Shroyer S. M., McComish T. S. Relationship between alewife abundance and yellow perch recruitment in southern Lake Michigan // Trans. Am. Fish. Soc., 2000, v. 129, 220—225.
- Spidle A. P., Marsden J. E., May B. Identification of the Great Lakes quagga mussel as *Dreissena bugensis* from the Dnieper River, Ukraine on the basis of allozyme variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1994, v. 51, 1485—1489.
- Wells L. Seasonal depth distribution of fish in southeastern Lake Michigan // Fishery Bulletin, 1968, v. 67, 1—15.
- Wells L. Fishery survey of U. S. waters of Lake Ontario // Great Lakes Fishery Commission Report, 1969, № 14, 51—57.

GENETIC STRATEGIES OF RANGE EXPANSION OF PELAGIC FISH IN THE RIVERINE ECOSYSTEM¹

Slynko Yu. V., Lapushkina E. E.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: syv@ibiw.yaroslavl.ru*

Formation of the reservoirs in the Volga River basin led to considerable increase of areas occupied by open pelagial. This, in turns, favored introduction in the Volga River reservoirs of non-indigenous pelagic fish species. With impounding, such species as stint (*Osmerus eperlanus*) and cisco (*Coregonus albula*) invaded reservoirs from north, while Black-Caspian kilka (*Clupeonella cultriventris*), from south. Above mentioned «northern» invaders started their southward expansion in 1950th and by mid 1980th they already reached the Low Volga reservoirs. Kilkas appeared in the Volga River in 1960th invaded the Low Volga reservoirs quite fast and reached the Kuybyshev reservoir in 1970th (Sharonov, 1971; Evlanov et al., 1998). Then, for almost 20 years its expansion was interrupted. Only since 1994 kilka inhabits the Rybinsk reservoir. By 2000 kilka invaded all the Upper Volga, including the Ivankovo reservoir and started to expand along the Volga-Baltic water way, inhabiting now the Sheksna reservoir up to the Beloye Lake (Ecological problems of the Upper Volga, 2001).

The most numerous meta-populations of stint were formed in the Upper and, to certain extent, Middle Volga. In the Low Volga reservoirs this species has never been abundant. By 1990th stint population number is dramatically decreased and recently it is almost fully disappeared not only from the Volga River reservoirs, but also from the Sheksna reservoir system, including the Beloye Lake, i.e. from the part of its natural range. Cisco has never been numerous in the Volga River reservoirs. However, as opposite to stint, populations of cisco do not exhibit significant depressions. Recently, kilka is the most numerous pelagic fish in almost all the Volga River reservoirs. The most intensive and stabile growth of its number was noted in 1995—2000 in the Upper Volga reservoirs, the Rybinsk Reservoir in particular.

In all cases mentioned above, irrespective of the direction of species invasion — up or down stream the Volga River, the expansions exhibited stepwise fashion. Each step of invasion was clearly determined in time, and due to peculiarities of each reservoir, in space. Species we observe here expanded in the

¹ Translated by D. Pavlov.

Volga River basin spontaneously because taking into the account the peculiarities of their biology and reproduction, intentional or accidental introduction of these species (both as adults and/or eggs) seems to be unlikely.

As a rule, in case of stepwise fashion of expansion, genetic variability in metapopulations decreases in series, while the extent of genetic spatial differentiation increases with growing distance from a source of expansion. (Mayr, 1965; Williamson, 1996). Most clearly these regularities are seen in the case of organisms having settled stage in a life cycle. If an organism has long stage of free-swimming larva or is a pelagic species, then both the retardation of the process of decrease in its genetic variability and appearance of considerable spatial differentiation are quite possible (Müller, 2001). When species expand in the river ecosystems the direction of expansion (down or upstream) play important role since the factor of passive transportation may facilitate process of reproductive and genetic integrations of metapopulations.

Stint actually disappeared from the Upper Volga reservoir fish communities. That is why, we used cisco and kilka for the analysis of genetic regularities of expansion of pelagic fishes in river ecosystems. Cisco, the representative of fam. Coregonidae, is a typical inhabitant of limnic water bodies of North-Eastern Europe (White and Baltic Sea basins). Maternal fish, in respect to the Volga reservoir populations, inhabit the Belaye Lake, belonging historically to the White Sea basin. Black-Caspian kilka is a typical representative of herrings of Ponto-Caspian (Black, Azov and Caspian seas) estuarine systems. As the main source of kilka invasion in the Middle and Upper Volga reservoirs is the population of the Kuybyshev Reservoir. In the Upper Volga reservoirs, in the Rybinsk especially, both studied species present in direct contact with each other as important components of pelagic fish communities.

Material and methods

In this work we studied, for the purposes of population-genetical analysis, samples of cisco from the Gorki (N = 40) and Rybinsk (N = 160) reservoirs. Kilka was sampled in the Ivankovo (N = 19), Sheksna (N = 40), Rybinsk (N = 160) and Kuybyshev (N = 80) reservoirs. For the comparative assessment of genetic variability in cisco from the Upper Volga reservoirs we used relevant published data concerning native populations from the Finnish lakes (Vuorenen et al., 1981) and the lakes of north-western of Russia (Lokshina, 1983). The parameters of genetic variability in kilka were assessed by 15 loci encoding water-soluble isoenzymes of the esterase-D; β — esterase, α -esterase isocitrate dehydrogenase, lactate dehydrogenase, α — glycerophosphate dehydrogenase; aspartat amino transferase and by 7 loci determining isoforms of general protein in white skeletal muscles. In cisco the analyses involved 15 loci encoding isoenzymes of lactate dehydrogenase, β — esterase; malat dehydrogenase, glucose-6-phosphate dehydrogenase, malik-enzyme; α — glycerophosphate dehydrogenase, isocitrate dehydrogenase, aspartat aminotransferase, 9 loci determining isoforms of general protein in white skeletal muscles and 1 locus each encoding isoenzymes of peroxidase in heart muscle and isoforms of blood hemoglo-

bin. The samples were homogenized in 20% sacharose and analysis was performed using electrophoresis in vertical block of isoporous polyacryl amid gel with consequent substrate-specific staining according to standard techniques (Maurer, 1971; Genetics of isoenzymes, 1977; Berston, 1965). For the assessment of levels of genetic variability in cisco and kilka populations parameters of the proportion of polymorphism (P) and mean heterozygosity (H) were calculated.

Results and discussion

In cisco from the Rybinsk and Gorki reservoirs among 26 loci studied only 3 were polymorphous: peroxidase (Px), esterase-1 (Est-1) and general protein-3 (GP-3). In kilka from all sampled populations out of 21 studied loci only 6 were polymorphous: malik-enzyme 1, 2 (Me-1, 2), lactate dehydrogenase-A (Ldh-A), aspartate-aminotransferase (AAT), a-esterase-2 (a-Est-2) and esterase-D-1 (Est-D-1). Average levels of genetic variability in the Volga River populations of cisco consisted of $P = 11\%$, $H = 4\%$. In kilka, of P in all samples consisted of 29%, H varied within limits of 6% to 12%. In the Volga River populations, comparing to fish from native range, cisco exhibits considerable decrease in levels of genetic variability as measured by both P and H parameters (Figure 1).



Figure 1. The average levels of polymorphism (P) and heterozygosity (H) in cisco's populations from native (the lakes of Finland and of North-Western Russia) and non-indigenous (Rybinsk reservoir) parts of the modern range

First of all, this decrease is due to that in several loci that are polymorphous in the lakes of Finland and North-Western Russia, in cisco from the Upper Volga populations fixation of one of the alleles was noted. For example, such loci as Mdh, Ldh, Me, Idh turn to the monomorphy, while in the native lake populations these loci are highly polymorphous (Vuorinen et al., 1981; Lokshina, 1983). Comparison of data on the Rybinsk and Gorki reservoir

populations shows the similarity of polymorphism levels in these populations. However, mean heterozygosity (H) is lower in the Gorky Reservoir fish. This data indicates that cisco in the Upper Volga reservoirs is characterized by presence of populational subdivisions and its populations are reproductively isolated one from each other.

In kılka from all reservoirs the levels of polymorphism are similar and fluctuations of the mean heterozygosity values are insignificant and shows no any regular fashion (Figure 2).

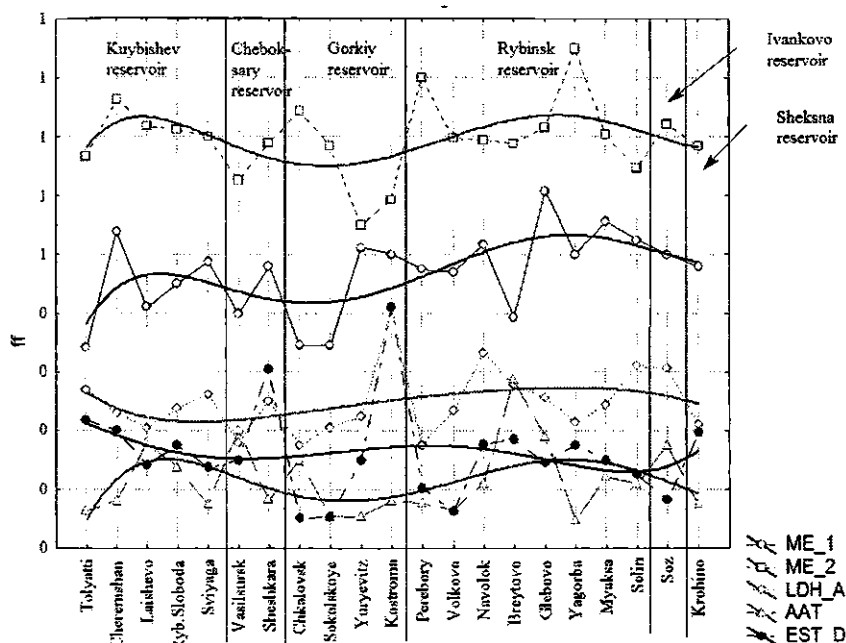


Figure 2. Distribution of the allelic frequencies of 5 polymorphic loci in kılka from the Upper, Middle Volga and the Sheksna River reservoirs

The analysis of spatial dynamics of allele frequencies also confirms absence of any regular fluctuations and no one allele studied exhibits clear latitudinal clines (Figure3).

The absence of significant differentiation of kılka populations in the Upper Volga — Sheksna reservoirs is confirmed by the results of analysis of spatial subdivisioning (Table 1). Individual variability gives the most important contribution to formation of general variability on all studied polymorphic loci. Only in the case of AAT small increase of contribution of the sub-populational variability, with concurrent increase of the individual variability can be seen.

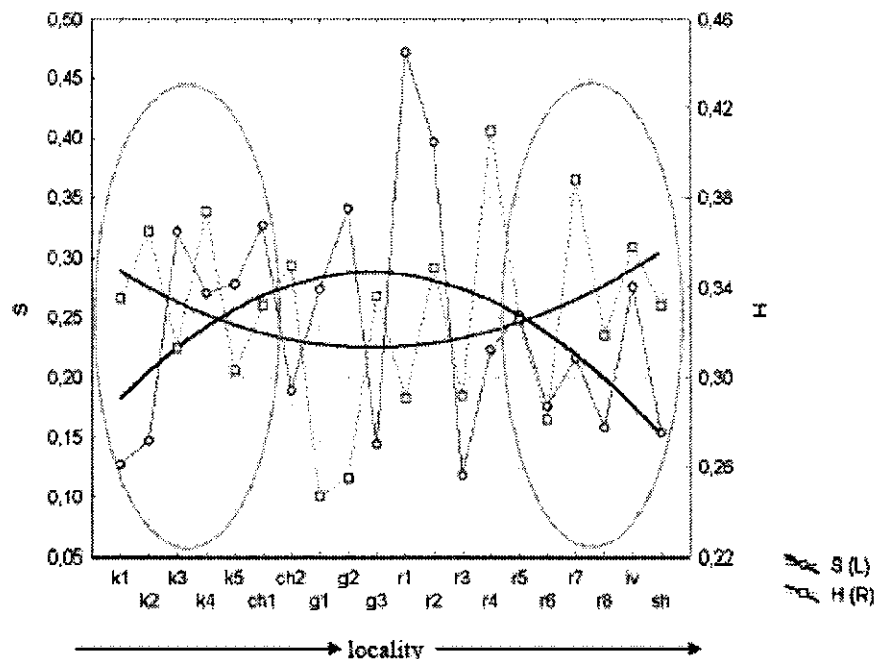


Figure 3. Distribution of allele frequencies of 5 polymorphic loci in kilka from the Middle and Upper Volga reservoirs and the Sheksna River

Table 1

**Spatial genetic differentiation of kilka populations
in the Volga-Sheksna reservoirs**

Locus	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
Me-1	0.060	0.079	0.020
Me-2	-0.028	-0.008	0.020
Ldh-B	-0.011	0.005	0.016
Aat-1	0.159	0.190	0.036
Est-D	0.094	0.137	0.048
Mean	0.040	0.064	0.025

Note. F_{IS} stands for the coefficient of sub-populational divisioning; F_{IT} = the coefficient of individual sub-divisioning; F_{ST} = coefficient of populational sub-divisioning.

The data given above show that along the whole Volga River, from the Kuybyshev to Ivankovo reservoir large panmictic metapopulation of kilka is situated. This population is characterized by high extent of genetic mono-

morphism. The factor of natural selection acts towards sustaining of high genetic variability. The latter increases even in case of insignificant decrease of heterozygosis, which takes place in the «old» Kuybyshev Reservoir population, as well as in the relatively «young» populations of the Rybinsk and Shkshua reservoirs.

Thus, cisco expanded its range in the Volga River basin in full accordance with stepwise fashion of expansion. This expansion was accompanied by loosening of genetic variability. It is likely, that kilka was under the «bottle-neck» effect, when adaptive success was attained by only some genotypes. The most likely mode of cisco expansion downstream the Volga River was passive drift through dam water gates. The group of specimens that reached new habitat was subjected to considerable pressure of selection and served as a base for the formation of a new population. It is most likely, that cisco as a limnophylic species, did not undertake back, i. e. upstream migrations. That is why, the reproductive relations between populations of reservoirs and maternal population of the Beloye Lake were mainly unidirectional — downstream the Volga River.

As opposite, kilka exhibits species-specific preference for the upstream migrations as it is shown by its invasion in the rivers Dnepr, Don and Volga. Our study revealed that these migrations take place during feeding season but especially noticeable during the spawning period. For instance, in the Rybinsk reservoir we recorded mass appearance of kilka, during its spawning period, in the mouths of the rivers Suda, Kondosha and Mologa. In the Ivankovo reservoir during spawning period it migrates upstream, along the Volga River channel, up to city of Tver and enters the Tvertsa River. At the same time, kilka, especially at early life stages is subject to a mass drift through dam water gates downstream the Volga River. It is likely that this kind of migrations determines absence of reproductive barriers and high extent of genetic exchanges among its populations from different reservoirs. It is necessary to note that kilka has high level of genetic variability which in general is typical for the majority of studied herrings (P value averages 20%, H value 7% (Kirpichnikov, 1987; Nevo et al., 1984). Such high genetic variability obviously provides high resistance of kilka to factors of selection. Taking into the account also that kilka is short life cycle species, above mentioned variability prevents fast decrease of genetic variability even in populations inhabiting extremities (frontiers) of species range.

Both fish species studied exhibited stepwise fashion of expansion. However, the genetical mechanisms of expansions and populational-genetical characteristics of their metapopulations are totally different. These species have some biological similarities: short life cycle, pelagic feeding and spawning, both are planktivorous and limnophylic (cisco is limnic, kilka is estuarine species). However, these species have considerable differences: cisco is strictly freshwater, northern species, spawning once a year and has no predisposition to migrations (i.e., is rather settled species). As opposite, kilka is euryhaline, predominantly marine, southern species, spawning by stages and has clear predisposition to feeding and spawning migrations. We assume that differ-

ences in genetic strategies of expansion of these species are due to the above mentioned peculiarities of their biologies.

The work was supported by Russian Foundation for Basic Research grants № 01-04-48542 and № 03-04-48418.

References

- Berston M. Histochemistry of enzymes, Moscow: Mir, 1965, 464 p. (In Russian).
Genetics of isoenzymes, Moscow: Nauka, 1977, 275 p. (In Russian).
Evlanov I. A., Kozlovskiy S. V., Antonov P. I. The cadastre of the Samara Oblast fishes, Togliatti: IEVB RAN, 1998, 222 p. (In Russian).
Kirpichnikov V. S. Genetic and selection of fishes, Leningrad: Nauka, 1987, 520 p. (In Russian).
Lokshina A. B. Genetic studies of protein polymorphism in cisco (*Coregonus peled Gmelin*) and some whitefishes of genus *Coregonus* // Thes. cand. dissert., Leningrad, 1983, 16 p. (In Russian).
Maurer G. Disc-electrophoresis, Moscow: Mir, 1971, 247 p. (In Russian).
The ecological problems of the Upper Volga, Yaroslavl, 2001, 427 p. (In Russian).
Sharonov I. V. The range expansion of some fishes in relation to regulation of the Volga flow // Mater. of the 1st conf. On studies of waterbodies of the Volga basin, Kuybyshev, 1971, 356—362 (in Russian).
Mayr E. Animal species and Evolution, Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press and Harvard University Press, 1965, 797 p.
Müller J. Invasion history and genetic population structure of riverine macroinvertebrates // Zoology, 2001, v. 104, № 3, 1—10.
Nevo E., Biales A., Ben-Shlomo R. The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates // In: Evolutionary dynamics of genetic diversity. Haifa, 1984, 213 p.
Vuorinen J., Himberg M. K., Lankinen P. Genetic differentiation in *Coregonus albula* (L.) (*Salmonidae*) populations in Finland // Hereditas, 1981, v. 94, № 1, 113—121.
Williamson M. Biological Invasions, London: Chapman & Hall, 1996.

NEW EXAMPLES OF PARASITES EXCHANGES BETWEEN ALIEN AND ABORIGINAL FISH SPECIES IN THE ECOSYSTEM OF UPPER VOLGA (RUSSIA)

Tyutin A. V.

*I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Science,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russia,
E-mail: tyutin @ ibiw.yaroslavl.ru*

Background and Objectives

Since 1940s in the European part of Russia the main reason for changes in structures of communities of aquatic species is a change of the hydrological regime for the large Volga River system. An active development of the freshwater reservoir cascades (in the Volga basin from the Baltic Sea to the Caspian Sea) and inter-basin canals networks has given real conditions for invasions of many new aquatic species into new water bodies. Simultaneously the problem of parasite passage on the time of introductions of new species of fish was arise. For example the ciliate *Ambiphrya ameiuri* (*Peritricha*, *Scyphidiidae*) was brought to Europe together with typical host American channel catfish (*Ictalurus punctatus*). Since 1970s the ciliate has widely spread in thermal water trout-breeding farms of the European part of Russia. Recently we described new cases of natural infection by *A. ameiuri* for some common cyprinid fish in shore zones of the Rybinsk Reservoir (Tyutin, 2001).

In the recent years many river fish and their parasites have become rare in the Upper Volga Basin. On the contrary, for a long time a decrease in number of some aboriginal fish species has been accompanied by expansion of new species (Slynko et al., 2000). Now in Volga reservoirs lives more ten fish invaders. Some invasion was result of acclimatization works, other species expanded areas spontaneously. Brightest examples from last group are European vendace (*Coregonus albula*), limnetic smelt (*Osmerus eperlanus*) and Caspian kilka (*Clupeonella cultriventris*). In this paper we compare on modern state of parasite communities for these three species of pelagic fish. In the second half of 20th century they spontaneously spreading their areas in the northern part of Caspian-Baltic freshwater way and at present they are here basic species of pelagic fish in all large water bodies. European vendace (family *Coregonidae*) and Limnetic smelt (family *Osmeridae*) was registered for this basin in 1940—1950s after the Volga River regulation (they has penetrated into Rybinsk Reservoir from more northern Beloye Lake via Sheksna River). On the contrary Caspian kilka (family *Clupeidae*) as southern species was always a typical fish

only in the brackish zones of the Caspian Sea and lower Volga (Kosareva, 1961). This species was attain to Rybinsk Reservoir only in 1994 and Sheksna Reservoir in 2001 (Slynko et al., 2000). However the expansion of Caspian kilka into Middle (1960—1980s) and Upper Volga (1990s) is connected also to hydrological condition changes in the Ponto-Caspian Region (first of all by creation of the united Volga reservoir cascade).

Materials and methods

Thus for European vendace and limnetic smelt we take the Beloye Lake as an initial water body and investigate results of the migration into Rybinsk Reservoir. For Caspian kilka we registered results of the penetration from the Rybinsk Reservoir into the Sheksna Reservoir. As result we study the parasite fauna of three species of pelagic fish in three typical freshwater bodies from North-eastern part of Russia (one is a natural North lake which was included in the cascade with two regulated reservoirs). Sheksna Reservoir was constructed in 1964 by a dam on Sheksna River and stay between Beloye Lake and Rybinsk Reservoir. The Rybinsk Reservoir was constructed in 1941—1947 for flood control and hydroelectricity generation purposes and is one of the largest freshwater bodies in the country (4.550 km²). The cascade of these water bodies formed Southern part for a Volga-Baltic navigable water way, including also Onega and Ladoga lakes (Kuperman, 1979).

More 200 specimens of fishes were captured by pelagic trawls here and examined by the method of the total parasitological dissection in August-September 2000 and June-July 2001. Endoparasites and ectoparasites were studied and sampled in both years by using the same methods. The number of ciliates was estimated per microscope field at once after a catch of fishes by pelagic trawls. Some young helminths were determined to the genus level only but all specimens whose identity was not clear were collected and prepared by standard procedures (Kosareva, 1961; Izyumova, 1977; Kuperman, 1979). In different water bodies all parasite taxa were classified by numbers as rare species (+), rather intermediate species (++) and mass common species (+++).

Results and discussions

Our approaches are based on the concept that some pathogenic parasites of pelagic fish represent a significant component of aquatic communities and can function as great ecological factors in fresh water ecosystems (Dogel, 1939; Izyumova, 1977; Kuperman, 1979). A total 16 taxa of parasites were found in more 200 individuals of three species of fishes from three different families during 2000—2001. Autogenic species (adult parasites maturing in fish) are dominated rather than allogenic species (maturing in birds or mammals). As above two species of investigative fish have penetrated into the Upper Volga basin since 1940s years from more northern the Beloye Lake (initial water body), but numbers of their populations decreased permanently in the

last years. A total in European vendace (*Coregonus albula*) from the Beloye Lake and the Rybinsk Reservoir 11 parasite taxa were found and divided into three categories according to their occurrence in 2000–2001 (Table 1).

Table 1

**Occurrence of parasites in European vendace (*Coregonus albula*)
from the Beloye Lake and the Rybinsk Reservoir**

Parasite species	Localization	Beloye Lake (initial waterbody) n = 12	Rybinsk Reservoir n = 48
1. <i>Capriniana piscium</i>	gill	+++	++
2. <i>Triaenophorus crassus</i> (l) *	muscles	+	+
3. <i>Proteocephalus exiguus</i> *	intestine	+++	—
4. <i>Proteocephalus</i> sp. (juv)	intestine	—	+
5. <i>Phyllodistomum conostomum</i> *	urinary bladder	++	—
6. <i>Diplostomum</i> sp. (l)	eye lens	—	+
7. <i>Ichthyocotylurus</i> sp. (l)	body cavity	—	++
8. <i>Camallanus truncatus</i> (juv)	intestine	—	+
9. <i>Camallanus lacustris</i>	intestine	—	+
10. <i>Unio</i> sp.	gill	—	++
11. <i>Ergasilus sieboldi</i>	gill	+++	++

Note. «+» — rare species; «++» — rather intermediate species; «+++» — mass common species; «—» — absent species; «*» — specific parasites; (l) = larva; (juv) = juvenile.

Because the host population is very sparse in the Rybinsk Reservoir, only the cestode plerocercoid *Triaenophorus crassus* was a specific parasite for *Coregonidae* fish. Two of the others specific helminths were present only in the Beloye Lake (cestode *Proteocephalus exiguus* and trematode *Phyllodistomum conostomum*). Five nonspecific parasite taxa were prevalent in the Rybinsk Reservoir and only three parasite species occurred in European vendace from both water bodies. At present time for the Limnetic smelt (*Osmerus eperlanus*) as native population in the Beloye Lake as an invader population in the Rybinsk Reservoir are very sparse. Therefore only six parasite taxa were found here (Table 2).

Only metacercariae of the genus *Ichthyocotylurus* was common in both water bodies. Even in the Beloye Lake the list of parasites includes only one specific species (cestode *Proteocephalus longicollis*). In the Rybinsk Reservoir there were five nonspecific aboriginal parasite taxa. As above the first occurrence of Caspian kilka (*Clupeonella cultriventris*) in the Rybinsk Reservoir was recorded in 1994 (for the Sheksna Reservoir in 2001), but the number of populations increases rapidly (Slynko et al., 2000). However parasite fauna

of the brackish water species (family *Clupeidae*) is very poor in freshwater bodies. Altogether 8 parasite taxa were found in Caspian kilka from two study areas in 2000—2001. Only 50% species were common for both reservoirs, and their number did not differ significantly (Table 3).

Table 2

**Occurrence of parasites in limnetic smelt (*Omerus eperlanus*)
from the Belaye Lake and the Rybinsk Reservoir**

Parasite species	Localization	Belaye Lake (initial waterbody) n=13	Rybinsk Reservoir n=17
1. <i>Proteocephalus</i> sp. (juv)	intestine	—	+
2. <i>P. longicollis</i> *	intestine	++	—
3. <i>Diplostomum</i> sp. (l)	eye lens	—	+
4. <i>Ichthyocotylurus</i> sp. (l)	body cavity	+	+
5. <i>Phyllodistomum</i> sp. (juv)	urinary bladder	—	+
6. <i>Camallanus lacustris</i>	intestine	—	+

Note. Abbreviation are as in Table 1.

Table 3

**Occurrence of parasites in Caspian kilka (*Clupeonella cultriventris*)
from the Rybinsk Reservoir and Sheksna Reservoir**

Parasite species	Localization	Rybinsk Reservoir (initial waterbody) n=85	Sheksna Reservoir n=27
1. <i>Proteocephalus</i> sp. (juv)	intestine	+	+
2. <i>Bucephalus polymorphus</i> . (l)	muscles	+++	+++
3. <i>Diplostomum</i> sp. (l)	eye lens	+	—
4. <i>Bunodera luciopercae</i> (juv)	intestine	—	+
5. <i>Camallanus truncatus</i> (juv)	intestine	++	++
6. <i>Nematoda</i> g.sp. (l)	body cavity	—	+
7. <i>Unio</i> sp. (l)	gill	+	++
8. <i>Ergasilus sieboldi</i> (juv)	gill	+	—

Note. Abbreviation are as in Tables 1 and 2.

Conclusions

Usually, an evolution of freshwater ecosystems induces the increase of mean tolerance of the zoo-community by elimination the low tolerant forms of aquatic species. In this case only metacercaries of the genus *Diplostomum*, cestodes of the genus *Proteocephalus* and nematodes of the genus *Camallanus*

were common for all three pelagic fish. Mainly immaturing forms of aboriginal helminths were registered. Probably in many cases the loss or an absence of specific parasites and high resistance to native helminths give a good advantage for fish invaders in comparison with aboriginal fish species.

However, any projects for the construction of new reservoirs and canals must consider means potential menaces of transfer of pathogenic parasites. Factors that must be given attention include not only the transfer of infected fishes but also infected intermediate hosts and free living larval stages. For example only the common species of indigenous predatory fish: pike (*Esox lucius*), zander (*Stizostedion lucioperca*), perch (*Perca fluviatilis*) and Volga pikeperch (*Stizostedion volgensis*) are known as definitive hosts for trematodes of the family *Bucephalidae* in the Upper Volga basin (Izyumova, 1977). Therefore, in the Rybinsk and Sheksna Reservoirs the extremely high prevalence of metacercariae *Bucephalus polymorphus* in Caspian kilka (2000—2001) probably can be explained by a simultaneous increase in the number of populations of first intermediate hosts (e. g., Caspian benthic invader mollusk *Dreissena polymorpha*).

References

- Dogel V. A. The influence of acclimatization of fish on diffusion of fish epizootics // Proc. VNIORKh., 1939, v. 21, 51—64 (in Russian).
- Izyumova N. A. Parasite fauna of fish in reservoirs of USSR and the way of its Formation, Leningrad: Nauka, 1977. 284 p. (In Russian).
- Kosareva N. A. On parasite fauna of fish from the Volga-Don Canal // In: Proc. of All-Union conference for biological problems of reservoirs, Moscow-Leningrad, 1961, 178—181 (in Russian).
- Kuperman B. I. Ecological analysis of Cestodes from fish of Volga-Baltic system (Rybinsk Reservoir, Sheksna Reservoir, Beloye Lake, Onega Lake, Ladoga Lake) // Proc. IBIW AS USSR, 1979. v. 38 (41), 133—159 (in Russian).
- Slynko Yu. V., Kiyashko V. I., Yakovlev V. N. List of fish for Volga Basin // In: Catalogue of plants and animals of water bodies of Volga Basin, Yaroslavl, 2000, 252—277 (in Russian).
- Tyutin A. V. Second finding of North-American ciliate *Ambiphrya ameiuri* (Scyphidiidae) in the Rybinsk Reservoir // In: Abstract book of Second Symposium for European Freshwater Sciences, Toulouse, France, 2001, 160.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	
Резолюция российско-американского симпозиума по инвазийным видам	
ОБЩИЕ ВОПРОСЫ	
Аладин Н. В., Плотников И. С., Филиппов А. А. Виды-вселенцы в Аральском море	
Антонов П. И., Козловский С. В. О самопроизвольном расширении ареалов некоторых понто-каспийских видов по каскадам водохранилищ	
Дзгбуадзе Ю. Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России	
Фенева И. Ю., Будаев С. В. Моделирование инвазионных процессов в условиях эксплуатационной конкуренции	
Масляков В. Ю. База данных «Виды-интродуценты Северной Евразии» (структура, содержание, источники информации)	
РАСТЕНИЯ	
Гунин П. Д., Микляева И. М., Бажжа Н., Руцкова Е. А. Экологические особенности распространения алкалоидных растений с наркотическим воздействием на примере конопли	
Корнева Л. Г. Пространственно-временное распределение диатомовых водорослей, вселяющихся в водоемы бассейна Волги	
Ляшенко О. А. Развитие <i>Skeletonema subsalsum</i> (A. Cl.) Bethge (Bacillariophyta) в двух водохранилищах Верхней Волги	
Нири Д. Г., Мойр У. Х., Филлипс Б. Г. Нарушения почвы, связанные с вырубкой леса: связь с биоразнообразием и инвазийными сорными растениями	
Папченков В. Г. Макрофиты-вселенцы в водоемах и водотоках бассейна Волги	
Дж. Скотт Петерсон, Марк У. Скиннер Возможности для совместного использования информации о растениях: виды-вселенцы и аборигенные виды для восстановления	
Ткач Б. М. Опасность распространения вредителей в связи с импортом деловой древесины в США	
Цвелев Н. Н. Натурализация адвентивных и культивируемых видов сосудистых растений в Северо-Западной России	

Ульянова Т. Н.	
Занос и внедрение сосудистых растений во флору России и сопредельных государств за последние 50 лет.....	133
Пэтрик Б. Шафрот	
Экология <i>Tamarix ramosissima</i> на западе Северной Америки и в центральной Азии.....	140
БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ.....	150
Вербицкий В. Б., Березина Н. А.	
Влияние различных комбинаций солености и температуры среды на устойчивость байкальской амфиподы <i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebb.).....	150
Добрынина Т. И.	
Распространение <i>Eocyzicus orientalis</i> , Daday 1914 (Crustacea, Conchostraca) в Восточной Европе.....	157
Ижеский С. С.	
Проникновение чужеземных растительноядных насекомых на территорию России.....	161
Калайда М. Л.	
Современная роль видов-вселенцев понто-каспийского комплекса в экосистеме Куйбышевского водохранилища.....	165
Крылов А. В., Добрынин А. Э., Кияшко В. И.	
Зоопланктон Рыбинского водохранилища как кормовая база рыб-планктофагов.....	174
Лапкина Л. Н., Свицкий А. М.	
Пиявки <i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein, 1961) и <i>Acipenserobdella volgensis</i> (Zykoff, 1903) — вселенцы в водохранилищах Верхней и Средней Волги.....	179
Перова С. Н., Щербина Г. Х.	
Влияние массовых инвазивных видов на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища.....	188
Ривьер И. К.	
Современное распределение бореально-арктических и понто-каспийских беспозвоночных в Волжском каскаде.....	193
Столбунова В. Н.	
Развитие <i>Heterocope appendiculata</i> Sars (Calanoida, Temoridae) в водохранилищах Верхней Волги.....	200
Филиппов А. А., Аладин Н. В.	
Виды-вселенцы в донных сообществах Каспия: влияние на биоразнообразие.....	204
Щербина Г. Х.	
Роль видов-вселенцев в структуре макрозообентоса Верхневолжских водохранилищ.....	213
Яковлев В. А.	
Современные процессы формирования биоразнообразия, инвазий в водоемах Северо-Восточной Финноскандии.....	224

ИХТИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	231
<i>Богущая Н. Г., Насека А. М.</i>	
Сайт и база данных «Пресноводные рыбы России»: источник информации о современном состоянии фауны.....	231
<i>Дэвид Дж. Джуд</i>	
Влияние бычков кругляка (<i>Neogobius melanostomus</i>) и цуцика (<i>Proterorhinus marmoratus</i>) на аборигенные виды рыб Великих Озер.....	238
<i>Касьянов А. Н.</i>	
Морфологические изменения каспийской тюльки <i>Clupeonella cultriventris</i> Nordmann, 1840 после заселения водохранилищ Средней и Верхней Волги.....	247
<i>Кияшко В. И., Слынько Ю. В.</i>	
Структура пелагических скоплений рыб и современная трофологическая ситуация в открытых плесах Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской тюльки	259
<i>Роберт О'Горман, Рэндэл У. Оуэнс</i>	
Формирование популяции дрейссенид в озере Онтарио: последствия для сообщества эндемичных рыб.....	272
<i>Слынько Ю. В., Лапушкина Е. Е.</i>	
Генетические стратегии ареальной экспансии пелагических видов рыб в речной экосистеме	281
<i>Терещенко В. Г., Терещенко Л. И.</i>	
К прогнозированию риска от инвазии хищных рыб: сравнительный анализ интродукции судака <i>Stizostedion lucioperca</i> (L.) в различные озера и водохранилища.....	289
<i>Тютин А. В.</i>	
Новые примеры обмена паразитами между вселившимися и аборигенными видами рыб в экосистеме Верхней Волги (Россия).....	301

TABLE OF CONTENTS

PREFACE	309
Russia — United States invasive species workshop.....	312
GENERAL PROBLEMS	315
<i>Aladin N. V., Plotnikov I. S., Filippov A. A.</i>	
Opportunistic settlers in the Aral Sea.....	315
<i>Dgebuadze Yu. Yu.</i>	
National strategy, state, trends, studies, management and priorities concerning invasions of alien species on the Russian territory.....	324
<i>Feniova I. Yu., Budaev S. V.</i>	
Modeling of invasion processes under conditions of exploitative competition.....	332
<i>Antonov P. I., Kozlovsky S. V.</i>	
About spontaneous expansion of areas of some ponto-caspian species on reservoirs cascades.....	344
PLANTS	352
<i>Korneva L. G.</i>	
Spatial and temporal distribution of diatom algae invading the Volga River basin.....	352
<i>Lyashenko O. A.</i>	
Development of <i>Skeletonema subsalsum</i> (A. Cl.) Bethge (Bacillariophyta) in two reservoirs of the Upper Volga.....	361
<i>Neary D. G., Moir W. H., Phillips B. G.</i>	
Harvesting-related soil disturbance: implications for biodiversity and invasive weeds.....	364
<i>Papchenkov V. G.</i>	
Introduced macrophytes in the reservoirs and waterways of the Volga basin.....	372
<i>J. Scott Peterson and Mark W. Skinner</i>	
Opportunities for sharing plant information: invasive species and natives for restoration.....	379
<i>Tkacz B. M.</i>	
Pest risks associated with importing un-manufactured wood to the United States.....	386
<i>Tzvelev N. N.</i>	
Naturalization of alien and cultivated plants in the North-Western Russia.....	395
<i>Ulyanova T. N.</i>	
Bringing and introduction of vascular plants to the flora of Russia and adjacent countries during the last 50 years.....	402
<i>Patrick B. Shafroth</i>	
Ecology of <i>Tamarix ramosissima</i> in western North America and Central Asia.....	407

INVERTEBRATES	416
<i>Verbitsky V. B., Berezina N. A.</i> Effect of salinity-temperature combinations on tolerance in baikalian amphipod <i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebb.).....	416
<i>Dobrynina T. I.</i> Distribution of <i>Eocyzicus orientalis</i> Daday, 1914 (Crustacea, Con- chostraca) in Eastern Europe.....	422
<i>Izhevsky S. S.</i> Penetration of alien phytophagous insects into Russia.....	425
<i>Kalayda M. L.</i> Modern role ponto-caspian invaders in the Kuybyshev reservoir.....	429
<i>Krylov A. V., Dobrynin A. E., Kiyashko V. I.</i> Zooplankton of Rybinsk reservoir as the food base of planktophagous fishes.....	438
<i>Lapkina L. N., Svirsky A. M.</i> Non-indigenous leeches <i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein, 1961) and <i>Acipenserobdella volgensis</i> (Zykoff, 1903) in the Upper and Middle Volga reservoirs.....	443
<i>Orlova M. I., Antonov P. I., Shcherbina G. Kh., Therriault T. W.</i> <i>Dreissena bugensis</i> : evolutionary underpinning for invasion success based on its range extension in Europe.....	452
<i>Perova S. N., Shcherbina G. Kh.</i> The effect of mass invasive species on macrozoobenthos productivity in Gorky reservoir.....	467
<i>Rivier I. K.</i> Recent distribution of boreal-arctic and ponto-caspian invertebrates in the Volga River cascade of reservoirs.....	473
<i>Stolbunova V. N.</i> Development of <i>Heterocope appendiculata</i> Sars (Calanoida, Temoridae) in the Upper Volga reservoir.....	477
<i>Filippov A. A., Aladin N. V.</i> Benthic alien species in the Caspian sea: the influence on biodiversity.....	482
<i>Scherbina G. H.</i> The role of invasive species in macrozoobenthos structure in the Upper Volga reservoirs.....	491
<i>Yakovlev V. A.</i> Present state of biodiversity forming, invasions in freshwaters of North- Eastern Fennoscandia.....	502
FISH	509
<i>Bogutskaya N. G., Naseka A. M.</i> Web-site and database «Freshwater fishes of Russia»: a source of in- formation on the current state of the fauna.....	509
<i>David J. Jude</i> The impact of round (<i>Neogobius melanostomus</i>) and tubenose (<i>Pro- terorhinus marmoratus</i>) gobies on Great Lakes native species.....	515

<i>Kasyanov A. N.</i>	
Morphological changes of the caspian tyulka <i>Clupeonella cultriventris</i> Nordmann, 1840 after its establishment in the Upper and Middle Volga reservoirs	523
<i>Kiyashko V. I., Slynko Yu. V.</i>	
Distribution of kilka in the Upper Volga reservoirs and determination of its trophic state under the new ecological conditions	535
<i>Robert O'Gorman, Randall W. Owens</i>	
Establishment of dreissenids in lake Ontario: implications for the endemic fish community	546
<i>Slynko Yu. V., Lapushkina E. E.</i>	
Genetic strategies of range expansion of pelagic fish in the riverine ecosystem.....	554
<i>Tyutin A. V.</i>	
New examples of parasites exchanges between alien and aboriginal fish species in the ecosystem of Upper Volga (Russia).....	561

Подписано в печать 17.03.2004 г.
Формат 60×84 1/16. Усл. печ. л. 33,48.
Тираж 300 экз. Заказ № 3035.

Отпечатано в ОАО «Рыбинский Дом печати»
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8