

На правах рукописи

Матафонов Дмитрий Викторович

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ БОКОПЛАВОВ:
GMELINOIDES FASCIATUS (STEBBING, 1899)
И *GAMMARUS LACUSTRIS* (SARS, 1863)
В ИВАНО-АРАХЛЕЙСКИХ ОЗЕРАХ**

03.00.16. - экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Улан-Удэ
2003

Работа выполнена в Читинском институте природных ресурсов СО РАН

- Научные руководители:** кандидат биологических наук,
Мыдыгма Цыбекмитовна Итигилова
кандидат биологических наук,
Равиль Масалимович Камалтынов
- Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор,
Светлана Васильевна Пронина
кандидат биологических наук,
Геннадий Петрович Сафронов
- Ведущая организация:** Забайкальский государственный педагогический университет
им. Н.Г. Чернышевского

Защита диссертации состоится «.....»..... 2003 г. в ... часов на заседании диссертационного совета Д 212.022.03 по защите докторских диссертаций в Бурятском государственном университете по адресу: 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а, Биолого-географический факультет

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Бурятского государственного университета

Автореферат разослан «.....» 2003 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Э.Н. Елаев

Введение

Актуальность работы. Неконтролируемый перенос водных беспозвоночных и негативное воздействие этих видов на новые для них экосистемы выявили необходимость аутэкологических исследований видов-вселенцев в свете проблемы биологического загрязнения (Пронин, 1982; Панов, 1994; Алимов и др., 1998; Милс и др., 1999). Состоялось проведение целого ряда региональных, международных и континентальных конференций и симпозиумов, посвященных процессу биологических инвазий (г. Улан-Удэ, 1997, 2002; Борок, 2001, г. Калининград, 2001) (Миркин, Наумова, 2002). В настоящее время общепризнано, что проблема биологического загрязнения является одной из острейших глобальных проблем современности, в том числе и для бассейна озера Байкал (Тимошкин, 2001).

Очевидно, что для выяснения места и роли в экосистеме необходимо знание экологического и биологического потенциала видов-вселенцев.

Из водных беспозвоночных байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. (1899) в этом отношении вызывает повышенный интерес. В последнее время *G. fasciatus* рассматривается как вид способный нарушать стабильность водных сообществ (Панов, 1994; Алимов и др., 1998; Гладышев, Москвичева, 2002; Базова, 2002а, б). Несмотря на обилие публикаций посвященных этому виду, большая их часть приводится для бассейнов реки Енисей и рек европейской части бывшего СССР и освещает отдельные стороны жизни *G. fasciatus*. Специальных, комплексных работ, посвященных изучению биологических особенностей и оценке влияния *G. fasciatus* на донные биоценозы водоемов Забайкалья, нет.

По-прежнему остается актуальной проблема выявления абиотических факторов, ограничивающих распространение байкальских форм вне оз. Байкал (Тахтеев, 2000).

Цель исследования. Сравнить экологические особенности *Gmelinoides fasciatus* и *Gammarus lacustris* в Ивано-Арахлейских озерах и оценить влияние вселенца на донные биоценозы озера Арахлей.

Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи**:

1) исследовать распространение и дать прогноз о дальнейшем расселении *G. fasciatus* в водоемах Восточного Забайкалья; 2) выявить факторы, определяющие особенности распределения байкальского бокоплава и *Gam. lacustris* в Ивано-Арахлейских озерах; 3) изучить особенности жизненных циклов бокоплавов в оз. Арахлей; 4) выявить характер взаимоотношений бокоплавов и определить значение вселенца в донных сообществах оз. Арахлей.

Защищаемые положения:

1. *Gmelinoides fasciatus* натурализовался в водоемах Восточного Забайкалья, что определяется его высоким биологическим и экологическим потенциалом;

2. *Gmelinoides fasciatus* в оз. Арахлей сосуществует с *Gammarus lacustris* и другими видами гидробионтов, влияние на которых с его стороны должно рассматриваться во всем комплексе факторов среды в многолетнем аспекте.

Научная новизна. Впервые установлено наличие байкальского бокоплава в водоемах Восточного Забайкалья и дан прогноз о его расселении в этом регионе. Представлена карта современного ареала *G. fasciatus*.

Впервые проведено подробное многолетнее изучение экологии *G. fasciatus* в водоеме вселения; выявлены основные факторы, определяющие пространственное распределение байкальского вселенца в естественных условиях.

Впервые рассмотрены факторы сосуществования *G. fasciatus* с местным видом - *Gam. lacustris*. Выявлено значение *G. fasciatus* в структуре донных сообществ озера Арахлей.

Результаты проведенных исследований могут внести определенный вклад в понимание механизмов экспансии видами-вселенцами новых экосистем, а также послужить основой для прогноза изменений состояния водных сообществ под воздействием этих видов.

Практическая значимость. Полученные данные могут быть использованы как основа для мониторинга состояния исследованных водоемов, а также в качестве методической основы для изучения экологии популяций *G. fasciatus* и *Gam. lacustris*.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на научной конференции «Устойчивое развитие: проблемы охраняемых территорий и традиционное природопользование в Байкальском регионе» (г. Чита, 1999), на международной научной конференции "Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже 3-го тысячелетия" (г. Томск, 2000), на сателлитном симпозиуме «Биоразнообразие и продуктивность водоемов» в рамках научной конференции «Природные ресурсы Забайкалья и проблемы природопользования» (г. Чита, 2001), на Втором международном симпозиуме «Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира» (г. Улан-Удэ, 2002), а также на заседаниях лаборатории водных экосистем ЧИПР СО РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Содержание работы. Диссертация изложена на 141 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и 6 приложений. Текст иллюстрирован 14 рисунками, 16 таблицами. Список цитируемой литературы содержит 168 работ из них 26 зарубежных авторов.

Благодарности. Считаю своим долгом выразить слова сердечной благодарности моим учителям и руководителям работы М.Ц. Итигиловой и Р.М. Камалтынову. Большую и постоянную помощь в отборе и первичной

обработке материала оказали П.В. Матафонов и А.П. Куклин, материалы по водной растительности предоставила Б.Б. Базарова. Содействие в полевых исследованиях, а также в обсуждении полученных результатов было оказано Е.П. Горлачевой, А.В. Афониним, Е.Б. Матюгиной и Е.Ю. Афониной, создание электронной версии карты ареала *G. fasciatus* стало возможным благодаря Л.М. Фалейчик. Всем им выражаю свою искреннюю признательность.

Глава 1. Физико-географическая характеристика района исследования

Ивано – Арахлейские озера располагаются на юге Витимского плоскогорья и принадлежат двум крупным бассейнам – оз. Байкал (озера Арахлей, Шакшинское, Большой Ундугун, Иргень) и р. Лена (озера Иван, Тасей) (Атлас, 1997). Наибольшую площадь и глубину имеет озеро Арахлей - 59 км² и 17 м соответственно. Наименьшие средние глубины имеют озера Большой Ундугун и Иргень – около 2 м (Обязов и др., 2002). Толщина ледового покрова колеблется от 1,4 м (2000 г.) до 1,8 м (1997 – 1998 гг.). По уровню продуцирования органического вещества озера Иргень и Бол. Ундугун относятся к высокотрофным, Тасей, Иван и Шакшинское – к эвтрофным, оз. Арахлей – к мезотрофным (Бондарева, Шишкин, 1972).

Связь физических параметров озера Арахлей показана в табл. 1. Изменение температуры в прибрежной зоне оз. Арахлей в течение вегетационного периода 2000 г. показано на рис. 1.

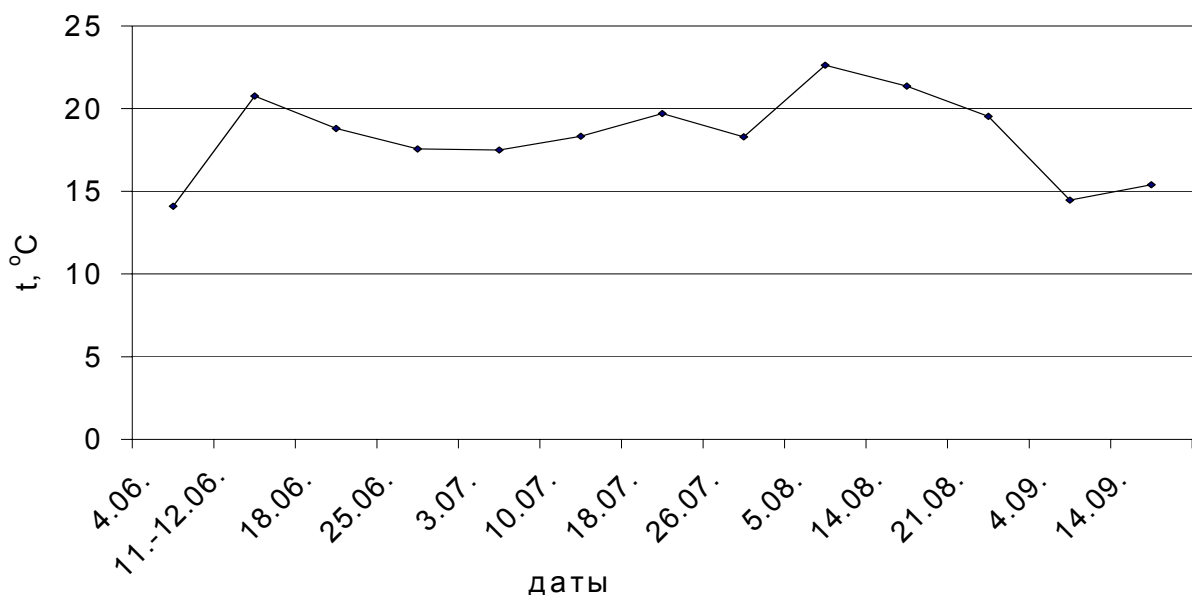


Рис. 1. Температура воды (t, °C) оз. Арахлей у сел. Преображенка на глубине 0 - 2,0 м в 2000 г.

Грунты в озере Арахлей до глубин около 4,0 м песчаные, глубже - илистые. Доминантами растительного покрова в оз. Арахлей являются ряска трехдольная и роголистник темнозеленый (Базарова, 2003).

В период с начала 70-х гг. к 1998 г. в озере отмечены следующие изменения: сокращение общей площади распространения водной растительности - до 25%, ограничивающейся глубинами распространения нителлы - до 6,0 м (Базарова, 2003); смена у юго – восточного берега формации мхов на чистую формацию зеленой нитчатой водоросли *Cladophora aegagropila* (Матафонов и др., 2000; Куклин, 2002а). Существенные изменения произошли и в зообентоценозах: увеличилась доля амфипод и олигохет, а также произошло сокращение численности некоторых видов (Матафонов, Итигилова, 2000; Матафонов, Матафонов, 2002 а, б).

Глава 2. Материал и методы исследования

Материалом для данной работы послужили пробы собранные на оз. Арахлей в 1996-2003 гг. Отбор проб на остальных озерах Ивано-Арахлейской системы был выполнен: на озерах Шакшинское, Большой Ундугун и Иргень – в 1998 г., на озерах Иван и Тасей – в 2001 г. Для отбора проб использовали дночерпатель Петерсена ($S = 0,025 \text{ м}^2$) и прибор для количественного учета гаммарид (КУГ) ($S=0,5 \text{ м}^2$ или $0,025 \text{ м}^2$) (Шаповалова, Вологдин, 1973).

С целью изучения распределения *Gmelinoides fasciatus* в озере Арахлей в 1996 – 1999 гг. по всему озеру был выполнен отбор проб. На станции брали от 1 (прибором КУГ) до 2 повторностей (дночерпателем Петерсена). Амфипод фиксировали в 4 % формалине, а затем измеряли под бинокулярным микроскопом с точностью до 0,1 мм и взвешивали на торсионных весах с точностью до 0,5 мг.

С целью выявления факторов распределения амфипод в озере в 2000 г. на профиле с. Преображенка – Центр был выполнен отбор проб: один раз в три недели на каждой из глубин 0, 0,5, 1,0 м брали три повторности дночерпателем (на расстоянии не менее 50 м одна от другой), а на глубинах 2,0, 3,0, 4,0, 5,0, 9,0 и от 14 до 16 м таким же образом - прибором КУГ. На каждой станции вместе с грунтом из приборов выбирали растительность, производили их описание, а также измеряли температуру и содержание растворенного в воде кислорода (методом Винклера) в придонном и поверхностном слоях воды.

Для изучения распределения амфипод в зоне литорали и установления жизненного цикла *G. fasciatus* в течение вегетационного периода 2000 г. еженедельно дночерпателем брали серию проб от уреза до глубины 7,0 м. Всего за период исследований было отобрано 274 количественных и 41 качественных пробы.

При изучении жизненного цикла популяции *G. fasciatus* в оз. Арахлей в 1997 – 1998 гг. особей объединяли в следующие размерные группы (р.г.): а) с длиной меньше 1,5 мм - I р.г.; б) от 1,6 до 3,0 мм - II; в) от 3,1 до 5,0 мм - III; г) от 5,1 до 7,0 мм - IV; д) от 7,1 до 9,0 - V, и е) свыше 9,1 - VI р. г. Было

проанализировано 22868 экз. В 1999 – 2002 гг. особей *G. fasciatus* объединяли через 0,5 мм интервал, определяли пол (по наличию или отсутствию оостегит) и количество яиц в выводковой сумке самок. Выделяли следующие группы самок: 1 - самки с зачаточными оостегитами; 2 - с недоразвитыми оостегитами; 3 - с развитыми, но неопушенными; 4 – с опушенными оостегитами; 5 - со свежеотложенными яйцами; 6 – стадия «полоски»; 7 – стадия «глазка»; 8 – эмбрионы в сумке. За этот период было проанализировано 7743 экз. половозрелых и 2638 экз. неполовозрелых особей.

Изучение жизненного цикла *Gam. lacustris* 1999 – 2003 гг. производилось так же, как и *G. fasciatus*, особей объединяли по размерным группам через 1,0 мм интервал. Проанализировано 2780 экз. особей.

С целью получения данных о плодовитости самок *G. fasciatus* в оз. Арахлей в мае 2001 и 2002 гг. был проведен их сбор. В 2002 г. самок средних классов брали только со свежеотложенными яйцами. Всего было промерено: за 2001 г. - 325 экз., за 2002 г. - 497 экз.

Данные о размерно-весовых соотношениях вселенца были получены по результатам измерения самцов, самок с яйцами и без яиц и неполовозрелых особей. Сырой вес фиксированных в формалине особей получали взвешиванием амфипод на аналитических весах с точностью до 0,05 мг. Особей малых размеров объединяли в группы от 5 до 60 экз. Амфипод высушивали в муфельной печи при температуре 65°C до получения постоянного веса (Хмелева, 1973) и взвешивали на аналитических весах. Всего промерено 624 экз. особей: 131 экз. самцов, 77 экз. яйценосных самок, 91 экз. самок без яиц и 325 экз. молоди.

Данные о весовом и линейном росте *G. fasciatus* были получены в 2002 г. по результатам трех серий опытов. Методика выращивания была аналогична предложенной И.И. Грезе (1977) для группового содержания амфипод. Все опыты проводили в чашках Петри. Температура воздуха достигала 28°C, температура воды изменялась от 19 до 26°C. Чашки просматривали ежедневно.

Вся обработка полученных материалов проведена с помощью программ «Microsoft Excel 97» и «Statistica 5,5».

Глава 3. Литературный обзор

по экологии и биологии *G. fasciatus* и *Gam. lacustris*

В главе дается характеристика опубликованных сведений о распространении, биологии и экологических особенностях *G. fasciatus* и *Gam. lacustris*.

Высокая жизнеспособность *G. fasciatus* в различных условиях обитания позволяет характеризовать этот вид как вид с высокой экологической пластичностью. В последнее годы особое внимание уделяется вопросу конкурентных отношений *G. fasciatus* с *Gam. lacustris*. Однако, несмотря на оби-

лие литературы, механизм вытеснения *Gam. lacustris* остается неизвестным (Panov et al., 2000). Все это с очевидной необходимостью ставит актуальность данной работы.

Глава 4. Экология *Gmelinoides fasciatus* в Ивано-Арахлейских озерах

4.1 Пространственное распределение

Gmelinoides fasciatus (Stebbing, 1899) в озере Арахлей был впервые обнаружен нами в 1995 г. (специальные работы по его интродукции не проводились). К 2002 г. было установлено, что он вселился в озера Арахлей, Шакшинское, Большой Ундугун и Иргень (водосборный бассейн р. Хилок), озера Иван и Тасей (бассейн реки Лены) и озеро Кенон (бассейн р. Амур). Мы отмечаем ухудшение условий обитания для него в ряду озер от слабо- к высокотрофным: в наиболее крупных и менее трофных озерах Арахлей и Шакшинское численность вселенца поддерживалась на высоком уровне и превышала 5000 экз./м², что свидетельствует о его натурализации; в озерах Бол. Ундугун и Иргень ее значение не превысило 1100 экз./м² и 2 экз./м² соответственно. Основная причина этого видится в неблагоприятном кислородном режиме в подледный период.

G. fasciatus способен расселяться из Ивано-Арахлейских озер: в настоящее время из озера Шакшинское он проникает в исток р. Хилок, а из оз. Иргень - в ее протоку. Однако нигде, кроме этих станций, в реке Хилок, ее притоках и пойменных озерах пока не обнаружен. Это связано с неблагоприятными гидрологическими условиями: пересыханием и перемерзанием верховьев рек и реки Хилок в частности. В связи с этим, расселение *G. fasciatus* в условиях Восточного Забайкалья затруднено. В первую очередь это можно отнести к бассейнам рек Хилок (бассейн р. Селенга) и Витим (бассейн р. Лена). Однако, ввиду более благоприятных гидрологических условий, возможно его дальнейшее расселение в бассейне р. Амур, а также проникновение и освоение им среднеглубоких водоемов, в том числе и бессточного бассейна.

Время и механизм проникновения *G. fasciatus* в Ивано-Арахлейские озера и озеро Кенон остались неизвестными.

Таким образом, современный ареал *G. fasciatus* находится между его крайней западной точкой – Финский залив (Березина и др., 2001), и восточной – озера Тасей и Кенон (Матафонов, Матафонов, 2002 б).

В озере Арахлей вселенец придерживается глубин занятых высшей водной растительностью. В июле 2000 г. среди зарослей рдеста пронзеннолистного и хары были отмечены максимальные за весь период исследований значения его численности – до 40000 экз./м², а в подледный период 1997 – 1998 гг. - биомассы (до 100 г/м²).

Анализ главных компонент выявил, что на распределение популяции *G. fasciatus* в оз. Арахлей наибольшее влияние оказывает класс факторов абиотической среды (табл.1). Связи ни с фитомассой водных растений, ни с численностью гаммаруса установлено не было. Так, в июне, июле и августе распределение этого вида положительно коррелировало с температурой воды и содержанием растворенного в воде кислорода. Обратное влияние на распределение оказывали заиленность грунта и глубина, т.е. с ее увеличением и накоплением илов численность байкальского вселенца снижалась. Связи с каким-либо отдельным видом водной растительности в летний период обнаружено не было. В осенний период, с миграцией вселенца на большие глубины, значение ряски оказалось выше и распределение *G. fasciatus* было близко *Gam. lacustris*. В целом, наиболее оптимальные условия для этого вида в летний период складывались в зоне песчаной литорали. Кроме оз. Арахлей эта зона выражена в оз. Шакшинском. Возможно, ее слабое развитие лимитирует рост численности *G. fasciatus* в других озерах системы.

4.2 Сезонная динамика популяции *G. fasciatus* в озере Арахлей

Изучение структуры популяции *G. fasciatus* основывалось на собственных материалах о темпах роста его особей. Результаты опытов показали, что на начальных этапах развития линьки проходят регулярно с интервалом около 4 суток: первая линька - от 80 до 100 градусодней (гд.); вторая – через 8 сут. с момента рождения (от 170 до 200 гд.), третья – 11 – 13 сут. (250 - 290 гд.), четвертая – 17-18 сут. (350-400 гд.), пятая – 23-25 сут. (490-530 гд.). Возможно, шестая линька происходит через 29-32 суток (640-690 гд.). К размножению *G. fasciatus* способен приступить через 5-6 линек (540-700 гд.). Таким образом, для достижения половозрелости в условиях высоких температур и обильного питания ему достаточно 600 гд. (размеры осо-

Таблица 1
Нагрузки переменных на коэффициенты корреляции первые две главные компоненты, выявляющие связь численности амфипод с параметрами биотопа (с. Преображенка, начало июня 2000 г.)

Переменные	Главные компоненты	
	1	2
Глубина	-0,957	-0,019
Зона озера*	-0,833	-0,08
Грунт	-0,851	0,049
Придонная температура	0,881	-0,02
Придонный кислород	0,919	-0,136
Численность <i>G. fasciatus</i>	0,716	0,024
Численность <i>Gam. lacustris</i>	0,043	0,996
Ряска	0,062	0,995
Роголистник	-0,093	-0,005
Хара	0,26	-0,099
Нителла	-0,104	-0,045
Expl. Var	4,559	2,023
Prp. Totl	0,414	0,184

Примечание. * - литораль, сублитораль, профундаль

бей от 4 до 5 мм.). Эти данные по росту *G. fasciatus* отличаются от результатов, полученных О.И. Ниловой (1976) - от 1000 до 1230 гд., а также данных Р.М. Камалтынова и А.А. Томилова (2001), но не опровергают их, а доказывают высокую экологическую пластичность этого вида.

Размерно-возрастная структура популяции G. fasciatus в 1997 – 1998 гг. В подледный период 1997 и 1998 гг. популяция вселенца была представлена достаточно широким спектром размеров, преобладали особи с длиной от 5 до 9 мм, но менее 3,1 мм особей обнаружено не было (табл.2).

В июле были отмечены все размеры, в том числе и только вышедшая молодежь. В конце августа особи I р.г. обнаружены не были, а особи VI р.г. - единично. В летний период доминировало молодое поколение с длиной от 3 до 5 мм. В результате изучения динамики поколений *G. fasciatus* было установлено, что в оз. Арахлей его жизненный цикл одногодичный с периодом летнего отрождения молодежи.

Таблица 2

Соотношение численности и биомассы размерных групп (в %) в популяции *G. fasciatus* оз. Арахлей в 1997 – 1998 гг.

Период	(I)	(II)	(III)	(IV)	(V)	(VI)	Сумма
Подлед	0,00	0,00	<u>10,00</u>	<u>53,46</u>	<u>31,93</u>	<u>4,61</u>	<u>100</u>
			3,74	40,80	45,73	9,74	100
Июль 1997	<u>0,31</u>	<u>18,58</u>	<u>66,74</u>	<u>13,04</u>	<u>1,31</u>	<u>0,03</u>	<u>100</u>
	0,03	5,17	55,23	33,75	5,55	0,27	100
Август 1997	0,00	<u>9,61</u>	<u>55,09</u>	<u>33,82</u>	<u>1,47</u>	<u>0,01</u>	<u>100</u>
		1,87	43,42	49,85	4,82	0,04	100

Примечание: подлед. – подледный период (декабрь 1997 г., март 1997 и 1998 гг.); в числителе – численность; в знаменателе – биомасса

Размерно-возрастная структура популяции вселенца в 1999-2001 гг. Основные черты структуры популяции в ранне-осенний (сентябрь 1999 г.) и весь подледный период – низкий процент неполовозрелых особей (30% и менее), отсутствие новорожденных и особей максимальных размеров. С апреля по июнь 2000 г. самцы интенсивно росли, часть из них достигла максимальных размеров - 9,9 мм. В первых числах июля на смену родительскому поколению пришла молодежь новой генерации, доля самцов которой составляла более 70% от общего числа взрослых особей. К концу июля часть молодых самцов достигает размеров 5 мм, а в третьей декаде августа - 6 мм. В первых числах сентября максимум в размерной кривой самцов находится в диапазоне 4,8-5,3 мм. Самки к этому моменту достигают 5 мм с максимумом в диапазоне 3,3-4,3 мм. К периоду размножения 2001 г. кривые графиков самцов и самок в общих чертах повторяли графики за тот же период 2000 г., что свидетельствует о стабильности внутрипопуляционных процессов.

Половая структура популяции. Анализ половой структуры популяции *G. fasciatus* за 1999 – 2001 гг. показал, что в целом соотношение полов составило 1:1. В тоже время прослеживаются особенности различных периодов, которые позволяют выделить 2 крупных сезона: осенне–летний и летне-осенний (рис.2).

Наступлению первого (сентябрь 1999 г.) предшествовал период со значительной долей самцов – около 80%. Причина резкого доминирования самцов в летний период - большие по сравнению с самками темпы роста уже на ранних этапах постэмбрионального развития. В сентябре 2000 г. так же, как и в 1999 г. соотношение полов вышло на уровень 1:1,5, а в мае 2001 г. оно было близко к 50%. Отмеченное в конце июня 2000 г. снижение доли самцов связано с их более быстрым отмиранием.

Можно констатировать, что половая структура популяции *G. fasciatus* динамична, но устойчива во времени. Об этом свидетельствует выявленная цикличность и особенно – поддержание соотношения полов на уровне 1:1,5 в осенне – летнее время и 1:1 в годичном цикле.

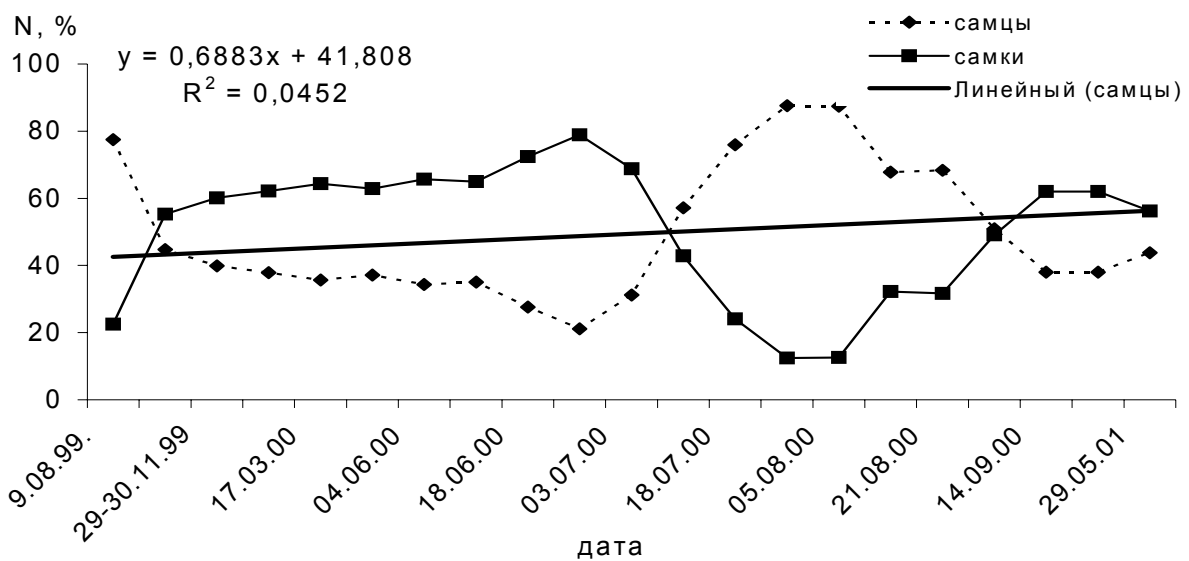


Рис.2. Половая структура популяции *Gmelinoides fasciatus* в оз. Арахлей в 1999-2001 гг.

Размножение. Размножение *G. fasciatus* начинается в апреле, хотя процент яйценосных самок в это время невысок – около 2%, их доля значительно возрастает в мае-июне – до 80% (рис.3). Молодь нового поколения в 2000 г. была впервые отмечена в первых числах июня, а ее массовый выход - 11-12 июня. Соответственно этому оказался высоким процент самок стадий 4 и 5 – около 65%. Во второй декаде большая часть самок успевает отложить новую порцию яиц. С 18 по 25 июня произошел второй с начала размножения массовый выход молоди, а третий, возможно, к 10 июля, когда самки с опушенными оостегитами составили около 50 % их общего числа. Далее четко выделить периоды выхода молоди затруднительно из-за уменьшения численности родительского поколения. В целом, можно с дос-

таточно большой долей уверенности выделить три основных периода и возможность наличия еще двух.

Динамика размерной структуры самок была следующей: на начальном этапе размножения преобладали размерные классы 5,8-6,3 и 6,3-6,8 мм. Затем доминирование перешло самкам с меньшими размерами - 5,3-5,8 мм. Постепенно на смену родительскому поколению приходят самки новой генерации, которые к 10 июля успели достигнуть 4 мм. Во второй – третьей декаде июля часть молодых самок успевает отложить яйца. После этого разделение нового и родительского поколений самок затрудняется.

Завершением периода размножения можно считать первые числа сентября, т.к. в третьей декаде августа 1997 г. яйценосные самки отмечались единично, а в начале сентября 2000 г. не были отмечены ни самки с опущенными оостегитами, ни яйценосные. Таким образом, период размножения *G. fasciatus* в оз. Арахлей близок срокам размножения этого вида в Посольском соре (Бекман, 1962) и оз. Котокель (Кузьмич, Сеницын, 1988), но короче, чем в более западных водоемах.

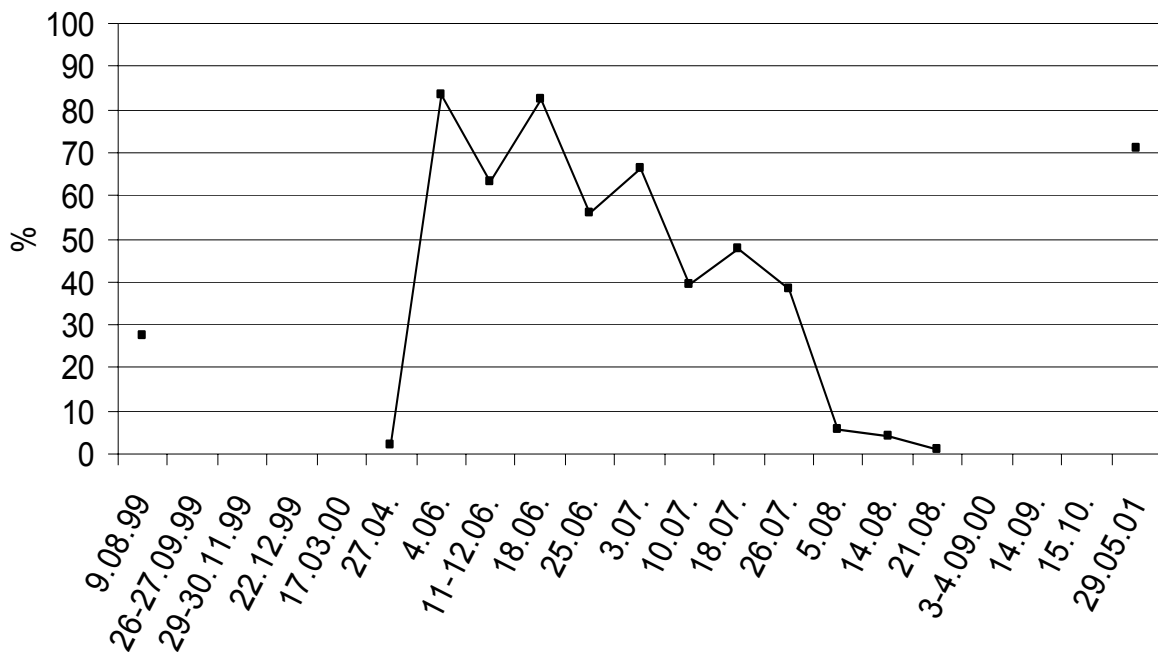


Рис.3. Доля яйценосных самок в популяции *G. fasciatus* оз. Арахлей в 1999-2001 гг.

Необходимо отметить, что на сроки первого и последнего выхода молоди *G. fasciatus* значительное влияние оказал температурный фактор и в 2000 г. также как и у *Gam. lacustris*, произошел более ранний выход молоди. Так, при полном расплывании льда в первой декаде июня, сроке, более типичного для оз. Арахлей, массовый выход молоди *G. fasciatus*, должен происходить не менее чем на 7-10 дней позже, чем в 2000 г. В соответствии с этим, должны измениться и остальные сроки.

4.3 Соотношение размеров и плодовитости

В озере Арахлей величина абсолютной плодовитости колебалась от 3 (размер самки 3,6мм) до 27 яиц (8,1мм). Анализ данных показал, что самки из оз. Арахлей во всем диапазоне своих размеров имеют плодовитость близкую самкам из озера Отрадного Ленинградской области и зал. Одисса Братского водохранилища (рис.4).

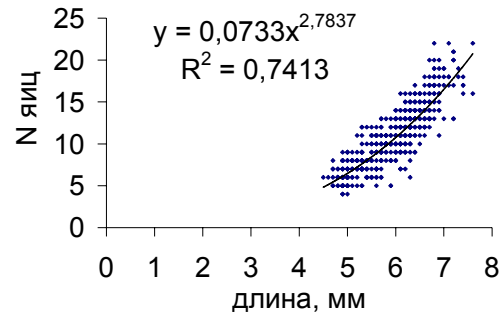


Рис.4. Плодовитость *G. fasciatus* в оз. Арахлей (вариант 2)

Общее значение плодовитости популяции *G. fasciatus* и в 2001 г., и в 2002 г. составило $11 \pm 0,2$ шт., т.о. оказалось стабильным во времени, поэтому изменение ее величины будет свидетельствовать об изменении параметров экосистемы озера.

4.4 Размерно-весовые соотношения

Результаты анализа размерно-весовых соотношений *G. fasciatus* представлены в таблице 3.

Таблица 3

Размерно-весовые соотношения *G. fasciatus* в оз. Арахлей

		n	r	a	b
$W_{сыр} = aL^b$	Молодь	29	0,993	0,026	2,843
	Самки	91	0,987	0,028	2,818
	Яйценозные самки	77	0,963	0,029	2,86
	Самцы	131	0,994	0,027	2,834
	Общая зависимость	251	0,997	0,026	2,852
$W_{сух} = aL^b$	Молодь	29	0,97	0,006	2,693
	Самки	91	0,954	0,009	2,475
	Яйценозные самки	77	0,86	0,005	2,928
	Самцы	131	0,973	0,004	2,884
	Общая зависимость	251	0,987	0,006	2,711
$W_{сух} = aW_{сыр} + b$	Молодь	29	0,949	0,172	0,006
	Самки	91	0,894	0,145	0,112
	Яйценозные самки	77	0,769	0,166	0,08
	Самцы	131	0,941	0,153	0,078
	Общая зависимость	251	0,963	0,154	0,066

Полученные данные свидетельствуют о том, что по степени упитанности *G. fasciatus* из оз. Арахлей близок популяциям из зал. Одисса Братского водохранилища и оз. Отрадного Ленинградской области.

В то же время среднее содержание сухого вещества изменялось от 18,54% (молодь) до 15,89% (самцы) и в целом составило 16,87%. Это значительно ниже величин, которые приводит И.В. Механикова (1981), но совпадает с данными И.М. Шаповаловой (1973) для популяции *Gam. lacustris* из оз. Арахлей.

Глава 5. Экология *Gammarus lacustris* в Ивано-Арахлейских озерах

5.1. Пространственное распределение в озерах

Изучение современного состояния популяции *Gammarus lacustris* в Ивано-Арахлейских озерах было проведено с целью выявления влияния *G. fasciatus* на донные сообщества этих озер.

За период наших исследований *Gam. lacustris* был обнаружен только в оз. Арахлей, Шакшинское (1 экз.) и оз. Иргень. В протоке оз. Иргень его численность не превысила 60 экз./м², а в литорали озера - 20 экз./м².

Материалы за 1996 – 1998 гг. показали состояние численности популяции *Gam. lacustris* в оз. Арахлей в пределах наблюдавшихся в 1964-1965 гг. Наибольшее количество этого вида в июле 1996 г. было отмечено среди зарослей растительности с максимумами на глубинах 2 и 4 метров – 140 и 167 экз./м² соответственно, а максимальная численность составила 310 экз./м² (декабрь 1997 г). Приуроченность *Gam. lacustris* к глубинам занятым водной растительностью была подтверждена и в 2000 г. (рис. 5). Ее отсутствие в пробах определило снижение численности гаммаруса в зоне 2,6 – 2,8 м в первой декаде августа.

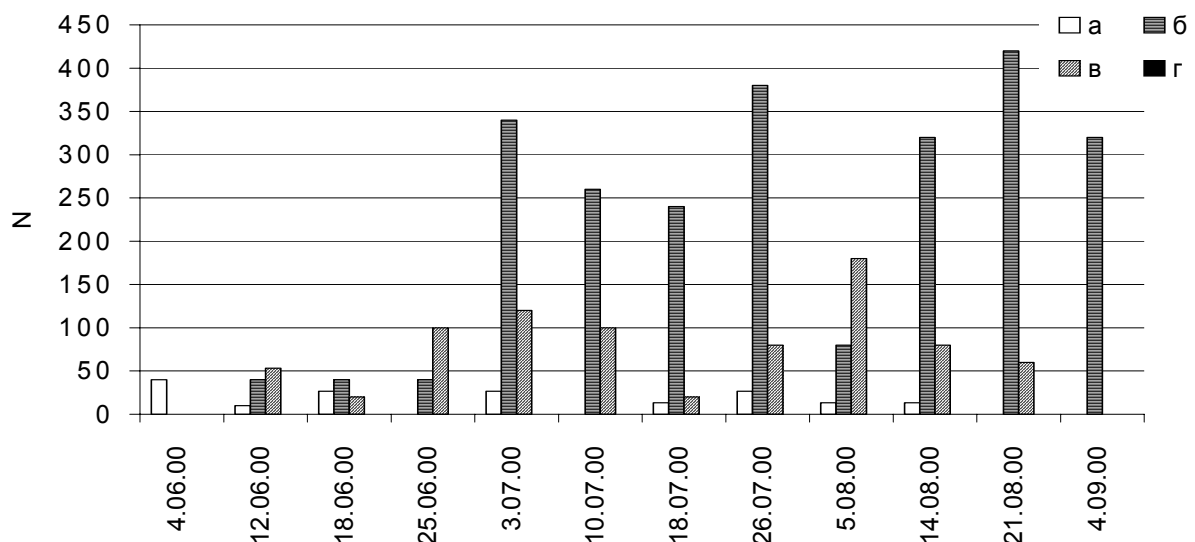


Рис. 5. Численность (N, экз./м²) *Gam. lacustris* в зоне литорали (до глубин 7 м) в 2000 г.

Примечание к рис. 5: а - объединенная проба с глубин 0 м, 1 м и 1,8 м; б - то же с глубин 2,6 и 2,8 м; в - с глубин 3,6 и 4 м.; г - с глубин 5 и 6,5 м.

Кроме того, в 1999 – 2002 гг. было установлено, что обилие гаммаруса во многом определяется степенью развития погруженных, круглогодично вегетирующих растений, таких как ряска (*Lemna trisulca*) и кладофора (*Cladophora aegagropila*). В сообществе *Cladophora aegagropila* были отмечены максимальные значения его биомассы - 34 г/м², и численности - 7500 экз./м². Тесная связь прослежена у *Gam. lacustris* с *Lemna trisulca*, в которой его численность достигала 2460 экз./м² (табл.1).

В целом, распределение гаммаруса в озере по-прежнему мозаично, в общих чертах соответствует данным, полученным ранее И.М. Шаповаловой (1981), и охватывает зону глубин от 0,5 м до максимальных.

5.2. Сезонная динамика популяции *Gammarus lacustris* в озере Арахлей

На основе данных 1999-2002 гг. были изучены особенности современной структуры популяции *Gam. lacustris* в оз. Арахлей, которые в целом подтвердили закономерности установленные И.М. Шаповаловой (1973), но также выявили и ряд отличий. Общее проявилось в установлении двухфазности периода размножения, а также в основных сроках его начала и окончания. Так же, как и в 70-е гг. первый выход молоди, преимущественно, связан с размножением первой когорты родительского поколения, а второй пик выхода молоди – со второй когортой родительского поколения. Продолжительность жизни *Gam. lacustris* может достигать двух лет, основная же часть особей, по-видимому, живет не более 14 месяцев.

Отличия заключались в следующем: 1) появление первых яйценосных самок нами было отмечено в третьей декаде апреля, что оказалось на месяц раньше, чем в 70-е годы. По-видимому, это связано с более подробными нашими исследованиями в весенний период; 2) в 2000 г. отрождение молоди *Gam. lacustris* происходило в июне, возможно, в конце второй - начале третьей декады, а в 70-х гг. выход молоди наблюдался в первой декаде июля. Основной фактор раннего выхода молоди – более раннее распаление льда и, следовательно, более ранний прогрев воды.

Разновременность в сроках очищения ото льда, по-видимому, оказала влияние и на размерную структуру популяции гаммаруса у сел. Преображенка и устья р. Грязнуха. Структуру популяции *Gam. lacustris* из района устья р. Грязнуха И.М. Шаповалова не изучала.

В целом, данные, полученные нами, подтверждают материалы 70-х гг. и свидетельствуют о сложной многовозрастной структуре популяции этого вида в оз. Арахлей.

Глава 6. Сравнительная экология бокоплавов и значение вселенца в донных биоценозах озера Арахлей

6.1 Факторы сосуществования *G. fasciatus* и *Gam. lacustris*

Анализ литературных источников свидетельствует, что, обладая рядом экологических и биологических преимуществ, *G. fasciatus* способен вытеснять своих потенциальных конкурентов (Мордухай-Болтовской, Чиркова,

1971; Сафронов, 1993; Timm, Timm, 1993; Panov, 1996 и др.) и в значительной мере изменять структуру донных сообществ.

Мы попытались выяснить характер взаимоотношений байкальского вселенца с гаммарусом, учитывая, что сосуществование или взаимоисключение видов определяется совместным воздействием многих факторов.

Было установлено, что в оз. Арахлей численность *Gam. lacustris* не превышает 10% от общей численности амфипод и 20% - биомассы.

Анализ полученных материалов выявил, что в экологии бокоплавов имеются существенные отличия, сравнение которых свидетельствует о высоком репродуктивном потенциале вселенца – меньшая по сравнению с гаммарусом продолжительность периода эмбриогенеза, более ранний выход молоди и быстрое созревание, большая доля самок в популяции, а также число пометов и генераций, высокая численность в основной зоне обитания. По комплексу признаков гаммарус отличается от вселенца и проявляет себя в оз. Арахлей k-стратегом.

В их экологии есть и сходные черты – перекрытие зон обитания, наиболее ярко выраженное в зимний период, а также совпадение в сроках периода размножения.

Все эти экологические особенности байкальского вселенца способны привести к вытеснению *Gam. lacustris*. Тем не менее, анализ влияния *G. fasciatus* выявил, что вытеснения гаммаруса в озере Арахлей до настоящего времени не произошло. Очевидно, что не во всех водоемах вселения *G. fasciatus* способен оказывать одинаковое влияние на местные виды амфипод. Поэтому было проведено изучение возможных причин их сосуществования в озере.

Поскольку *Gam. lacustris* был отмечен нами только в оз. Арахлей, может создаться впечатление, что из других озер Ивано-Арахлейской системы его вытеснил *G. fasciatus*. Возможно, разнообразие биотопических условий, богатая структура фитоценозов, как это наблюдается в оз. Арахлей, могут ослаблять значение фактора пищи в их конкурентных отношениях. Но, с другой стороны, *G. fasciatus* в ряде озер системы несмотря на обилие доступной органики (на урезе - остатки разлагающейся растительности) сам находится в угнетенном состоянии. Считаем, что это связано с промерзанием значительной части акватории и неблагоприятным кислородным режимом озер в подледный период.

Из факторов, которые способны определять обилие *Gam. lacustris* в озерах необходимо отметить колебание площади зарастаемости водоема и плотности хищников.

Установлено, что в оз. Арахлей в настоящее время одним из основных потребителей амфипод является окунь (Горлачева, 1999). Возможно, на фоне создания устойчивой кормовой базы рыб за счет многочисленного *G. fasciatus*, со стороны окуня возрос селективный пресс на *Gam. lacustris*.

Известно, что при достаточном количестве корма хищнику выгоднее быть «специалистом», потребляя с меньшими затратами энергии более крупный корм (Одум, 1986). Для того, чтобы избежать истребления, гаммарус должен вести скрытый образ жизни, поэтому во многих водоемах он предпочитает сложные по своей структуре фитоценозы, а также прятаться под камнями (Маркосян, 1948; Христенко, 1956; Кузьменко, 1964; Шаповалова, 1973), что нередко спасает его и от сильного волнового воздействия. В оз. Арахлей таким условиям удовлетворяют фитоценозы погруженных круглогодично вегетирующих растений *Lemna trisulca* и *Cladophora aegagropila*, которые не были отмечены в других озерах системы.

Привлекая рассмотренные выше данные о факторах распределения амфипод, можно утверждать, что качественные и количественные изменения в структуре сообществ водной растительности будут оказывать влияние на колебание численности *Gam. lacustris*, а сокращение зарастаемости оз. Шакшинское с 70% (70-е гг.) до 10% (1999 г.) (Базарова, 2002) оказало отрицательное влияние на его обилие в этом озере. Не раскрывая механизма влияния площади зарастаемости озер на межгодовую динамику численности популяции *Gam. lacustris*, И.М. Шаповалова (1974) считала ее одним из основных факторов в озерах Ивано-Арахлейской системы.

На возможность большей конкурентоспособности *Gam. lacustris* по отношению к *G. fasciatus* указывают результаты более чем трехлетних опытов по совместному содержанию этих видов в аквариуме. Несмотря на более низкую численность в начале опытов, в условиях ограниченности пищи *Gam. lacustris* постепенно заменяет *G. fasciatus*. Не исключено, что пороговая концентрация пищевых ресурсов для *Gam. lacustris* находится на более низком уровне и, следовательно, трофический фактор не может быть единственным в основе их взаимоисключения. Результаты опытов подтвердили также тот факт, что первоначальное соотношение численностей видов не играет ведущей роли в конкурентной борьбе (Одум, 1986).

Таким образом, на примере оз. Арахлей в результате многолетних исследований было показано, что разнообразие фитоценозов способствует избеганию *Gam. lacustris* пресса хищников и сосуществованию с вселенцем.

6.2 Значение вселенца в донных биоценозах озера Арахлей

Изучение влияния *G. fasciatus*, которое он оказывает на экосистему оз. Арахлей, было начато с изучения современной структуры зообентоценозов. Ее анализ выявил существенные изменения, причина многих из которых видится в эвтрофикации озера – сокращение зоны обитания фитофильных беспозвоночных, и увеличение – пелофильных (Матафонов, Итигилова, 2000; Матафонов, Матафонов, 2002а, б). Вхождение байкальским вселенцем в состав всех донных сообществ и ядро доминирующих групп зообен-

тоса также является одним из значительных изменений в экосистеме озера: в сообществах прибрежья его доля достигает 50% от общей биомассы зообентоса, в сообществах больших глубин литорали составляет не менее 10%.

Было установлено, что в прибойной зоне (глубины до 1м) обилие организмов бентоса так же, как и вселенца возрастает с удалением от берега. Наряду с *G. fasciatus* основной вклад в биомассу сообществ этой зоны вносят следующие группы организмов: моллюски, олигохеты и в меньшей мере – личинки хирономид. Кроме них за период исследований были обнаружены *Gam. lacustris*, пиявки, водяные клопы, личинки поденок, ручейников, жуков, бабочек, мокрецов, мух. Установлено (Матафонов, Матафонов, 2002б), что эта зона обильно населена организмами мейобентоса.

Ключевыми факторами, определяющими плотность и разнообразие организмов, прибойной зоны являются степень волнового воздействия и характер зарастаемости водной растительностью, которые влияют на особенности распределения организмов как в пространственном, так и во временном аспекте. Существование *Gam. lacustris* в этой зоне зависело от наличия рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*), в зарослях которого средняя численность гаммаруса достигала 53 экз./м². Характер фитоценоза определял состав обитателей и на больших глубинах.

С целью определения роли вселенца в донных сообществах был проведен анализ его пищевого спектра из озер Арахлей и Шакшинское. Изучение содержимого кишечника показало, что *G. fasciatus* питается разлагающейся растительностью, как водной, так и выносимой ручьями наземной, а также частицами пелогена, низшей (синезеленые, зеленые, диатомовые и др.) и высшей водной растительностью (рдесты и ряска). Из компонентов животной пищи встречены остатки личинок и погибших имаго хирономид, веслоногих рачков, а также пучки щетинок олигохет. Во многом влияние на рацион *G. fasciatus* оказывал состав биоценоза. В условиях эксперимента наибольшее значение в питании вселенца имел бактерио- и протистобентос.

Основываясь на полученных данных, считаем, что *G. fasciatus* в оз. Арахлей, не способен оказывать столь значительного влияния на сообщества донных макробеспозвоночных какое постулируется для других водных объектов, а в таких озерах, как Бол. Ундугун и Иргень вселенец сам находится в неблагоприятных условиях. В тоже время изменения структуры биоценозов и зообентоценозов оз. Арахлей необходимо рассматривать в комплексе факторов, одним из которых является эвтрофирование озера, вызванное природными и антропогенными причинами.

Выводы

1. Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* Stebb. обнаружен в водоемах Восточного Забайкалья, что свидетельствует о расширении восточных границ его ареала - в пределах бассейнов рек Енисей и Лена, а также в бассейне реки Амур. Выполнена карта современного ареала этого вида.

2. Определено, что на распределение *G. fasciatus* в водоеме основное влияние оказывают факторы абиотической среды. В оз. Арахлей его обилие ограничивали большие глубины, высокая заиленность грунта, низкая придонная температура и низкое содержание растворенного в воде кислорода. Оптимальное сочетание факторов складывалось в зоне песчаной литорали.

3. Установлено, что в водоемах Забайкалья у *G. fasciatus* возможно отрождение 3-5 пометов и двух генераций. Впервые полученные многолетние данные о популяционной структуре вида-вселенца выявили, что она стабильна, а соотношение полов в годовом цикле близко 1:1. В оз. Арахлей *G. fasciatus* имеет одногодичный жизненный цикл; продолжительность жизни не превышает 12 - 14 месяцев. Результаты проведенного исследования свидетельствуют о натурализации этого вида в озерах Арахлей и Шакшинское.

4. Показано, что естественное расселение *G. fasciatus* в условиях Восточного Забайкалья затрудняется перемерзанием и пересыханием рек. Но, ввиду более благоприятных гидрологических условий, возможно его дальнейшее расселение в бассейне р. Амур, а также проникновение и освоение им среднеглубоких водоемов, в том числе и бессточного бассейна.

5. Определены особенности современного состояния экологии *Gam. lacustris* в оз. Арахлей. Установлено, что колебания численности гаммаруса в озере связаны с качественными и количественными изменениями в структуре сообществ водной растительности; влияния вселенца на обнаруженные изменения в жизненном цикле гаммаруса не выявлено.

6. Установлено, что разнообразие фитоценозов, способствует избеганию *Gam. lacustris* пресса хищников и сосуществованию с байкальским вселенцем. В оз. Арахлей *G. fasciatus* вошел в состав основных групп макрозообентоса. Он не оказывает значительного влияния на сообщества донных макробеспозвоночных, комплекс изменений в которых связан с эвтрофикацией озера.

Список работ опубликованных по теме диссертации

1. Матафонов Д.В. Гаммариды бассейна реки Хилок // Устойчивое развитие: проблемы охраняемых территорий и традиционное природопользование в Байкальском регионе, Чита, Россия, 12-14 мая 1999 г. - Улан - Удэ: БНЦ СО РАН, 1999. С. 176-177

2. Матафонов П.В., Матафонов Д.В., Куклин А.П. Сообщество зообентоса водоросли *Cladophora aegagorila* в озере Арахлей // Озера холодных регионов: Материалы междунар. конф., Ч.2. – Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2000. С. 127-136 (личный вклад 40%)

3. Перфильева В.В., Матафонов П.В., Матафонов Д.В. Зообентос озер Большой Ундугун и Иргень (Забайкалье) // Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже третьего тысячелетия: Мат-лы Междун.

науч. конф., 3-7 сентября 2000, Томск. - Томск: Изд-во НТЛ, 2000. С. 559-562 (личный вклад 20%)

4. Матафонов Д.В. К вопросу о конкуренции *Gmelinoides fasciatus* Stebb. и *Gammarus lacustris* Sars в озере Арахлей // Природные ресурсы Забайкалья и проблемы природопользования: Мат-лы научной конференции, 10-15 сентября 2001г. - Чита: издание ЧИПР СО РАН, 2001. С. 496-497

5. Матафонов Д.В., Итигилова М.Ц., Камалтынов Р.М. Байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Micropodidae, Gammaroidea, Amphipoda) в озере Арахлей // VIII съезд Гидробиологического общества РАН – Т.3. Тез. докл. Калининград, Россия, 16-23 сентября 2001 г. - Калининград: КГТУ, 2001. С. 59-60 (личный вклад 40%)

6. Матафонов Д.В., Итигилова М.Ц., Камалтынов Р.М. *Gmelinoides fasciatus* в озерах Читинской области // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира: Мат-лы Второго междунар. симп. - Улан -Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2002. С. 85-86 (личный вклад 40%)

7. Матафонов П.В., Матафонов Д.В. Зообентос озера Арахлей // Ивано – Арахлейский заказник: природно – ресурсный потенциал / Отв. ред. В.П. Горлачев. – Чита: Поиск, 2002а. С. 89 – 96 (личный вклад 50%)

8. Матафонов П.В., Матафонов Д.В. Зообентос // Ландшафтное и биологическое разнообразие бассейна реки Хилок: Опыт изучения и управления / И.Ю. Мальчикова, М.Ц. Итигилова, В.П. Макаров и др. - Новосибирск: Издательство СО РАН, 2002б. С. 110-116 (личный вклад 50%).