

УДК 595.371:591.951(571.55:285)

БАЙКАЛЬСКИЙ ЭНДЕМИК *GMELINOIDES FASCIATUS* (MICRURPODIDAE, GAMMAROIDEA, AMPHIPODA) В ОЗЕРЕ АРАХЛЕЙ

© 2005 г. Д. В. Матафонов¹, М. Ц. Итигилова¹, Р. М. Камалтынов², Л. М. Фалейчик¹

¹Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита 672014

²Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033

Поступила в редакцию 27.06.2002 г.

Байкальский вид амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899) обнаружен в мезотрофном оз. Арахлей (Центральное Забайкалье) в 1995 г. Вероятно, он был стихийно вселен в этот водоем, так как специальные работы по его интродукции не проводились. К 2002 г. байкальский эндемик был отмечен во всех основных озерах Ивано – Арахлейской системы (озера Арахлей, Шакшинское, Большой Ундугун, Иргень, Иван и Тасей), а также в оз. Кенон (бассейн р. Амур). В настоящее время он занял доминирующее положение во многих сообществах зообентоса оз. Арахлей. Определены основные биотопы, населяемые видом в этом озере, сезонная динамика численности и биомассы, оценена продолжительность жизни когорт, показана его роль в трофических цепях экосистемы озера. Обобщены современные данные, характеризующие естественный и искусственный ареалы *G. fasciatus*.

Gmelinoides fasciatus (Stebbing 1899) недавно был включен во вновь образованное семейство Micrurpodidae Kamal'tynov 1999 (Kamal'tynov, 1999). Затем в составе этого семейства для него было образовано монотипичное подсемейство Gmelinoidinae Kamal'tynov 2001 (Камалтынов, 2001).

Современное распространение *G. fasciatus* выглядит следующим образом (рис. 1; источники данных приведены в конце характеристики ареала): в естественных условиях вид населяет прибрежную полосу Байкала, малые озера на берегах оз. Байкал: Нур, Курминское, Мужинайское 1 и 2, Снежное (Баргузинский заповедник, 1.5 км южнее р. Сосновки; 1 км от оз. Байкал), Гусихинский пруд (в нижней части Баргузинской долины, вблизи р. Малая Гусиха – притока р. Баргузин); оз. Котокель и др.; в устьях притоков Байкала: р. Култучная, Маритуйка, Подкаменная, ручей из скважины Котельниковского горячего источника (Северный Байкал), приустьевые участки р. Рель и Фролиха (до 0.2–0.3 км от оз. Байкал), Давша, Большая, Езовка, Сосновка, Мишиха (и ручей, впадающий в нее в 1.5 км от оз. Байкал) и др.; в притоках Байкала: р. Кичера (до первых перекаатов, около 35 км по прямой от устья, а также озера, пересекаемые ею – Большое Кичерское, Блудное, Сикели и другие пойменные водоемы), придаточные водоемы и русло р. Верхняя Ангара от устья до пос. Ченча в Верхнеангарской впадине (до 150 км выше устья по руслу реки), р. Большой Чивыркуй, р. Баргузин (до 45 км от устья), р. Селенга (до 21 км от оз. Байкал), р. Селенга близ слияния р. Идэр и Мурэн (Монголия, 1480 км от оз. Байкал); р. Ангара от истока до устья (Иркут-

ское, Братское с его Окинкой ветвью, Усть-Илимское водохранилище), р. Енисей – от 288 км выше устья Ангары (42 км ниже г. Красноярск) до Енисейского залива (включая пойменные и надпойменные озера), р. Пясины и Гыда; оз. Налимье (63°46' с.ш., 85°48' в.д.), находящееся на междуречье р. Енисея и Таза (в истоке притока р. Енисей – р. Пакулихи).

В 1960–1969 гг. *G. fasciatus* был вселен в Горьковское водохранилище (р. Волга), где он уже в 1969 г. распространился на 130 км выше места вселения – до г. Плеса (рис. 1). Из этого водохранилища вид расселился в Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища (обнаружен в 1977 г.), в 1986 г. он был найден в Рыбинском водохранилище, в 1988 г. рачок достиг северных районов водохранилища и продолжал расселяться вверх по р. Волга и Шексна. В 1994–1995 гг. он был зарегистрирован в речной части Шекснинского водохранилища и южной части оз. Белого, а к 1997 г. заселил Ивановское водохранилище (верховье р. Волги).

В 1964–1979 гг. *G. fasciatus* был интродуцирован в Новосибирское водохранилище (р. Обь), в 1967–1969 гг. в Бухтарминское, в 1972 г. в Усть-Каменогорское водохранилище, а из него расселился в р. Иртыш на 50 км ниже Усть-Каменогорска. В 1968–1971 гг. вид был вселен в Красноярское водохранилище, из которого спустился в р. Енисей от плотины и ниже, где сосуществует или слился с аборигенной популяцией этого же вида. В 1968 г. рачок был вселен в Озернинское водохранилище (Подмосковье), а в 1973–1976 гг. в Ириклинское водохранилище (р. Урал).

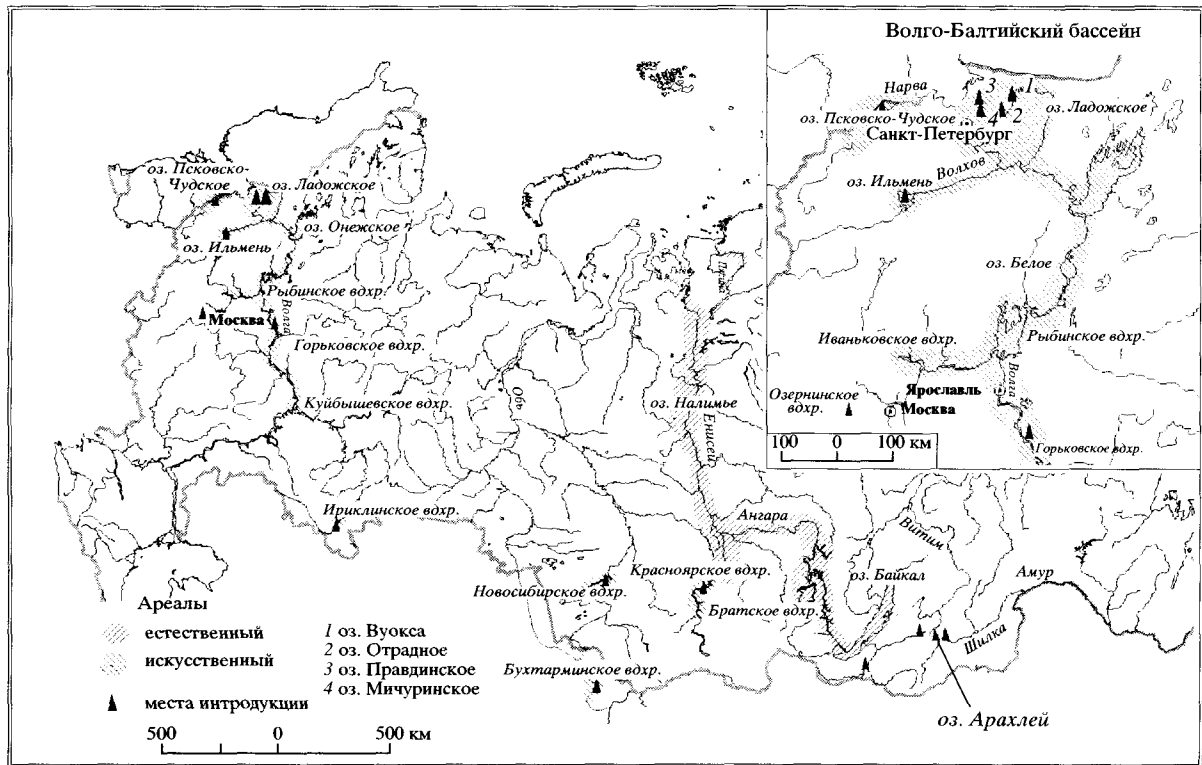


Рис. 1. Естественный и искусственный ареалы *G. fasciatus* в России и прилегающих районах. Врезка: детали распределения *G. fasciatus* в Волго-Балтийском бассейне.

В 1970–1975 гг. *G. fasciatus* был случайно занесен вместе с *Gammarus lacustris* Sars 1863 в оз. Псковско-Чудское, где начал попадаться в пробах с 1972 г., но был идентифицирован только в 1986 г. Расселение *G. fasciatus* из этого озера исследовано в 1996–1998 гг. в некоторых эстонских реках. Он обнаружен в устьях части притоков Псковско-Чудского оз., а вдоль р. Эмайги найден вплоть до центра г. Тарту на расстоянии 46 км выше устья (в 1996 и 1998 гг.). Вдоль истока из озера, т.е. вдоль р. Нарвы, этот вид прослежен до половины расстояния до Нарвского водохранилища, но, скорее всего, *G. fasciatus* населяет и это водохранилище, так как обнаружен в верховье одного из притоков последнего.

В 1971–1975 гг. этот вид был вселен в озера Ленинградской обл. (Правдинское, Воробьево, Большое Бережное, Отрадное, Судаковское, Вуокса, Снетковское, Мичуринское). Из них он проник в Ладожское оз., где был обнаружен в 1988–1990 гг. во многих точках вдоль северного и западного берегов до губы Петрокрепость. К 1996 г. вид завершил заселение всей прибрежной зоны озера и спустился по р. Неве до пресноводной Невской губы, где был обнаружен в том же году. В августе 1997 г. он был найден у берега вблизи г. Петродворец и немного восточнее о-ва Кронштадт, т.е., он распространился до самого устья

губы. В августе 1999 г. вид был найден уже собственно в Балтийском море – на каменистой литорали мелководного района восточной части Финского залива (район пос. Репино).

В 1973–1981 гг. *G. fasciatus* вселен в оз. Ильмень. В 2001 г. плотные популяции *G. fasciatus* обнаружены во многих пунктах вдоль западного побережья Онежского оз. Сюда этот вид мог проникнуть как из Ладожского оз., так и из оз. Ильмень.

G. fasciatus распространился также и на восток от оз. Байкал (рис. 1). В 1988 г. рачок обнаружен в оз. Гусиное (бассейн р. Селенги); в 1989 г. – в оз. Большое Еравное (в вершине притока р. Витим, принадлежащего к бассейну р. Лены). Вид постоянно расширяет свой ареал, продвигаясь из мест вселения вверх и вниз по течению водотоков (Гурьянова, 1929; Пирожников, 1937; Базикалова, 1945; В.Н. Грезе, 1951, 1957, 1957а; И.И. Грезе, 1953; Гольшклина, 1963, 1969; Вершинин, 1967, 1968; Вершинин, Сычева, 1967; Томилов и др., 1978; Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1971; Гольшклина и др., 1973; Тютеньков, Козляткин, 1973; Иоффе, 1974; Ербаева и др., 1975, 1977, 2002; Кожова, 1975; Нилова, 1976; Архипцева и др., 1977, 1977а, 1977б; Волков, Потина, 1977; Ольшанская и др., 1977; Черепанов и др., 1977; Козляткин, 1977, 1993; Грандилевская-Дексбах и др.,

1978; Бородич, 1979; Визер, 1981; Механикова, 1981, 2000, 2001; Саватеева, 1985; Задоев и др., 1985; Болдаруева, 1994; Панов, 1994; Скальская, 1994, 1998; Щербина и др., 1997; Алимов и др., 1998; Орлова и др., 1999; Финогенова и др., 1999; Березина и др., 2001; Камалтынов, 2001; Соколова, 2001; Гладышев, Москвичева, 2002; Timm, 1993; Panov, 1996; Panov et al., 2000; Panov, Berezina, 2002).

Подробные исследования в некоторых местах интродукции, позволяют определить скорость расселения *G. fasciatus*. В Горьковском водохранилище массовое вселение *G. fasciatus* было начато с 1962 г. в районе г. Юрьевца, а через 3 года после этого (в 1965 г.) рачок найден в радиусе 10 км вокруг места выпуска (Иоффе, 1968), т.е. в этот период (первый-второй этап акклиматизации) он распространялся со средней скоростью около 3 км/год. За следующие 5 лет (по 1969 г.) этот вид распространился еще на 120 км – до г. Плеса (Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1971), следовательно, на третьем этапе акклиматизации (вспышки численности) темп его распространения вверх по водохранилищу увеличился до 24 км/год.

В 1977 г. *G. fasciatus* был обнаружен в Куйбышевском водохранилище вплоть до сел. Васильево (Бородич, 1979), которое находится примерно в 400 км ниже по течению от ближайшего места выпуска – залива Троицы у г. Чкаловска (Иоффе, 1968). Скорость распространения вида вниз по течению оказалась более высокой – около 33 км/год (для 12-летнего периода с 1965 по 1977 гг.).

В 1967 г. *G. fasciatus* был вселен в Бухтарминское водохранилище. Через год после этого амфиоды расселились на 10 км от места выпуска, в 1970 г. они были встречены еще на 70 км далее, а год спустя, продвинулись еще на 20–30 км (Тютеньков, Козляткин, 1973; Козляткин, 1977). Из этого следует, что на третьем этапе акклиматизации *G. fasciatus* распространялся по Бухтарминскому водохранилищу со скоростью порядка 25–35 км/год.

Таким образом, *G. fasciatus* на этапе вспышки численности расселялся со скоростью 24–35 км/год, которая, вероятно, определяется степенью подвижности этого вида. За 38 лет, прошедших с начала экспансии (1965 г.), *G. fasciatus* мог продвинуться выше данные о распространении рачка укладываются в эти рамки. Вероятно, на такое же расстояние этот вид мог распространиться и вверх по притокам Волги.

Бухтарминское водохранилище находится на южной границе искусственного ареала *G. fasciatus*, причем он даже не заселил южную часть этого водохранилища. Судя по наблюдениям на этом водоеме (Козляткин, 1977), летняя температура воды, равная 26–27°C, является верхним темпера-

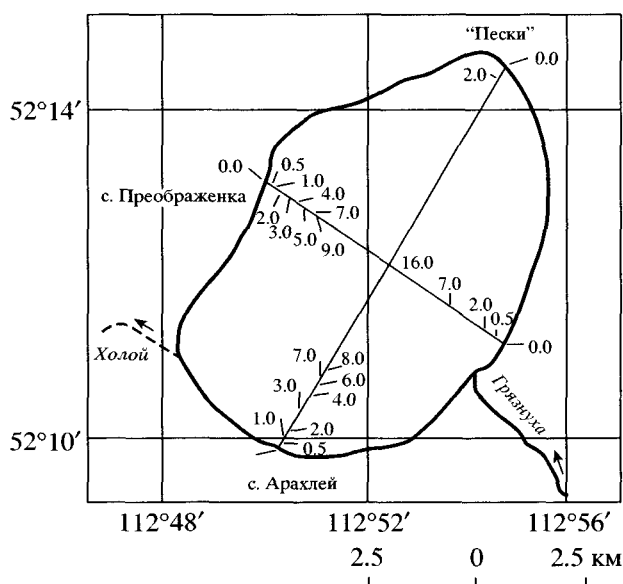


Рис. 2. Карта-схема станций отбора проб в оз. Арахлей в 1996–1997 гг. Цифрами обозначена глубина (в метрах) на станциях отбора проб.

турным пределом для *G. fasciatus* в естественных условиях, которая, вероятно, будет определять южную границу его распространения. С другой стороны, до сих пор не появились данные о распространении *G. fasciatus* ниже верховьев Куйбышевского водохранилища, хотя температура воды в волжских водохранилищах не превышает 26°C (Бассейн..., 1975). Если это действительно так, то, вероятно, при высокой температуре воды этот вид недостаточно конкурентоспособен по отношению к аборигенной фауне понтокаспийских амфиод.

Уже опубликован прогноз о более широком распространении *G. fasciatus* (Панов, 1994), который уже частично оправдался. Можно предполагать, что в этом столетии вид станет довольно обычным и широко распространенным обитателем в водоемах средней и северной части Палеарктики.

Специальные работы по интродукции *G. fasciatus* в оз. Арахлей (Читинская обл., рис. 1–2) не проводились, поэтому первая находка этого вида в 1995 г. вызвала большой интерес. В 1998–1999 гг. он был найден в оз. Шакшинское, Бол. Ундугун и Иргень, относящихся к бассейну р. Хилок (приток р. Селенги), а в 2001 г. – в последнем водоеме Ивано-Арахлейской системы – в оз. Тасей (бассейн р. Витим). Недавно (в 2002 г.) *G. fasciatus* был обнаружен уже в бессточном оз. Кенон, находящемся в черте г. Читы. Это озеро располагается в непосредственной близости от одного из основных притоков р. Амур – р. Ингоды. Механизм проникновения *G. fasciatus* в озеро остался не вы-

Средняя численность и биомасса *G. fasciatus* на поперечном профиле “село Преображенка – центр” в июле 1996 г.

Глубина, м	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²
0.2	318	1.22
2.0	673	3.55
3.0	908	4.30
4.0	1735	8.57
5.5	111	0.65
9.0	99	0.46
15.0	0	0

явленным (Матафонов, 1999; Матафонов и др., 2001; Matafonov et al., 2002).

Целью данной работы является исследование распространения *G. fasciatus* в новом местообитании – оз. Арахлей, его роли в экосистеме этого озера, основным чертам биологии, а также взаимоотношениям с аборигенным видом *G. lacustris*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили пробы бентоса, собранные летом 1996 г. (3–11.VII) и 1997 г. (22–28.VII и 26–28.VIII), весной 1997 г. (7–10.III) и 1998 г. (10–11.III), зимой 1997 г. (18–19.XII). Кроме того, в работе приводятся некоторые сведения за 1999 г. (26.IX–3.X) и 2000 г. (15–23.III, 25–30.IX). Отбор проб проводили на станциях, которые закладывались на двух профилях: а) западный берег (с. Преображенка) – юго-восточный (р. Грязнуха); б) южный берег (с. Арахлей) – северный (зона отдыха – район “Пески”) (рис. 2). В зимнее и весеннее время отбор проб проводили от западного берега до максимальной глубины. Для отбора использовали гидробиологический сачок ($S = 0.05 \text{ м}^2$), опускаемый аквалангистами; дночерпатель Петерсена ($S = 0.025 \text{ м}^2$); а также прибор, изобретенный для количественного учета гаммарид (*G. lacustris*) в оз. Арахлей (КУГ, площадь захвата 0.5 м^2) (Шаповалова, Вологдин, 1973). Амфипод выбирали из проб, фиксировали в 4% формалине, а затем измерялись под бинокулярным микроскопом с точностью до 0.1 мм и взвешивали на торсионных весах с точностью до 0.5 мг.

При изучении жизненного цикла популяции *G. fasciatus* мы делили особей по размерным группам: I – особи с длиной меньше 1.5 мм; II – 1.6 до 3.0 мм; III – 3.1 до 5.0 мм; IV – от 5.1 до 7.0 мм; V – от 7.1 до 9.0; VI) более 9.1 мм.

Характеристика района исследований

Оз. Арахлей входит в группу Ивано-Арахлейских озер, расположенных на юге Витимского

плоскогорья вдоль Хилок-Беклемишевской тектонической впадины на территории Читинской обл. Площадь озера 58.2 км². Объем водной массы 0.610 км³. Максимальная глубина 16.7 м, средняя – 10.4 м (Шишкин, 1972). Резкоконтинентальный тип климата определяет основные черты гидрологического режима. Озеро покрывается льдом в первой декаде ноября, вскрывается – в первой декаде июня. Толщина ледового покрова колеблется от 1.4 до 1.8 м.

Бенталь озера подразделяется на следующие зоны: литораль (от 0 м до 7 м), сублитораль (от 7 м до 11 м) и профундаль (свыше 11 м) (Шишкин, 1967). В зоне литорали до глубин около 4.0 м находятся песчаные грунты с разной степенью заиленности, на глубинах от 4.0 до 5.0 м они переходят в илистые грунты с различным содержанием растительного детрита. В зоне сублиторали или становятся тонкоструктурными (исключение составляет район устья р. Грязнуха, где илистые пески и плохо окатанная галька распространены до глубин около 10 м).

По уровню первичного продуцирования органического вещества озеро Арахлей относится к мезотрофным водоемам (Бондарева, 1974). Общая площадь распространения водной растительности по результатам специальных исследований 1998 г. (Bazarova, Zolotareva, 2000) составляла 25% от площади озера и ограничивалась глубинами распространения нителлы (около 6.0 м).

Обобщение наших прежних материалов (1996–1997 гг.) и более новых данных (Bazarova, Zolotareva, 2000) показало, что доминантами растительного покрова в эти годы являлись ряска трехдольная (зона наибольшего развития от 2.5 до 3.5 м) и роголистник темнозеленый (от 3.5 до 4.5 м).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биология *G. fasciatus* в озере Арахлей

G. fasciatus распространен по всему озеру, но наибольшая его численность отмечается в зарослях высшей водной растительности (таблица). Максимальные значения численности вида отмечены нами в основном в зоне распространения ряски трехдольной и роголистника темнозеленого (2–4.5 м). В июле 1997 г. его численность в зоне низкой литорали (4–5 м) была выше, чем в августе того же года. Кроме того, в августе, в тихую погоду, у уреза отмечались массовые миграции рачков (до 6314 экз/м²). Значительная численность *G. fasciatus* в литорали была отмечена нами и в подледный период. В это время возможны скопления *G. fasciatus* на остатках отмирающей растительности – до 19582 экз/м² при биомассе до 100 г/м².

Элементы жизненного цикла *G. fasciatus* мы изучали по данным 1997–1998 гг. В подледный период популяция этого вида представлена достаточно широким спектром размеров – III–VI размерными группами (р.г.). Особи с длиной меньше 3.1 мм обнаружены не были. На IV р.г. в этот период приходилось 42.4–75% от общей численности *G. fasciatus*. Второй по численности была V р.г. – от 15 (март 1997 г.) до 45% (декабрь 1997 г.). В целом по биомассе доминировали особи V р.г. Кроме этих основных групп, в подледный период отмечались особи VI р.г. (до 8% по численности и 16% по биомассе – в марте 1998 г.). По всей видимости, это особи первого тура размножения, уже успевшие достигнуть максимальных размеров. В целом численность VI, а также III р.г. не превышают 20% от общей численности.

В июле III р.г. становится доминирующей и составляет более 50% численности и биомассы всей популяции, вторыми по численности являются особи II р.г. Кроме того, в пробах продолжают встречаться особи VI р.г. (в одной из 13 проб) и продолжается отрождение нового поколения.

В конце августа продолжала доминировать III р.г. (более 56%). Второй по численности и первой по биомассе стала IV группа, численность особей II р.г. значительно снизилась, составляя не больше 10%. Новорожденная молодежь уже отсутствовала в пробах, но еще встречались единичные представители VI р.г. (в одной из 9 проб).

Зимой (декабрь 1997 г.) и ранней весной (март 1997, 1998 и 2000 г.) размножающиеся самки нами не были обнаружены. В конце апреля (2000 г.) самки со свежееотложенными яйцами попадались уже в значительном количестве. Первые же молодые особи в этом году были отмечены в первой декаде июня.

В июле самки были представлены IV–V размерными группами, их доля от общей численности в среднем составляла 9.1%. Доля яйценосных самок оказалась наиболее высокой в зоне уреза – около 40%. Основная численность самок приходилась на IV р.г. Максимальная индивидуальная плодовитость у самок этой группы составила 17, а у самок V р.г. – 22 яйца.

В конце августа самки были представлены III–V группами, доля от общей численности в среднем составила 1.9%. Наиболее высокой доля оказалась в зоне сублиторали – около 9%. По численности на всех станциях доминировала IV р.г. Максимальной индивидуальной плодовитостью отличалась V р.г. – 14 яиц. Кроме того, в этот период нами были отмечены яйценосные самки с минимальными размерами – около 3.5 мм, что уже отмечалось для других водоемов (Бекман, 1962). В сентябре яйценосные самки исчезают (1999 г.).

Общую схему жизненного цикла *G. fasciatus* в оз. Арахлей можно представить следующим образом: период размножения *G. fasciatus* начинается в апреле, так как в марте размножающиеся самки отсутствуют, а к концу апреля многие из них уже успевают отложить яйца. Первые молодые особи появляются в начале июня. В июне и июле в популяции *G. fasciatus* отмечается наибольший спектр размеров. Анализ результатов за август 1997 г. и сентябрь 1999 г. свидетельствует о завершении периода размножения и почти полном исчезновении особей родительского поколения, которое к ледоставу, по-видимому, все погибает. К марту основная часть нового поколения успевает достигнуть размеров половозрелых особей и готова к размножению.

В течение вегетационного периода самки успевают дать несколько пометов. Это отмечалось в Братском водохранилище, оз. Отрадное и водохранилищах верхнего Иртыша, где они способны давать 5–8 генераций (Нилова, 1976; Козляткин, 1977; Камалтынов, Томилов, 2001).

Таким образом, популяция *G. fasciatus* к осени состоит из особей нового поколения разных размеров. Жизненный цикл у большинства особей одногодичный.

ОБСУЖДЕНИЕ

О взаимоотношениях *G. fasciatus* и *G. lacustris*

Для выяснения места и роли *G. fasciatus* в экосистеме оз. Арахлей мы сопоставили значения его численности и биомассы с количественными показателями *G. lacustris*. Значения численности последнего вида на разных биотопах не превышают 10% от общей численности амфипод, а свыше 90% обилия и 80% биомассы дает *G. fasciatus*, который вошел в ядро доминирующих групп зообентоса (Матафонов, Матафонов, 2002).

Как следует из литературных (Бекман, 1962; Волков, Потина, 1977; Камалтынов, Томилов, 2001) и собственных данных, *G. fasciatus* является всеядным животным. В этом отношении он является функциональным аналогом *G. lacustris*, спектр питания которого также разнообразен и включает как растительную, так и животную пищу (Стройкина, 1957), что предполагает пищевую конкуренцию между этими двумя видами.

Вытеснение местных видов амфипод из других водоемов видом *G. fasciatus* не исключается и другими авторами (Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1971; Сафронов, 1993; Панов, 1994; Березина и др., 2001), хотя все же отмечается, что при наступлении благоприятных условий численность *G. lacustris* может вновь повыситься (Сафронов, 1993). Возможно, что *G. fasciatus* вытесняет *G. lacustris* только из нехарактерных для него биотопов, как

это наблюдалось в отношении изоподы *Asellus aquaticus* в оз. Отрадное (Мицкевич, 1988).

В оз. Арахлей мы отмечаем сосуществование этих двух видов бокоплавов и не исключаем многолетних колебаний численности *G. lacustris* (Матафонов, 2003). Так, в период 1964–1965 гг. численность *G. lacustris* изменялась от 4 до 52 экз/м² – в 1964 г., и от 1 до 46 экз/м² – в 1965 г.; значения биомассы в те же годы – от 0.002 до 0.515 г/м² (Шаповалова, 1981).

Наши материалы за 1997–1998 гг. показали колебания численности этого вида в тех же пределах – от 4.2 экз/м² (август 1997 г.) до 82.0 экз/м² (декабрь 1997 г.). В марте 1998 г. его численность составила 1.6 экз/м². Биомасса *G. lacustris* в наших сборах изменялась от 0.002 до 0.629 г/м².

После повышения численности *G. lacustris* в зоне литорали весной 1967 г. (2044 экз/м²) наблюдался новый ее спад в тот же сезон 1969 г. (80 экз/м²), за которым в 1970 г. вновь последовало ее увеличение. Одной из причин колебания численности всего зообентоса в эти годы Шаповалова (1981) считает изменение уровня воды в озере.

На характер взаимоотношений популяций обоих видов способен оказывать влияние и селективный пресс хищников. Одним из самых главных потребителей амфипод в оз. Арахлей является окунь. В ихтиофауне озера он доминирует по численности (до 73%), а в других озерах Ивано-Арахлейской системы его численность ниже (Горлачева, 1999). Установлено, что окунь может в значительной мере потреблять амфипод (Бекман, 1954, 1962), в том числе и в оз. Арахлей. В этом озере доля *G. fasciatus* в пищевом комке окуня составляет до 70% от общей массы амфипод, а доля *G. lacustris* – до 14% (Горлачева, 1999).

В безрыбных, как правило, мелких водоемах *G. lacustris* может достигать значительных размеров (Попова, 1976). В то же время известно, что при увеличении линейных размеров возрастает плодовитость самок амфипод. Вероятно, наибольшему прессу хищников подвергаются наиболее крупные особи *G. lacustris*, что уже было отмечено для оз. Севан (Маркосян, 1948). Такие особи значительно превосходят по своим размерам представителей *G. fasciatus*. Следовательно, выедание окунем будет больше влиять на плодовитость популяции *G. lacustris*, чем на плодовитость *G. fasciatus*.

Таким образом, на популяцию *G. lacustris* в оз. Арахлей воздействует комплекс факторов, на фоне которых успешное вселение *G. fasciatus* способно оказывать отрицательное влияние.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренне благодарим сотрудника НИИ биологии ИГУ Г.П. Сафронова за помощь при

определении видов, сотрудника Института природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН П.В. Матафонова за помощь в проведенном исследовании.

Работа выполнена при поддержке гранта Глобального Экологического Фонда “Местные инициативы” NC 1042-1А, при частичной поддержке Интеграционного гранта СО РАН № 66 от 2000 г., РФФИ (01-04-48970, 01-04-97214 и 04-04-48945-а.)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Панов В.Е., Крылов П.И., Телеш И.В., Быченков Д.Е. и др., 1998. Проблема антропогенного вселения чужеродных организмов в водоемы бассейна Финского залива // Экологическая обстановка в Санкт-Петербурге и Ленинградской области в 1997 году. Справочно-аналитический обзор. СПб. С. 243–249.
- Архипцева Н.Т., Баранов И.В., Забелина Г.М., Покровский В.В., Сереброва С.А. и др., 1977. Озера бассейна северного рукава реки Вуоксы // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 124. С. 83–134.
- Архипцева Н.Т., Белоусов В.И., Петров В.В., Покровский В.В., Родионова Н.В. и др., 1977а. Озера бассейна Ладожского озера // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 124. С. 47–70.
- Архипцева Н.Т., Петров В.В., Покровский В.В., 1977б. Морозовская группа озер // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 124. С. 135–154.
- Базикалова А.Я., 1945. Амфиподы озера Байкала // Тр. Байкальск. лимнол. ст. Т. 11. С. 3–440.
- Бассейн Волги ниже г. Чебоксары. 1975. Материалы наблюдений на водохранилищах. Дополнение к Гидрологическому ежегоднику 1972 г. / Ред. Троицкая А.Ф. Т. 4. Бассейн Каспийского моря (без Кавказа и Средней Азии). Вып. 4, 8. С. 1–198.
- Бекман М.Ю., 1954. Биология *Gammarus lacustris* прибайкальских водоемов // Тр. Байкал. лимнол. ст. Т. 14. С. 263–311. – 1962. Экология и продукция *Miscruropus possolskii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Тр. Лимнол. ин-та. Т. 2. С. 141–155.
- Березина Н.А., Хлебович В.В., Панов В.Е., Запорожец Н.В., 2001. Соленостная резистентность интродуцированной в бассейн Финского залива (Балтийское море) амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) // Докл. АН. Т. 379. № 3. С. 414–416.
- Болдаруева Н.В., 1994. Зообентос / Ред. Корсунов В.М. Экология озера Гусиное Улан-Удэ: БНЦ СО РАН. С. 86–93.
- Бондарева Е.И., 1974. Первичная продукция и деструкция органического вещества Ивано-Арахлейских озер (Забайкалье) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ. 8 с.
- Бородич Н.Д., 1979. Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) (Amphipoda, Gammaridae) в Куйбышевском водохранилище // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 6. С. 920–921.
- Вершинин Н.В., 1967. Биология и расселение *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) в условиях Братского водохранилища // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 7. С. 1024–

1029. – 1968. О приживаемости байкальской фауны в Братском водохранилище / Ред. Карпевич А.Ф. Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука. С. 216–219.
- Вершинин Н.В., Сычева А.В., 1967. Формирование кормовых ресурсов и использование их рыбами в процессе заполнения Братского водохранилища // Тр. Красноярск. отдел. СибНИИРХ. Т. 9. С. 410–476.
- Визер А.М., 1981. Результаты вселения байкальских гаммарид в Новосибирское водохранилище // Рыбное хоз-во. № 4. С. 47–48.
- Волков В.В., Потина И.И., 1977. Распространение, размеры и плодовитость *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.), акклиматизированного в Горьковском водохранилище // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. № 21. С. 18–21.
- Гладышев М.И., Москвичева А.В., 2002. Байкальские вселенцы заняли доминирующее положение в бентофауне верхнего Енисея // Докл. РАН. Т. 383. № 4. С. 568–570.
- Гольшикина Р.А., 1963. Бентос Иркутского водохранилища в первые годы его существования (1957–1961 гг.) // Тр. Ин-та биологии внутренних вод. Т. 6(9). С. 91–107. – 1969. Зообентос истокового участка реки Ангары и Иркутского водохранилища / Ред. Бекман М.Ю. и др. Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М.: Наука. С. 86–90.
- Гольшикина Р.А., Кожова О.М., Шульга Е.Л., 1973. Материалы к прогнозу гидробиологического режима Усть-Илимского водохранилища / Ред. Кожова О.М. Материалы по биологическому режиму Братского водохранилища. Иркутск: Вост.-Сиб. Правда. С. 40–57.
- Горлачева Е.П., 1999. Питание окуня как показатель состояния озера Арахлей. Озерные экосистемы: биологические процессы, трансформация, качество воды // Тез. докл. Минск, Беларусь, сент. 1999 г. Минск. С. 100.
- Грандильевская-Дексбах М.Л., Еременко А.Р., Шилкова Е.В., 1978. Акклиматизация мизид и других кормовых для рыб беспозвоночных в Ириклинском водохранилище // Гидробиол. журн. Т. 19. № 6. С. 28–33.
- Грезе В.Н., 1951. Байкальские элементы фауны как акклиматизационный фонд // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. Т. 3. С. 221–226. – 1957. Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование // Изв. Всес. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 41. С. 1–236. – 1957а. Основные черты гидробиологии озера Таймыр // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. Т. 8. С. 183–218.
- Грезе И.И., 1953. Гидробиология низовьев реки Ангары // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. Т. 5. С. 203–211.
- Гурьянова Е.Ф., 1929. К фауне Crustacea–Malacostraca устьев р. Енисея // Русск. гидробиол. журн. Т. 8. № 10–12. С. 285–299.
- Ербаева Э.А., Дашдорж А., Томилов А.А., Акиншина Т.В., Жарикова Л.К. и др., 1977. Материалы к познанию фауны Селенги в пределах Монгольской Народной Республики // Тр. Советско-Монгольской комплексной Хубсугульской экспедиции. Т. 5. С. 125–135.
- Ербаева Э.А., Механикова И.В., Томилов А.А., Акиншина Т.В., Михалева Т.В., Жарикова Л.К., 1975. Зообентос р. Ангары в зоне Усть-Илимского водохранилища в 1973 г. / Ред. Кожова О.М. Вопросы прогнозирования биологического режима Усть-Илимского водохранилища. Иркутск: Вост.-Сиб. Правда. С. 99–110.
- Ербаева Э.А., Сафронов Г.П., Кицук Т.И., 2002. Фауна донных беспозвоночных Братского водохранилища // Биология внутренних вод. № 1. С. 15–22.
- Задоев И.Н., Лейс О.А., Григорьев В.Ф., 1985. Результаты и перспективы акклиматизации байкальских гаммарид в водоемах СССР // Сб. научных трудов Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. № 232. С. 30–34.
- Иоффе Ц.И., 1968. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 67. С. 7–29. – 1974. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 100. С. 3–206.
- Камалтынов Р.М., 2001. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) / Ред. Тимошкин О.А. Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Т. 1 (Озеро Байкал). Кн. 1, ч. 3, гл. 8. С. 572–831.
- Камалтынов Р.М., Томилов А.А., 2001. Динамика популяции *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Crustacea, Amphipoda) в Братском водохранилище // Природные ресурсы Забайкалья и проблемы природопользования: Материалы научн. конф., 10–15 сентября 2001 г. Чита: Читинский институт природных ресурсов. С. 490–492.
- Кожова О.М., 1975. Гидробиологическая оценка среднего участка р. Ангары в районе Усть-Илимского водохранилища, прогноз его режима и некоторые практические рекомендации по его использованию / Ред. Кожова О.М. Вопр. прогнозирования биологического режима Усть-Илимского водохранилища. Иркутск: Вост.-Сиб. Правда. С. 42–75.
- Козляткин А.Л., 1977. Эндемики байкальской бентофауны в водохранилищах Верхнего Иртыша // Круговорот вещества и энергии в водоемах, элементы биотического круговорота. 4 Всес. лимнол. совещание. Тез. докл. Листвничное на Байкале, 1977. Иркутск. С. 310–313. – 1993. Введение в экосистему Бухтарминского водохранилища ракообразных из отдаленных зоогеографических зон. Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алматы. С. 78–83.
- Маркосян А.К., 1948. Биология гаммарусов озера Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. Т. 10. С. 40–72.
- Матафонов Д.В., 1999. Гаммариды бассейна реки Хилок // Устойчивое развитие: проблемы охраняемых территорий и традиционное природопользование в Байкальском регионе, Чита, Россия, 12–14 мая 1999 г. Улан – Удэ: Бурятский научный центр СО РАН. С. 176–177. – 2003. Сравнительная экология бокоплавов: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в Ивано-Арахлей-

- ских озерах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 21 с.
- Матафонов Д.В., Итигилова М.Ц., Камалтынов Р.М., 2001. Байкальская амфипода *G. fasciatus* (Stebbing, 1899) (Micrurpodidae, Gammaroidea, Amphipoda) в озере Арахлей // Тез. докл. VIII съезда Гидробиологического общества РАН. 16–23 сентября 2001 г. Калининград: Калининградский государственный технический университет. Т. 3. С. 59–60.
- Матафонов П.В., Матафонов Д.В., 2002. Зообентос / Ред. Мальчикова И.Ю., Якимова Е.П. Ландшафтное и биологическое разнообразие бассейна реки Хилок: Опыт изучения и управления. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 110–116.
- Механикова И.В., 1981. Гаммариды (Amphipoda, Gammaridae) в бентосе реки Ангара и ее водохранилищ // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: Иркутский госуниверситет. 24 с. – 2000. Класс Ракообразные – Crustacea // Флора и фауна заповедников. Вып. 91: Флора и фауна водоемов и водотоков Баргузинского заповедника. С. 131–133. – 2001. Класс Ракообразные – Crustacea // Флора и фауна заповедников. Вып. 92: Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. С. 32–34.
- Мицкевич О.И., 1988. Экологическая эффективность акклиматизации кормовых беспозвоночных *Gmelinoides fasciatus* (на примере озера Отрадное Ленинградской области) // Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. № 283. С. 89–98.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Чиркова З.Н., 1971. О распространении байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Горьковском водохранилище // Информ. бюл. “Биол. внутр. вод”. № 9. С. 39–41.
- Нилова О.И., 1976. Некоторые черты экологии и биологии *Gmelinoides fasciatus* Stebb., акклиматизированных в озере Отрадное Ленинградской области // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 110. С. 10–15.
- Ольшанская О.Л., Вершинин Н.В., Толмачев В.А., Михалева Т.В., Романова И.М. и др., 1977. Рыбохозяйственное использование Красноярского водохранилища // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 115. С. 97–138.
- Орлова М.И., Панов В.Е., Крылов П.И., Телеш И.В., Хлебович В.В., 1999. Изменения в планктонных и донных сообществах восточной части Финского залива Балтийского моря в связи с биологическими инвазиями // Тр. ЗИН. Т. 279. С. 305–325.
- Панов В.Е., 1994. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Докл. АН. Т. 336. № 2. С. 279–282.
- Пирожников П.Л., 1937. Морские и байкальские элементы в фауне р. Енисей // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биологии. Т. 46. № 3. С. 165–172.
- Попова Э.И., 1976. Размерно-возрастная характеристика и продукция бокоплавов в озерах Харьбейской системы / Ред. Винберг Г.Г., Власова Т.А. Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука. С. 101–109.
- Саватеева Е.Б., 1985. Результаты вселения байкальских бокоплавов и понтокаспийских мизид в озеро Ильмень // Сб. научных трудов Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 232. С. 3–15.
- Сафронов Г.П., 1993. Состав и экология рода *Gammarus* Fabricius юга Восточной Сибири // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ. 17 с.
- Скальская И.А., 1994. Расселение байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Рыбинском водохранилище // Информ. бюл. “Биол. внутр. вод”. 1994. № 96. С. 35–40. – 1998. Заселение байкальским бокоплавом водоемов Верхней Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 2. Тез. докл. Тольятти, Россия, 14–18 сентября. 1998 г. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН. С. 244–245.
- Соколова В.Ф., 2001. Сукцессии донных биоценозов озер Котокель и Большое Еравное (Забайкалье) // Тез. докл. 8 съезда Гидробиол. об-ва РАН, 16–24 сентября 2001 г. Калининград: АтлантНИРО. Т. 1. С. 305–306.
- Стройкина В.Г., 1957. Питание гаммарусов в озере Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. Т. 15. С. 89–107.
- Сычева А.В., 1953. Питание рыб низовьев реки Ангара // Тр. Иркутского ун-та. Сер. биологическая. Т. 7. № 1–2. С. 83–97.
- Томилов А.А., Ербаева Э.А., Акиншина Т.В., Механикова И.В., Жарикова Л.К., Сахаровский С.И., 1978. Байкальские эндемики в зообентосе водохранилищ Ангарского каскада // Гидробиол. журн. Т. 14. № 5. С. 18–23.
- Тютеньков С.К., Козляткин А.Л., 1973. Акклиматизация кормовых беспозвоночных в Бухтарминском водохранилище // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Т. 8. С. 90–92.
- Финогенова Н.П., Балушкина Е.В., Голубков С.М., 1999. Макрозообентос Невской губы в 90-е годы // Тр. ЗИН. 1999. Т. 279. С. 253–268.
- Черепанов В.В., Александров В.Н., Камалтынов Р.М., Наделяев И.Н., 1977. Зообентос прибрежно-сорных участков Северного Байкала / Ред. Флоренсов Н.А. Лимнология прибрежно-сорной зоны Байкала. Новосибирск: Наука. С. 198–207.
- Шаповалова И.М., Вологдин М.П., 1973. О количественном учете озерного бокоплава // Гидробиол. журн. Т. 9. № 5. С. 85–90.
- Шаповалова И.М., 1981. Макрозообентос озера Арахлей / Ред. Бекман М.Ю., Горлачев В.П. Биологическая продуктивность озера Арахлей (Забайкалье). Новосибирск: Наука. С. 122–137.
- Шишкин Б.А., 1967. Сезонная динамика биомассы макрозообентоса основных озер Ивано – Арахлейской системы // Уч. зап. Иркутск. пед. ин-та. Сер. биол. Т. 24. № 1. С. 40–50. – 1972. Природные условия Центрального Забайкалья и их влияние на лимнический режим Ивано – Арахлейских озер // Зап. Забайкальск. фил. Геогр. общ-ва СССР. Т. 80. С. 8.
- Шербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов А.И., 1997. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия

- водных организмов Поволожья. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН. С. 108–114.
- Bazarova B.B., Zolotareva L.N., 2000. Dynamics of aquatic vegetation of lake Arakhlei (East Transbaikalye) // Biodiversity and dynamics of ecosystem in North Eurasia. Novosibirsk, Russia, 21–26 August, 2000. V. 2. Novosibirsk: IC and G. P. 31–33.
- Kamaltynov R.M., 1999. On the higher classification of Lake Baikal amphipods // Crustaceana. V. 72. № 6. P. 933–944.
- Matafonov D.V., Itigilova M.Ts., Kamaltynov R.M., 2002. *Gmelinoides fasciatus* in Chita region lakes // Ecologically equivalent and exotic aquatic species in great and large lakes of the world. Ulan-Ude: Publishing House of the Buryat Research Centre, SB RAS. P. 85–86.
- Panov V.E., 1996. Establishment of Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebb. in Lake Ladoga // Hydrobiologia. V. 322. P. 187–192.
- Panov V.E., Beresina N.A., 2002. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // Invasive aquatic species of Europe. – Amsterdam et al.: Kluwer Academic Publ. P. 96–103.
- Panov V.E., Timm T., Timm H., 2000. Current status of an introduced Baikalian amphipod, *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, in littoral communities of Lake Peipsi // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. V. 49. № 1. P. 71–80.
- Timm V., Timm T., 1993. The recent appearance of a Baikalian crustacean, *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Amphipoda, Gammaridae) in Lake Peipsi // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. V. 42. № 2. P. 144–153.

THE BAIKALIAN ENDEMIC SPECIES *GMELINOIDES FASCIATUS* (MICRUROPODIDAE, GAMMAROIDEA, AMPHIPODA) IN LAKE ARAKHLEI

D. V. Matafonov¹, M. Ts. Itigilova¹, R. M. Kamaltynov², L. M. Faleichik¹

¹Institute of Natural Resources, Ecology, and Cryology, Siberian Division,
Russian Academy of Sciences, Chita 672014, Russia

²Limnological Institute, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Irkutsk 664033, Russia

The Baikalian species *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899) was found in mesotrophic Lake Arakhlei (central Transbaikalian region) in 1995. Probably, the lake was casually invaded by the species, since it was not specially introduced. By 2002, the Baikalian endemic was registered in all the main lakes of the Ivano-Arakhlei system (lakes Arakhlei, Shakshinskoe, Bjl'shoi Undugun, Irgen, Ivan, and Tasei) and in Lake Kenon (the Amur River basin). Nowadays, this species is the dominant one in many zoobenthos communities of Lake Arakhlei. The basic biotopes, which are inhabited by this species in the lake, and seasonal dynamics of its number and biomass were determined. The life duration of cohorts was assessed. The role of the species in trophic chains of the lake ecosystem was shown. The recent data on natural and artificial *G. fasciatus* areas were summarized.