

Особенности экспансии *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) водоемов Восточного Забайкалья (на примере озера Арахлей)

Д. В. МАТАФОНОВ, М. Ц. ИТИГИЛОВА, Р. М. КАМАЛТЫНОВ*

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

* Лимнологический институт СО РАН
664033 Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3

АННОТАЦИЯ

На примере байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) рассмотрена проблема особенностей экспансии инвазивными видами водных экосистем Восточного Забайкалья. На расселение *G. fasciatus* из Ивано-Арахлейских озер неблагоприятное влияние оказывает пересыхание вытекающих из озер ручьев в летнюю межень и перемерзание – в зимнюю. В оз. Арахлей основное влияние на пространственное распределение этого вида в летний период оказывали глубина, характер донных отложений, величина придонной температуры и растворенного в воде кислорода. Выявлены особенности жизненного цикла *G. fasciatus* в озере, влияние вселенца на популяцию местного вида амфипод *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) и животных макрозообентоса.

Неконтролируемый перенос водных беспозвоночных и негативное воздействие этих видов на новые для них экосистемы выявили необходимость аутоэкологических исследований видов-вселенцев в свете проблемы биологического загрязнения [1–4]. В настоящее время общепризнано, что проблема биологического загрязнения – одна из острейших глобальных экологических проблем современности, в том числе и для бассейна оз. Байкал [5].

Из водных беспозвоночных в этом отношении особое внимание привлекает байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), недавно включенная во вновь образованное семейство Micruropodidae Kamal'tynov, 1999 [6]. Естественный ареал *G. fasciatus* охватывает оз. Байкал с озерами на его берегах и нижним течением притоков (в том числе и р. Селенги), а также реки Ангару и

Енисей (ниже г. Красноярска) [7, 6]. С целью обогащения кормовой базы рыб он был успешно вселен во многие водохранилища и озера СССР [8, 6], а также случайно завезен в озера Псковско-Чудское (бассейн р. Нарвы), Гусиное (бассейн р. Селенги) и Большое Еравное (бассейн притока р. Селенги – р. Уды) [9–11]. Вид активно расширяет свой ареал, самостоятельно распространяясь из мест вселения. Несмотря на немалый объем публикаций, по-прежнему можно говорить о неполноте информации об эколого-биологических особенностях и роли *G. fasciatus* в сообществах бентоса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили пробы, собранные на озерах Ивано-Арах-

лейской системы с 1996 по 2001 г. Наиболее детальные сведения о пространственном распределении и сезонной динамике *G. fasciatus*, а также *G. lacustris* получены на оз. Арахлей в 1999 и 2000 гг. В осенний период 1998–1999 гг. проведены экспедиционные гидробиологические исследования р. Хилок и ее притоков, одной из задач которых было установление границ расселения *G. fasciatus* в этом бассейне.

Сбор проб на озерах и реках в 1996–1999 гг. проводили с помощью дночерпателя Петерсена ($S = 0,025 \text{ м}^2$) и прибора для количественного учета гаммарид (КУГ) ($S = 0,5$ или $0,25 \text{ м}^2$) [12]. На станции брали от одной (прибором КУГ) до двух повторностей (дночерпателем Петерсена). Амфипод фиксировали в 4 % растворе формалина, а затем измеряли под бинокулярным микроскопом МБС-10 с точностью до 0,1 мм и взвешивали на торсионных весах с точностью до 0,5 мг.

С целью выявления факторов распределения амфипод в оз. Арахлей в 2000 г. на профиле с. Преображенка – Центр выполнен отбор проб: один раз в три недели на каждой из глубин (0, 0,5, 1,0 м) брали по 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 с площадью захвата $0,25 \text{ м}^2$. 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 отбирали серию проб от уреза до глубины 7,0 м. Всего за период исследований сделаны 274 количественных и 41 качественная пробы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Байкальский вселенец *G. fasciatus* обнаружен нами в оз. Арахлей в 1995 г., а к 2002 г. отмечен в следующих водоемах Читинской области: в озерах Ивано-Арахлейской системы (водосборный бассейн р. Хилок – озера

Арахлей, Шакшинское, Большой Ундугун и Иргень; бассейн р. Лена – озера Иван и Тасей), а также в оз. Кенон (бассейн р. Амур). В наиболее крупных и глубоких озерах Арахлей и Шакшинское *G. fasciatus* натурализовался. В озерах Большой Ундугун и Иргень плотность его популяции наименьшая, что мы связываем с промерзанием значительной части акватории и неблагоприятным кислородным режимом этих озер в подледный период. *G. fasciatus* способен расселяться из Ивано-Арахлейских озер: из озера Шакшинское проникает в исток р. Хилок, а из оз. Иргень – в протоку этой реки. Однако распространения *G. fasciatus* вниз по течению р. Хилок не зафиксировано, что связано с особенностями гидрологического режима вытекающих из озер ручьев: пересыхание в летнюю межень и перемерзание – в зимнюю. Полагаем, что наиболее сильное влияние оказывает последний фактор, так как, согласно данным [13], верхний участок р. Хилок на протяжении не менее 200 км от истоков в зимний период полностью перемерзает.

Время и механизм вселения *G. fasciatus* в Ивано-Арахлейские озера и оз. Кенон остались неизвестными. В оз. Арахлей этот вид обнаружен в 1995 г., когда наше внимание привлекла широкая полоса мигрирующих вдоль уреза особей. Байкальский вселенец наиболее плотно заселил глубины литорали озера (табл. 1). Однако максимальные значения численности (до $42\,000 \text{ экз./м}^2$) отмечены в период отрождения молоди среди зарослей мелководной формы *Potamogeton perfoliatus* L., а максимальные значения биомассы (около 100 г/м^2) – зимой, на остатках отмирающей растительности. Анализ главных компонент выявил, что на распределение популяции *G. fasciatus* в оз. Арахлей в летний период наибольшее влияние оказывает класс факторов абиотической среды (табл. 2), а наиболее благоприятные условия складываются в зоне песчаной литорали.

Изучение сезонной динамики структуры популяции *G. fasciatus* основывалось на собственных материалах по темпам роста особей. На начальных этапах развития личинки проходят регулярно с интервалом около 4 сут. Для достижения половозрелости *G. fasciatus* в условиях обильного питания требуется около 600 градусодней. За этот период он 5–6

Средняя численность (N , экз./м²) и биомасса (B , г/м²) *G. fasciatus* и *G. lacustris* на разрезе сел. Преображен-ка – «Центр» в начале июня 2000 г.

Станция	Глубина, м	Биотоп	<i>G. fasciatus</i>		<i>G. lacustris</i>	
			N	B	N	B
1	Урез	Песок	1840	10,36	0	0
2	0,5	»	7560	43,37	0	0
3	1,0	»	2775	17,59	0	0
4	2,0	», <i>Chara</i> sp.	3664	20,78	6	0,05
5	3,0	Илистый песок, <i>L. trisulca</i>	1340	6,97	63	0,87
6	4,0	Песчанистый ил, <i>Nitella</i> sp., <i>Ceratophyllum demersum</i> L.	847	4,81	5	0,03
7	5,0	Ил, <i>C. demersum</i>	860	4,91	8	0,09
8	9,0	Ил	132	0,82	3	0,05
9	15,0	»	21	0,13	1	0,00

раз линяет и достигает размеров 4–5 мм. При средних дневных температурах 18–20 °С и максимальных, не превышающих 23 °С, такая сумма тепла молодью нового поколения в 2000 г. накоплена только к третьей декаде июля.

Жизненный цикл вселенца в оз. Арахлей выявлен в 1999–2001 гг. Период размножения *G. fasciatus* начинается со второй–третьей декады апреля, когда появляются первые самки с гонадами, а также яйценосные; завершением периода размножения можно считать третью декаду августа – первую декаду сентября, так как в эти сроки исчезают не только яйценосные самки, но и самки с опущенными оостегитами. Средняя плодовитость самок *G. fasciatus* в основной период откладки яиц (май) составляла $(11 \pm 0,2)$ шт. Массовый выход молоди отмечен во второй декаде июня, а уже во второй – третьей декаде июля самки этой генерации, достигшие размеров 3,9–4,3 мм, успевают отложить яйца. В связи с тем, что большая часть самок новой генерации приступает к размножению только в следующем году, массовый выход молоди второй генерации не отмечен.

Сроки первого выхода молоди *G. fasciatus* зависят от начала интенсивного прогрева воды, которое наступает сразу после распада льда [14]. До этого момента низкотемпературные талые воды сдерживают развитие эмбрионов и, как определено Т. Н. Морозовой [15], являются причиной низких темпов развития водорослей фитопланктона. Тем-

пы дальнейшего прогрева водных масс также оказывают влияние на сроки выхода нового поколения. Об этом свидетельствует крайне позднее отрождение молоди *G. fasciatus* в 2003 г. – в первых числах июля, что вызвано медленным прогревом озера в результате высокой задымленности атмосферы от лесных пожаров. В связи с этим средние размеры молодого поколения 12 июня 2000 г. и 6 июля 2003 г. оказались наиболее близкими ($p = 0,23$).

Особенности половой структуры популяции *G. fasciatus* заключались в следующем: размеры самцов из наших сборов не превысили 9,9 мм, а самок – 8,1 мм; количество самцов преобладало над самками только в июле – сентябре (до 87 %). Динамика полового состава закономерно изменялась: летом и осенью соотношение самцов и самок поддерживалось на уровне, близком к 1 : 1,5, а в годичном цикле – 1 : 1. Продолжительность жизни *G. fasciatus* в оз. Арахлей не превышает 12–14 мес.

В оз. Арахлей *G. fasciatus* не вытеснил аборигенную популяцию *Gammarus lacustris* (Sars, 1863), хотя их современное сосуществование не исключает многолетних колебаний численности *G. lacustris* [16]. Обилие гаммаруса в озере во многом определяется степенью развития погруженных, сложных по своей структуре, круглогодично вегетирующих растений, таких как *Lemna trisulca* L. (см. табл. 1, 2) и *Cladophora aegagropila* (L.)

Нагрузки переменных на коэффициенты корреляции первых двух главных компонент, выявляющих связь численности амфипод с параметрами биотопа у с. Преображенка в 2000 г.

Переменные	Июнь		Июнь-июль		Июль		Август		Сентябрь	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Глубина	-0,957	-0,019	0,976	0,036	-0,950	0,050	0,976	0,183	-0,955	0,013
Зона озера*	-0,833	-0,08	0,941	0,018	-0,888	0,070	0,929	0,132	-0,867	0,284Г
Грунт	-0,851	0,049	0,721	0,045	-0,751	-0,075	0,736	0,139	-0,843	-0,455
Придонная температура	0,881	-0,02	-0,932	-0,086	0,899	-0,117	-0,931	-0,178	0,620	0,720
Придонный кислород	0,919	-0,136	0,039	-0,657	0,742	-0,178	-0,893	0,223		
Численность <i>G. fasciatus</i>	0,716	0,024	-0,551	-0,227	0,677	-0,038	-0,711	-0,260	0,383	-0,749
» <i>G. lacustris</i>	0,043	0,996	-0,188	0,873	0,142	0,778	-0,329	0,910	0,178	-0,786
<i>L. trisulca</i>	0,062	0,995	-0,165	0,868	0,078	0,858	-0,262	0,937	0,227	-0,584
<i>P. perfoliatus</i>	-0,093	-0,005	-0,153	0,009	0,476	0,053	0,000	-0,130	0,510	-0,146
<i>C. detersum</i>	0,26	-0,099	0,016	0,119	-0,040	-0,181	0,020	-0,131	-0,070	-0,324
<i>Chara</i> sp.			-0,217	-0,117	0,295	-0,033			0,042	-0,166
<i>P. praelongus</i>			-0,033	-0,077	-0,079	-0,459	0,057	-0,136	-0,091	-0,220
<i>Nitella</i> sp.	-0,104	-0,045	-0,038	-0,389	-0,104	-0,177	-0,007	-0,053	-0,120	-0,227
<i>P. compressus</i>					-0,127	-0,478				
Expl. Var	4,559	2,023	3,667	2,194	4,446	1,909	4,706	1,982	3,278	2,580
Ргр. Totl	0,414	0,184	0,282	0,169	0,318	0,136	0,392	0,165	0,273	0,215

П р и м е ч а н и е. * - литораль, сублитораль, профундаль; пустые ячейки означают отсутствие исходных данных (в анализ включены не были).

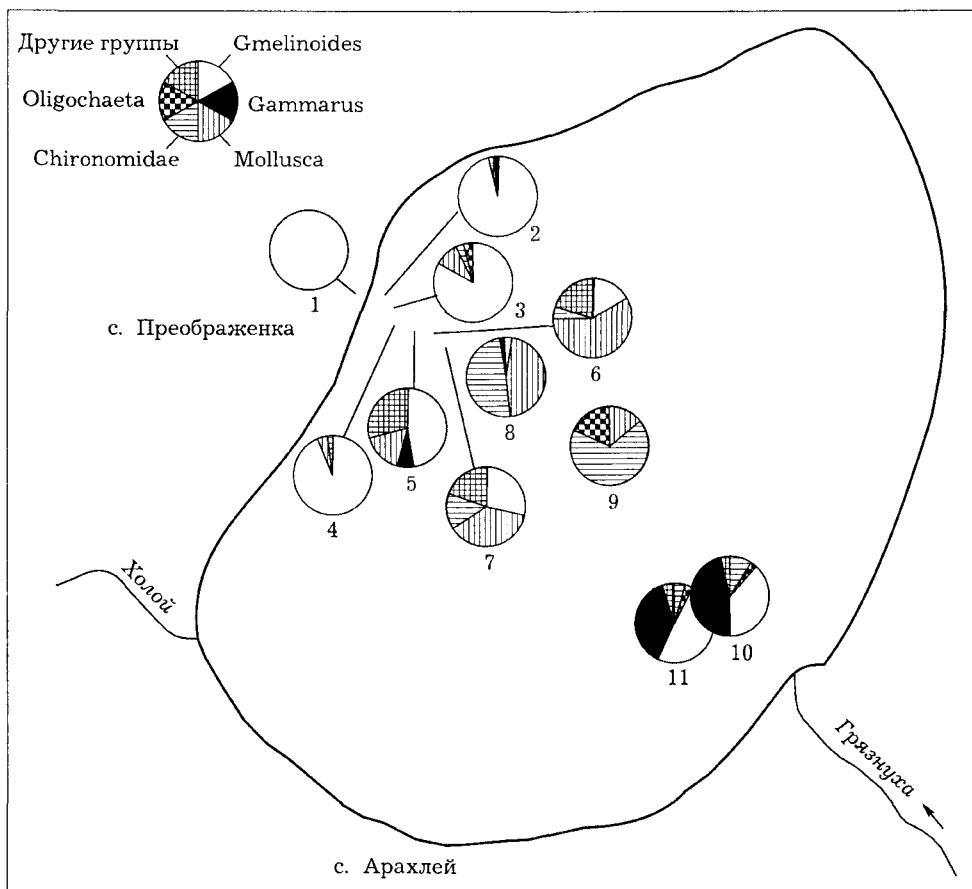
Численность (N , экз./м²) и биомасса (B , г/м²) *G. fasciatus* и *G. lacustris* в зарослях кладофоры (*Cladophora aegagropila*) в декабре 1999 г. и ноябре 2000 г.

Год	№ станции	Глубина, м	<i>G. fasciatus</i>		<i>G. lacustris</i>		Всего	
			N	B	N	B	N	B
1999	10	4,6	8000	26,22	3720	31,56	11720	57,78
	11	5	7500	25,06	2860	19,16	10360	44,22
2000		5	8520	24,04	5920	34,36	14440	58,40
		5,1	6560	18,00	4120	18,40	10680	36,40
		5,7	4640	14,68	4680	20,00	9320	34,68

Raberh. (табл. 3). В этих фитоценозах отмечены следующие величины численности – 2460 и 7500 экз./м² соответственно. В зоне прибрежья обилие *G. lacustris* как в пространственном, так и в сезонном аспекте зависело от вегетации *P. perfoliatus*, в зарослях которого средняя численность гаммаруса достигала 53 экз./м². Распределение этого вида в озере мозаично, что соответствует данным,

полученным ранее И. М. Шаповаловой [17], и охватывает все глубины – от зоны уреза до максимальных.

Байкальский вселенец *G. fasciatus* вошел в ядро современной структуры макрозообентоса оз. Арахлей. В зоне глубин песчаного прибрежья он составляет от 50 до 90 % общей биомассы, в сообществах больших глубин литорали – не менее 10 % (см. рисунок).



Доля (%) *Gmelinoides fasciatus* в структуре основных сообществ макрозообентоса оз. Арахлей в 1999–2000 гг. Цифрами на карте обозначены номера станций.

Анализ его пищевого спектра (содержимого кишечника) показал, что он питается разлагающейся растительностью, как водной, так и наземной, выносимой ручьями. *G. fasciatus* поедает низшую (синезеленые, зеленые, диатомовые и др.) и высшую водную растительность (рдесты и ряску), а также частицы пелогена. Из компонентов животной пищи отмечены остатки личинок и погибших имаго хирономид, веслоногих рачков, а также пучки щетинок олигохет. Так, в зарослях *S. aegagropila* в марте 2000 г. основным компонентом в питании амфипод стали обильные здесь диатомовые водоросли (размеры особей *G. fasciatus* от 5,2 до 7,6 мм, $n = 12$). В кишечниках отдельных особей отмечены остатки преобладающих в данном фитоценозе малощетинковых червей сем. Naididae, личинок хирономид подсем. Orthocladinae, а также неопределимое содержимое. В начале июня 2000 г. кишечники всех амфипод, собранных у уреза, отличались черным цветом и более чем на 90% были заполнены остатками погибших имаго хирономид. У половины из всех яйценосных самок, собранных у уреза озера в июле 1999 г. (размеры особей от 5,6 до 7,2 мм, $n = 10$), основная доля содержимого кишечника была неопределимой (более 50 % объема), имелись также нити *Calothrix*, *Stigeoclonium* и других водорослей, произрастающих на галечных грунтах этой зоны. Отмечены кишечники, содержавшие наряду с прочими компонентами остатки веслоногих рачков, песок, а также пустые. В питании амфипод из устья р. Широкая (размеры особей от 6,6 до 10,4 мм, $n = 15$) в третьей декаде мая 2001 г. преобладали полуразложившиеся ткани наземных растений и различные водоросли – более 50 % всего объема. В ряде случаев отмечены остатки животных, часть кишечников оказалась пустой. В эксперименте наибольшее значение в питании *G. fasciatus* имели водоросли и частицы детрита.

В целом, в питании вселенца преобладали частицы детрита, а на соотношение прочих компонентов основное влияние оказывали состав биоценоза и обилие представленных в нем объектов [16]. Структура донных зооценозов была обусловлена степенью гидродинамического воздействия на грунты, а также особенностями фитоценозов [16, 18].

Влияние байкальского вселенца на экосистему оз. Арахлей мы рассматриваем на фоне существенных изменений, произошедших в структуре донных сообществ: за последние 30 лет сократилась зона обитания фитофильных беспозвоночных и увеличилась – пелофильных. Причина основных изменений в зообентоценозах связана с эвтрофикацией озера [18]. Негативное влияние натурализации байкальского вселенца на сообщества макрозообентоса оз. Арахлей выглядит ослабленным. На формирование донных зооценозов в этом озере в настоящее время оказывает влияние комплекс факторов, наиболее важным среди которых можно считать разнообразие фитоценозов.

Мы искренне благодарим сотрудника ИПРЭК СО РАН канд. биол. наук А. П. Куклина за помощь, оказанную в определении водорослей. Работа выполнена при поддержке гранта ГЭФ “Местные инициативы” № С 1042 – 1А, при частичной поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований № 01–04–48970, 01–04–97214 и 04–04–48945-а.

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. М. Пронин, В сб. Биологические ресурсы Забайкалья и их охрана, Улан-Удэ, БФ СО АН СССР, 1982, 3–18.
2. В. Е. Панов, Докл. РАН, 1994, **336**: 2, 279–282.
3. А. Ф. Алимов, В. Е. Панов, П. И. Крылов и др., Экологическая обстановка в Санкт-Петербурге и Ленинградской области в 1997 г., Справочно-аналитический обзор, Санкт-Петербург, 1998, 243–248.
4. Э. Л. Милс, Н. К. Паулиуконис, Н. М. Пронин, С. Р. Холл, Сб. науч. трудов. Сер.: Охрана окружающей природной среды, Улан-Удэ, Изд-во ВСГТУ, 1999, 1, 39–59.
5. О. А. Тимошкин, Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 2001, т. 1, кн. 1, 16–74.
6. Р. М. Камалтынов, Там же, 572–831.
7. А. Я. Базикалова, Тр. Байкальск. лимнол. ст., 1945, т. 11.
8. И. Н. Задоев, О. А. Лейс, В. Ф. Григорьев, Сб. научных трудов ГосНИОРХ, 1985, 232, 30–34.
9. V. Timm, T. Timm, Proc. Estonian Acad. Sci. Biol., 1993, **42**: 2, 144–153.
10. Н. В. Болдаруева, В сб. Экология озера Гусиное, Улан-Удэ, БНЦ СО РАН, 1994, 86–93.
11. В. Ф. Соколова, VIII съезд Гидробиол. об-ва РАН. Тез. докл. Калининград, Россия, 16–23 сентября 2001 г., Калининград, КГТУ, 2001, т. 1, 305–306.
12. И. М. Шаповалова, М. П. Вологдин, Гидробиол. журн., 1973, **9**: 5, 85–90.
13. В. А. Обязов, Т. А. Бахаева, В сб. Ландшафтное и биологическое разнообразие бассейна реки Хилок:

- Опыт изучения и управления, Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2002, 124–129.
14. М. П. Вологдин, Гидрооптические особенности малых озер Забайкалья (на примере Ивано-Арахлейских), Новосибирск, 1981.
 15. Т. Н. Морозова, В сб. Гидрофауна и гидробиология водоемов бассейна озера Байкал и Забайкалья. Улан-Удэ, Бурятский филиал СО АН СССР, 1980, 56–59.
 16. Д. В. Матафонов, Автореф. дис... канд. биол. наук, Улан-Удэ, Изд-во БНЦ СО РАН, 2003.
 17. И. М. Шаповалова, В сб. Биологическая продуктивность озера Арахлей (Забайкалье), Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1981, 122–138.
 18. П. В. Матафонов, Д. В. Матафонов, В сб. Ландшафтное и биологическое разнообразие бассейна реки Хилок: Опыт изучения и управления, Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2002, 110–116.

Features of Expansion of *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) in Water Bodies of East Transbaikalia (for Lake Arakhley as Example)

D. V. MATAFONOV, M. Ts. ITIGILOVA, R. M. KAMALTYNOV

The problem of the features of expansion with the invasive species of water ecosystems of East Transbaikalia is considered for the example of the Bailyan amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899). Settling of *G. fasciatus* from the Ivano-Arakhley lakes is negatively affected by the summer mean-water intermittence of the brooks flowing out of the lakes and their freezing during the winter mean water period. In Lake Arakhley, the major effect on the spatial distribution of this species during the summer period is caused by the depth, the character of bottom sediments, near-bottom temperature, and the amount of oxygen dissolved in water. The features of the life cycle of *G. fasciatus* in the lake, the effect of the invader species on the population of the local amphipod species *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) and macro-animal benthos were revealed.