

ЗООПЛАНКТОН ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ В КОНТЕКСТЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ

© 2013 А.И. Попов

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

Поступила в редакцию 22.06.2012

В статье кратко рассмотрены проблемы связанные с процессами биологических инвазий. Делается попытка выработать концепцию изучения чужеродных видов зоопланктона Волжских водохранилищ с учетом имеющихся трудностей и противоречий.

Ключевые слова: биологические инвазии, чужеродные виды, зоопланктон, Волга, крупные водохранилища

ВВЕДЕНИЕ

Развитие глобальной транспортной системы, активная деятельность человека по преобразованию природных сообществ, способствует целому ряду изменений в масштабах биосферы: антропогенное изменение ареалов видов, разрастание урбанизированных и занятых агроценозами территорий, накопление поллютантов различной природы в воде, воздухе и почве и пр. Не исключено влияние человека и на глобальные климатические изменения. При антропогенной деградации сообществ снижается биологическое разнообразие, виды-специалисты заменяются видами-генералистами, высокоорганизованные – низкоорганизованными, длинноцикловые – короткоцикловыми [26]. Одним из важнейших последствий экспансии человека является быстрое расселение множества видов на большие расстояния. Последствия такого расселения, с последующим удачным или неудачным внедрением в естественные, полуестественные и искусственные сообщества привлекло внимание ученых и вызвало к жизни проблему биологических инвазий.

При создании Волжского каскада водохранилищ, их зоопланктон формировался из планктофауны Волги, водоемов зоны затопления, рек впадавших в Волгу, крупных северных озер и Каспия. Деятельность человека оказывала и продолжает оказывать значительное влияние на процессы формирования водохранилищного зоопланктона. Поэтому, изучение этих процессов неизбежно наталкивается на необходимость осмысления проблемы «чужеродных видов».

КОНЦЕПЦИИ И ТЕРМИНЫ. КРУГ СУЩЕСТВУЮЩИХ ПРОБЛЕМ

История изучения этой проблемы, разработки терминологии и самого отношения к процессу биологических инвазий неоднократно обобщались и анализировались в российской и зарубежной литературе [1, 6, 23, 34, 40]. Тем не менее, ни единого подхода, ни единой трактовки терминологии, ни

сколько-нибудь однозначного прогноза последствий «гомогенизации» биосферы выработано не было [1, 42, 48]. Кратко рассмотрим основные термины, подходы и спорные вопросы, связанные с инвазией чужеродных видов.

Повышение интереса к процессу вселения видов в нехарактерные местообитания, осмысление масштабов и последствий этих процессов началось еще в начале XIX в., в разных странах, в рамках различных направлений биологии [6, 40]. Практически каждая научная школа имела собственную терминологию и подход к проблеме, а каждый конкретный ученый давал свою трактовку в рамках своего исследования. Это привело к появлению огромного количества терминов, синонимичных в той или иной степени [1, 6, 34].

Вышедшая в 1958 г. книга Ч. Элтона (Ch. Elton) положила начало (в ряде зарубежных стран) к появлению нового научного направления – «инвазионной биологии» [43]. В книге обобщался большой фактический материал, описывался масштаб и последствия (зачастую катастрофические) неконтролируемого антропогенного переноса видов. В книге делался акцент на негативных последствиях (экологических и экономических) биологических инвазий, и необходимости сохранения природных экосистем. Такое отношение к чужеродным видам стало своеобразной традицией и привело к политике ограничения. Предпринимались попытки искоренения чужеродной флоры, уничтожения животных в нехарактерных местообитаниях и предотвращения антропогенного переноса видов [23, 42].

Несмотря на то, что в рамках ботанических исследований неоднократно вырабатывались стройные терминологические и критериальные системы [6], а в литературе, по экологии животных зачастую использовались многочисленные взаимозаменяемые синонимы с самой общей трактовкой [25, 27, 36, 39, 40, 54], возникла необходимость создания более-менее универсальной терминологии.

В.Е. Панов [23] пишет: «В соответствии с Решением VI/23 6-ой Конференции Сторон КБР, проходившей 7-19 апреля 2002 г. в Гааге, Нидерланды, *чужеродным видом живого организма* для природного сообщества считается вид, подвид или таксон низшего ранга, *интродуцированный* за пределы его природного распространения (прошлого или на-

Попов Алексей Игоревич, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории популяционной экологии.
E-mail: rainbowhunter@list.ru

стоящего ареала), включая любую часть, гаметы, семена, яйца или жизненные стадии таких видов, которые могут выживать и размножаться.

Инвазивный чужеродный вид означает такой чужеродный вид, чья интродукция и/или распространение угрожает биологическому разнообразию (видам, местообитаниям или экосистемам).

Интродукция означает антропогенное перемещение (прямое или опосредованное) чужеродного вида за пределы его природного ареала (прошлого или настоящего). Интродукции видов могут быть намеренными, когда чужеродный вид намеренно перемещается или выпускается за пределы его естественного распространения (ареала), или ненамеренными, когда интродукция происходит по какой-либо иной причине, связанной с деятельностью человека.

Понятие *биологические инвазии* включает все случаи распространения организмов, как вызванные деятельностью человека (интродукции), так и естественные перемещения видов за пределы их обычного распространения (природное расширение ареала)».

Ю.Ю. Дребуадзе [7] приводит следующую трактовку: «Под биологическими инвазиями понимаются все случаи проникновения живых организмов в экосистемы, расположенные за пределами их первоначального (обычно, естественного) ареала. Таким образом, к биологическим инвазиям относятся вселения чужеродных видов, произошедшие в результате:

- 1) Естественных перемещений, связанных с флуктуациями численности и климатическими изменениями;
- 2) Интродукции и реинтродукции важных в хозяйственном отношении полезных организмов;
- 3) Случайных заносов с балластными водами, с импортной сельскохозяйственной продукцией, багажом, с интродуцентами и т.п.»

Такая широкая трактовка, с одной стороны, снимает множество вопросов, связанных с терминологией инвазионной биологии, с другой стороны, становится неясно, зачем вводить термин «инвазия», если никакого отличия от понятия «расширение ареала» нет. То же касается и понятия «интродукция». Деятельность человека оказывает многостороннее влияние природные сообщества в масштабе планеты, а если допустить связь глобальных изменений климата с активным развитием человечества, то следует признать, что любое изменение ареала сейчас «происходит по какой-либо ... причине, связанной с деятельностью человека». Таким образом, понятие «интродукция» размывается и едва ли становится синонимом понятия «биологическая инвазия» и «расширение ареала». Положение «включая любую часть, гаметы, семена, яйца или жизненные стадии таких видов, которые могут выживать и размножаться» становится довольно абсурдным, при учете способности покоящихся стадий многих организмов (семена, споры, цисты и

пр.) выживать крайне длительное время в нехарактерных условиях.

Даже понятие инвазионного вида не столь ясно как может показаться. Накоплено множество сведений о сложности и неоднозначности влияния видов-вселенцев, даже самых «агрессивных» на сообщества-реципиенты. Так некоторые виды жимолости (*Lonicera*), являющиеся карантинными в США укрепляют берега, служат местом гнездования аборигенных птиц, которые в свою очередь активно способствуют распространению семян местных растений. Эвкалипты, (*Eucalyptus*) интродуцированные в Калифорнию из Австралии служат убежищем редким видам местных саламандр и птиц, как и местами отдыха перелетных бабочек монархов (*Danaus plexippus*). Дрейссена (*Dreissena polymorpha*) сделала некоторые части мертвого озера Эри вновь обитаемыми, снизив содержание органики в воде. Даже кудзу (*Pueraria lobata*), вытесняющая местные растения и образующая моносообщества, успешно борется с эрозией почв, является азотфиксатором и ценным кормовым растением [42, 48]. Экономический аспект инвазий также неоднозначен [48].

Кроме того, подавляющее большинство видов, попадая в нехарактерные условия, элиминируются. Существующее «правило 10» утверждает, что из занесенных видов могут на какое-то время выживать в зоне-реципиенте, из них 10% имеют шанс натурализоваться и лишь 10% из них могут стать агрессивными преобразователями природных сообществ. Это правило также довольно спорное – сами авторы уточнили, что приведенные цифры варьируют между 5% и 20% [66], а некоторые исследователи полагают, что никакой адекватной оценки успешности инвазии дать нельзя [47, 49]. Из закрепившихся видов, 20-50% наносят лишь незначительный ущерб [59].

С понятием «чужеродный вид» тесно связано понятие «нативный вид». Этот термин также имеет множество трактовок, как и понятия «натурализация» и «интеграция». Возникает вопрос о времени, которое требуется аллохтону, чтобы стать нативным видом, следует ли мыслить геологическими и палеонтологическими категориями, делать акцент на периодах развития человечества или обращать особое внимание на ценотические связи, которые приобретает вид-вселенец в реципиентном сообществе. Относить ли к биологическим инвазиям, к примеру, мероприятия по реинтродукции, особенно, происходящих вскоре после исчезновения вида (зарыбление заморного пруда в год замора и пр.) или естественные «пульсации» ареала, периодичность которых может исчисляться столетиями. Являются ли мустанги, одичавшие в прериях столетия назад, или свиньи (*Sus scrofa*), обитающие в дождевых лесах Гавайев более 1500 лет чужеродными видами? Следует учесть, что и те и другие несут явные следы domestikации и могут разрушать собственную среду обитания [48].

Неоднозначность, спорность и субъективность концепций «инвазионной биологии» [57] приводит к двум противоположным тенденциям: попытка выработать комплексные универсальные подходы и придать научное обоснование усилиям по сохранению аборигенных сообществ [40, 48] и резкая критика этих попыток с отрицанием негативной роли чужеродных видов [42, 64, 65].

Критики инвазионной биологии акцентируют внимание на следующих позициях:

1. Несовершенство понятий и концепций: исключений из них едва ли не больше чем явлений и процессов соответствующих им.

2. Лишь очень небольшое количество видов приносят сколько-нибудь значимый ущерб природным сообществам. Многие вселенцы, напротив, гармонично входят в сообщества новые для себя в сообщества.

3. Климатические сообщества, не нарушенные человеком, практически не подвержены инвазиям.

4. Большинство попыток контроля антропогенного переноса видов обречены на неудачу, а стоимость этих проектов очень высока.

5. В процессе борьбы с вселенцами наносится ущерб природным сообществам.

6. Распространение видов и последующая трансформация сообществ являются абсолютно естественными процессами. Пример: после поднятия Панамского перешейка и «великого межамериканского обмена фаун» неарктическая фауна почти повсеместно вытеснила неотропическую [63].

6. Нативные виды могут давать резкие всплески численности, вызывать эпидемии и эпизоотии, разрушать собственную среду обитания.

8. С учетом данных палеонтологии большинство видов на Земле являются аллохтонами в местах своего обитания.

9. Экономическая оценка показывает, что выгоды от чужеродных видов значительно превосходят затраты на их контроль и компенсацию наносимого ими ущерба.

10. Человек «не имеет права» решать где должен обитать тот или иной вид.

Свое крайнее проявление эта позиция находит в чрезвычайно эмоциональных и экстравагантных работах Д. Теодоропулоса (David I. Theodoropoulos) [64, 65]. Приводя многочисленные факты положительного влияния чужеродных видов в природных сообществах, особенно, находящихся под антропогенным прессом, анализируя понятийный аппарат инвазионной биологии, он приходит к следующим выводам: 1. В подавляющем большинстве случаев виды-вселенцы приносят пользу и, фактически, восполняют ущерб, нанесенный человеком. 2. Нарушенные экосистемы не подвержены инвазиям. 3. На фоне многоплановых негативных последствий экспансии человечества массовое расселение видов (десегрегация сообществ) является большим благом. 4. Несостоятельность целей, методов и концепций инвазионной биологии выводит ее за

рамки науки, а деятельность «биологических нативистов» приносит лишь экологический и экономический вред. 5. Короткий период, когда дешевые углеводородные энергоносители позволяют быстрое перемещение по планете, следует потратить на то, чтобы всеми способами способствовать распространению видов.

Сторонники сохранения status quo указывают на негативные примеры вселения аллохтонных видов, говорят, фактически о новой геологической эпохе – гомогене (Homocene) [41, 61] и о непредсказуемости последствий глобального смешения фаун.

На фоне оживленной полемики [50], имеются и многочисленные попытки синтеза [40, 48].

Интересна позиция Н. Хеттингера (N. Hettinger) [48]. Он рассматривает различные подходы к определению чужеродных видов, пониманию процесса натурализации, анализирует фактический материал, в том числе и сложные, неоднозначные случаи. Например, в Йеллоустонском национальном парке США есть две популяции горных козлов, одна из них естественная, а вторая создана при посредстве человека. Таким образом, в пределах одной и той же особо охраняемой природной территории один и тот же вид оказывается и нативным и чужеродным. Некоторые виды тамарисков (*Tamarix*), занесенные на территорию США, вероятно, эволюционировали в новые виды. То есть вид является чужеродным даже в месте своего возникновения.

В итоге, исследователь выдвигает сложный экологический критерий, суть которого может быть сведена к следующему: Вид считается чужеродным, если он: 1. Не имеет сложных приспособлений к биотической и абиотической составляющей сообщества реципиента, обладает малым количеством ценотических связей с аборигенной биотой (экологически чужд сообществу). При этом, географическая удаленность места происхождения вида не является определяющим фактором, ведь большинство видов, возникнув, распространяется и мигрирует, не оставаясь на месте своего возникновения. В то же время возникший в том или ином сообществе, может, в конечном счете, изменить или полностью разрушить его, т. е. вести себя как «агрессивный вселенец». И напротив, восстановление спустя столетия популяции волка в местах обитания лосей, оленей и других животных, адаптированных к взаимодействию с этим хищником (инстинктивные поведенческие реакции, популяционные механизмы и пр.) не будет являться инвазией. 2. Вид может считаться натурализовавшимся, если он приобрел адаптации и экологические связи в сообществе и стал независим от влияния человека («...when human influence over their presence in ecological assemblages (if any) has washed away...»). Попутно автор отводит многие контраргументы (наличие «преадаптаций», обязательная роль человека в процессе заноса и пр.).

К сожалению, взвешенная позиция, адекватная при исследовании наземных и водных систем на-

ционального парка, мало применима в условиях антропогенных параклиматов, влияние человека на которые не прекращается и обуславливает само их существование.

СПЕЦИФИКА ЗООПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ, В КОНТЕКСТЕ ПРОБЛЕМАТИКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ

Зоопланктонные организмы обладают рядом особенностей позволившим им довольно быстро (около 4 лет [8]) сформировать специфические сообщества в водохранилищах Волжского каскада. В числе этих особенностей: широкий спектр питания у некоторых видов [4, 17, 36], гибкие репродуктивные стратегии, позволяющие быстро наращивать численность (партеногенез) и увеличивать генетическое разнообразие (увеличение роли гамогенеза) [53], эвригалинность [30, 58, 60], происхождение из молодых нестабильных экосистем [20], чрезвычайная полиморфность [16, 20, 52, 56] и др.

Помимо вышеозначенных общих вопросов при изучении чужеродных видов зоопланктона возникает ряд частных проблем, связанных с особенностями самого объекта исследования.

1. Высокая устойчивость покоящихся фаз. В неблагоприятных условиях (пересыхание водоема, неподходящая соленость и пр.) они могут сохранять жизнеспособность годами [37]. Образуется «пул» покоящихся яиц, благодаря которому вид может латентно присутствовать в водоеме, быстро наращивая численность при изменении условий [53].

2. Значительное пространство дисперсии. Зоопланктонные организмы постоянно разносятся течением, их покоящиеся (а иногда и субитанные) яйца переживают прохождение через пищеварительный тракт рыб [31], кроме того, их яйца разносятся ветром, течением, легко переживают транспортировку с балластными водами [37, 46].

3. Эволюционная «молодость» многих видов. По некоторым данным [20, 44, 52], многие из планктонных рачков являются относительно недавно возникшими видами, с неполными репродуктивными барьерами, что осложняет их дифференциацию (криптические виды [38, 44, 52]), а иногда вызывает споры по поводу статуса того или иного вида [44, 52].

4. Способность к межвидовой гибридизации. Некоторые планктонные ракообразные, вероятно, образуют межвидовые гибриды [15, 21, 44, 45], что затрудняет их видовую идентификацию, особенно, по морфологическим признакам.

5. Короткие циклы развития. Некоторые организмы присутствуют в активном планктоне очень незначительный срок (около 10 дней) [13], что затрудняет их обнаружение даже при еженедельном отборе проб, на который к тому же значительно влияют объективные факторы (ледостав, ледоход, сильное волнение, организационные затруднения).

6. Особенности водных сообществ [22]. Вид может иметь высокую продукцию, но низкую биомассу, что также затрудняет регистрацию и может создавать ложное впечатление о роли в сообществах. Это вкупе с п. 5, может приводить к тому, что само регулярное обнаружение – уже свидетельство интеграции в сообщество.

7. Неустоявшаяся систематика. Многие виды зоопланктонных организмов являются на самом деле либо морфами, либо искусственными «сборными видами», либо гибридами [16, 28, 38, 44, 45, 52, 56]. Как коловратки, так и зоопланктонные ракообразные часто имеют много подвидов, обладают сезонной (цикломорфоз) и клинальной изменчивостью [13, 15, 16, 20, 52]. Постоянные ревизии родов и видов сильно осложняют придание статуса «нативного» и «чужеродного» тому или иному организму.

8. Относительно плохая изученность исторических ареалов зоопланктонных организмов [8, 35], отсутствие данных об истинном числе живых организмов в нативном ареале и пространстве дисперсии до их антропогенного преобразования. Как следствие, неизвестно физиологическое состояние особей, обнаруженных в исследуемом водоеме (был ли организм живым, был ли поврежден и пр.). Не всегда имеются палеонтологические и палеогеографические данные.

9. Сложность определения вектора инвазии. В п. 2. указано, что зоопланктеры и их покоящиеся стадии могут распространяться множеством способов. Вероятно, один и тот же организм может постоянно заноситься в водоем одновременно несколькими путями. Это не только затрудняет выявление роли человека в его распространении (антропогенный перенос может играть минимальную роль), но и осложняет оценку степени натурализации вида, расширил ли вид свой основной ареал или находится в пределах зоны периодического вымирания и существует, к примеру, лишь благодаря постоянным заносам или каким-либо аспектам человеческой деятельности.

10. Сущность водохранилищ как квазиприродных [26] объектов. Хотя водохранилища и созданы на основе природных сообществ, они образованы человеком, с момента своего возникновения испытывают сильную антропогенную нагрузку, гидрологический режим подчинен нуждам человека. Таким образом, широкая трактовка определения биологической инвазии привела бы к приданию статуса вида-вселенца всем зоопланктонным организмам обитающих в них (вплоть до эвритопных убиквиств, вроде *Chydorus sphaericus* [32]), ведь их ареал значительно расширился или изменился в итоге человеческой деятельности.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ. КОНЦЕПЦИЯ И КРИТЕРИИ

Очевидно, что любая классификация, определение, статус, изобретенное человеком для придания

характеристики природным процессам в значительной мере условно, но для практического решения задач фундаментальных и прикладных исследований необходимо выработать удобную и максимально корректную концепцию, как можно более адекватную конкретным целям и задачам. Даже базовые понятия биологии такие как, например, «жизнь», «вид», «популяция» определяются через совокупность критериев, поэтому для определения «чужеродного вида» применительно к представителям водохранилищного зоопланктона также необходима такая система.

Отметим, что приведенная ниже совокупность критериев носит предварительный характер, группировка их во многом условна.

1. Географический (учитывается географическая удаленность зоны-донора и реципиента, специфика региона-донора и региона реципиента, например, наличие и влияние течений, постоянных ветров).

2. Эволюционно-исторический (учитывается «возраст» вида, место его возникновения, палеонтологические сведения об ареале, время присутствия вида в данном регионе, способность к устойчивым репродуктивным циклам, степень его присутствия и наличие активных фаз, степень натурализации, скорость натурализации и интеграции и пр.)

3. Антрополого-экологический (наличие и степень влияния деятельности человека на изменение естественного ареала, реинтродукция).

4. Экологический (вселение одного вида или сопряженная инвазия, наличие у вида адаптаций к совокупности биотических и абиотических условий зоны-донора, а также наличие в зоне-доноре биоты адаптированной к взаимодействию с чужеродным видом, способность к гибридизации с нативными и другими чужеродными видами, отношение нового ареала к основному – возник на периферии, отделен от него, заменил его и пр.).

5. Человеческий фактор (степень изученности вида, ареала, время описания вида, надежность и объективность источника, особенности исторического периода, в который была написана работа, таксономический статус вселенца (вселился вид/подвид/гибрид) и пр.)

Приведем пример работы этой системы.

Cercopagis pengoi

1. Географический критерий: Зона-донор – Каспийское море [20]. Зона-реципиент – пресные водохранилища Волги. Распространялся «против течения» [19, 25].

Итог: соответствует критерию.

2. Эволюционно-исторический критерий: Регион возникновения: Каспий. Возникновение: вероятно 10-17 тыс. лет назад. Филогенетические связи: вероятно, произошел от *Bythotrephes*, попавшего в Каспий во время Хвалынской трансгрессии [20]. Присутствие в исследуемом водоеме: с конца XX, начала XXI в [5, 25]. Устойчивые репродуктивные циклы: да [5, 24, 25]. Присутствие в планктоне: обнаруживается ежегодно [24, 25]. Темпы интегра-

ции: высокие. Стал обычным видом летнего зоопланктона в течение нескольких лет. Резких всплесков численности и сдвигов в репродуктивной стратегии (отмечаются при проникновении в нехарактерные условия) не демонстрирует [24, 25, 53].

Итог: соответствует критерию.

3. Антрополого-экологический критерий: Влияние человека на распространение: да. Пути влияния: Создание каскада озеровидных водоемов, перенос с балластными водами [19, 53, 54].

Итог: соответствует критерию.

4. Экологический критерий: Отношения к условиям среды в водоеме-реципиенте: Попал в водоем, значительно отличающийся по солености, проточности водоема-донора, с радикально иным планктонным сообществом. Отношение нового ареала к основному: имело место расширение природного ареала при посредстве человека. Сопряженная инвазия: возможно. В водохранилище уже были натурализованы 2 каспийских зоопланктона, спустя несколько лет после вселения *Cercopagis* были обнаружены еще 2 [24].

Итог: соответствует критерию.

5. Человеческий фактор: Изученность: Этому виду посвящено множество работ крупнейших специалистов, России, СССР, а также зарубежных ученых [5, 18, 19, 20, 24, 33, 36, 53, 54, 55]. Изучался в нативном ареале и в нехарактерных местообитаниях.

Итог: соответствует критерию.

Вывод: вид соответствует всем предложенным критериям и может считаться чужеродным для Волжских водохранилищ.

Euritemora affinis

1. Географический критерий: Зона-донор – Неприменимо. Встречался в Балтийском море, Волге и ее притоках, крупных озерах (Ладожское), Каспийском и Азовском морях, регистрировался в Северной Америке, Западной Европе, Сибири [3, 11, 30, 62]. Зона-реципиент – пресные водохранилища Волги. Указывался для водоемов различного типа: моря, озера разной величины и солености, малые реки, пруды, лужи и пр [30].

Итог: не соответствует критерию.

2. Эволюционно-исторический критерий: Многократные обнаружения в Волге до зарегулирования. Устойчивые репродуктивные циклы: в разнотипных водоемах Голарктики. Присутствие в планктоне: обнаруживается ежегодно (нерелевантно).

Итог: не соответствует критерию.

3. Антрополого-экологический критерий: Влияние человека на распространение: нет, постоянно обнаруживался в изучаемом регионе.

Итог: не соответствует критерию.

4. Экологический критерий: Отношения к условиям среды в водоеме-реципиенте: Вид приспособлен к водоемам от луж до рек и морей, с различным составом планктонного сообщества. В том числе

сосуществовал с видами Бореально-Арктического лимнофильного комплекса, Понто-Каспийскими видами, озерным зоопланктоном умеренных широт, лиманными и эстуарными сообществами. Отношение нового ареала к основному: изменения ареала не происходило.

Итог: не соответствует критерию.

5. Человеческий фактор: Изученность: Этому виду посвящено множество работ крупнейших специалистов, России, СССР. Изучался в нативном ареале [3, 11, 30, 62].

Итог: не соответствует критерию.

Вывод: вид не соответствует всем предложенным критериям и не может считаться чужеродным для Волжских водохранилищ.

Естественно, часть видов не может быть столь легко дифференцирована. Пример:

Bosmina longispina

1. Географический критерий: Зона-донор – озера севера Европы, характерен для всего севера Голарктики, в Европе ареал ограничен лесной зоной. Зона-реципиент – водохранилища Волги. Распространялся по течению, вероятно, постоянно заносился в исследуемый регион без участия человека.

Итог: отчасти соответствует критерию.

2. Эволюционно-исторический критерий: Происходит с территорий современных Норвегии, Финляндии [44]. Филогенетические связи: по одним воззрениям, все представители подрода *Eubosmina* могут являться представителями одного вида *Bosmina coregoni* [52], по другим – является видом, от которого в плейстоцене произошли остальные представители рода [44]. Присутствие в исследуемом водоеме: с момента его образования. Устойчивые репродуктивные циклы: да. Присутствие в планктоне: регистрируется круглогодично, обнаруживается ежегодно.

Итог: отчасти соответствует критерию.

3. Антрополого-экологический критерий: Влияние человека на распространение: да. Пути влияния: Создание каскада озеровидных водоемов, хотя само распространение шло естественным путем.

Итог: отчасти соответствует критерию.

4. Экологический критерий: Отношения к условиям среды в водоеме-реципиенте: Попал в водоем, значительно отличающийся по проточности, трофности с иным планктонным сообществом. Отношение нового ареала к основному: имело место некоторое расширение природного ареала при посредстве человека.

Итог: соответствует критерию.

5. Человеческий фактор: Изученность: В работах, относящихся к периоду до зарегулирования Волги для русловой части не указывается, или указывается как редкий, быстро отмирающий в речных условиях [8]. Лимитирующими факторами, вероятно, были скорость течения и наличие минеральной взвеси в воде [9, 10, 29]. Вероятно, заносился, но устойчивых репродуктивных циклов не было. После зарегулирования стал обычен, в весеннее-

летний период. Систематике этого вида посвящено множество работ крупнейших специалистов, России, СССР, а также зарубежных ученых. Изучался в нативном ареале и в нехарактерных местообитаниях [2, 8, 16, 25, 44, 52]. По результатам палеолимнологического и генетического анализа этот морфологический вид можно считать валидным, как и *B. coregoni*, и *B. crassicornis*. Вероятно, это молодые виды с неполными репродуктивными барьерами [44].

Итог: соответствует критерию.

Вывод: вид соответствует лишь части предложенных критериев. Однако среди них наиболее важные: переход к регулярным репродуктивным циклам в водоеме с нехарактерной гидрологией и биотой, получил широкое распространение за пределами ареала. С обязательной оговоркой на неустоявшуюся систематику и факт заноса до зарегулирования может считаться чужеродным для Волжских водохранилищ.

Объем статьи не позволяет «пропустить» через эту систему все виды, когда-либо указывавшиеся для Волги как чужеродные [1,8,25,27,51 и др.]. Приведем итог обработки списка видов обнаруженных в Саратовском водохранилище в рамках предложенной концепции (таблица).

Таблица

Анализ списка чужеродных видов Саратовского водохранилища

Вид	Статус вида	Примечание
1	2	3
<i>Acanthocyclops americanus</i>	-*	Вид не является валидным [56]
<i>Asplanchna henrietta</i>	-	
<i>Bosmina coregoni</i>	+	
<i>Bosmina crassicornis</i>	+	
<i>Bosmina longispina</i>	+	
<i>Bosmina obtusirostris</i>	-	Вид не является валидным [52]
<i>Brachyonus forficula</i>	-	**
<i>Bythotrephes brevimanus</i>	+	
<i>Bythotrephes cederstroemi</i>	+	
<i>Calanipeda aquae dulcis</i>	+	Регистрировался только в 1982 и 1990 гг. [27] Не обнаружен в последующие годы
<i>Cercopagis pengoi</i>	+	
<i>Conochiloides natans</i>	-	**
<i>Conochilus unicornis</i>	-	**
<i>Cornigerius bicornis</i>	+	
<i>Cornigerius maeoticus</i>	+	
<i>Cyclops kolensis</i>	+	
<i>Daphnia cristata</i>	+	
<i>Diaphanosoma orghidani</i>	-	Вид описан после создания каскада водохранилищ, имеет обширный ареал [12]
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	+	
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	+	
<i>Eurytemora lacustris</i>	+	

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Окончание таблицы

1	2	3
<i>Eurytemora affinis</i>	-	
<i>Halicyclops sarsi</i>	+	В средней части водохр. не обнаружен.
<i>Heterocope appendiculata</i>	+	
<i>Heterocope caspia</i>	+	
<i>Kellicottia longispina</i>	-	**
<i>Keratella hiemalis</i>	-	**
<i>Keratella tropica</i>	-	**
<i>Limnoscira frontosa</i>	+	
<i>Notholca acuminata</i>	-	**
<i>Notholca cinetura</i>	-	**
<i>Notholca cornuta</i>	-	**
<i>Notholca labis</i>	-	**
<i>Notholca squamula</i>	-	**
<i>Notholca striata</i>	-	**
<i>Podonevadne trigona</i>	+	
<i>Synchaeta lakovitziana</i>	-	**
<i>Synchaeta verrucosa</i>	-	**

* статус «-» — «не является чужеродным» имеют виды, которые можно считать нативными и криптогенные виды, которые нельзя с достаточным основанием причислить к чужеродным.

** Что касается коловраток, то сколько-нибудь надежно отнести их к тому или иному комплексу чужеродных видов нельзя. Среди главных причин: плохая изученность их исторических ареалов и фауны коловраток Волги до образования водохранилищ, постоянные изменения в систематике, необходимость прижизненной идентификации для некоторых видов [14], а также тот факт, что многие из «коловраток-вселенцев» не только встречались в зоопланктоне незарегулированной Волги, но и являлись в то время массовыми в русловой части [2]. Таким образом, они не соответствуют критерию № 1 и 5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф., Богоуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
2. Белых Д.В. О потамопланктоне Волги // Учен. Зап. Казан. Ун-та. Сер. Биол. Наук. - 1936. - Т. 96, кн. 7. - С. 3-140.
3. Бенинг А.Л. Заметка о видах родов *Heterocope* и *Eurytemora* в бассейне реки Волги. Ibidem, т. V, №3. 1919.
4. Богатова И.Б. Питание *Cyclops vicinus* // Тр. Саратовского отделения каспийского филиала ВНИРО, т.1., Саратовское областное государственное издательство, 1951. С. 111-125.
5. Бычек Е.А. Новые для волжских водохранилищ виды *Polypheoidea* // Российский журнал биологических инвазий, 2008. Т. 1. С. 2-4.
6. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). - М.: ГЕОС. 2009. - 494 с.
7. Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чуже-

Автор полностью осознает, что предлагаемый подход не лишен недостатков, среди которых:

1. Не исключает применения «научной интуиции», особенно в плане акцента на том или ином критерии.
2. Недостаточная проработка аспектов каждого из критериев.
3. Условность группировки критериев.
4. Необходимость оперировать неоднозначными понятиями и др.

Тем не менее, он имеет и преимущества:

1. Большое количество «точек опоры» позволяет относительно корректно разграничить нативные и чужеродные виды при недостатке зоогеографических, фаунистических, палеогеографических данных.
2. Применим при изучении антропогенных параклиматсов, позволяя судить о натурализации вида при постоянном влиянии человека на сообщество.
3. Противодействует формальному подходу и не позволяет расширять список «видов-вселенцев» за счет криптогенных, плохо изученных, недавно описанных и несуществующих видов.
4. Полученные выводы остаются относительно стабильными вне зависимости от положения «на фронтах войн» инвазионных биологов, систематиков, экологов.
5. Позволяет в той или иной степени решить концептуальные проблемы, связанные с биологическими инвазиями, для такого сложнейшего объекта исследования как водохранилищный зоопланктон.
6. Учитывает многие наработки экологов, исследующих проблему распространения чужеродных видов.

родных организмов. Сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности России (4-5 июня 2002 г.). М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, IUCN (МСОП), 2002. С. 11-14.

8. Дзюбан Н.А. Зоопланктон зарегулированной Волги // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 60-73.
9. Дубовская О.П. Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, ее возможные причины (обзор литературы) Том 70, 2009. № 2, Март-Апрель. Стр. 168-192
10. Дубовская О.П. Естественная смертность зоопланктона в водохранилищах бассейна Енисея. Автореф. дис. докт. биол. наук. СПб: ЗИН РАН. 2006. 35 с.
11. Зернов С.А. Результаты зоологической экспедиции по Азовскому морю на пароходе Ледокол Донских Гирл. Ежегодник Зоол. Музея Акад. Наук, т. VI, 1902.
12. Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда *Stenopoda* мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) М.: КМК, 2004. 410 с.
13. Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (*Rotatoria*). Определитель. 104. Л.Наука, 1970. 744 с

14. *Кутикова Л.А.* Особенности диагностики таксонов у коловраток // Коловратки. Материалы 2-го Всесоюзного симпозиума по коловраткам. Л. Наука, 1985. С. 4-17.
15. *Литвинчук Л.Ф.* К истории изучения систематики и распространения представителей рода *Vythotrephes* (Polyphemoidea, Cladocera) на территории России и сопредельных стран // Биологические ресурсы пресных вод. Беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО "Рыбинский дом печати", 2005. 416 с.
16. *Мануйлова Е.Ф.* Ветвистоусые рачки фауны СССР Определители по фауне СССР. Т. 88. М.-Л.: Наука, 1964. 327 с.
17. *Монаков А.В.* Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976. 166 с.
18. *Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Биология и систематика полифемид Понто-Каспийского бассейна. Тез. докл. 1 съезда Всесоюз. Гидроб. Общ-ва, М. 1965. С. 301.
19. *Мордухай-Болтовской Ф.Д., Галинский В.Т.* О дальнейшем распространении каспийских полифемидей по водохранилищам понто-каспийских рек. Информ. Бюл. Биол. внутр. вод, 1974, № 21. С. 40-44.
20. *Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К.* Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae, Leptodogidae фауны мира Л.: Наука, 1987. 182 с.
21. *Мухортова О.В., Попов А.И.* Представители рода *Daphnia* в Куйбышевском водохранилище. // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, № 1. С. 199-202.
22. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 733 с.
23. *Панов В.Е.* Биологическое загрязнение как глобальная экологическая проблема: международное законодательство и сотрудничество // Экологическая безопасность и инвазии сужеродных организмов. М.: МСОП, 2002. С. 22-40.
24. *Попов А.И.* Пелагические Onychopoda (Crustacea, Cladocera) в Саратовском водохранилище // Актуальные проблемы гидробиологии и ихтиологии. Мсб. трудов Международной Интернет-конференции. Казань, 06 декабря 2011 г. / Отв. редактор Е.Д. Изотова; Казанский (Приволжский) федеральный ун-т. Казань: Казанский университет, 2012. С. 58-59.
25. *Попов А.И.* Современная структура зоопланктона Саратовского водохранилища и экология биоинвазийных видов : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 Тольятти, 2006. 101 с.
26. *Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Журнал "Россия молодая", 1994 367 с.
27. *Романова Е.П., Кулаков Р.Г., Кузнецова С.П.* Саратовское водохранилище как инвазионный коридор для зоопланктона // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Рыбинск; Борок, 2005. С. 102-103.
28. *Рылов В.М.* Cyclopoidea пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. III, вып.3. М. -Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 319 с.
29. *Рылов В.М.* Об отрицательном влиянии минерального sestona в питании нескорых Entomostraca в условиях речного течения // Доклады АН СССР. 1940. Т. 29, № 7. С. 78-82.
30. *Рылов В.М.* Пресноводные Calanoida СССР. Л.: ВАСХНИЛ, 1930.288 с.
31. *Самчишина Л.В.* Эколого-фаунистические и морфологические аспекты исследования пресноводных и солоноватоводных Calanoida (Crustacea, Copepoda) Украины: Дис... канд. биол. наук; НАН Украины, Институт зоологии им. И.И.Шмальгаузена. Киев, 2005. 246 с.
32. *Смирнов Н.Н.* Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Ракообразные. Т.1, вып. 2. Л.: Наука, 1971. 531 с.
33. *Телеш И.В., Литвинчук Л.Ф., Большагин П.В., Крылов П.И., Панов В.Е.* Особенности биологии понто-каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Onychopoda) в Балтийском море // Виды-вселенцы в Европейских морях России. Апатиты, 2000. С. 130-151.
34. Чужеродные виды на территории России [Электронный ресурс] // URL:<http://www.sevin.ru/invasive/index.html>
35. *Чуйков Ю.С.* Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 196 с.
36. *Шадрин Н.В., Ковалева Т.М., Панов В.Е.* Вселенец *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Cladocera, Cercopagidae) в Балтийском море: к изучению питания и обрастания эпибионтами. // Экология моря. 2002. Вып. 62. С. 45
37. *Aladin N.V., Plotnikov I.S., Letolle R.* 2004. Hydrobiology of the Aral Sea. In: Dying and Dead Seas. NATO ARW/ASI Series, Kluwer Publ., Dordrecht. Pp. 125-158.
38. *Belyaeva M., Taylor D.J.* 2009. Cryptic species within the *Chydorus sphaericus* species complex (Crustacea: Cladocera) revealed by molecular markers and sexual stage morphology // Mol. Phyl. Evol. V. 50. P. 534-546.
39. *Benoit, H.P., O.E. Johannsson, D.M. Warner, W.G. Sprules & L.G. Rudstam.* 2002. Assessing the impact of a recent predatory invader: The population dynamics, vertical distribution, and potential prey of *Cercopagis pengoi* in Lake Ontario. Limnol. Oceanogr., 47: 626-635.
40. *Cadotte M.W., McMahon S.M., Fukami T.* Conceptual Ecology and Invasion Biology: Reciprocal Approaches to Nature. Springer 2006, 507 p.
41. *Clout M.* 1998. And now, the Homogocene. World Conservation, 97(4)-98(1): 3.
42. *Davis M., Chew M.K., Hobbs R.J., Lugo A.E., Ewel J.J., Vermeij G.J., Brown J.H., Rosenzweig M.L., Gardner M.R., Carroll S.P., Thompson K., Pickett S.T.A., Stromberg J.C., Tredici P.D., Suding K.N., Ehrenfeld J.G., Grime J.P., Mascaro J., Briggs J.C.* Don't judge species on their origins. Nature, Vol. 474, June 9, 2011. P. 153-154.
43. *Elton, C.S.* 1958. The ecology of invasions by animals and plants: London, England, Methuen, 181 p.
44. *Faustová M., Sacherová V., Svensson J.E., Taylor D.J.* 2011. Radiation of European Eubosmina (Cladocera) from *Bosmina* (E.) longispina - concordance of multipopulation molecular data with paleolimnology. Limnology and Oceanography 56: 440-450.
45. *Flössner D.* Zur Kenntnis einiger *Daphnia*-Hybriden (Crustacea: Cladocera) / Limnologica, 1993. Vol. 23. S. 71-79.
46. *Gollash, S.* 2006. Assessment of the introduction potential of aquatic alien species in new environments, in Koike, F., Clout, M.N., Kawamichi, M., De Poorter, M., and Iwatsuki, K., eds., Assessment and Control of Biological Invasion Risks: Kyoto, Japan; Gland, Switzerland, Shoukadoh Book Sellers, IUCN, p. 88-91.
47. *Hayes K.R.* 1999. The pros and cons of quantitative risk assessment. In: Hillman, S. (ed). The Ballast Water Problem – Where to from Here? EcoPorts Monograph Series No. 19, PortsCorporation of Queensland, Brisbane (pp. 59-61)
48. *Hettinger N.* 2001. Exotic species, naturalization and biological nativism. Environmental values (10):193-222.
49. *Hewitt C.L. and Hayes H.R.* 2002. Risk assessment of marine biological invasions. In: Leppäkoski, E.; Gollasch, S. and Olenin, S. (eds.). Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands (pp. 456-466).
50. *Hough-Snee N.* 2011. Article alert: Don't judge species on their origins [Электронный ресурс]. Perceptible changes. Available: <http://perceptiblechanges.blogspot.com/2011/06/articlealert-dont-judge-species-on.html> [Accessed August 25 2011].
51. *Klemert Tockner, Urs Uehlinger, Christopher T.* Robinson Rivers of Europe. Academic Press, 2009. С. 169, 198-212. — 700 с.

52. *Kotov, A.A., Ishida, S. & Taylor D.J.* 2009. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156 (1): 1-56.
53. *Krylov P.I. & Panov V.E.* 1998. Resting eggs in the life cycle of *Cercopagis pengoi*, a recent invader of the Baltic Sea. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.*, 52: 383-392.
54. *Krylov P.I., D.E. Vychenkov V.E. Panov N.V. Rodionova & Telesh I.V.* 1999. Distribution and seasonal dynamics of the Ponto-Caspian invader *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Cladocera) in the Neva Estuary (Gulf of Finland). *Hydrobiologia*, 393: 227-232.
55. *Laxson C.L., K.N. McPhedran, J.C. Makarewicz, I.V. Telesh & MacIsaac H.J.* 2003. Effects of the non-indigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario. *Freshwat. Biol.*, 48: 2094-2106.
56. *Mirabdullayev I.M., Defaye D.* On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species-complex (Copepoda, Cyclopidae). *Acanthocyclops brevispinosus* (Herrick, 1884) and *A. einsele* n. sp. // *Вестник зоологии (Киев)*. 2004. Т. 38, N5. С. 27-37.
57. *Noss R.F.* 1990. Can we maintain our biological and ecological integrity? *Conservation Biology*, 4: 241-243.
58. *Panov V.E., P.I. Krylov & Telesh I.V.* 1996. The Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* invades the Gulf of Finland. *BFU Research Bulletin*, 2: 80-81.
59. *Richardson, D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M. G., Panetta F. D. and West C. J.* 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6: 93-107.
60. *Rodionova N.V. and Panov V.E.* 2006. Establishment of the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Evadne anonyx* in the eastern Gulf of Finland, Baltic Sea. *Aquatic Invasions* 1(1): 7-12.
61. *Rosenzweig M.L.* 2001. The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? *Evol. Ecol. Res.* 3, 361-367
62. *Sars G.O.* Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea. *Ежегодник Зоол. Музея Акад. Наук*, т. II, 1897
63. *Simpson G.G.* 1950. History of the fauna of Latin America. *Am. Scient.* 38: P. 361 - 389.
64. *Theodoropoulos D.I.* Invasion biology. Critique of a pseudoscience, Avvar Books, 2003, 237 pp.
65. *Theodoropoulos D., [Hudson, J.L., pseud.], and Calkins S.L.* 1990. Natives vs. exotics: The myth of the menace. *The Ethnobotanical Catalog of Seeds* 51:3,91.
66. *Williamson M.* Biological invasions. London: Chapman & Hall, 1996. 244 p.

ZOOPLANKTON OF VOLGA RIVER RESERVOIRS IN THE CONTEXT OF BIOLOGICAL INVASION PROBLEM

© 2013 A.I. Popov

Institute of Ecology of the Volga River Basin, RAS, Togliatti

Brief analysis of invasion biology range of problems is presented. Author attempts to elaborate conception applicable to research into alien species of zooplankton of Volga river reservoirs.

Key words: invasion biology, alien species, non-indigenous species, zooplankton, Volga river, European rivers, reservoirs.