

На правах рукописи

Визер Александр Михайлович

АККЛИМАТИЗАЦИЯ БАЙКАЛЬСКИХ ГАММАРИД И
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МИЗИД В НОВОСИБИРСКОМ
ВОДОХРАНИЛИЩЕ

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск - 2006

Работа выполнена в Новосибирском филиале ФГУП «Госрыбцентр» - Западно-Сибирском научно-исследовательском институте водных биоресурсов и аквакультуры (ЗапСибНИИВБАК).

Научный руководитель: доктор сельскохозяйственных наук
Ростовцев Александр Алексеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор

Карташев Александр Георгиевич

кандидат биологических наук Зуйкова Елена Ивановна

Ведущая организация: Алтайский государственный университет,
г. Барнаул

Защита состоится «15» февраля 2006 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.10 в Томском государственном университете по адресу: 634050, Томск, пр. Ленина, д. 36.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан 10 января 2006 г.



Е. Ю. Просекина

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В настоящее время в бассейнах большинства рек России созданы и функционируют крупные искусственные водоемы – водохранилища. Ихтиофауна и кормовая база таких водоемов в целях повышения рыбопродуктивности в значительной мере обогащена или реконструирована.

В последние годы работы по акклиматизации кормовых организмов фактически прекращены, предметом обсуждения становится сам вопрос о целесообразности акклиматизационных мероприятий. Тенденция к пересмотру значимости и итогов акклиматизации беспозвоночных связана с преимущественным использованием легко адаптирующихся организмов из небольшого числа уже апробированных видов без учета их хозяйственного значения и возможного негативного влияния на экосистемы водоемов вселения и за их пределами (Панов, Березина, Тимм, 2001).

Отрицательная оценка акклиматизации кормовых беспозвоночных, на наш взгляд, столь же не объективна, как и распространенная ранее безоговорочно положительная. Поэтому выявление потенциальных экологических возможностей вселенцев, объективное определение их хозяйственной ценности на примере конкретного водоема крайне актуально.

В настоящее время в водоемах вселения хорошо изучена экология и хозяйственное значение новых видов рыб и беспозвоночных понто-каспийского фаунистического комплекса (Кудерский, 1995; Никоноров, 1996). В то же время данные об адаптивных возможностях, особенностях биологии и значении в экосистемах водохранилищ представителей кормовых организмов из других фаунистических комплексов отсутствуют. Фактически изучен только один вид из байкальского фаунистического комплекса *Gmelinoides fasciatus* Stebb., который широко расселился в водоемах за пределами естественного ареала (Задоевко, 1995) и в ряде озер северо-запада европейской части России стал доминирующим видом на биотопах прибрежной литорали (Мицкевич, 1984; Панов, 1994; Березина, Панов, 2003).

В связи с этим изучение процесса акклиматизации, особенностей экологии и роли в экосистеме Новосибирского водохранилища амфипод из байкальского и мизид из дальневосточного фаунистического комплекса представляет определенный научный и практический интерес.

Особое значение работ по обогащению кормовой базы рыб в водохранилище связано с тем, что ихтиофауна водохранилища в период его становления значительно преобразована, в результате чего в современных условиях более 90 % уловов здесь приходится на акклиматизантов - леща и судака, для которых гаммариды и мизиды являются важными кормовыми объектами.

Определение значения каждого вселенного вида в Новосибирском водохранилище актуально не только для экосистемы Верхней Оби, но и позволяет учесть возможные, в том числе и негативные последствия, акклиматизации ракообразных для водных экосистем всего региона. По мнению А.Ф. Карпевич (1983) лишь на основе таких данных можно переходить от пересадок отдельных

видов к направленному формированию биоты в соответствии с экологической приемной емкостью заселяемых водоемов и направлением изменения их гидрофизической среды.

Цель и задачи исследований. Целью данной работы являлось изучение процесса акклиматизации байкальских эндемичных амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Micruropus possolskii* (Sowinsky, 1915) и дальневосточных мизид *Neomisis intermedia* (Czerniawsky, 1882) и их роли в экосистеме Новосибирского водохранилища.

Задачи. При выполнении работы были поставлены следующие задачи:

1. Провести многолетние наблюдения за процессом акклиматизации на всех его этапах байкальских амфипод и дальневосточных мизид в Новосибирском водохранилище.

2. Провести наблюдения за процессом расселения акклиматизантов в Верхней Оби.

3. Изучить экологию и биологию акклиматизированных рачков, определить их значение в донных биоценозах и питании рыб Новосибирского водохранилища.

4. Оценить роль в экосистемах водоемов всех трех видов ракообразных в естественном ареале и за пределами естественных ареалов.

Научная новизна. Впервые изучен процесс успешной акклиматизации и расселения организмов байкальского и дальневосточного комплексов в водоемах Западной Сибири

Впервые выявлены на примере Новосибирского водохранилища особенности экологии и биологии *M. possolskii* и *N. intermedia* за пределами естественного ареала.

Показано, что успешная акклиматизация байкальских гаммарид и дальневосточных мизид не оказала отрицательного влияния на видовой состав и количественные показатели бентосных зооценозов.

Установлено, что акклиматизанты усложнили пищевые сети водоема и повысили его рыбопродуктивность.

Практическая значимость. Результаты анализа процесса акклиматизации и особенностей экологии *N. intermedia* позволяют рекомендовать этот вид для обогащения кормовой базы рыбохозяйственных водоемов, что актуально для водохранилищ Сибири и Дальнего Востока.

Доказана высокая хозяйственная ценность мизид и значение вселенцев в поддержании продуктивности водоемов с измененным гидрологическим режимом и реконструированной ихтиофауной.

Полученные данные по экологии и биологии *G. fasciatus*, *M. possolskii* и *N. intermedia* расширяют знания о биологии и адаптивности этих видов, являясь определенным вкладом в теорию и практику акклиматизации водных беспозвоночных. Результаты работы используются при проведении НИР по направленному формированию видового состава и управлению численностью популяций рыб в Новосибирском водохранилище.

Апробация работы. Материалы, положенные в основу диссертации, докладывались на XVII и XX пленумах Западно-Сибирского отделения Ихтио-

логической комиссии МРХ СССР (Новосибирск, 1981, 1986), региональной конференции «Проблемы экологии Прибайкалья» (Листвиничное–на Байкале), региональной конференции «Ресурсы животного мира Сибири» (Новосибирск, 1990), международной конференции «Биологическое разнообразие животных Сибири» (Томск, 1998), международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах» (Борок, 2003), Всероссийской конференции «Сибирская зоологическая конференция» (Новосибирск, 2004), Ученом совете Новосибирского филиала ЗапСибНИИВБАК (2005).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 научных работ.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 173 страницах машинописного текста, включая 31 таблицу, 11 рисунков и 3 приложения. Работа состоит из введения, 5 глав, список литературы составляет 288 источников, из них 21 на иностранном языке.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В Новосибирском водохранилище прошла успешная акклиматизация ракообразных байкальского и дальневосточного фаунистических комплексов.

2. У всех вселенцев под влиянием неблагоприятного гидрологического режима и высоких температур воды формируются особенности в экологии и биологии по сравнению с материнскими водоемами.

3. Байкальские гаммариды и амурские мизиды заняли свободные экологические ниши и не оказали негативного влияния на видовой состав и количественные характеристики аборигенного зообентоса.

4. Вселенцы в водохранилище вошли в состав питания большинства видов рыб. Они определяют темп роста и выживаемость сеголетков судака. Основное значение в экосистеме водохранилища имеют мизиды, минимальное – амфипода *G. fasciatus*.

Экологические особенности и распространение изученных гаммарид и мизид (литературный обзор)

G. fasciatus – обитатель мелководных прибрежных зон, обладает широкой экологической пластичностью и высокой стойкостью к антропогенному загрязнению. Несмотря на свое байкальское происхождение, и в отличие от других эндемичных видов, рачок широко распространен за пределами озера (Бекман, 1962). Вид вселен в 44 водоема европейской части России, Урала, Сибири, Казахстана и Средней Азии. С начала 1990-х годов *G. fasciatus* становится наиболее широко распространенным видом из акклиматизированных беспозвоночных. Его ареал охватывает водоемы, расположенные между 42⁰ и 62⁰ северной широты и 27⁰ и 110⁰ восточной долготы (Задоевко, 1995; Карпевич, Горелов, 1995). В ряде рек и озер занял доминирующее положение на биотопах прибрежной литорали (Березина и др., 2001; Вербицкий, Березина, 2001; Панов, Березина, 2001; Панов и др. 2001; Гладышев, Москвичова, 2002; Vazova, 2002). В водохранилищах рачок, напротив, утрачивает лидирующее положение в донных сообществах (Ербаева и др., 2001; Перова, 2001).

M. possolskii - эндемик Байкала. Вид нигде за пределами Байкала не встречается и в самом озере имеет узколокальное распространение на прибрежных мелководьях, защищенных от влияния холодных глубинных вод. Для этого исходно тепловодного вида условия в открытой части Байкала мало приемлемы (Базикалова, 1962; Бекман, 1962). Несмотря на то, что *M. possolskii* вселялся во все водоемы одновременно с *G. fasciatus* (Задоевко, 1995), рачок в настоящее время достоверно обитает только в Новосибирском водохранилище.

N. intermedia имеет обширный естественный ареал и по азиатскому побережью Тихого океана встречается от Анадыря до северного Китая и Японии (Бирштейн, 1940). В пределах ареала обитает в широком диапазоне солевого состава и температуры воды, амурская популяция приспособлена к резким и высоким колебаниям уровня водоемов. Дальневосточные мизиды вселялись в 9 водоемов России (Задоевко, 1995), биологический эффект получен только в Новосибирском водохранилище.

Новосибирское водохранилище как среда обитания гидробионтов (литературный обзор)

Новосибирское водохранилище - крупнейший искусственный водоем Западной Сибири, созданный в 1957 г. на реке Оби. Оно представляет собой неширокий, вытянутый с юго-запада на северо-восток водоем, протяженностью около 180 км. Площадь водного зеркала водохранилища, при отметке нормального подпорного уровня (НПУ) – 113.5 м. абс., составляет 108.9 тыс. га, полный объем - 8.8 км³, максимальная ширина - 17 км; максимальная глубина - 22 м, средняя глубина – 8.2 м. Водоохранилище осуществляет сезонное регулирование стока с ежегодной сработкой 5 м, отметка уровня мертвого объема (УМО) – 108.5 м. абс., при этом уровне площадь водного зеркала уменьшается до 69,7 тыс. га (Подлипский, 1985; Савкин, 2000).

В водоеме выделяют 4 плеса: верхний, средний, Ирменский и приплотинный. Преобладающими грунтами являются илы, на прибрежных мелководьях и у островов встречаются чистые пески. На большей части водохранилища в течение всего года наблюдается благоприятный кислородный режим. По ионному составу вода водохранилища относится к гидрокарбонатному классу, группе кальция. В целом по уровню трофности водоем характеризуется как олиго-мезотрофный.

По сравнению с речным периодом в водохранилище произошло обеднение видового состава зоопланктона и зообентоса. Основные группы зообентоса представлены олигохетами, личинками хирономид и моллюсками. Высшие ракообразные встречались лишь в начальный период существования водохранилища (Благовидова, 1976; Померанцева, 1997, 2002).

Среднесезонная биомасса бентоса за время существования водохранилища изменяется в широких пределах - 0.9-8.9 г/м², минимальные показатели биомассы бентоса (0.9-1.7 г/м²) наблюдались в начальный период работ по акклиматизации ракообразных в начале 1970-х годов. Количественные характери-

стики зоопланктона и зообентоса определяются термическим и гидрологическим режимом (Благовидова, 1976).

Пресс потребителей бентосных организмов достаточно высок: из 26 видов рыб водохранилища большинство является бентофагами. Донные беспозвоночные потребляются и хищными рыбами в первые годы их жизни.

Материалы и методики исследований.

Материалы для настоящей работы были получены при изучении процесса акклиматизации в Новосибирском водохранилище и р. Оби представителей ракообразных байкальского фаунистического комплекса - *Gmelinoides fasciatus* Stebb. и *Micruropus possolskii* Sow., а так же дальневосточного фаунистического комплекса - *Neomisis intermedia* Czerniawsky.

Изучение процесса расселения, динамики численности, экологических и биологических особенностей байкальских амфипод в Новосибирском водохранилище проводилось с 1978 г. по 1993 г. и в 2003 г. Наблюдения за дальневосточными мизидами проводились в период с 1983 по 1999 гг., и в 2003 г.

Гидробиологические сборы проводились на всей акватории водохранилища.

В р. Оби наблюдения за акклиматизантами охватывают период с 1978 по 2003 г. Основной объем материала собран ниже плотины ГЭС на участке протяженностью около 90 км. Во время экспедиционных выездов в 1986 г. и 1993 г. был обследован участок Верхней и Средней Оби с максимальным удалением от плотины водохранилища вниз по течению до 1200 км. В 1988, 1990 и 1995 гг. был обследован участок реки выше выклинивания водохранилища протяженностью до 400 км.

Изучение питания рыб проводилось с небольшими перерывами с 1978 по 2003 г.

Для взятия проб зообентоса и нектобентоса использовался дночерпатель системы Петерсена с площадью захвата 0.078 м², прямоугольная дрга с входным отверстием 40×25 см, салазочный трал с входным отверстием 50×40 см и конусная сеть диаметром 50 см. На участках, занятых водной растительностью, использовался зарослечерпатель. В реке на участках с сильным течением применялась сетка Кори с входным отверстием 100×40 см. Во всех орудиях лова использовался мельничный газ № 10-40.

Камеральная обработка материала проводилась в лаборатории ихтиологии Новосибирского филиала СибрыбНИИпроект (ныне институт ЗапСибНИИВБАК). В 1981 г. бентосные пробы, в состав которых входили амфиподы, обрабатывались в Лимнологическом институте СО РАН (Листвиничное-на- Байкале). При сборе и обработке проб использовались стандартные методики (Методика изучения биогеоценозов ..., 1975; Руководство по гидробиологическому мониторингу ..., 1992). При этом определялись количественные характеристики донных животных – численность (экз./м²) и биомасса (г/ м²).

Средняя арифметическая и статистическая достоверность полученных средних величин определялись по Г.Ф. Лакину (1980).

При камеральной обработке материала были использованы определители и пособия А.Я. Базикаловой (1945, 1962), А.А. Черновского (1949), М. Бэческу (1969); Определитель пресноводных беспозвоночных ... (1977); Определитель пресноводных беспозвоночных ... (1995).

У амфипод и мизид определялись масса тела, размеры, пол и плодовитость. Для измерений использовалось не менее 100 экз. каждого вида. Измерения у мизид проводились от переднего края глаза до конца тельсона, у амфипод - от переднего края рострума до конца тельсона с точностью до 0.1 мм. Новорожденные рачки и молодые особи небольших размеров взвешивались группами по 5-25 одноразмерных экземпляров с последующим делением на число особей. Самки и самцы измерялись и взвешивались отдельно и достоверно различались по копулятивным органам и марсупиуму. Из каждого сбора бралось 25-100 яйценосных самок для определения плодовитости. При этом учитывались яйца и эмбрионы, находящиеся вне марсупиумов. При определении минимальной и максимальной плодовитости учитывались только самки с половыми продуктами на ранних стадиях развития, что исключало возможную потерю яиц при отлове и исследовании гаммарид и мизид.

Всего за период исследований отобрано 2493 гидробиологических проб и проведено 15466 измерений

Пробы на питание рыб отбирались активными орудиями лова. Личинки и молодь на ранних этапах развития отлавливались в мае – июне сачками, облегченными драгами и конусными сетями, сеголетки (с июля) и рыбы старших возрастов отбирались из промысловых уловов близнецовых и донных тралов с применением мальковых кутков. Всего собрано и обработано 3517 проб по 14 видам рыб. Камеральная обработка велась по количественно-весовой методике (Пирожников, 1953, Руководство по изучению ..., 1961, Методическое пособие ..., 1974). Пробы обрабатывались по индивидуальной методике, за исключением леща, большинство проб которого обработано групповым методом. Определение компонентов пищи проводилось с разной степенью точности, основное значение придавалось видам - вселенцам.

Статистическая обработка собранного материала проводилась по общепринятым методикам (Плохинский, 1970; Лакин, 1980). Достоверность различий выборки проверялась критерием Стьюдента. При определении зависимости весового и линейного роста рыб от состава потребленных кормов использован метод корреляционного анализа.

Интродукция ракообразных в Новосибирском водохранилище

Вселение *G. fasciatus* и *M. possolski* в проектируемые на Оби водохранилища было рекомендовано П.Л. Пирожниковым (1955). Обоснование и внедрение этих рекомендаций для Новосибирского водохранилища было проведено сотрудником Новосибирского отделения СибрыбНИИпроект Л.А. Благовидовой. Работы по вселению байкальских бокоплавов были начаты в июне 1964 г., посадочный материал завозился из Посольского сора оз. Байкал. Всего с 1964 по 1980 г. было выпущено около 25 млн. рачков. Основные работы проведены в

период 1969-1979 гг. Посадочный материал во все эти годы фактически представлял монокультуру *G. fasciatus*, доля *M. possolskii* не превышала 1.5 - 2%. Поэтому *G. fasciatus* встречается в водоеме с 1977 г., а *M. possolskii* - с 1980 г. В 1981 г. гаммариды полностью освоили водохранилище. В 1986 г. *G. fasciatus* встречался в р. Оби на протяжении 700 км ниже плотины ГЭС.

Дальневосточные мизиды начали вселять в Новосибирское водохранилище значительно позднее - с 1971 г. Всего с 1971 по 1980 г.г. было завезено около 7 млн. рачков, посадочный материал отлавливался, главным образом, в нижнем течении р. Амур, единичные партии были получены из водоемов Камчатки и оз. Хасан Приморского края. В 1984 г. рачки полностью освоили водохранилище и проникли в р. Обь. В р. Оби мизиды к 1993 г. распространились на 200 км ниже плотины ГЭС до устья р. Томи, а к 1995 г. в больших количествах встречались в основном русле и протоках Оби на 250 км выше водохранилища.

Особенности экологии и биологии байкальских гаммарид и дальневосточных мизид в Новосибирском водохранилище

В Новосибирском водохранилище особенности биологии и экологии *G. fasciatus* формируются под влиянием значительных сезонных колебаний уровня водоема и высокого прогрева воды в летний период.

Большую часть года рачки совершают вынужденные горизонтальные миграции под влиянием осенне-зимней сработки уровня водохранилища или его весенне-летнего пополнения, при этом значительная часть гаммарид гибнет на осушаемых площадях или выносятся в нижний бьеф. Нерестовая миграция рачков в водохранилище, в отличие от оз. Байкал, напротив, выражена слабо.

Более успешная адаптация у *G. fasciatus* отмечена к высоким температурам и хотя вид встречается от уреза воды до затопленного русла р. Оби, основные скопления рачков ограничены верхними горизонтами литорали с глубинами до 0.5 м и песчаными грунтами, где температура воды достигает 30°C, что превышает неблагоприятные (более 22.2°C) и близко к летальной температуре (31.2°C), указываемой для этого вида (Базикалова, 1945; Иоффе, 1965; Панов и др., 2001).

Наблюдаются значительные изменения и в биологии *G. fasciatus* по сравнению с популяцией - донором из Посольского сора оз. Байкал. Очевидно, под влиянием повышенной температуры воды и лучшей обеспеченности пищей происходит ускорение развития рачков. Улучшается весовой и линейный рост. Сокращается максимальная продолжительность жизни. Период размножения увеличивается на один месяц и продолжается с мая по август. На 29-71 % увеличивается абсолютная индивидуальная плодовитость. Установлено, что в популяции с одногодичным циклом развития и такой же продолжительностью жизни, в новых условиях обособились две генерации рачков с различной продолжительностью жизни, размерами и плодовитостью. Вероятно, повышенная плодовитость является также ответной реакцией на ежегодные потери популяции рачков из-за неблагоприятного гидрологического режима.

Общая продолжительность жизни рачков зимней генерации составляет до 11 месяцев. Период размножения длится около двух месяцев (май-июнь). Окончательно исчезают рачки этой генерации в июле. Амфиподы из перезимовавшей генерации имеют большие размеры и плодовитость, соответственно 5.9 мм и 16-20 яйца (табл.1).

Продолжительность жизни рачков летней генерации составляет около 3 месяцев, их потомство формирует зимующий фонд популяции. Рачки летней генерации появляются в июне. Благодаря высоким температурам воды достигают половой зрелости за 1.0-1.5 месяца в июле при минимальных размерах 3.9 мм. По сравнению с зимней генерацией снижаются средние размеры и абсолютная плодовитость самок, соответственно до 4.7 мм и 10-12 яиц. В июле в водоеме размножаются особи обеих генераций, но преобладают самки летней генерации, поэтому показатели плодовитости имеют низкие значения при максимальном размахе колебаний.

В настоящее время адаптивные возможности *G. fasciatus* не в полной мере компенсируют негативное влияние гидрологического режима и значение этого вида в биотопах литорали водохранилища снижается. В то же время отмеченная в Новосибирском водохранилище приспособленность *G. fasciatus* к обитанию при высоких температурах воды (до 30⁰С), позволяет прогнозировать расширение ареала этого вида и в южном направлении.

Таблица 1. - Изменения размеров и абсолютной плодовитости *Gmelinoides fasciatus* в течение периода размножения в Новосибирском водохранилище.

Месяц	Размеры, мм		Плодовитость, шт. яиц		n экз.
	M±m	lim	M±m	lim	
Май	5.93±0.07	4.0-9.3	16.60±0.48	7- 43	186
Июнь	5.77±0.14	4.0-9.0	18.28±0.89	8-43	69
Июль	4.79±0.09	4.0-9.0	10.30±0.70	1-54	95
Август	4.71±0.04	3.9-7.3	12.24±0.31	3-31	293
Сентябрь	5.26±0.62	4.0-6.1	9.02±0.61	2-14	23

В Новосибирском водохранилище постоянный район обитания *M. possolskii* включает участки средней литорали и рачки в меньшей мере испытывают неблагоприятное влияние сезонных колебаний уровня воды. Из-за тесной связи с грунтами на *M. possolskii* приходится всего 0.5 % выносимых из водохранилища амфипод. Осенью рачки покидают прибрежные мелководья и лишь небольшая их часть гибнет во время сработки водохранилища. Поэтому этот вид в последние годы потеснил *G. fasciatus* на ряде участков среднего и нижнего плесов. В настоящее время на местах размножения на этот вид приходится более 60 % байкальских вселенцев.

M. possolskii распространен в водоеме от прибрежной литорали до русловой зоны. Разновозрастные рачки летом избирательно концентрируются на мелководьях с температурой воды до 30°C, в это время они встречаются и выше уреза воды. В Новосибирском водохранилище, где средние значения температуры воды даже в открытой части на 2-3°C выше, чем в самых теплых заливах Байкала, полнее проявляется биологический потенциал этого вида, выявляется ряд биологических и морфологических особенностей, ранее не отмечаемых.

Так, рачки в течение всего лета, в отличие от водоемов естественного ареала, избирательно концентрируются на прибрежных песчаных мелководьях, которые прогреваются до летальных температур для этого вида в оз. Байкал. Значительно возрос темп роста и развития рачков, что привело к увеличению размеров, массы и абсолютной плодовитости, при сокращении продолжительности жизни. У популяции удлинился период размножения. В Новосибирском водохранилище впервые для этого вида отмечено появление второй генерации. Особи обеих генераций имеют различную продолжительность жизни, размеры и плодовитость.

Жизненный цикл зимующей генерации наиболее близок к родительской популяции из Посольского сора при небольшом сокращении продолжительности жизни и периода размножения. Рачки этой генерации отмечаются в водохранилище с августа по июнь следующего года, а самки с потомством наблюдаются на протяжении мая - июня. Половозрелые особи имеют большие размеры и плодовитость (табл. 2).

Таблица 2. - Изменение размеров и абсолютной плодовитости *Micruropus. possolskii* в течение периода размножения.

Месяц	Размеры, мм		Плодовитость, шт. яиц		n экз.
	M±m	lim	M±m	lim	
Май	9.53±0.14	7.4–11.7	35.80±1.57	14-74	65
Июнь	9.09±0.24	6.0–11.8	37.46±2.59	3-69	35
Июль	8.17±0.22	6.0–11.2	27.92±2.08	3-58	40
Август	8.08±0.17	7.1–9.2	24.50±2.50	8-43	16

Продолжительность жизни более мелких рачков летней генерации, рожденных в конце мая – июне, ограничена летними месяцами, а период размножения длится 1 –1.5 месяцев. Причем в отличие от других видов ракообразных высокие летние температуры не приводят к снижению абсолютной плодовитости у одноразмерных особей *Micruropus. possolskii*. Благодаря появлению летней генерации, возрастает популяционная плодовитость этого вида, увеличивается численность и биомасса рачков, что позволяет им более эффективно осваивать ресурсы Новосибирского водохранилища. В условиях водохранилища *M. possolskii* показывает более высокую стойкость к неблагоприятному гидро-

логическому режиму и повышенным температурам воды по сравнению с *G. fasciatus*.

Мизиды в Новосибирском водохранилище, в отличие от аборигенного бентоса и байкальских амфипод, не испытывают негативного влияния колебаний и сработки уровня воды, они первыми заселяют затопляемые участки и своевременно их покидают при осушении. Из всех вселенцев мизиды наиболее равномерно осваивают водоем от побережья до русловой части. Питаются, преимущественно, наилком и фитопланктоном, при обилии зоопланктона могут хищничать.

В популяции мизид Новосибирского водохранилища впервые для этого вида в российской части ареала выявлено несколько генераций рачков с разным жизненным циклом, размерами, массой и плодовитостью, определена продолжительность жизни. Зимняя генерация, в основном, моноциклична. Рачки имеют продолжительность жизни 8-9 месяцев и достигают линейных размеров 16 мм и массы 39 мг. Размножаются в мае – июне и имеют высокую плодовитость (табл. 3). Выпадают из популяции к началу июля.

Таблица 3. - Изменение размеров и абсолютной плодовитости *Neomisis intermedia* в течение периода размножения в Новосибирском водохранилище.

Месяц	Размеры, мм		Плодовитость, шт. яиц		n экз.
	M±m	lim	M±m	lim	
Май	13.20±0.06	10-16.3	33.65±0.35	10-56	353
Июнь	12.92±0.12	10-16	37.02±0.92	16-64	121
Июль	10.89±0.07	9-15	19.51±0.42	5-43	195
Август	10.16±0.10	8-13.1	14.37±0.49	6-28	76
Сентябрь	10.80±0.08	8.8-13.3	15.31±0.49	6-36	125
Октябрь	12.01±0.25	10-15	14.67±1.05	8-24	24

Мизиды весенне-осенних генераций полицикличны и дают несколько кладок. Продолжительность жизни составляет около двух месяцев. Период размножения длится с июля по ноябрь. Приступают к размножению при минимальных размерах 7.5 мм. Из-за больших трат энергии на производство нескольких кладок половых продуктов имеют небольшие средние размеры и низкую плодовитость.

Основные особенности биологии рачков разных участков водохранилища связаны с температурным фактором и продолжительностью светлого времени суток. Так, начало массового размножения мизид происходит в разное время при прогреве воды свыше 7⁰С, а завершение - в близкие сроки с конца сентября при длительности светлого времени суток менее 12 часов.

Популяция *N. intermedia* Новосибирского водохранилища обитает в пределах оптимальных экологических границ для этого вида в естественном ареале. Жизненный цикл, вселенных рачков, не имеет существенных отличий от других представителей рода *Neomisis* в водоемах Китая и Японии (Murano, 1971; Toda et al., 1982; 1983).

Период размножения мизид в Новосибирском водохранилище сокращается на 2-3 месяца по сравнению с популяциями рачков из субтропических озер на юге ареала. Продолжительность жизни, размеры и плодовитость у рачков, напротив, значительно возрастают. По этим показателям популяция Новосибирского водохранилища близка к популяциям *N. intermedia* в нижнем течении реки Амур. В то же время мизиды Новосибирского водохранилища приспособились к жизни при более высоких температурах. При прогреве воды до 22.0-24.0⁰С не происходит угнетения их развития и размножения. Не наблюдается гибель рачков и при прогреве воды до 26⁰ С, когда происходит массовая гибель мизид амурской популяции. Способ питания и состав пищи у рачков Новосибирского водохранилища ближе к озерным водоемам, так как водохранилище характеризуется пониженным водообменом.

Роль байкальских гаммарид и дальневосточных мизид в экосистеме Новосибирского водохранилища

Вселенцы не оказали влияния на видовое разнообразие донной фауны, единственные представители высших ракообразных *Asellus aquaticus* L. и *Gammarus lacustris* Sars., исчезли из состава донных биоценозов водохранилища еще до начала акклиматизационных работ (Благовидова, 1969). Аборигенная фауна также не препятствовала вселению ракообразных, так как в период акклиматизационных работ основу зообентоса составлял гетеротопный комплекс, с преобладанием немногих видов хирономид, развитие которого было угнетено неблагоприятным гидрологическим режимом. Ракообразным не пришлось внедряться в сложившиеся биоценозы, так как гаммариды заняли пространственно неустойчивые малозаселенные песчаные биотопы верхней литорали, а мизиды - фактически свободную экологическую нишу в придонных горизонтах воды, где образовали нектобентосный биоценоз. Отсутствуют у акклиматизантов конкурентные взаимоотношения с бентосными организмами на почве питания и в настоящее время, так как они находят пищу в толще воды или на грунтах верхней литорали.

Мизиды и гаммариды не оказали отрицательного влияния и на количественные показатели бентофауны и их акклиматизация завершилась в период 1980-х годов, когда биомасса аборигенного зообентоса достигла максимальных значений - 5.9-8.9 г/м², при высоком значении личинок хирономид, олигохет и моллюсков, тогда как в начальный период акклиматизационных работ донная фауна носила хирономидный характер и ее биомасса не превышала 1-2 г/м².

С 1980-х годов в биотопах верхней литорали, составляющей около 10 % площади водохранилища, сформировались гаммаридно – хирономидные сообщества, в которых более 80 % биомассы (3.7 г/м²) создается байкальскими ам-

фиподами. В этот период *G. fasciatus* и *M. possolskii* имели близкое по биомассе значение в донных биоценозах с небольшим преобладанием *M. possolskii*. Биомасса гаммарид в течение десятилетия была довольно стабильной и составляла в среднем 3.44 ± 0.43 г/м².

В начале 1990-х годов в литорали водохранилища так же широко распространены гаммаридно – хирономидные сообщества, в которых байкальские бокоплавывы создают 50-83 % среднесезонной биомассы бентоса. В то же время из-за неблагоприятного гидрологического режима биомасса бокоплавов снижается до 1.42 ± 0.70 г/м², и лишь 12-15 % ее создается *G. fasciatus*.

В последующие годы распределение и количественные показатели байкальских гаммарид существенно не меняются. В то же время на литоральных биотопах, вследствие естественной смены аборигенной фауны, гаммаридно – хирономидные сообщества сменяются на сообщества с преобладанием брюхоногих моллюсков. На участках с преобладанием моллюсков ограничено развитие других аборигенных организмов, а из «мягкого» бентоса встречаются только ракообразные - акклиматизанты. Сами моллюски из-за крупных размеров малодоступны для бентосоядных рыб, что повышает значение байкальских амфипод для нагула рыб.

За пределами осушной зоны в бентофауне круглогодично преобладает аборигенный бентос и лишь в осенний период на таких участках, граничащих с литоралью, от 15.9 до 50.7 % биомассы бентоса создается гаммаридами, которые мигрируют на глубину в связи с падением уровня воды и усилением ветрового волнения.

Мизиды - постоянный компонент биоценозов русловой зоны водохранилища, где их значение для нагула рыб особенно велико в период вылета имаго хирономид. Количественные показатели рачков колеблются в очень широких пределах и, как и у аборигенного бентоса, определяются основными природными экологическими факторами - температурой воды, проточностью и численностью рыб - потребителей. У этих групп организмов наблюдаются общие закономерности в динамике биомассы, но мизиды, благодаря высокой подвижности, находятся в меньшей зависимости от условий среды и обычно создают более высокие биомассы на единицу площади. Численность мизид снижается лишь при прогреве воды свыше 26⁰С, а также в многоводные годы, но основным ограничительным фактором выступает урожайность окуневых рыб. При высокой численности сеголетков судака биомасса рачков снижается в десятки раз (рис. 1).

Среднемноголетняя биомасса мизид за исследуемый период составила 8.53 ± 2.23 г/м². В годы, когда температура воды не превышает 26⁰С, а урожайность сеголетков судака имеет низкие или средние значения, биомасса мизид положительно коррелирует с биомассой аборигенного зообентоса ($r=0.34$). И, напротив существует достоверная обратная связь между численностью сеголетков судака и биомассой мизид ($r = -0.72$, $P>0.95$).

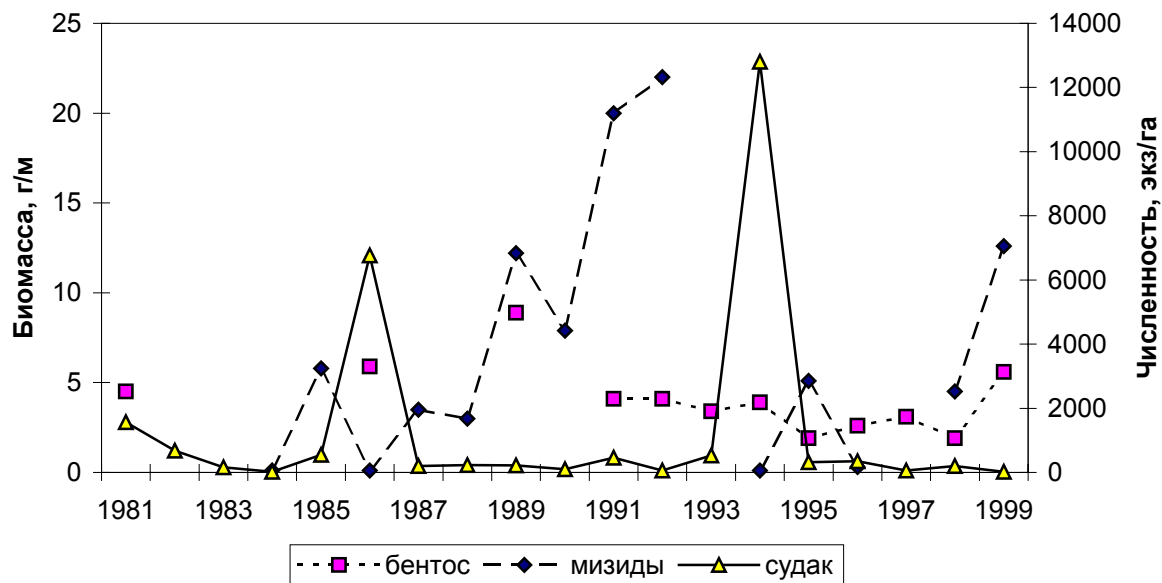


Рис. 1. Многолетняя динамика биомассы мизид, зообентоса и численности се-голетков судака в русловой зоне Новосибирского водохранилища.

Таким образом, с 1980-х годов байкальские амфиподы и амурские мизиды приобретают большое значение в донных биоценозах Новосибирского водохранилища. Амфиподы становятся ведущей группой зообентоса на песчаных биотопах прибрежной литорали. В русле водохранилища большую часть биомассы бентоса создают мизиды. Особенно велико значение акклиматизантов на осушаемой части водохранилища, на которую приходится 35 % всей акватории водоема.

Вселенцы в Новосибирском водохранилище заняли относительно свободные экологические ниши, что говорит об успешной акклиматизации "внедрения" согласно классификации А.Ф. Карпевич (1975). Этот тип акклиматизации характерен для ракообразных во многих водохранилищах, особенно в первые годы их образования (Иоффе, 1974).

Наряду с высоким значением в донных биоценозах, акклиматизированные ракообразные образуют многообразные и важные связи с рыбным населением водохранилища. Особое значение акклиматизация ракообразных приобретает в связи с тем, что основу уловов Новосибирского водохранилища составляют вселенцы - лещ и судак, широко использующие в пищу в пределах естественного ареала высших ракообразных, ранее практически отсутствовавших в водохранилище. Потребляют акклиматизантов и аборигенные виды рыб, как промысловые, так и непромысловые. Мелкие непромысловые рыбы служат кормом для судака и других хищников. Через их потребление ракообразные - акклиматизанты дополнительно вовлекаются в пищевые сети водохранилища.

Судак - самая многочисленная хищная рыба водохранилища, в большинстве случаев завершающая пищевые цепи водоемов. Его доля в промышленных уловах в 1980–1990-х годах составляла в среднем 10%, достигала 16 %.

В первые годы создания водохранилища наблюдалась высокая биомасса зоопланктона и высокая численность молоди ерша, окуня и плотвы, что обеспечивало хороший рост личинок судака уже на первых этапах развития и переход к хищничеству уже на первом году жизни. Судак в течение первого года жизни достигал длины 15.7 см и массы 57 г. (Феоктистов, 1973). С середины 1970-х годов численность судака резко возросла, а численность мелкочастиковых рыб упала, что привело к недостаточному обеспечению пищей и снижению темпа роста судака. До начала 1980-х годов для основной части молоди судака Новосибирского водохранилища, на протяжении всего первого и в начале второго года жизни, характерен планктонно-бентосный тип питания. В результате этого сеголетки уже с августа, когда потребление беспозвоночных не обеспечивало в полной мере их энергетический и пластический обмен, замедляли рост и достигали в конце года средней массы 2-3 г. Выживаемость молоди снижалась, массовое развитие получал каннибализм.

Изменения в характере питания и темпе роста судака произошли лишь после акклиматизации мизид, которые стали потребляться отдельными особями судака при минимальной длине тела 1.8 см и массе 0.034 г уже с конца июня.

С середины 1980-х годов мизиды переходят в разряд основных и даже единственных кормов молоди судака, что привело к сокращению пищевой цепи и благоприятно сказалось на его росте. Так, средняя масса сеголетков судака в период 1988 - 1997 гг. на основной акватории водохранилища увеличилась, по сравнению с началом 1980-х годов, в 2 - 4 раза, и составила в августе 5 – 11 г, а в октябре - 18 г (рис.2, 3).

В эти годы при недостатке мизид уже с августа продолжается рост только у небольшой части самых крупных сеголетков, которые имеют возможность хищничать. Широкое распространение получает каннибализм, чему способствует в такие годы крайне неравномерный рост судака, масса которого различается в десятки раз. Понижается выживаемость основной части сеголетков, замедляется их весовой и линейный рост, в результате чего особи этого поколения достигают промысловых размеров в более поздние сроки.

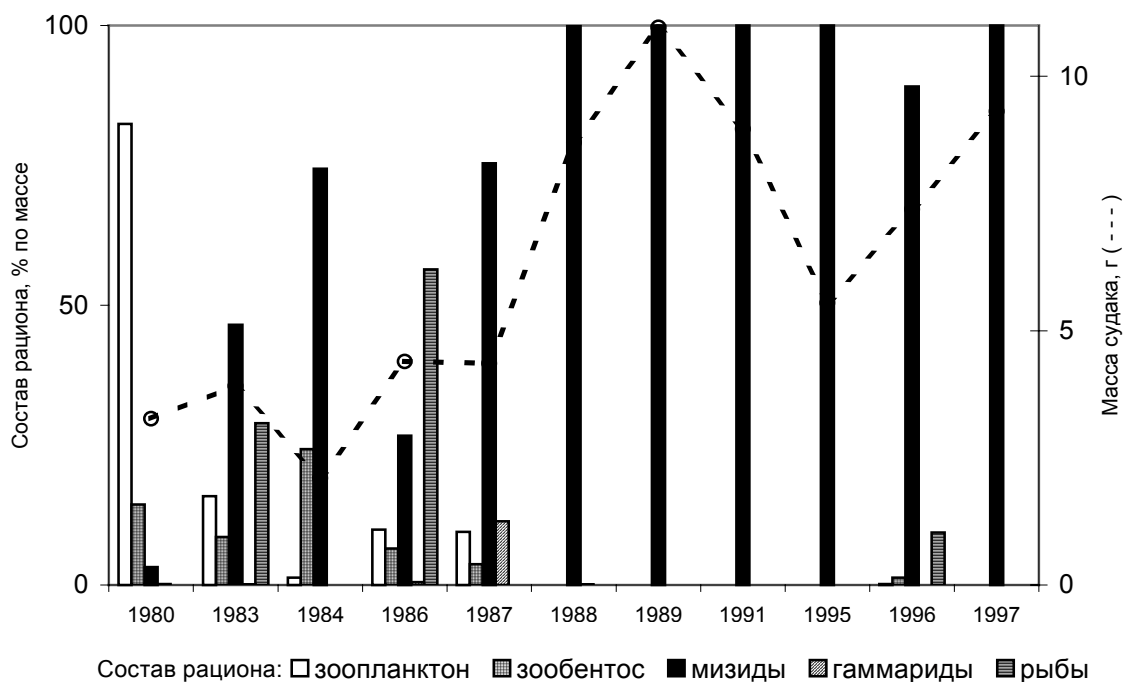


Рис. 2. Многолетняя динамика питания и массы сеголетков судака Новосибирского водохранилища (август).

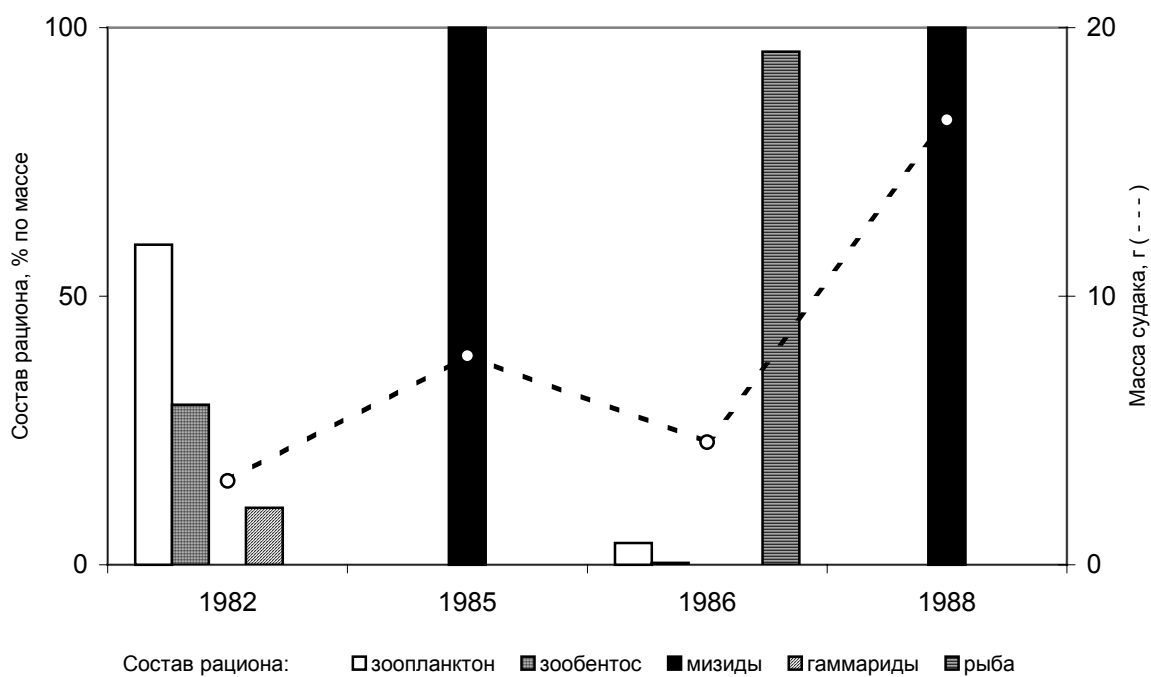


Рис. 3. Многолетняя динамика питания сеголетков судака Новосибирского водохранилища (октябрь).

Улучшились условия нагула и у молоди судака в возрасте двух лет, особенно весной и осенью, когда численность доступной для него молоди имеет минимальные значения и возможности для хищничества ограничены. В отдельные, малоурожайные для молоди всех видов рыб годы, мизиды переходят в разряд основных кормов и для судака в возрасте до 3-4 лет. Улучшение условий нагула благоприятно отразилось на уловах судака, которые в 1989-1990 годах превысили 230 т и увеличились по сравнению предшествующими годами этого десятилетия в 3.5 раза.

Потребление байкальских гаммарид носит эпизодический характер и не определяет условия нагула молоди судака.

У леща, основного промыслового вида водохранилища, в годы с низким развитием зообентоса до акклиматизации ракообразных, около 90 % потребленной пищи приходилась на малоценные и несвойственные корма - зоопланктон и грунт. Накормленность имела низкие значения – 31–56 ‰ (Парамонова-Кассихина, 1976). Положительные изменения в условиях нагула рыб произошли в 1980-х годах после увеличения численности основных групп аборигенного бентоса и массового развития в водоеме мизид, которые в годы со стабильным гидрологическим режимом становятся ведущей группой кормовых организмов. В 1989-1990 гг. мизиды отмечены в питании всех размерно-возрастных групп леща. Осенью они становятся единственным кормовым объектом крупного леща. Благодаря высокому уровню развития мизид (до 20 г/м²) и аборигенного бентоса (8.9 г/м²), в эти же годы наблюдались максимальные индексы наполнения кишечника – 119 – 228 ‰, а доля ила не превышала 10 – 15 %. В годы обилия мизид снижается пресс этого вида на аборигенную бентофауну.

Исследования, проведенные в многоводные годы (1995 – 1996 гг.) в период снижения количественного развития аборигенного бентоса (1.9 – 2.6 г/м²) и мизид (5.6 – 1.4 г/м²), показали, что при сокращении биомассы мизид до 1-2 г/м² они выпадают из состава кормовых объектов леща.

Байкальские гаммариды в питании леща составляют незначительную часть кормов из-за несовпадения мест обитания в течение вегетационного сезона.

На питание мизидами в сентябре-октябре переходит и типичный планктофаг – пелядь, которая периодически вселяется в водохранилище.

Из аборигенных промысловых видов рыб мизиды входят в разряд основных кормов стерляди, ерша, окуня и молоди налима, а в р. Оби - молоди осетра. Гаммариды потребляются преимущественно ершом, язем и молодью налима, у других видов относятся к случайным или второстепенным кормам.

ВЫВОДЫ

1. Акклиматизация ракообразных в 70-х годах прошлого века в Новосибирском водохранилище прошла успешно. В настоящее время гаммариды из байкальского фаунистического комплекса (*Gmelinoides fasciatus* Stebb. и *Micruropus possolskii* Sow.) и мизиды из дальневосточного фаунистического комплекса (*Neomisis intermedia* Czerniawsky) полностью освоили водохранилище и про-

должают расселение вверх и вниз по течению р. Оби. Новосибирское водохранилище является единственным водоемом, где успешно акклиматизировались байкальский эндемик *M. possolskii* и дальневосточные мизиды *N. intermedia*.

2. Бокоплав *G. fasciatus*, по сравнению с материнским водоемом - Посольским сором оз. Байкал, увеличил популяционную плодовитость за счет увеличения абсолютной плодовитости на 29-71 % и возрастания числа генераций. Установлено удлинение периода размножения на 1 месяц. Выявлена адаптация рачка к температуре воды до 30⁰С, что позволяет прогнозировать расширение ареала этого вида в южном направлении.

3. Байкальский эндемик *M. possolskii* в условиях водохранилища полнее проявил свой биологический потенциал. Для этого вида установлено ускорение развития, сокращение продолжительности жизни; удлинение периода размножения, увеличение до двух числа генераций. У рачков увеличились максимальные размеры и плодовитость, соответственно на 13 % и 30 %. У одноразмерных самок абсолютная плодовитость возросла на 11-50 %. Выявлено избирательное заселение участков с температурой воды до 30⁰С, что подтверждает его тепловодное происхождение.

4. Выявлена адаптация мизид *N. intermedia* в Новосибирском водохранилище к обитанию при высоких температурах воды до 26⁰ С., которые для родительской популяции в р. Амур являются летальными. Установлена для Новосибирского водохранилища моноциклическая и полициклическая форма существования популяции рачков. Особи отдельных генераций имеют различную продолжительность жизни, размеры, массу тела и плодовитость.

5. Акклиматизанты не оказали заметного влияния на аборигенную бентофауну. Гаммариды заняли свободные биотопы ежегодно осушаемой прибрежной литорали, образовав гаммаридно-хирономидные биоценозы, которые с девятых годов прошлого века сменяются на сообщества с преобладанием брюхоногих моллюсков. Мизиды образовали нектобентосный ценоз в русловой зоне водохранилища. Биомасса мизид положительно коррелирует с биомассой аборигенного зообентоса ($r=0.34$).

6. Наиболее велико в донной фауне значение мизид, которые обитают на большей части водохранилища и создают высокую биомассу - 8.53 ± 2.23 г/м². Область основного распространения гаммарид ограничена песчаной литоралью, где их биомасса в 1990-х гг. по сравнению с 1980-ми годами уменьшилась с 3.44 г/м² до 1.42 г/м², а доля *G. fasciatus* снизилась с 44.6 % до 12-15 %.

7. Количественные показатели развития вселенцев, как и аборигенного бентоса, ограничиваются углубленной сработкой и повышенной проточностью водохранилища. На численность мизид неблагоприятно влияют также повышенные температуры воды и высокая численность рыб - потребителей. Выявлена достоверная обратная связь между численностью сеголетков судака и биомассой мизид ($r= -0.71$).

8. Вселенцы вошли в состав питания большинства рыб Новосибирского водохранилища и Верхней Оби. Установлено, что основное значение имеют мизиды, на которых приходится до 100 % потребленной пищи у молоди судака. С конца 1980-х гг. они определяют темп роста и выживаемость сеголетков су-

дака. Мизиды входят также в разряд основных кормов стерляди, ерша, окуня, молоди осетра и налима. При большой численности мизиды составляют основу питания у разновозрастного леща. Гаммариды потребляются преимущественно ершом, язем и молодью налима.

Практические рекомендации

1. Рекомендуется проведение работ по вселению мизид в водохранилища Дальнего Востока, зообентос которых имеет низкие значения из-за глубоководности, ежегодных колебаний уровня воды и осушения больших площадей.

2. Мизиды могут быть перспективными видами для повышения кормовой базы безрыбных и бессточных озер, используемых для выращивания сиговых рыб при пастбищной аквакультуре.

3. В годы с высокой численностью мизид в Новосибирском водохранилище следует организовывать их промысел для кормления рыбы, птицы и других сельскохозяйственных животных.

4. При перевозке мизид за пределы Обского бассейна, должны быть предусмотрены мероприятия по предотвращению аутоакклиматизации байкальских гаммарид.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Визер А.М. Результаты вселения байкальских гаммарид в Новосибирском водохранилище // Рыбное хозяйство.- 1981. № 4. С. 47-48.

2. Визер А.М. Байкальские соровые гаммариды в Новосибирском водохранилище. 1986. Деп. ВИНТИ 19.08.86, № 6529-B86. 14 с.

3. Визер А.М. Акклиматизация дальневосточных мизид в Новосибирском водохранилище // Сб. науч. Трудов ГосНИОРХ. 1987. Вып 264. С. 90-96.

4. Визер А.М. Экология и биология *Micruropus possolskii* Sow. водоемов верхней Оби // Проблемы экологии Прибайкалья. Листвиничное-на Байкале. 1988. С.43-44.

5. Визер А.М. Влияние акклиматизации кормовых беспозвоночных на питание и темп роста молоди судака Новосибирского водохранилища // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск: Наука. Сибирское отд. 1990.С.110-112.

6. Визер А.М. Роль ракообразных – акклиматизантов в питании промысловых рыб Новосибирского водохранилища // Биологическое разнообразие животных Сибири. Тез. докл. научн. конф. - Томск. 1998. С.230-231.

7. Попов П.А., Визер А.М., Упадышев Е.Э. Рыбы Новосибирского водохранилища. // Сибирский экологический журнал. - 2000. Т. VII. вып. 2. С. 177-186.

8. Визер А.М., Котов В.Д. 2000. Состояние ихтиофауны Новосибирского водохранилища. // Водное хозяйство России - 2000. т.2. №5. С.439-443.

9. Визер А.М. Питание леща Новосибирского водохранилища в зависимости от многолетней динамики донных сообществ // Трофические связи в

водных сообществах и экосистемах. Тез. докл. Международ. конф. - Борок. 2003. С. 12-14.

10. Визер А.М. Изменения видового состава, распределения и численности ракообразных Верхней Оби в связи с акклиматизацией и аутоакклиматизацией. // Сибирская зоологическая конференция. Тез. докл. - Новосибирск. 2004. С.25.

11. Визер А.М., Померанцева Д.П., Селезнева М.В. Сукцессии сообществ кормовых беспозвоночных Новосибирского водохранилища // Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов. Науч. труды Международного биотехнологического центра МГУ. Тез. докл. - 2004. «Спорт и культура» С. 20.

12. Визер А.М. Вселение байкальских амфипод (*Gmelinoides fasciatus* Stebb. и *Micruropus possolskii* Sow.) и дальневосточной мизиды (*Neomisis intermedia* Czern.) в Новосибирское водохранилище // Чужеродные виды в голарктике: Тез. докл. Второго международного Симпозиума по изучению инвазийных видов 27 сентября – 1 октября 2005. – Борок, 2005. С. 71-73.