

Серия «ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РОССИИ»

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова

Всероссийский научно-исследовательский институт
охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова

Секция инвазий чужеродных видов Комиссии РАН по сохранению
биологического разнообразия.

Программа фундаментальных исследований Президиума РАН
«Научные основы сохранения биоразнообразия России»

В.А. Чащухин

**ОНДАТРА:
ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНВАЗИИ**

Товарищество научных изданий КМК
Москва * 2007

УДК: 639.113.9:591.152

Чашухин В.А. 2007. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Т-во научи. изд. КМК. 133 с. + 8 цв. вклеек.

В книге изложены результаты краткого анализа предпосылок и последствий расселения ондатры за пределами естественного ареала. Приведенные сведения об экологических и социальных проблемах распространения этого североамериканского грызуна могут быть полезными для широкого круга специалистов в области экологии, охраны окружающей среды и охотничьего хозяйства.

Рецензенты: д.б.н. В.В.Рожнов
д.б.н. В.И.Машкин

Издание осуществлено при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», проект 5.2 «Инвазии чужеродных видов» и Проекта Федерального агентства по науке и инновациям «Создание технологий прогнозирования воздействия на биосферу чужеродных видов и генетически измененных организмов».

ISBN 978-5-87317-382-2

© В.А. Чашухин, текст, иллюстрации
© Т-во научных изданий КМК, 2007

ПРЕДИСЛОВИЕ

редактора серии «ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РОССИИ»

Начиная с XX века во многих частях Земного шара произошли экологические катастрофы, связанные с проникновением в естественные и искусственные экосистемы, не свойственных для них, чужеродных видов живых организмов из других регионов. Виды-вселенцы, проникнув в новые экосистемы, в ряде случаев поставили под угрозу безопасность существования и устойчивого развития многих стран мира.

Чужеродные виды проникают в аборигенные экосистемы 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, с «полезными» интродуцентами, багажом и т.п.

Сейчас трудно определить какой из этих путей превалировал при создании современного растительного покрова и животного населения многих стран мира. Следует, однако, отметить, что идею преднамеренной интродукции живых организмов в районы, располагающиеся за пределами их естественного ареала многие годы поддерживали не только хозяйственники, но и известные ученые.

В нашей стране такой подход усиленно пропагандировался, в частности, специалистами рыбного и охотничьего хозяйства. Они считали, что, вселяя новые виды можно не только расширить ассортимент, используемых и потребляемых людьми животных и растений, но и повысить продуктивность экосистем. Такая политика расселения или, как ее принято было именовать акклиматизации, организмов часто приводила к совершенно непредсказуемым результатам, а главное, ситуация выходила из-под контроля человека, т.к. чужеродные виды начинали саморасселяться и оказывать существенное воздействие на аборигенные сообщества. Формы такого воздействия могут самыми разнообразными: виды-вселенцы могут существенно изменить среду обитания аборигенных видов (особенно в случаях, когда пришелец является «ключевым видом» сообщества) путем изменения структуры и функции экосистемы; они могут стать конкурентами или хищниками аборигенных видов и способствовать их вытеснению; они могут быть переносчиками или возбудителями заболеваний аборигенных видов.

Изучение обозначенных форм воздействия, а также общее влияние инвазионного процесса на структуру и функции экосистем являются одними из актуальнейших задач современной экологии.

Распространение североамериканской ондатры в Евразии является хрестоматийным примером инвазийного процесса. Попав в Европу в 1905 г. к концу XX-го века, ондатра стала голарктическим видом с исключительно высокой численностью. В настоящее время ондатра во многих сообществах является ключевым видом, определяющим продуктивность и биологическое разнообразие водно-болотных угодий России. Как показали исследования, обобщенные в

коллективной монографии «Ондатра: морфология, систематика и экология» М.: Наука, 1993, в результате деятельности ондатры происходит смена пород в древостое пойменных лесных биогеоценозов, снижается для птиц и возрастает для насекомоядных и амфибий защитная и репродуктивная функция среды, ускоряется процесс выветривания и вовлечения первичных материалов в геологический и биотический круговорот, повышается степень биологической активности почв.

Более чем столетняя история инвазии ондатры, ее натурализация и доминирование на столь обширной территории Евразии требуют самого пристального изучения для понимания общих закономерностей инвазийного процесса.

Настоящее издание — еще одна попытка расширить наши знания об этом виде, столь успешно существующем вне своего естественного ареала. Автор — В.А. Чащухин поставил перед собой, пожалуй, самые сложные проблемы, связанные с инвазионным процессом: установление тех особенностей образа жизни вида, которые помогли ему стать успешным вселенцем и выявление последствий воздействий ондатры на аборигенную биоту. Существует множество примеров, когда вид-вселенец не приживается в новых условиях, или занимает весьма ограниченный ареал и имеет низкую численность, хотя и абиотические, и биотические факторы среды вроде бы полностью соответствуют его адаптационным возможностям. Исследования характеристик успешных инвайдеров в связи с этим имеют исключительную ценность для прогнозов новых вселений и разработки превентивных мер борьбы с ними. Исключительную важность имеют и исследования механизмов воздействия чужеродных видов на сообщества-реципиенты. Очень часто в печати (особенно популярной) роль видов-вселенцев преувеличивается или искажается, тогда как число серьезных исследований, демонстрирующих на конкретном материале характер взаимодействия новых и местных видов сравнительно невелико.

В Российской Федерации планомерные фундаментальные и прикладные исследования чужеродных видов начаты сравнительно недавно. В то же время проблема проникновения чужеродных организмов имеет исключительно важное социально-экономическое значение для России, если принять во внимание общее положение в стране. Число случаев возникновения крупных экологических катаклизмов, вызванных инвазиями чужеродных видов постоянно растет. Достаточно вспомнить несколько примеров нежелательных инвазий чужеродных видов, касающихся нашей страны: сорняк амброзия, колорадский жук, золотистая нематода, фомопсис подсолнечника, гребневик мнемипсис, рачек церкопагис, рыба ротан, ондатра, енотовидная собака, бобр.

За последние годы в результате активности, прежде всего специалистов Российской академии наук и ряда отраслевых институтов теоретическим и прикладным вопросам, связанным с проблемой вселения чужеродных видов на территорию РФ, уделяется исключительно большое внимание. За короткий срок в рамках ряда проектов (включая ФЦНТП Федерального Агентства по науке и инновациям, программ Президиума РАН и Российского фонда фундаментальных исследований) удалось выявить основные транзитные пути инвазий, создать базы данных по

чужеродным видам, оценить их воздействие на аборигенные экосистемы. Разработана система мониторинга и, что особенно важно, создана сеть станций наблюдения на основных инвазионных путях.

Несколько лет назад в Комиссии по сохранению биологического разнообразия Российской академии наук создана специальная Секция по инвазиям чужеродных видов. За годы работы члены Секции организовали две международные конференции (2001 и 2005 гг.) и один круглый стол (2002 г.); издано два сборника научных статей, планируются к изданию еще несколько книг.

Настоящее монография открывает серию «Чужеродные виды России», которую секция планирует издавать в ближайшие годы, отдавая приоритеты наиболее важным для нашей страны видам-вселенцам.

Есть все основания полагать, что монография В.А.Чашухина «Ондатра: причины и следствия биологической инвазии», обобщающая результаты многолетних исследований «инвазийного вида номер 1» - ондатры, станет серьезным вкладом в развитие теоретических и прикладных вопросов, связанных с проблемой биологических инвазий чужеродных видов.

*Руководитель Секции инвазий чужеродных видов
Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия,
член-корреспондент РАН Ю.Ю. Дзгбуадзе*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Ондатра - североамериканское по происхождению млекопитающее из отряда грызунов, объединяющего в настоящее время свыше полутора тысяч видов. Современное распространение грызунов как преимущественно растительноядных млекопитающих вполне сопоставимо с распространением растительности. С учетом такой ситуации уже можно полагать о большой вероятности распространения многих видов грызунов за пределами естественно сложившихся ареалов. Показательным подтверждением такому предположению служат последствия искусственного расселения ондатры в Европе, Азии и Южной Америке. Столь широкое современное ее распространение объективно рассматривается в качестве одного из примеров масштабной транслокации млекопитающих.

Пример этот заслуживает особого внимания из-за возможности разностороннего анализа причин происшедшего в связи с особенностями биологии и образом жизни ондатры. Она замыкает немалочисленный ряд представителей семейства полевок как самая крупная и наиболее приспособленная к околоводному образу жизни. Размеры тела и приуроченность обитания к водной среде не только во многом определяют ее преимущества в терморегуляции и питании, но и отражают естественную зависимость ее жизнедеятельности от факторов, обуславливающих гидробиологические процессы в водоемах. Экологическое исследование эффективного использования ондатрой сочетания этих обстоятельств - одно из перспективных направлений познания феномена ее распространения за пределами естественного ареала.

С развитием биоценологических связей в местах расселения выяснилась роль ондатры в деструкции водных биоценозов. Активная деятельность размножившихся грызунов при добывании кормов и сооружении убежищ сопровождалась заметными изменениями в составе растительности водоемов и в структуре береговых грунтов. Формирование пищевых цепей с участием ондатры в роли типичной для грызунов жертвы привлекло к водоемам многих хищных птиц и млекопитающих. Со временем стало очевидным участие ондатры в распространении многих опасных для человека и сельскохозяйственных животных заболеваний.

Именно поэтому массовое появление ондатры на территории многих стран сопровождалось формированием различных к ней отношений. Если где-то она была быстро отнесена к вредным грызунам и истреблена, то во многих других случаях искусственного и естественного расселения до настоящего времени затрачивается немало средств и усилий на неотложные мероприятия по контролю ее жизнедеятельности. В то же время охотники за пушным зверем довольны результатами использования ее ресурсов как нового охотничьего животного. Наряду с этим многие попытки использования этого иноземного вида в качестве очередного объекта для пушного промышленного звероводства не увенчались успехом. В результате социальные последствия искусственного расселения ондатры оцениваются весьма разноречиво.

Объективное осознание следствий внедрения чужеземных видов в эволюционно сложившиеся биоценозы позволяет считать такие явления своеобразными биологическими инвазиями, а в случаях с явно разрушительными для автохтонных сообществ следствиями называть их даже биологическими диверсиями. Причастность ученых разного профиля к распространению ондатры поспособствовала широкому сбору информации о последствиях появления чужеродного вида в водных системах различных природных зон и ландшафтов. Во многом этому способствовала активная деятельность переселенцев, так как появление немалых по размерам грызунов и происходящие изменения в облике водоемов были заметны даже не для специально подготовленных наблюдателей.

К настоящему времени опубликовано множество сообщений и результатов обстоятельных научных исследований о распространении и образе жизни ондатры за пределами Северной Америки. В большинстве случаев объективно констатируются многочисленные факты расселения, особенности биологии и использования ресурсов иноземного грызуна. Появились крупные обобщения накапливающегося материала, примером чего является подготовленное по международной программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера» академическое издание «Ондатра: морфология, систематика и экология» (1993). Целью же настоящего издания выбран анализ причин и следствий искусственного расселения этого грызуна. Своеобразным поводом к этому можно считать и значимую веху в развитии рассматриваемых событий - исполнилось столетие с начавшегося в 1905 г. в центре Европы распространения ондатры за пределами естественного ареала.

ИСТОРИЯ ИСКУССТВЕННОГО РАССЕЛЕНИЯ

Естественное распространение ондатры зарегистрировано в пределах северных широт примерно от 28° до 70° на территории Канады, США и частично Мексики. С середины XVII в. началось коммерческое использование ресурсов этого пушного зверька, послужившие причиной искусственного расширения ареала первоначально в пределах Северной Америки. В результате многочисленных попыток его переселения образовались изолированные популяции вблизи материка, например, на островах Прибылова в Беринговом море, на островах Королевы Шарлотты и Ванкувер на тихоокеанском побережье и на островах Принца Эдуарда и Антикости в заливе Святого Лаврентия. Из мест постоянного обитания он был переселен и во многие возникшие в результате хозяйственной деятельности искусственные водоемы (Errington, 1963; Willner et al., 1980). Из-за свойственной территориальной обособленности обитания в конкретных водоемах ондатра в качестве ценного пушного грызуна оказалась очень удобным объектом для искусственного расселения.

История последующего крупномасштабного распространения ондатры за пределами североамериканского материка подробно изложена на русском языке М. Гофманом (1993), посвятившим ранее проблемам

ее появления в Европе целую монографию (Hoffmann, 1958). Не остались безучастными к проблемам ее расселения и исследователи из Северной Америки, в частности, в середине прошлого столетия П. Ерингтон посетил Финляндию и привел много интересных сравнений особенностей обитания ондатры на разных материках (Errington, 1963). Именно поэтому в настоящее время нет смысла обращаться вновь к многочисленным и уже рассмотренным фактам искусственного расселения ондатры. Однако основные этапы и некоторые детали ее распространения за пределами естественного ареала заслуживают особого внимания для объективного объяснения успешной интродукции в водоемы различных материков и островов. Нельзя также не заметить, что многие попытки ее искусственного расселения оказались безрезультатными.

Появление ондатры в Европе датируется осенью 1905 г., когда чешский землевладелец Йозеф Коллередо-Маннсфельд выпустил двух самцов и трех самок в водоемы вблизи населенного пункта Добриш в своих владениях недалеко от Праги. Предполагалось также, что недалеко от этого места выпущено еще несколько ондатр. Так с водоемов в бассейне реки Влтавы началось неконтролируемое расселение чужеземных грызунов по территории Центральной Европы. Этому во многом поспособствовало расположение места выпуска в верхней части бассейна Эльбы, что позволило размножившимся переселенцам быстро преодолеть водоразделы с Одером и Дунаем и мигрировать по направлению течения этих рек.

Установить происхождение и точное количество выпущенных ондатр так и не удалось. Если принять к сведению отнюдь не коммерческий замысел любителя экзотических животных, то можно усомниться в значительных масштабах осуществленного мероприятия. В то же время логично полагать, что продолжительное путешествие из Северной Америки до центра Европы могли перенести только здоровые и самые выносливые животные. Именно этим, очевидно, были изначально созданы весьма благоприятные генетические предпосылки для формирования устойчивых поселений и воспроизводства ресурсов грызунов в местах вселения.

Следующее преднамеренное вселение ондатры в европейские водоемы произошло на территории Финляндии. По-разному датируется начало этих мероприятий - 1916, 1919 и 1922 гг. Последняя дата, вероятно, соответствует началу наиболее активной кампании по искусственному расселению чужеземцев. Приблизительно определен и объем работ. В целом из-за рубежа завезено около 100 отловленных в чешских водоемах ондатр и около 700 ондатр непосредственно из Северной Америки. Известно более двухсот мест искусственного расселения иноземных зверьков практически по всей территории страны, что позволяет полагать о нескольких тысячах переселенных особей, большинство из которых было уже явно местного происхождения. К середине столетия было признано, что на территории Финляндии практически все пригодные для обитания водные системы ондатрой уже заселены.

В хронологическом порядке следующим местом успешного искус-

ственного распространения ондатры в Европе оказалась Франция. Здесь все началось в 1920 г. с попыток ее разведения в клетках с целью получения пушной продукции в промышленных масштабах. Со временем выяснилось, что ее искусственное разведение экономически невыгодно. Меркантильный интерес к чужеземному грызуну исчез. Сбежавшие с ферм и впоследствии выпущенные на свободу грызуны образовали первоначально поселения в водоемах на севере страны. М. Гофманом (1993), например, приведены сведения и о последующем искусственном переселении ондатры в бассейн реки Сены ниже Парижа. В результате возникли объективные предпосылки для ее естественного расселения по многочисленным водоемам Западной Европы.

Также с целью пушного звероводства ондатру начали завозить из Канады в 1927 г. на Британские острова. К 1932 г. из освободившихся из клеток и вольер грызунов сформировалось пять поселений - одно в Ирландии, одно в Шотландии и три в Англии. Затеи со звероводством не привели к ожидаемым результатам, но темпы размножения и распространения чужеземцев в естественных условиях оказались совершенно неожиданными. В том же году с учетом уже сформировавшегося в большинстве европейских стран негативного отношения к иноземным грызунам в законодательном порядке началось повсеместное их истребление. Однако только в течение последующих пяти лет очаги распространения ондатры на Британских островах были уничтожены, после чего проведенные мероприятия были признаны своевременными и оправданными.

Особый интерес к ондатре в качестве перспективного источника для пополнения ресурсов пушных зверей был проявлен в СССР. Искусственному ее расселению предшествовала многолетняя дискуссия о целесообразности введения в промысловую фауну страны нового пушного вида. Ондатру не без оснований рассматривали как грызуна, способного создать конкуренцию другим видам охотничьих зверей, например, выхухоли. Вызывала опасения вероятность осложнения эпидемиологической обстановки и распространения среди диких животных не встречавшихся ранее заболеваний. К этому времени стала общеизвестна широко наблюдаемая в Европе вредоносная деятельность ондатры. В основном ее обвиняли за активное сооружение многочисленных нор по берегам водоемов, что явно небезопасно в условиях водных систем с искусственно регулируемым режимом уровня воды. Сведения об использовании ондатрой в качестве корма сельскохозяйственных растений, рыбы и моллюсков настораживали специалистов, не компетентных в сфере охотничьего хозяйства. Однако дискуссии постепенно завершились, так как стала очевидной неизбежность естественного распространения ондатры на территорию страны из Финляндии и Польши. История появления и начала искусственного расселения ондатры очень подробно изложена в хронологическом порядке Н.П. Лавровым (1957).

В СССР чужеземные грызуны были завезены в 1927 г. из Финляндии. Первоначально их около года содержали в клетках с целью изучения особенностей биологии. Затем в 1928-1932 гг. из Канады, Англии и

Финляндии было завезено 2 543 ондатры, из которых в естественные условия обитания было выпущено всего лишь 1 646 особей. Существенную разницу в количестве закупленных и расселенных грызунов можно расценивать в значительной мере с положительной стороны, так как в местах первичного вселения оказались наиболее жизнеспособные особи. С учетом поставленных целей заслуживает одобрения и первый опыт распространения завезенных из-за границы животных, которые были быстро и очень широко расселены в различных водных системах на территории страны.

В 1928 г. в водоемы Большого Соловецкого острова в Белом море выпущены 114 грызунов, завезенных из Финляндии, а также 35 приобретенных в Канаде грызунов расселены на острове Карагинский вблизи восточного побережья Камчатки. В 1929 г. закупленных в Канаде 337 ондатр выпустили в водоемы Архангельской и Тюменской областей и Красноярского края. В 1930 г. снова приобрели грызунов в Канаде, выпустили 40 особей в водоемы Вологодской области и 21 - в водоемы Якутии. В 1931 г. в Якутии расселили еще 36 ондатр канадского происхождения. В следующем 1932 г. масштабы работ существенно увеличили. Закупленных в Финляндии 992 грызунов расселили в пределах Мурманской, Архангельской и Вологодской областей, а также Красноярского края, Якутии и Бурятии. В том же году в водоемы Архангельской области выпустили еще 71 ондатру происхождением из Англии. В результате были сформированы как изолированные на островах поселения, так и целый ряд удаленных друг от друга поселений, перспективных для последующего регионального распространения иноземных грызунов.

Действительно, использование размножившихся в местах первоначальных выпусков чужеземцев для их последующего искусственного расселения оказалось весьма впечатляющим по объему проведенных работ. В целом по 1955 г. включительно было расселено 159,9 тыс. ондатр на территории 106 областей РСФСР, Эстонии, Литвы, Белоруссии, Украины, Молдавии, Казахстана, Киргизии, Узбекистана и Туркмении. Из этого количества грызунов лишь 45,4 тыс. грызунов оказались объектами своеобразной первичной интродукции, остальные же 114,5 тыс. особей искусственно расселены по ближайшим водоемам уже в результате местных внутриобластных мероприятий. За последующий период до 1970 г. включительно в самых различных регионах страны расселено еще около 140 тыс. ондатр. Этот этап искусственного распространения иноземного грызуна также достаточно подробно описан в хронологической последовательности (Павлов и др., 1973). Всего же за 1928-1970 гг. в пределах территории СССР расселено почти 300 тыс. ондатр (табл.1). Очевидно, это своеобразный мировой рекорд искусственного переселения млекопитающих.

Об исключительном интересе к распространению нового для фауны страны пушного зверька свидетельствует тот факт, что работы по его искусственному расселению не прекращались даже в годы Великой Отечественной войны. В военные 1941-1944 гг. было расселено 5,8 тыс. ондатр. Наибольших масштабов этот процесс достиг в 1951-1960 гг., когда искусственному переселению подверглось более 114 тыс. особей.

Однако со временем явные перспективы искусственного расселения ондатры, вероятно, оказались исчерпаны. Если в 1964 г. было расселено свыше 18 тыс. ондатр, то в 1970 г. - всего лишь 1,9 тыс. Ондатра стала уже обычным видом в водоемах многочисленных охотпользователей в самых разнообразных регионах страны.

Таблица 1. Искусственное расселение ондатры в СССР в 1928–1970 гг. (Лавров, 1957; Павлов и др., 1973)

Период	Расселено ондатр, тыс. особей
1928–1930	0,7
1931–1940	42,2
1941–1950	52,8
1951–1960	114,5
1961–1970	88,9
Всего за 1928–1970 гг.	299,1

Специфика организации охотхозяйственной деятельности в СССР заключалась в непременном проведении целого комплекса так называемых биотехнических мероприятий, направленных на сохранение и воспроизводство ресурсов охотничьих животных. Ондатра в такой ситуации оказалась очень удобным объектом для осуществления части такого рода работ, суть которых сводилась вновь к искусственному переселению в водоемы, где ее численность по естественным причинам снизилась или первые ее выпуски оказались безрезультатными. Это можно рассматривать одной из причин массового продолжения мероприятий по ее искусственному распространению. В частности, только в РСФСР за период 1971–1985 гг. объем выполненных воспроизводственных мероприятий характеризуется переселением более 100 тыс. иноземных грызунов (табл. 2).

Таблица 2. Искусственное расселение ондатры в РСФСР в 1971–1985 гг. (По данным ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства)

Период	Расселено ондатр, тыс. особей
1971–1975	28,9
1976–1980	27,4
1981–1985	45,3
Всего за 1971–1985 гг.	101,6

Не вызывает сомнения заключение о том, что специалистами охотничьего хозяйства СССР внесен наибольший вклад в искусственное распространение ондатры за пределами ее естественного ареала. Из завезенных из-за рубежа и использованных для расселения чуть более 1,5 тыс. ондатр удалось сформировать поселения, послужившие основой для последующего искусственного распространения в пределах огромной по площади территории свыше 400 тыс. особей этого вида.

Следует особо отметить, что как первоначально для расселения использован разнородный материал из Финляндии, Канады и Англии, так и в процессе последующего искусственного распространения не обращалось внимания на происхождение грызунов. В результате образована масса явно гетерозиготных популяций, что во многом могло предопределить успех быстрого формирования достаточных для эффективного хозяйственного освоения ресурсов этого вида.

В 1947 г. плавающих ондатр наблюдали в водоемах острова Хонсю в Японии. Иноземных грызунов постигла та же участь, что и при первых попытках их разведения в неволе в Европе. Наиболее вероятно, что именно из бывших грызунов клеточного содержания сформировались впоследствии их устойчивые поселения в центральной части этого острова. Следует особо подчеркнуть, что основой для формирования ресурсов чужеземного вида послужили немногочисленные особи. Это еще одно из достоверных доказательств исключительной способности этих грызунов к распространению за пределами естественного ареала.

Искусственное переселение ондатры из Северной Америки не ограничилось только водоемами Европы и Азии. В 1949 г. она появилась в водоемах аргентинской части острова Огненная Земля. Со временем расселившиеся грызуны проникли на чилийскую территорию острова. Не без помощи человека, очевидно, они оказались и на близлежащих островах. В результате сформировался изолированный очаг обитания ондатры в Южной Америке, подтверждающий возможности ее широкого распространения в пределах тех же широт южного полушария.

Практически повсеместно искусственное расселение ондатры сопровождалось активными миграциями и быстрым естественным распространением потомства. Начавшееся с 1905 г. формирование в Центральной Европе первой популяции этих иноземных грызунов характеризовалось исключительно интенсивным воспроизводством особей. Происходившая всего лишь от нескольких грызунов она вопреки всем неблагоприятным прогнозам инбридинга послужила основой естественного формирования многочисленного их населения в центре и на востоке Европы. В северо-западном, северном и северо-восточном направлениях ондатра стала самостоятельно расселяться по территории Германии и Польши. При расселении в южном направлении она проникла в бассейн Дуная и вскоре оказалась на территории всех государств по течению этой реки до побережья Черного моря. По направлению течения рек расселение происходило особенно быстро. Например, в устье Эльбы ондатр наблюдали уже через четверть века после появления их в бассейне Влтавы, что позволяет полагать о естественном ежегодном расселении чужеземных животных на десятки километров. Средняя скорость расселения ондатр в Центральной Европе в этот период определена около 20 км в год (Hoffmann, 1958).

Таким же образом развивалась ситуация с распространением ондатры в Западной Европе. С территории Франции она проникла в водные системы на территории Бельгии, Люксембурга, Германии, Нидерландов и Швейцарии. Предполагается, что где-то в бассейне Рейна произошло слияние западного и центрально-европейского очагов ее распространения. Расселение ондатры в пределах южной территории

Франции завершилось, очевидно, появлением ее в бассейнах рек, впадающих в Бискайский залив и Средиземное море.

Горные массивы Альп и Пиренеев сдержали быстрое естественное распространение ондатры в странах южной Европы. Однако ей удалось проникнуть в некоторые водоемы на севере Италии. Вероятно, только благодаря мерам по контролю численности этого признанного вредоносным в Западной Европе грызуна дальнейшее его расселение в этом регионе существенно замедлилось.

Иная ситуация проявилась в распространении ондатры на севере Европы. Несмотря на масштабное искусственное ее расселение в Финляндии было замечено, что многие выпуски грызунов не сопровождались ожидаемыми результатами. Темпы естественного распространения были заметно ниже на севере и северо-востоке страны. Однако именно с формированием популяций ондатры на территории Финляндии появились возможности ее последующего распространения на Скандинавском полуострове. Появление ондатры на севере Швеции и Норвегии из-за дефицита пригодных для обитания водоемов не привело к широкому расселению этого вида (Danell, 1978; Wikan, 2000).

Крупномасштабное искусственное расселение ондатры в СССР сопровождалось широким ее распространением в пределах территорий с густой речной сетью в лесной зоне Европейского Севера, Западной и Средней Сибири, юга Дальнего Востока. Очаги с наиболее высокой плотностью населения сформировались на юге страны в дельтах рек Или и Амударьи в Казахстане и Узбекистане. За несколько десятилетий были сформированы устойчивые поселения ондатры как на западе, так и на востоке страны в водоемах Белоруссии и Камчатки, а также на севере и юге в водоемах лесотундры Западной Сибири и пустынь Средней Азии. В результате наиболее очевидными оказались предпосылки для дальнейшего ее распространения в азиатском направлении.

В бассейнах рек Или и Амура ондатра естественным образом появилась на территории Китая. Таким же образом она оказалась в Монголии в водоемах верхнего течения Селенги. В обеих странах были приняты меры по искусственному расселению грызунов. В результате в Азии на территории Китая южная граница обитания ондатра достигла примерно тех же широт, что и в Северной Америке. В целом такое развитие событий не исключало возможности проникновения ондатры и в водоемы Корейского полуострова.

Такова краткая история искусственного переселения и последующего распространения ондатры за пределами естественного североамериканского ареала. Основной причиной происшедшего оказались меркантильные намерения человека. Именно поэтому не удивительны такие масштабы осуществленных мероприятий. Целенаправленному переселению подверглись сотни тысяч чужеземных грызунов. В результате площадь искусственно созданного ареала значительно превысила площадь изначального распространения вида в Северной Америке. Однако главную роль в этом удивительном процессе сыграла сама ондатра, проявившая поразительные способности к освоению для обитания континентальных и островных водоемов в пределах умеренных широт как северного, так

и южного полушарий.

Ответ на вопрос о феномене этого явления следует искать в естественных предпосылках для реализации ондатрой присущих ей особенностей околородного образа жизни. Этот поиск наиболее логично начать с исследования ее пищевой специализации и условий формирования предпочитаемых пищевых ресурсов.

ПИЩЕВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ

Из многих содействовавших успешному расселению ондатры обстоятельств в первую очередь логично оценить роль факторов, обусловивших стабильное восполнение затрат энергии на жизненно необходимые процессы. Основным источником энергии в многочисленных местах искусственного переселения грызуна могли быть только доступные и в достаточных для жизнеобеспечения количествах объекты питания. Следовательно, можно изначально полагать, что результативность широкомасштабного распространения ондатры за пределами естественного ареала в значительной мере была предопределена спецификой ее пищевой специализации.

Ондатра является представителем известных еще с олигоцена в Палеарктике и Неарктике хомякообразных грызунов, эволюция которых характеризуется неодинаковой направленностью в пищевой специализации. В настоящее время среди них встречаются виды, специализировавшиеся в значительной степени на потреблении кормов животного происхождения, и виды, основу питания которых составляют растительные корма. Предпосылкой связанных с этим функциональных различий пищеварительной системы у хомякообразных грызунов рассматривают морфологические изменения желудочно-кишечного тракта, в частности, развитие в желудках значительных по величине зон ороговевшего эпителия, что демонстрируется и на примере ондатры. Такие структурные преобразования были сопряжены с определенными физиологическими перестройками в функционировании органов пищеварения. Они способствовали представителям этой группы животных наряду с возможностью усвоения легкопереваримых растительных и животных кормов поедать богатые клетчаткой органы растений (Наумова, 1981).

У ондатры, как и в целом у растительноядных животных, существенную роль в разложении составляющих клетчатку углеводов играют симбиотические микроорганизмы. Из разных отделов ее пищеварительного тракта выделены десятки видов микроорганизмов, многие из которых давно известны целлюлозолитической активностью (Гриценко, 1971). Сложившимися таким образом особенностями пищеварения вполне объяснима свойственная ондатре эврифагия, характеризующая ее способность существенно изменять режим питания в зависимости от условий сезона и мест обитания. Нахождение в желудке кормов животного происхождения можно считать нормальным для ондатры явлением. Это следствие возникшей потребности в белковом корме или всего лишь компенсация дефицита предпочитаемых растительных объектов питания.

Благодаря широкому современному распространению ондатры в пределах различных материков имеется очень много отдельных сообщений и их обобщений, свидетельствующих об исключительном разнообразии ее кормовых предпочтений. Такое положение легко объяснимо обитанием в неодинаковых по природным условиям водных системах. В большинстве случаев основу характеристики питания составляют лишь разные по объему перечни видов водных растений и животных. Первоначально для выявления причин специализации ондатры в выборе растительного корма логично обратить внимание на систематическое положение перечисляемых растений.

Особый интерес представляют результаты исследования избирательного потребления ондатрой растительных кормов в североамериканских водоемах. В целом эта проблема была подробно рассмотрена П. Еррингтоном (Errington, 1963). Позднее перечень кормовых растений конкретизирован результатами выявления видовой принадлежности растительных тканей из содержимого желудков грызунов, намеренно добытых в разные сезоны года (Willner et al., 1975). Благодаря этому, например, удалось засвидетельствовать заметную роль в зимне-весеннем питании ондатры разнообразных видов зеленых водорослей. По количеству перечисленных в систематическом порядке водных макрофитов явно прослеживается тесная трофическая связь ондатры с однодольными покрытосеменными растениями. Из них преобладающее значение в питании можно констатировать за злаковыми и осоковыми гидрофитами. Эти растения, как правило, характеризуются произрастанием в виде обширных зарослей и ежегодным образованием доступной и значительной по величине биомассы как подводных, так и надводных органов. Доминированием водных макрофитов именно из этих систематических групп отличаются наиболее продуктивные поселения ондатры в центре материка и на маршах атлантического побережья. Необходимо заметить, что большинство видов ее кормовых растений типично только для водоемов Северной Америки.

К кормовым растениям ондатры в Евразии отнесены водные макрофиты, потребление которых зарегистрировано в результате визуальных наблюдений, а также по последствиям ее трофической деятельности (Лавров, 1957; Hoffmann, 1958). Некоторые попытки пояснения успешного расселения этого иноземного грызуна характеризуются демонстрацией его исключительной растительнойности, например, замечанием о потреблении им в качестве корма в пределах территории бывшего СССР около 370 видов трав, кустарников, деревьев и сельскохозяйственных культур (Корсаков и др., 1979). В данном случае в число кормовых для ондатры включено большинство широко распространенных представителей флоры континентальных водоемов. Однако наиболее часто среди необходимых иноземному грызуну водных растений упоминаются некоторые виды плаунов, хвощей, папоротников и несколько десятков видов покрытосеменных растений, среди которых также явно преобладают однодольные макрофиты. Большинство авторов констатируется ведущая роль в питании ондатры осоковых, розговых и злаковых растений. Подробно в региональном

плане перечисление относимых к кормовым растений приведено В.Ю. Пашкевичем (1993).

О разнообразии кормов животного происхождения можно также судить по указаниям на водные организмы, которые рассматриваются разными исследователями в качестве явных объектов питания ондатры. Как в Северной Америке, так и в Евразии к числу наиболее часто употребляемых ею гидробионтов относят различные формы брюхоногих и двустворчатых моллюсков. Наряду с ними упоминаются некоторые виды ракообразных, насекомых, рыб, амфибий и рептилий, многим из которых свойственно широкое распространение на обоих материках. Вероятно, грызун не является активным преследователем животных, а специализируется при необходимости на потреблении не способных к быстрому передвижению или лишившихся такой возможности обитателей водоемов. Правомерно также полагать, что число используемых в качестве корма гидробионтов гораздо больше приведенного в различных списках их количества. Сообщества мелких беспозвоночных, населяющих заросли водных макрофитов и толщу подводного грунта, исключительно разнообразны по видовому составу. Множество малых по размерам гидробионтов вполне доступно для ондатры в виде так называемых обрастаний на кормовых гидрофитах. Зарегистрированы, например, случаи почти стопроцентного наполнения желудков грызунов личинками насекомых в зимнее время года (Абашкин и др., 1972). Активное потребление животных кормов обычно не свойственно при изобилии предпочитаемых растительных кормовых ресурсов. В большей мере оно приурочено к осенне-зимнему периоду года.

В пределах столь обширного современного распространения ондатра имеет возможность распознавания в качестве объектов питания самых разных растительных и животных организмов в водоемах лесотундры, лесной зоны, лесостепи и даже полупустыни. Именно потому списки растений и животных, подвергавшихся воздействию со стороны грызуна, могут быть действительно чрезвычайно объемными. Непосредственной предпосылкой к этому можно рассматривать естественное стремление грызунов разнообразить рацион питания. В данном же случае при выявлении основных причин распространения вида за пределами естественного ареала логично рассматривать совокупность водных макрофитов, составляющих основу кормовых ресурсов, без которой невозможно формирование и функционирование устойчивых популяций переселенцев.

Современный ареал ондатры в северном полушарии охватывает значительную часть гюларктического царства, в пределах которого флоры различных областей и в целом материков имеют во многом общее происхождение и в настоящее время сходны между собой. Такое положение можно рассматривать в качестве одной из естественных и основных предпосылок успешного расселения этого в основном растительноядного грызуна в Евразии. Об этом же свидетельствует явно прослеживающееся сходство перечней кормовых растений грызуна на разных материках. При заметных видовых различиях в харак-

теристике трофических ресурсов преобладают представители одних и тех же порядков и семейств однодольных покрытосеменных водных макрофитов. В связи с этим можно объективно полагать о коэволюции ондатры преимущественно с этой группой организмов растительного мира.

Можно уточнить, например, что наиболее высокая плотность населения в популяциях ондатры на атлантическом побережье США приурочена к водным системам с доминированием в растительных сообществах видов камышей и спартин, которые не произрастают в Евразии. Однако эти водные макрофиты объединены систематиками в порядках осоковых и злаковых растений. Адаптировавшиеся к произрастанию в континентальных водоемах представители именно этих групп растительного мира наиболее многочисленны и в перечнях предпочитаемых кормов ондатры в пределах евразийской части ее современного ареала.

По спискам видов кормовых объектов можно лишь в целом судить о кормовых ресурсах ондатры, ориентироваться в пределах конкретных водоемов в наличии тех или иных ее кормовых растений, что в итоге позволяет достаточно объективно оценивать пригодность отдельных водных систем для ее обитания. Однако для более объективной характеристики питания логично рассматривать не только виды растений и животных, но и конкретно такие органы этих организмов, которые целенаправленно выбираются ондатрой для удовлетворения пищевых потребностей. Только по результатам непосредственного изучения кормовых предпочтений можно выявить естественные предпосылки формирования пищевой специализации и определить их значение для грызуна в разные сезоны и в разных местах обитания.

Именно с такой целью проведены наблюдения за потреблением ондатрой конкретных органов различных водных растений в естественных условиях водоемов, расположенных в пределах разных природных зон. В качестве опытных водоемов выбраны озера в поймах рек Чепцы и Вятки в Кировской области и в дельте реки Или в Казахстане. Отловленных из ближайших поселений взрослых грызунов содержали в клетках, в которые каждый вечер помещали 1,5-2,0 кг различных органов свежесобранных водных макрофитов нескольких видов. Большинство наблюдений проведено в середине вегетационного периода водной растительности. Отношение грызунов к предлагаемым в качестве корма растительным объектам было, как правило, очевидным.

Часть растительных органов использовалась явно для удовлетворения пищевых потребностей. Такие органы растений грызуны начинали поедать сразу после помещения в клетки. Через сутки от них оставались лишь немногочисленные остатки или обнаружить их присутствие не удавалось совсем. Избирательное потребление именно в качестве корма таких растительных объектов было постоянным в течение всего периода наблюдений. В таких случаях в результатах опытов отмечалась трофическая утилизация исследуемых растительных органов, свидетельствующая достоверно о конкретных кормовых предпочтениях грызунов.

Иным было отношение зверьков ко многим другим растительным объектам исследований. Ни в одном случае наблюдений не было зарегистрировано визуальное использование их опытными животными в качестве корма. Лишь через сутки на многих из них были видны единичные погрызы, а во многих последующих случаях использования таких растительных объектов экспериментах никаких следов воздействия на них грызунов обнаружить не удавалось. Такого рода поведение грызунов было неизменным при многократном повторении опытов в условиях разных природных зон. В результате такое отношение грызунов к используемым в опытах органам водных растений регистрировали как распознавание кормовых объектов.

Промежуточные ситуации, когда воздействие грызунов на некоторые растительные органы было очевидным и многократным, но наблюдалось непостоянно и выражалось явно в неодинаковых размерах, наблюдали редко. Каждая из таких ситуаций регистрировалась отдельно в зависимости от проявленной активности зверьков в качестве распознавания предложенных им растительных объектов или очевидной утилизации их в качестве объектов питания. В итоге было зарегистрировано конкретно отношение грызунов к каждой из собранных проб растительных органов.

Результаты наблюдений за кормовыми предпочтениями ондатры сразу же были соотнесены с положением водных макрофитов в соответствующих систематических группах растительного мира. При таком подходе к решению проблемы удалось объективно установить, что явно не одинаковое воздействие опытных животных на различные органы водных макрофитов в значительной мере согласуется с положением растений в современной системе классификации. Например, при несомненной трофической утилизации корневищ и базальных подводных частей стеблей злаковых, осоковых и рогозовых растений грызуны явно игнорировали предлагаемые им в качестве корма корневища и листья нимфейных или кувшинковых макрофитов (табл. 3).

Из нимфейных растений в экспериментах использованы широко распространенные в северных и южных водоемах кубышка желтая и кувшинка чистобелая. Корневища и листья этих растений в течение всего периода наблюдений не подвергались активному воздействию со стороны грызунов. Примерно в половине опытов регистрировали единичные погрызы на корневищах и листьях, что было характерно в основном лишь для начала экспериментирования с этими водными макрофитами. Более частым и заметным было воздействие на листья этих растений. Аналогичным оказалось в 10 опытах воздействие грызунов на корневища и листья кувшинки малой в период ее массового цветения в пойменных озерах реки Чепцы. Об отношении к этим водным макрофитам свидетельствуют и такого рода интересные факты. Грызуны неоднократно реализовали возможность вытолкнуть из клеток части корневищ нимфейных растений. Такое поведение опытных животных явно свидетельствует о непригодности этих растительных органов в качестве объектов питания.

Таблица 3. Регистрация использования ондатрой водных макрофитов в условиях опытных водоемов

Семейство и вид растения	Часть растения	Кол-во опытов	Использование (%)	
			Распознавание	Утилизация
Нимфейные				
Кубышка желтая	Корневище	100	48	—
	Лист	100	61	—
Кувшинка чисто белая	Корневище	100	54	—
	Лист	100	76	—
Роголистниковые				
Роголистник погруженный	Апикальная часть побега	100	—	—
Лютиковые				
Калужница болотная	Стебель	43	16	—
	Лист	43	—	—
Зонтичные				
Вех ядовитый	Корневище	25	32	—
	Лист	25	—	—
Вахтовые				
Вахта трехлистная	Корневище	100	21	—
	Лист	100	14	86
Частуховые				
Частуха обыкновенная	Базальная часть стебля	50	16	—
	Лист	50	6	—
Водокрасовые				
Элодея канадская	Апикальная часть побега	100	56	44
Телорез обыкновенный	Целые побеги	100	7	—
	Листья из центра побегов	100	18	82
Рдестовые				
Рдест стебле-объемлющий	Апикальная часть побега	56	16	84
Осоковые				
Осока пузырчатая	Базальная часть стебля	25	—	100
	Лист	25	100	—
Камыш лесной	Базальная часть стебля	100	—	100
	Лист	100	100	—
Камыш озерный	Базальная часть стебля	100	—	100
	Апикальная часть стебля	60	47	—

Таблица 3 (окончание)

Семейство и вид растения	Часть растения	Кол-во опытов	Использование (%)	
			Распознавание	Утилизация
Злаки				
Тростник обыкновенный	Корневище	50	–	100
	Лист	50	–	100
Рогозовые				
Рогоз широколистный	Корневище	50	–	100
	Базальная часть стебля	100	7	93
	Лист	60	40	–
Ежеголовник прямой	Базальная часть стебля	100	–	100
	Лист	100	71	–

Во всех без исключения опытах ондатры полностью игнорировали в качестве корма побеги роголистника погруженного. Таким же оказалось их отношение к листьям калужницы болотной и вежа ядовитого, но стебли и корневища этих растений оказались среди объектов распознавания с целью трофического использования. Явно только с познавательными целями зверьки погрызли стебли и листья частухи обыкновенной. Выраженное избирательное их отношение к предлагаемым растительным объектам замечено в опытах с вахтой трехлистной. Если сочные корневища вахты вряд ли служили целям удовлетворения пищевых потребностей, то листья этого растения грызуны уже во многих случаях использовали именно по этому назначению.

Из семейств водокрасовые и рдестовые в опытах использованы побеги элодеи канадской, телореза обыкновенного и рдеста стеблеобъемлющего. По результатам наблюдений эти растения можно рассматривать в качестве объектов питания для ондатры. Не с явным предпочтением, но практически каждый раз грызуны использовали побеги элодеи и рдеста. У телореза поедались только извлеченные из центра побега текущего периода вегетации листья, более мягкие и светлые, добраться до которых самим грызунам в естественных зарослях этого макрофита вряд ли возможно. Телорез в естественных условиях водоемов, вероятно, мало доступен зверькам из-за физической преграды в виде колючих выростов на листьях, а также очень быстрому огрубению листьев уже в первую половину вегетации. Именно поэтому очевидно, значительная по величине биомасса телореза в многочисленных слабопроточных водоемах не может быть активно использована грызунами в качестве обильного кормового ресурса в течение большей части вегетационного периода.

На примере осоковых растений демонстрируются уже отчетливо выраженные пищевые предпочтения ондатр. Все использованные в опытах грызуны в первую очередь выбирали для удовлетворения пищевых потребностей небольшие подводные базальные части стеблей осоки пузырчатой, камыша лесного и камыша озерного. Не остава-

лись нетронутыми и зеленые надводные части стеблей и листьев этих растений. Зверьки разгрызали их на мелкие части и использовали для сооружения в клетке гнезда. На примере этих растений раскрывается также очень важный аспект воздействия на водные макрофиты - избирательная пищевая утилизация ондатрой очень малой по массе части растительных органов. В естественных условиях водоемов значительная часть неиспользованной ондатрой растительной биомассы надводных частей стеблей и листьев оказывается исключенной из жизненного цикла этих водных макрофитов.

Из злаков в опытах использован широко распространенный в европейских водоемах тростник обыкновенный. Зверьки всегда и полностью выгрызали у этого растения сочные корневища с конусами нарастания. При любом сочетании выкладываемых в качестве корма растительных объектов именно репродуктивные органы тростника использовались сразу же с начала проявления трофической активности всеми грызунами. Через сутки в клетках не оставалось никаких остатков от этих растительных проб, что позволяло утверждать о безусловном предпочтении такого корма грызунами. Почти полностью использовали они для питания и мелкие зеленые листья этого растения. Крупные, начинающие желтеть и явно огрубевшие листья, как правило, измельчались для обустройства гнезда.

Без сомнения в числе испытываемых значительное воздействие ондатр водных макрофитов можно рассматривать и рогозовые растения. Как и в опытах с тростником грызуны с явным предпочтением утилизировали корневища с конусами нарастания рогоза широколистного. Базальные части стеблей этого растения не во всех случаях оказались в числе предпочитаемого корма. Грызуны в большинстве случаев пренебрегали базальными частями стеблей с формирующимися соцветиями. Листья, как правило, ими разгрызались, но вряд ли целенаправленно использовались для питания, так как составляли основной материал для сооружения гнезда. Результаты наблюдений за утилизацией различных органов ежеголовника прямого оказались такими же, как и результаты опытов с осоковыми растениями.

Немногочисленные наблюдения проведены за воздействием ондатр на некоторые другие водные макрофиты. В частности, стебли хвоща приречного активно поедались лишь в течение нескольких суток с начала их использования в опытах. В дальнейшем воздействие грызунов на побеги этого растения заметно уменьшалось, преобладающая часть их оказывалась среди растительного материала для сооружения гнезда. Листья сабельника болотного, горца земноводного, сусака зонтичного и стрелолиста стрелолистного явно не использовались ими в качестве предпочитаемого корма. Не удалось наблюдать их поедания визуально, а по не многочисленным разгрызенным остаткам можно полагать лишь о преимущественном распознавании этих объектов для удовлетворения пищевых потребностей. В условиях клеточного содержания не удалось конкретно установить степень трофического использования ондатрой таких мелких по размерам растений как многокоренника обыкновенного и рясок трехдольной и малой. За многие часы визуальных наблюдений после раздачи в клетки растительных объектов воздействия на эти вод-

ные макрофиты не зарегистрировано.

Заслуживают внимания особенности выбора ондатрой материалов для сооружения гнезда. Наиболее часто использовались для этого остатки предпочитаемых кормовых растений, в частности, апикальные части стеблей и листьев камышей, рогозов, осоки, ежеголовника. Иным было отношение к игнорируемым в качестве корма растительным объектам. Например, многократно регистрировали факты удаления грызунами из клеток корневищ кубышки желтой, веха ядовитого и вахты трехлистной. В некоторых случаях такие растительные объекты оставались так и не тронутыми в местах их помещения в клетки.

Для оценки достоверности полученных результатов опыты повторили с использованием растительноядных лабораторных животных. С этой целью в клетки были помещены взрослые морские свинки при сохранении всех основных условий экспериментирования. Лишь при существенно меньшей массе лабораторных животных была снижена примерно до 1 кг масса выкладываемых органов водных макрофитов. Наблюдения проведены в естественных условиях пойменных озер реки Чепцы в Кировской области. В экспериментах специально использовали органы водных растений, заметно различающиеся по результатам воздействия на них ондатр (табл. 4).

Морские свинки утилизировали явно для удовлетворения пищевых потребностей все использованные в опытах органы осоковых и рогозовых растений, а также тростника обыкновенного. Это растение было единственным, не произрастающим непосредственно в опытных водоемах. Пробы тростника для опытов собраны в образовавшейся на соседних болотах небольшой заросли. В результате также отмечено очевидное предпочтение морскими свинками корневищ тростника с конусами нарастания, которые поедались ими сразу же после помещения в клетки. Причем эти предпочтения были стабильны даже при одновременном использовании в опытах корневищ с конусами нарастания тростника и рогоза.

В такой же мере активное воздействие морские свинки оказывали на надводные зеленые части стеблей и листьев водных макрофитов, зарегистрированных в качестве предпочитаемых кормовых растений в опытах с ондатрами. Использование для питания хлорофиллсодержащих надводных частей камышей, осоки, рогоза, тростника и ежеголовника вполне соответствует естественной трофической специализации морских свинок как наземных грызунов. Надводные части стеблей и листьев именно этих водных макрофитов они выбирали для устройства в клетках гнезд.

На корневищах и листьях других водных макрофитов регистрировались не регулярно лишь единичные следы воздействия лабораторных животных. Это было характерно для начала экспериментирования с нимфейными растениями, вехом ядовитым, вахтой трехлистной. Отношение всех морских свинок к побегам роголистника погруженного оказалось индифферентным. Пробы этого растения во многих случаях оставались даже нетронутыми. Более существенным оказалось воздействие на листья вахты, но причислить их к предпочитае-

мым кормовым объектам все-таки проблематично. Как правило, лишь на отдельных листьях были видны следы воздействия грызунов, но полной утилизации этих органов, как корневищ с конусами нарастания тростника и рогоза, не зарегистрировано.

Таблица 4. Регистрация использования водных макрофитов лабораторными животными

Вид растения	Часть растения	Кол-во опытов	Использование (%)	
			Распознавание	Утилизация
Кубышка желтая	Корневище	54	41	—
	Лист	54	18	—
Кувшинка чистобелая	Корневище	54	35	—
	Лист	54	26	—
Роголистник погруженный	Апикальная часть побега	54	—	—
Вех ядовитый	Корневище	30	13	—
Вахта трехлистная	Корневище	54	31	—
	Лист	54	63	—
Осока пузырчатая	Базальная часть стебля	54	—	100
		54	—	100
	Лист			
Камыш лесной	Базальная часть стебля	54	—	100
		54	—	100
	Лист			
Камыш озерный	Базальная часть стебля	54	—	100
		54	—	100
	Апикальная часть стебля			
Тростник обыкновенный	Корневище	50	—	100
	Лист	50	—	100
Рогоз широколистный	Базальная часть стебля	54	—	100
		54	—	100
	Лист			
Ежеголовник прямой	Базальная часть стебля	54	—	100
		54	—	100
	Лист			

При сопоставлении результатов наблюдений за ондатрами и морскими свинками можно утверждать, что отношения этих грызунов к исследованным растительным объектам во многом совпадают. Морские свинки оказались идентичными ондатре в выборе предпочитаемых кормовых растений. Факт подтверждения выявленных таким образом существенных различий трофической ценности водных макрофитов не может быть случайным. Вполне очевидно, что кормовые

предпочтения грызунов обусловлены спецификой химического состава, свойственного водным растениям из определенных систематических групп. В данном случае ценность использованных ондатрой в качестве предпочитаемого корма растительных органов осоковых, рогозовых и злаковых растений не вызывает сомнений. Наряду с этим иной характеристики заслуживают, например, нимфейные и некоторые другие водные макрофиты, роль которых в формировании пищевых цепей иноземного грызуна остается не совсем понятной.

Результаты опытов с морскими свинками убеждают еще в одном важном для характеристики кормовых предпочтений ондатры обстоятельстве. Факт игнорирования ондатрой для восполнения энергетических затрат зеленых надводных органов кормовых растений свидетельствует о более узкой ее пищевой специализации. Избирательным потреблением подводных частей кормовых растений она существенно отличается от наземных фитофагов, то есть выработка ею пищевой специализации связана непосредственно с формированием околородного образа жизни. В такой ситуации логично полагать о зависимости химического состава кормовых гидрофитов от свойств среды их произрастания, а в целом и о зависимости формирования ресурсов предпочитаемых кормовых растений от химического состава наполняющих реки и озера поверхностных вод.

Основные итоги выявления кормовых предпочтений ондатры не противоречат результатами опытов клеточного ее содержания в естественных условиях водоемов в других регионах. В частности, явные предпочтения корневищ тростника с богатыми питательными веществами почками возобновления зарегистрированы также в условиях лесостепных озер Западной Сибири (Красовский, 1962). В целом же наблюдаемая специализация в питании подводными органами осоковых, рогозовых и злаковых водных макрофитов полностью соответствует фактам наиболее успешного расселения ондатры в водоемах с обилием зарослей именно этих растений, что оказалось характерным явлением в пределах всей евразийской части ее ареала (Лавров, 1957; Hoffmann, 1958).

Пищевая специализация наземных фитофагов в большинстве случаев объективно объясняется спецификой их химического состава. Таким же образом, очевидно, следует начать выявление причин избирательного трофического воздействия ондатры на водные макрофиты. В первую очередь представляет интерес сравнение содержания основных питательных веществ и сопутствующих им продуктов обмена в предпочитаемых в качестве корма и не поедаемых органах растений.

ОСОБЕННОСТИ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДНЫХ МАКРОФИТОВ

Преимущественное изъятие ондатрой кормовых объектов из водной среды позволяет сформулировать принципиальное предположение. Питание этого грызуна во многом специфично из-за

явного влияния на процессы формирования предпочитаемых кормовых ресурсов гидрохимических факторов. С учетом именно такого положения начат анализ особенностей химического состава водных растений из мест ее обитания.

Логичное предположение о дефиците сухого вещества в окруженных водой растительных органах подтвердилось не полностью. Действительно, в подводных частях стеблей и листьев у обследованных водных макрофитов содержание сухого вещества в большинстве случаев оказалось менее 10%, что не типично в целом для наземных растений. Очень низкое содержание сухого вещества всего лишь на уровне 4-5% зарегистрировано на примере базальных частей стеблей ежеголовника прямого и стрелолиста стрелолистного. В то же время в находящихся под водой и в толще подводного грунта корневищах водных макрофитов содержание сухого вещества не было низким. В корневищах тростника обыкновенного оно зарегистрировано на уровне около 12%, а в корневищах нимфейных или кувшинковых растений более чем вдвое выше — в пределах 24-27% (табл. 5).

Таблица 5. Содержание сухого вещества (%) в различных органах водных макрофитов в зависимости от расположения в среде произрастания

Орган растения	Вид растения	Сухое вещество
Корневища под водой и в толще подводного грунта	Тростник обыкновенный	11,76±0,82
	Вахта трехлистная	14,10±0,55
	Кубышка желтая	25,01±0,54
	Кувшинка чистобелая	26,63±1,04
Подводные базальные части стеблей и листьев	Ежеголовник прямой	4,07±0,07
	Стрелолист стрелолистный	4,47±0,09
	Камыш озерный	5,63±0,19
	Камыш лесной	5,83±0,09
	Телорез обыкновенный	6,13±0,32
	Рогоз узколистный	7,03±0,17
	Сусак зонтичный	7,53±0,32
	Осока пузырчатая	9,27±0,29
Рогоз широколистный	10,23±0,03	
Надводные части стеблей и листьев	Телорез обыкновенный	13,10±0,25
	Ежеголовник прямой	14,13±0,59
	Стрелолист стрелолистный	15,73±0,22
	Камыш лесной	16,07±0,18
	Сусак зонтичный	16,87±0,34
	Хвощ приречный	17,33±0,24
	Рогоз широколистный	19,33±0,58
	Рогоз узколистный	23,57±1,91
	Камыш озерный	24,83±0,32
	Осока пузырчатая	32,73±0,29

Расположенные над водой части стеблей и листьев этих же растений отличались заметно более высоким содержанием сухого вещества. Если в надводных частях листьев телореза обыкновенного оно едва превышало уровень 13%, то в листьях осоки пузырчатой, например, оно уже составляло не менее 30%. Достоверные различия в содержании сухого вещества между подводными и надводными частями растений заслуживают особого внимания. Наблюдаемое превышение в 2-3 раза свидетельствует о возможности соответствующей изменчивости в содержании целого ряда питательных веществ, обусловленной во многом всего лишь расположением растительных органов в водной или воздушной среде произрастания.

Результаты первых же анализов убеждают в том, что в питании ондатры превалируют растительные объекты, заметно отличающиеся по уровню содержания сухого вещества от предпочитаемых кормов наземных растительноядных животных. В частности, в кормовых растениях сельскохозяйственных животных из так называемого лугового разнотравья в пределах лесной и лесостепной зон содержание сухого вещества изменяется в основном в пределах 15-25% (Ларин и др., 1956). Большинство из этих же растений составляют основу питания обитающих в пределах указанных природных зон диких растительноядных животных. Даже в специально выращиваемых в качестве сочных кормов для сельскохозяйственных животных корнеплодах содержание сухого вещества в редких случаях оказывается менее 10%.

Выявленные различия явно указывают на специфику питания ондатры как млекопитающего с выраженным околоводным образом жизни. Они весьма принципиальны, так как именно содержанием сухого вещества обуславливается энергетическая ценность органов растений как объектов питания. Предпочтение ондатрой растительных кормов с заметным дефицитом сухого вещества отчасти противоречит основной цели питания — эффективному восполнению энергетических затрат на различные формы деятельности. Исследование причин этого противоречия в данном случае представляет не только теоретический интерес.

Удельная калорийность сухого вещества многих широко распространенных водных макрофитов мало изменчива и составляет в среднем около 4 ккал/г (Boyd, 1970). В таком случае предпочитаемые ондатрой подводные части стеблей и листьев водных макрофитов из-за явно более низкой калорийности представляются менее ценными в сравнении с не поедаемыми ею надводными органами этих же растений, отличающимися во многих случаях почти вдвое большим содержанием сухого вещества. Такое же положение прослеживается и на примере корневищ водных макрофитов. В частности, молодые корневища с конусами нарастания тростника обыкновенного, которые без сомнения можно отнести к наиболее предпочитаемым кормам ондатры, содержат также вдвое меньше сухого вещества, чем игнорируемые ею в качестве корма корневища кубышки желтой и кувшинки чистобелой. Не вызывает сомнения, что валовая энергия различных органов водных макрофитов не является значимым ориентиром в выборе ондатрой объектов питания, а предпочтение

ею низкокалорийных растительных кормов вызвано какими-то иными значимыми обстоятельствами.

Одним из главных факторов пищевой специализации ондатры логично рассматривать также специфику содержания основных питательных веществ в водных макрофитах. В данном случае следует сразу же заметить, что содержание питательных веществ в различных растительных органах не может быть постоянным из-за естественной вегетационной изменчивости их химического состава. Результаты принятого анализа достаточно полно отражают зависимость изменений химического состава водных макрофитов не только от сезонных процессов образования и перераспределения продуктов фотосинтеза и первичного обмена, но и от расположения исследуемых органов растений в среде произрастания.

Характерная для начала вегетации высокая концентрация сырого протеина в подводных частях стеблей рогоза, камышей и ежеголовника свидетельствует, например, о выраженном транспорте через эти органы гидрофитов азотсодержащих соединений, что является типичной чертой азотного обмена в период интенсивного роста растений. К концу вегетационного периода содержание сырого протеина в этих органах водных макрофитов неоднократно снижается. Такая же тенденция прослеживается и на примере проб корневищ кубышки желтой и вахты трехлистной, несмотря даже на то, что в целом для корневищ гидрофитов уровень содержания азотсодержащих веществ в течение всего периода вегетации остается невысокий. Наибольшим содержанием сырого протеина на уровне около 28% выделяются базальные части стеблей ежеголовника прямого и камыша озерного в начале вегетационного периода (табл. 6). Нельзя не заметить, что эти объекты анализа рассматриваются среди предпочитаемых ондатрой растительных кормов.

В содержании сырого жира определенной тенденции изменений в течение вегетационного периода для обследованных органов водных макрофитов не прослеживается. Изменчивость содержания жировых соединений в обследованных растительных пробах зарегистрирована всего лишь в пределах 0,7-2,3%. Более высоким уровнем содержания сырого жира отличаются пробы ежеголовника прямого и камыша озерного. Очевидно, для взятых на анализ водных макрофитов не характерно продуцирование значительного количества такого рода питательных веществ, а изменение их содержания в течение вегетационного периода в значительной мере видоспецифично.

Не наблюдается однотипных вегетационных изменений и в содержании сырой клетчатки. Более заметны специфические различия в содержании этого выполняющего в основном структурные функции компонента. Наименьшей ее концентрацией на среднем уровне не более 10% отличаются расположенные в толще и на поверхности подводного грунта корневища кубышки желтой. Невысоким оказалось ее содержание и в находящихся в водной среде корневищах вахты трехлистной. В то же время в полых корневищах тростника обыкновенного содержание сырой клетчатки зарегистрировано на наиболее высоком уровне около 30%. В этом случае клетчатка, очевидно, включена в структуры,

выполняющие функции механической защиты газоносных в течение всего года подводных репродуктивных органов этого макрофита.

Таблица 6. Изменение содержания питательных веществ (в % от абс. сух. вещ.) в водных макрофитах в течение вегетационного периода

Вид растения	Органы, сроки вегетационного периода	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Энергия (ккал/г)
Рогоз широко-лиственный	Баз. часть стебля	17,93±0,13	0,87±0,02	29,66±0,09	31,54±0,15	3,60
	Начало вегетации	13,06±0,10	1,25±0,03	28,45±0,36	37,13±0,36	3,53
	Середина вегетации	4,82±0,06	1,44±0,04	24,73±0,06	58,33±0,17	3,79
	Конец вегетации					
Ежеголовник прямой	Баз. часть стебля	28,97±0,16	2,25±0,01	15,32±0,08	36,88±0,16	3,95
	Начало вегетации	23,44±0,23	1,96±0,01	20,31±0,05	37,56±0,38	3,85
	Середина вегетации	6,78±0,01	1,57±0,01	18,07±0,10	56,87±0,06	3,57
	Конец вегетации					
Камыш лесной	Баз. часть стебля	20,09±0,23	1,54±0,04	21,62±0,08	42,51±0,11	3,88
	Начало вегетации	15,83±0,20	1,97±0,02	22,46±0,05	40,88±0,32	3,65
	Середина вегетации	9,74±0,06	0,86±0,01	23,43±0,06	53,01±0,03	3,74
	Конец вегетации					
Камыш озерный	Баз. часть стебля	27,91±0,16	1,62±0,01	20,53±0,09	33,24±0,24	3,91
	Начало вегетации					

Таблица 6 (продолжение)

Вид растения	Орган, сроки вегетационного периода	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Энергия (ккал/г)
Тростник обыкновенный	Конец вегетации	4,74±0,02	1,32±0,02	16,66±0,01	68,58±0,32	3,85
	Корневище					
	Начало вегетации	10,39±0,16	0,78±0,01	33,38±0,02	50,29±0,16	4,09
	Середина вегетации	8,92±0,03	0,76±0,02	31,16±0,06	54,56±0,02	4,08
Роголистник погруженный	Конец вегетации	11,68±0,10	1,26±0,08	27,00±0,06	55,10±0,23	4,12
	Алик. часть побега					
	Начало вегетации	11,57±0,09	1,14±0,01	13,91±0,13	48,61±0,25	3,30
	Середина вегетации	18,75±0,07	1,27±0,01	17,64±0,02	42,94±0,16	3,64
Кубышка желтая	Конец вегетации	11,81±0,09	0,67±0,01	19,76±0,01	51,97±0,08	3,65
	Корневище					
	Начало вегетации	8,85±0,16	1,16±0,02	9,14±0,11	74,42±0,22	3,99
	Середина вегетации	5,78±0,13	0,81±0,01	9,81±0,03	77,22±0,06	3,93
Вахта трехлистная	Конец вегетации	4,15±0,12	0,71±0,03	8,08±0,09	81,78±0,08	3,94
	Корневище					
	Начало вегетации	7,55±0,10	0,81±0,01	14,38±0,02	70,98±0,15	3,97
	Середина вегетации	2,60±0,07	1,37±0,04	12,68±0,06	78,87±0,18	3,98
	Конец вегетации	3,65±0,03	1,46±0,03	13,24±0,07	77,32±0,38	4,01

Безазотистые экстрактивные вещества, формирующиеся главным образом из непосредственных продуктов фотосинтеза, преобладают в составе обследованных растительных проб в течение всего периода вегетации. Содержание их закономерно повышается к концу этого периода за счет синтеза углеводов в надводных частях стеблей и листьев и транспорта в подводные органы растений. К концу вегетации оно значительно повышается в базальных частях стеблей и листьев, а в корневищах кубышки желтой и вахты трехлистной может даже превышать уровень в 75%. Вегетационная изменчивость в содержании таких продуктов фотосинтеза достигает даже двукратного размера.

Это достоверно прослеживается, например, на результатах анализа проб камыша озерного, взятых для анализа в начале и в конце периода вегетации.

Произведенные расчеты содержания валовой энергии не вскрывают значимых различий между обследованными водными макрофитами. Более высокая энергетическая ценность корневищ логично сопоставима с более высоким содержанием в них углеводов. Следует лишь особо отметить, что активно используемые ондатрой для удовлетворения пищевых потребностей подводные части стеблей и листьев растений отличаются более низкой калорийностью в сравнении, например, с не поедаемыми корневищами кубышки желтой и вахты трехлистной. Исключение представляют лишь корневища тростника, для всех проб которых содержание энергии оказалось выше уровня в 4 ккал/г.

Результаты определения содержания минеральных веществ также свидетельствуют о значительной видовой и вегетационной изменчивости химического состава водных макрофитов. Не менее значимы различия в содержании минеральных веществ и между различными органами растений, что во многом определяется расположением их в водной или воздушной среде произрастания. В этом случае изменчивость содержания минеральных веществ сходна с изменчивостью содержания в растительных органах сухого вещества.

Наиболее низким содержанием минеральных веществ менее 10% отличаются надводные части стеблей и листьев, а также корневища водных макрофитов. В то же время расположенные в водной среде органы выделяются высокой насыщенностью минеральными веществами. Такого рода различия могут достигать двукратного и более размера, что иллюстрируется на примере исследованных проб камыша озерного, рогозов узколистного и широколистного, ежеголовника прямого. Содержание минеральных веществ в подводных частях листьев телореза обыкновенного зарегистрировано, например, свыше 20% (табл. 7). В то же время содержание сухого вещества в этих же пробах телореза составило всего лишь около 6%.

Вегетационная изменчивость в содержании минеральных веществ заметно выражена не у всех обследованных водных макрофитов и характеризуется в ряде случаев противоположными тенденциями. Содержание их повышается к концу вегетационного периода в плавающих на поверхности воды растениях. В частности, в ряске маленькой, водокрасе лягушачьем, многокореннике обыкновенном оно достигает уровня в 20%. В то же время на примере корневищ вахты трехлистной и кубышки желтой наблюдается иная ситуация - концентрация неорганических веществ в них в конце вегетационного периода уменьшается. Такое же положение характерно для расположенных в толще воды побегов роголистника и телореза. Во многих органах других водных макрофитов насыщенность минеральными веществами в течение вегетационного периода не подвержена значительным изменениям, что демонстрируется на примере надводных частей листьев рогозов, осоки пузырчатой, ежеголовника прямого, вахты трехлистной. Все собранные в начале и середине вегетационного периода пробы подводных стеблей отличаются большей

насыщенностью неорганическими веществами в сравнении с позднелетними пробами, что предопределено, очевидно, большей интенсивностью обмена веществ в периоды роста и развития растений.

Таблица 7. Изменение содержания минеральных веществ в водных макрофитах в течение периода вегетации (в % от абс. сух. вещ.)

Вид растения	Часть растения	Начало вегетации	Середина вегетации	Конец вегетации
Камыш лесной	Базальная часть стебля	14,51±0,03	19,31±0,08	13,36±0,01
	Апикальная часть листа	9,24±0,02	10,31±0,08	12,35±0,01
Камыш озерный	Базальная часть стебля	18,69±0,34	16,35±0,03	9,02±0,03
	Апикальная часть стебля	9,34±0,05	6,68±0,03	5,54±0,04
Осока пузырчатая	Базальная часть стебля	16,23±0,08	14,87±0,03	13,06±0,09
	Апикальная часть листа	8,74±0,09	9,63±0,08	8,81±0,05
Рогоз широколистный	Базальная часть стебля	19,08±0,03	15,64±0,04	12,41±0,03
	Апикальная часть листа	6,07±0,01	5,75±0,02	7,12±0,02
Рогоз узколистный	Базальная часть стебля	14,69±0,01	14,66±0,05	11,29±0,16
	Апикальная часть листа	5,24±0,07	5,48±0,15	5,37±0,02
Ежеголовник прямой	Базальная часть стебля	17,83±0,05	15,28±0,01	17,11±0,01
	Апикальная часть листа	8,75±0,02	9,60±0,02	8,65±0,02
Стрелолист стрелолистный	Базальная часть стебля	20,94±0,13	21,45±0,09	15,44±0,08
Частуха обыкновенная	Базальная часть стебля	17,43±0,06	16,34±0,04	-
	Лист	11,53±0,02	11,25±0,01	-
Кубышка желтая	Корневище	6,72±0,01	6,49±0,01	5,28±0,12
	Лист	7,98±0,05	8,36±0,02	10,28±0,03
Вахта трехлистная	Корневище	6,84±0,06	4,61±0,01	4,92±0,01
	Лист	7,47±0,01	9,83±0,03	7,49±0,05
Рдест стеблеобъемлющий	Апикальная часть побега	14,72±0,08	11,18±0,05	12,82±0,24
Уруть колосовая	Апикальная часть побега	14,85±0,11	11,27±0,13	15,13±0,78
Элодея канадская	Апикальная часть побега	18,01±0,61	14,58±0,01	19,49±0,18

Таблица 7 (окончание)

Вид растения	Часть растения	Начало вегетации	Середина вегетации	Конец вегетации
Роголистник погруженный	Апикальная часть побега	20,57±0,21	15,84±0,32	14,14±0,09
Водокрас лягушачий	Целое растение	15,66±0,37	17,82±0,03	18,16±0,11
Ряска маленькая	Целое растение	15,83±0,14	17,32±0,14	20,42±0,23
Многокоренник обыкновенный	Целое растение	11,78±0,04	13,89±0,01	13,72±0,08
Телорез обыкновенный	Базальная часть листа	20,17±0,14	18,37±0,01	17,66±0,08

Если рассматривать изменчивость минерального состава водных макрофитов в связи с поставленной целью исследований, то несложно заметить, что целый ряд полученных результатов свидетельствует об интересной особенности питания ондатры. В частности, большинство из избираемо поедаемых ею органов растений отличается значительной насыщенностью минеральными веществами. Высокая их концентрация именно в базальных частях стеблей кормовых гидрофитов прослеживается в течение всего вегетационного периода. В первую половину вегетации содержание минеральных веществ в подводных частях стеблей всех обследованных осоковых и рогозовых растений зарегистрировано выше уровня 14%. Логичными последствиями попадания в организм ондатры значительного количества минеральных веществ можно ожидать проявление специфических аспектов минерального обмена и пищеварения в целом.

Весомым аргументом в подтверждение такого предположения можно рассматривать многочисленные результаты исследований минерального состава наземных кормовых растений. В большинстве случаев содержание неорганических веществ не достигает уровня в 10% от массы сухого вещества бобовых, злаковых, сложноцветных и осоковых растений, составляющих основу кормовых ресурсов как диких, так сельскохозяйственных животных в пределах лесной и лесостепной зон. Заметно выделяются насыщенностью минеральными веществами лишь представители семейства маревых, причиной чего можно рассматривать их адаптацию к произрастанию на засоленных почвах. В меньшей степени такое положение свойственно крапивным и крестоцветным растениям (Ларин и др., 1956; Томмэ, 1968). В целом же можно утверждать, что по среднему уровню содержания неорганических веществ предпочитаемые растительные корма наземных млекопитающих заметно отличаются от избираемо выедаемых ондатрой органов водных макрофитов.

В содержании отдельных минеральных элементов в большей мере прослеживаются различия, характеризующие специфику их накопления разными видами и органами водных макрофитов.

Особенности вегетационной изменчивости выражены в меньшей степени. В большинстве случаев они соответствуют тенденциям изменения общего количества минеральных веществ в разные сроки вегетации. В позднелетних пробах содержание анализируемых веществ обычно оказывалось заметно ниже, чем в пробах, взятых на исследование в периоды активного роста и развития растений (табл. 8).

Таблица 8. Изменение содержания макроэлементов (в % от абс. сух. веш.) в водных макрофитах в течение вегетационного периода

Вид растения	Орган, сроки вегетационного периода	Кальций	Фосфор	Ca/P	Калий	Натрий	K/Na
Рогоз широколистный	Баз. часть стебля	1,56±0,03	0,78±0,01	2,0	5,76±0,01	2,43±0,01	2,4
	Начало вегетации	2,35±0,02	0,78±0,01	3,0	6,22±0,01	2,85±0,01	2,2
	Середина вегетации	1,01±0,02	0,35±0,01	2,9	3,49±0,01	1,87±0,01	4,0
	Конец вегетации						
Ежеголовник прямой	Баз. часть стебля	0,99±0,03	0,99±0,01	1,0	5,84±0,01	0,80±0,01	7,3
	Начало вегетации	1,04±0,01	0,85±0,01	1,2	7,05±0,01	0,94±0,01	7,5
	Середина вегетации	0,83±0,02	0,41±0,01	2,0	6,88±0,01	0,23±0,01	29,9
	Конец вегетации						
Камыш лесной	Баз. часть стебля	0,38±0,01	0,70±0,01	0,5	6,09±0,01	0,09±0,01	67,7
	Начало вегетации	0,57±0,01	0,81±0,01	0,7	9,32±0,01	0,11±0,01	84,7
	Середина вегетации	0,55±0,01	0,10±0,01	1,0	4,99±0,01	0,03±0,01	166,3
	Конец вегетации						
Камыш озёрный	Баз. часть стебля	0,15±0,01	0,96±0,01	0,2	6,44±0,01	0,92±0,01	7,0
	Середина вегетации	0,19±0,06	0,56±0,01	0,3	5,29±0,01	2,31±0,01	2,3

Таблица 8 (окончание)

Вид растения	Орган, сроки вегетационного периода	Кальций	Фосфор	Са/P	Калий	Натрий	K/Na
	Конец вегетации	0,15±0,01	0,21±0,01	0,7	2,76±0,01	0,62±0,01	4,4
Тростник обыкновенный	Корневище						
	Начало вегетации	0,84±0,01	0,21±0,01	4,0	2,09±0,01	0,15±0,01	13,9
	Середина вегетации	0,84±0,01	0,18±0,01	4,7	1,62±0,01	0,16±0,01	10,1
	Конец вегетации	0,84±0,01	0,20±0,01	4,2	1,88±0,01	0,10±0,01	18,8
Роголистник погруженный	Апик. часть побега						
	Начало вегетации	0,84±0,02	0,52±0,01	1,6	4,04±0,01	0,77±0,01	5,3
	Середина вегетации	0,68±0,01	0,41±0,01	1,7	5,92±0,01	0,90±0,01	6,6
	Конец вегетации	0,75±0,01	0,50±0,01	1,5	4,48±0,01	0,79±0,01	5,7

Наиболее высоким содержанием кальция выделяются пробы базальных частей стеблей рогоза широколистного. В течение всей вегетации его среднее содержание превышало уровень в 1%. Близко к этому значению зарегистрировано содержание кальция и в пробах ежеголовника прямого. Очень низкое его содержание выявлено в пробах

базальных частей стеблей камыша озерного в начале и конце вегетационного периода - всего лишь 0,15%, что многократно ниже, чем в пробах рогоза и ежеголовника. Практически неизменным оставалось содержание кальция в период вегетации в корневищах вахты трехлистной и тростника обыкновенного. Незначительными оказались изменения концентрации этого элемента в побегах роголистника и корневищах кубышки.

Содержание фосфора в обследованных растительных пробах изменяется в меньших пределах — от 0,12 до 0,99%. Более высокая его концентрация характерна для проб базальных частей стеблей ежеголовника прямого и камыша озерного в начале вегетационного периода. Низким содержанием фосфора отличаются корневища водных макрофитов. В большей мере дефицит его содержания характерен для проб растений, собранных в конце вегетационного периода. Значительно меньшей вегетационной изменчивостью содержания этого элемента характеризуются пробы корневищ тростника обыкновенного и кубышки желтой.

Соотношение кальция и фосфора варьирует в небольших пределах и характеризуется в большинстве случаев закономерным превышением содержания кальция, что характерно для большинства наземных кормовых растений. Исключением являются пробы камышей лесного и озерного, в которых содержание фосфора в течение почти всего вегетационного периода оказалось на более высоком уровне. Наибольшая разница в содержании этих минеральных элементов зарегистрирована на примере корневищ тростника обыкновенного. В этом случае существенное превышение концентрации кальция наблюдалось в течение всего периода вегетации и достигало почти пятикратного размера.

Преобладание калия над другими макроэлементами в целом типично для минерального состава большинства представителей растительного мира. Его содержание в пробах водных макрофитов зарегистрировано в широких пределах от 1,6% до 9,3% с явными особенностями видовой и вегетационной изменчивости. Во многих случаях наиболее высокое содержание калия характерно для собранных в середине вегетационного периода проб стеблей водных макрофитов. Малая его концентрация прослеживается на примере проб расположенных под водой корневищ - менее 2,5%. Вегетационные изменения в большей мере выражены у рогоза широколистного и камыша озерного, в позднелетних пробах стеблей которых содержание калия оказалось значительно более низким.

Наибольшим содержанием натрия выделяются базальные части стеблей рогоза широколистного в период активного роста и развития. В то же время в аналогичных пробах камыша лесного его концентрация оказалась многократно меньшей. Даже в середине вегетации она лишь немного превышала уровень в 0,1%. Как и на примерах с другими минеральными элементами прослеживается тенденция снижения концентрации натрия к концу вегетационного периода. В корневищах водных макрофитов концентрация натрия в отличие от других элементов оказалась подверженной существенной вегетационной изменчивости.

Соотношение калия и натрия значительно варьирует. Более высокими значениями этого показателя отличаются в большинстве случаев

пробы растений, взятые для исследования в конце вегетационного периода. Экстремальные положения рассматриваемой ситуации показательно демонстрируются на примере проб рогоза широколистного и камыша лесного. В частности, превышение концентрации калия над натрием в позднелетних пробах стеблей камыша лесного характеризуется более чем стократной величиной.

В отличие от прослеживающихся тенденций видовой и вегетационной изменчивости содержания органических веществ содержание минеральных элементов в обследованных пробах водных макрофитов изменяется в большей мере бессистемно. В такой ситуации можно полагать, что минеральный состав водных макрофитов формируется под влиянием большого количества факторов и в более значительной степени определяется условиями мест их произрастания. Следовательно, к исследованию особенностей минерального питания ондатры необходим более скрупулезный подход с учетом влияния на этот процесс большего числа как биотических, так и абиотических факторов.

В результате выявленных особенностей химического состава водных макрофитов становятся более понятными некоторые аспекты кормодобывающей деятельности ондатры. Не вызывает сомнения, что закономерные вегетационные и видовые различия в содержании основных питательных веществ в водных макрофитах сыграли соответствующую роль в выработке ее пищевых предпочтений. Небольшой дефицит энергии в предпочитаемых в качестве корма подводных органах водных макрофитов компенсируется, вероятно, количеством потребляемой растительной биомассы. В то же время реакцией на значительные изменения в некоторых растительных объектах необходимых для жизнедеятельности питательных веществ логично рассматривать наблюдаемые изменения в режиме питания.

В качестве одного из показательных примеров такой ситуации оказывается типичное для ондатры сезонное использование кормов животного происхождения. Обычно поедание предпочитаемых ею моллюсков и других гидробионтов датируется концом вегетационного периода, когда в предпочитаемых растительных кормах содержание сырого протеина значительно понижается. Это особенно невыгодно грызунам текущего года рождения с высокой потребностью белков для роста и развития. Наиболее вероятно, что именно образующийся на исходе лета дефицит азотсодержащих соединений в растительных кормах и является пусковым механизмом потребления в качестве корма различных водных животных. Можно не без оснований полагать, что в выработке эврифагии как адаптации к условиям среды обитания для ондатры отнюдь не последнюю роль сыграли закономерные изменения в химическом составе водных кормовых растений.

Удовлетворение пищевых потребностей за счет кормовых объектов животного происхождения при снижении содержания протеина в предпочитаемых растительных кормах может быть наиболее эффективным вне вегетационного периода. На заметную роль белкового корма в зимнем питании ондатры указывают, в частности, результаты исследования проб содержимого ее желудков, специально взятых на анализ в разные сезоны года. В данном случае отлов грызунов и отбор

проб для анализа произведен в летние и зимние месяцы в пределах пойменных водоемов реки Оби на территории Томской области.

По результатам аминокислотного анализа прослеживаются достоверные различия между летними и зимними пробами как в общем содержании азотсодержащей фракции, так и в содержании отдельных аминокислот. Наиболее существенными оказались различия в содержании аланина, валина и аспаргиновой кислоты, которых в зимних пробах зарегистрировано неоднократно больше. В целом же для зимних проб оказалось характерным повышенное содержание незаменимых аминокислот. Общее содержание аминокислот в них зарегистрировано в среднем около 18 мг на 100 г воздушно-сухого вещества, что более чем вдвое превышает выявленный уровень их содержания в собранных летом пробах (табл. 9). В любом случае, если даже отмеченные различия в некоторой степени обусловлены свойственной многим грызунам копрофагией, можно полагать, что вне периода активного роста и развития кормовых растений ондатре свойственно проявлять закономерный интерес к богатым белком видам корма.

Различия в химическом составе наземных и водных макрофитов отражаются соответствующим образом в специфике потребления ондатрой растительного корма. Многочисленные попытки ее содержания в клетках и вольерах в расчете на получение пушной продукции сопровождались неизбежным решением проблем рационального кормления. Эксперименты проведены и на базе научно-исследовательских учреждений. В результате установлено, например, что суточное потребление взрослой ондатрой сухого вещества корма колеблется в пределах 30-50 г (Перельдик и др., 1987; Мухамедянов, 1992). С учетом выявленного содержания сухого вещества в среднем на уровне около 7% в предпочитаемых ондатрой подводных органах кормовых растений можно вполне обоснованно полагать о размерах суточного потребления растительной массы в естественных условиях обитания. В данном случае результаты расчетов позволяют утверждать о среднесуточном использовании для удовлетворения пищевых потребностей 450-700 г растительных кормов. В.Ю. Пашкевичем (1993) при анализе результатов собственных наблюдений и опытов других исследователей среднесуточное потребление растительного корма взрослой ондатрой определено в пределах 600-700 г. Былые утверждения о более высоком уровне утилизации растительной массы представляются явно проблематичными. В результате визуальных наблюдений в местах обитания грызунов объективно регистрировались многочисленные и немалые по массе остатки кормовых растений, но оставалось неизвестным количество потребляемого ими растительного корма.

Таблица 9. Содержание аминокислот в летних и зимних пробах содержимого желудка ондатры (г/100 г возд. сух. вещ.)

Аминокислоты	Летние пробы	Зимние пробы
Лизин	0,83±0,08	1,48±0,32
Гистидин	—	0,35±0,08
Аргинин	0,91±0,07	1,23±0,18
Аспаргиновая кислота	0,77±0,12	2,16±0,38
Треонин	0,32±0,04	0,73±0,16
Серин	0,36±0,04	0,84±0,16
Глутаминовая кислота	1,22±0,15	2,99±0,61
Пролин	0,70±0,11	—
Глицин	0,54±0,06	1,55±0,33
Аланин	0,69±0,09	1,84±0,35
Валин	0,37±0,04	0,92±0,18
Метионин	0,09±0,01	0,34±0,11
Изолейцин	0,33±0,07	0,65±0,13
Лейцин	0,69±0,11	1,37±0,32
Тирозин	0,27±0,03	0,65±0,14
Фенилаланин	0,31±0,04	0,71±0,16
Сумма незаменимых аминокислот	3,79±0,36	7,79±1,56
Сумма заменимых аминокислот	4,14±0,49	10,05±1,95
Общая сумма аминокислот	7,92±0,61	17,83±3,50

Небезынтересны также замечания звероводов о сбалансированности рационов кормления ондатры по конкретным питательным веществам. По рекомендуемому уровню содержания сырого протеина в кормах в пределах 13-18% от потребляемого сухого вещества среди обследованных проб водных макрофитов выделяются именно предпочитаемые ондатрой естественные корма, в частности, подводные базальные части стеблей гидрофитов в первую половину вегетационного периода. Лишь в конце вегетации в этих растительных органах содержание сырого протеина можно признать явно дефицитным. В такой ситуации логично ожидать неминуемых изменений режима питания, что соответствующим образом выражается в более заметном в этот период потреблении кормов животного происхождения.

Базальные части стеблей многих обследованных гидрофитов содержат достаточное количество кальция, содержание которого признано оптимальным в пределах 0,6-1,0% от потребляемого сухого вещества. Исключением можно признать лишь пробы камыша озерного с очень низким содер-

жанием этого минерального элемента. Недостаточным содержанием фосфора, ниже рекомендуемого уровня в 0,4% от сухого вещества, отличаются лишь корневища обследованных водных макрофитов.

В целом результаты таких сопоставлений свидетельствуют о том, что выбор ондатрой растительных кормов в естественных условиях водоемов отнюдь не случаен. Выявленное содержание в предпочитаемых растительных кормах питательных веществ во многих случаях соответствует научно обоснованным и апробированным нормам кормления этого грызуна в условиях экспериментального разведения. В то же время не используемые ондатрой в качестве корма органы растений не настолько отличаются по содержанию питательных веществ от предпочитаемых кормов, чтобы можно было утверждать о явной непригодности их для питания. Например, в отличие от корневищ тростника, обычно поедаемых ондатрой сразу же после помещения в клетки, корневища кубышки и вахты содержат меньше сырой клетчатки и больше легко усвояемых углеводов. Побеги роголистника содержат достаточно протеина, доступных углеводов и минеральных веществ, чтобы удовлетворять пищевые потребности ондатры. Однако факты пренебрежения этих органов растений в качестве корма в условиях многочисленных экспериментов не вызывают сомнений.

Результаты исследований химического состава водных макрофитов вскрывают ряд присущих ондатре особенностей питания. В отличие от многих наземных фитофагов она поедает органы растений с низким содержанием сухого вещества и значительной насыщенностью минеральными веществами. Наиболее вероятно, что такого рода специфика питания обусловлена формированием кормовых ресурсов грызуна под влиянием свойств водной среды обитания. При выявленных различиях и даже заметном сходстве химического состава поедаемых и не поедаемых органов растений нельзя утверждать, что наблюдаемый выбор ондатрой растительного корма обусловлен только уровнем содержания в нем основных питательных веществ. Кормовые предпочтения этого грызуна проявляются, очевидно, под существенным влиянием каких-то иных особенностей химического состава водных макрофитов. Использование для удовлетворения пищевых потребностей растений из определенных систематических групп свидетельствует о более значимой роли в формировании ее пищевой специализации видовых особенностей химического состава водных макрофитов.

ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ КАК ФАКТОР ПИЩЕВОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

Наряду с веществами, обеспечивающими в процессах так называемого первичного обмена материальные и энергетические затраты на рост, развитие и размножение, растительные организмы продуцируют множество других органических соединений. В количественном выражении их наличие можно умозрительно сопоставить с существующим многообразием морфологических форм в растительном мире. Процессы синтеза, транспорта и трансформации органических ве-

ществ, специфичных в большинстве случаев определенным видам и группам растительных организмов, объединяются в настоящее время термином специализированный или вторичный обмен. Использование этого термина признается достаточно условным, так как при множестве веществ вторичного происхождения предложенные варианты их классификации не имеют всеобъемлющего обоснования. До сих пор остаются во многом дискуссионными ответы на вопросы о вероятности их синтеза и роли в обмене веществ в растительных организмах.

Из многих тысяч выявленных вторичных соединений в растениях различных систематических групп распространено, как правило, ограниченное количество присущих только им такого рода веществ. Такая закономерность послужила даже основанием для исследования различных аспектов биохимической эволюции и хемотаксономии растений. Последующее более глубокое исследование распространения и свойств продуктов специализированного обмена вскрыло их существенную роль в регуляции взаимодействия между самими растениями, между растениями и микроорганизмами, а также позволило полагать об их существенной роли в формировании отношений между растениями и животными.

Со временем вторичные метаболиты растений были признаны экологически активными ингредиентами биоценозов. В итоге биохимическая специализация в обмене веществ растений и животных стала рассматриваться в качестве критерия глобальной регуляции взаимодействия между различными видами живых существ, чему уже уделено особое внимание в экологических исследованиях (Барбье, 1978; Райс, 1978; Лукнер, 1979; Харборн, 1985; Теличенко, Остроумов, 1990). Обсуждению роли вторичных метаболитов в жизнедеятельности фитофагов посвящено даже несколько томов тематического издания «Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites», первый выпуск которого опубликован еще в 1979 г. Небезынтересны разные эволюционные аспекты этой масштабной экологической проблемы (Plant-animal interaction: evolutionary approach, 2002).

Эволюция специализированного обмена к настоящему времени достигла исключительного разнообразия в мире морских организмов, в которых по некоторым оценкам специалистов предполагается функционирование около 200 тыс. вторичных метаболитов (Стоник, 1999). Количество обнаруженных вторичных метаболитов в наземных растениях существенно меньше, но не менее разнообразно. Среди них широко распространены как достаточно простые химические соединения, например, разнообразные органические кислоты, так и сложные по молекулярному строению алкалоиды, терпены и терпеноиды, флавоны и флавоноиды, гликозиды, кумарины, сапонины и многие другие вещества (Berenbaum, 1991; Gershenson, Croteau, 1991; Hartmann, 1991; Seigler, 1991). Количество только наиболее активных по воздействию на окружающие растения организмы алкалоидов исчисляется, например, тысячами.

Из многих функциональных возможностей соединений специализированного обмена, проявляющихся в регуляции взаимодействия

между организмами в биоценозах, в данном случае логично акцентировать внимание на особенностях формирования трофических связей животных. Пояснения роли вторичных метаболитов растений в выработке химической защиты от фитофагов сводятся в основном к следующему. Продуцирование многих из них даже в небольших количествах придает растительным органам специфические вкусовые качества, заметно снижающие трофическое воздействие животных. Попадание некоторых вторичных метаболитов в животный организм может приводить к подавлению деятельности симбиотических микроорганизмов, снижению уровня переваримости некоторых важных питательных веществ, например, белков. В ряде случаев наблюдаются различной степени отравления и токсические воздействия на определенные органы. Наиболее физиологически активные вторичные метаболиты влияют на баланс гормонов, процессы нейрорегуляции и кроветворения и вызывают многие другие заметные следствия, проявление которых в значительной степени видоспецифично (Вильнер, 1974; Лукнер, 1979; Lindroth, 1988).

Продуцирование вторичных метаболитов свойственно многим представителям водной флоры континентальных водоемов, что позволяет проанализировать кормовые предпочтения ондатры и становление ее пищевой специализации с учетом именно таких особенностей химического состава водных макрофитов. Результаты предпринятого сопоставления такого рода данных свидетельствуют о том, что выбор ондатрой растительного корма в значительной мере происходит в соответствии с выявленными закономерностями глобальной регуляции взаимодействия между растениями и фитофагами.

Своеобразием химического состава среди представителей пресноводной флоры выделяются кувшинковые или нимфейные растения. Многие из них, в частности, кубышки и кувшинки продуцируют серу содержащие хинолизидиновые алкалоиды (Садыков и др., 1975). Аналогичным образом характеризуются и некоторые лютиковые растения. Представляющая их во флоре континентальных водоемов калужница болотная содержит, например, изохолиновые алкалоиды (Панов, 1975). Известные токсичные свойства вежа ядовитого, обуславливаемые спецификой обмена веществ зонтичных растений, проявляются также на примере другого водного макрофита из этого же семейства - омежника водяного (Вильнер, 1974). Значительное по величине содержание такого рода продуктов обмена, среди которых выделяются алкалоиды, гликозиды и дубильные вещества, зарегистрировано в корневищах вахты трехлистной (Чиков, 1982). Высокой концентрацией эфирных масел, а также наличием горьких гликозидов и дубильных веществ отличаются корневища аира болотного (Гаммерман и др., 1983). Многие из названных органических веществ выделены из хвоща приречного и частухи обыкновенной (Вильнер, 1974; Чиков, 1982). Впоследствии такого рода особенности химического состава водных макрофитов достаточно подробно отражены в многотомной характеристике отечественной флоры (Растительные ресурсы СССР, 1986-1993).

Отмеченные особенности химического состава водных макрофитов соответствующим образом выражаются в результатах их обследования посредством биологических тестов с простейшими организмами. Предпринятый способ исследования не очень сложен и заключается в элементарном визуальном выявлении реакций парамеций, взятых из естественных условий водоемов, на водные экстракты из растительных органов (Специвецва, Хмелевский, 1975; Таланов, Хмелевский, 1991). Реакция этих простейших на окружающую среду достоверно регистрируется по форме движения в течение определенного периода времени. С помощью парамеций, являющихся немаловажным компонентом симбиотической микрофлоры многих фитофагов, оказалась возможной и своеобразная оценка пригодности в качестве корма водных макрофитов, использованных в опытах по выявлению кормовых предпочтений ондатры и лабораторных животных.

Визуальные наблюдения проводили в течение часа через определенные промежутки времени под малым увеличением микроскопа. Регистрация результатов наблюдений начиналась с момента слияния на предметном стекле равных объемов культуры парамеций и водного экстракта из интересующих органов растений. Как водные макрофиты, так и наземные растения собраны для исследования в середине вегетационного периода. Если движение парамеций в течение часа оставалось идентичным их движению в подготовленной для опытов культуре, то оно регистрировалось как нормальное. Аномальное движение регистрировали в том случае, когда парамеции замедляли движение, начинали необычно вращаться, что в ряде случаев сопровождалось изменением формы клеток. При прекращении движения всеми одноклеточными организмами фиксировали их неподвижное состояние. Для проверки длительности нормального движения парамеций в некоторых случаях увеличивали продолжительность наблюдений до суток и более.

Как правило, парамеции быстро замедляли и прекращали движение в экстрактах из не поедаемых ондатрой органов растений. В частности, губительными для них оказались водные настои из корневищ и листьев кубышки желтой, кувшинок чистобелой и малой, вежа ядовитого, а также из корневищ вахты трехлистной и побегов роголистника погруженного, горца земноводного и хвоща приречного. В опытах с экстрактами из корневищ вежа и вахты одноклеточные полностью прекращали движение в течение первой минуты наблюдений, через 5 минут такую же картину наблюдали в опытах с экстрактами из листьев горца земноводного и сабельника болотного. Реакция на экстракты из побегов элодеи канадской, телореза обыкновенного и многих других водных растений выражалась в заметном угнетении их состояния, что проявлялось в постепенном замедлении движения и изменении формы клеток к концу периода наблюдений (табл. 10).

В то же время экстракты из хорошо поедаемых грызунами органов камышей, осок, рогозов, ежеголовника прямого и тростника обыкновенного оказались благоприятной средой для обитания парамеций. В течение часа наблюдений движение взятых для опыта простейших оставалось идентичным движению оставшихся в культуре однокле-

точных организмов. Через несколько суток численность парameций в экстрактах из корневищ с конусами нарастания рогозов и тростника, а также из стеблей и листьев ежеголовника и камышей даже неоднократно увеличивалась. Не зарегистрировано гибели парameций в течение часа наблюдений при обследовании проб рясок, многокоренника обыкновенного, побегов рдестов маленького и стеблеобъемлющего, урути колосовой и ряда других водных макрофитов.

Таблица 10. Реакция парameций на экстракты из водных макрофитов
(++ — нормальное движение, +- — аномальное движение,
— — неподвижное состояние)

Вид растения	Часть растения	Время регистрации реакции				
		1 мин.	5 мин.	15 мин.	30 мин.	60 мин.
Хвощ приречный	Стебель	++	++	++	++	—
Кубышка желтая	Корневище	++	++	+-	—	—
	Лист	++	++	+-	+-	—
Кувшинка чистобелая	Корневище	++	++	++	+-	—
	Лист	++	++	+-	+-	—
Кувшинка малая	Корневище	++	++	+-	+-	—
	Лист	++	++	+-	+-	—
Роголистник погруженный	Лист	++	++	++	+-	—
Горец земноводный	Лист	++	—	—	—	—
Сабельник болотный	Лист	++	—	—	—	—
Уруть колосовая	Лист	++	++	++	++	++
Вех ядовитый	Корневище	+-	—	—	—	—
	Лист	++	++	+-	+-	—
Омежник водяной	Лист	++	++	++	+-	+-
Вахта трехлистная	Корневище	+-	—	—	—	—
	Лист	++	++	++	++	+-
Сусак зонтичный	Стебель	++	+-	+-	+-	+-
	Лист	++	++	++	++	++
Частуха обыкновенная	Стебель	++	++	++	+-	+-
	Лист	++	++	++	++	++
Стрелолист стрелолистный	Стебель	++	++	+-	+-	+-
	Лист	++	++	++	++	++
Водокрас лягушачий	Целое растение	++	++	++	++	++
Элодея канадская	Лист	++	+-	+-	+-	+-

Таблица 10 (окончание)

Вид растения	Часть растения	Время регистрации реакции				
		1 мин.	5 мин.	15 мин.	30 мин.	60 мин.
Телорез обыкновенный	Лист под водой	++	+—	+—	+—	+—
	Лист над водой	++	++	++	++	+—
Рдест плавающий	Лист	++	++	++	++	++
Рдест стебле-объемлющий	Лист	++	++	++	++	++
Рдест маленький	Лист	++	++	++	++	++
Камыш озерный	Стебель	++	++	++	++	++
	Лист	++	++	++	++	++
Осока пузырчатая	Стебель	++	++	++	++	++
	Лист	++	++	++	++	++
Тростник обыкновенный	Корневище	++	++	++	++	++
	Лист	++	++	++	++	++
Цицания широколистная	Стебель	++	++	++	++	++
	Лист	++	++	++	++	++
Манник плавающий	Стебель	++	++	++	++	++
	Лист	++	++	++	++	++
Рогоз широколистный	Стебель	++	++	++	++	++
	Лист	++	++	++	++	++
Рогоз узколистный	Стебель	++	++	++	++	++
	Лист	++	++	++	++	++
Ежеголовник прямой	Стебель	++	++	++	++	++
	Лист	++	++	++	++	++
Ряска маленькая	Целое растение	++	++	++	++	++
Многокоренник обыкновенный	Целое растений	++	++	++	++	++

Аналогичная реакция парамеций зарегистрирована в серии таких же опытов с наземными растениями. Первоначально для обследования в середине вегетационного периода были специально отобраны не предпочитаемые для удовлетворения пищевых потребностей растительноядными млекопитающими представители разных отделов растительного мира, в частности, мхов, плаунов, папоротников, хвощей и цветковых растений. В опытах с экстрактами именно из таких растений зарегистрирована наиболее выраженная реакция простейших. В частности, водные экстракты из побегов хвоща лесного и багульника болотного полностью угнетали жизнедеятельность парамеций в течение первых 5 минут. Такой же результат в течение часа наблюдений зарегистрирован в экстрактах из вегетативных органов таких растений как кукушкин лен, лопух войлочный, вороний глаз, лютик едкий. Остались лишь слабо подвижными парамеции в экстрактах из плауна и щитовника (табл. 11).

В то же время в опытах с бобовыми и злаковыми растениями, например, клевером красным, горохом посевным, горошком мышиным,

чиной луговой, пшеницей и рожью не наблюдалось и аномального движения простейших. В экстрактах из листьев клевера, пшеницы и ржи парамеции сутками сохраняли активность и даже размножались. Это полностью соответствует известной положительной оценке их как ценных кормовых растений в отличие от растений первой группы, признаваемых издавна даже токсичными для различных животных (Ларин и др., 1956; Вильнер, 1974). Полученные таким образом результаты обследования наземных растений убеждают в объективности подхода к оценке водных макрофитов как объектов питания фитофагов.

Таблица 11. Реакция парамеций на экстракты из наземных растений
(++ — нормальное движение, +- — аномальное движение,
— — неподвижное состояние)

Вид растения	Часть растения	Время регистрации реакции				
		1 мин.	5 мин.	15 мин.	30 мин.	60 мин.
Кукушкин лен	Побег	++	++	++	+-	—
Плаун баранец	Побег	++	++	++	++	+-
Хвощ лесной	Побег	+-	—	—	—	—
Щитовник лесной	Лист	++	++	++	+-	+-
Лютик едкий	Лист	++	++	++	+-	—
Багульник болотный	Лист	++	—	—	—	—
Лопух войлочный	Лист	++	++	++	+-	—
Вороний глаз	Лист	++	++	+-	—	—
Клевер красный	Лист	++	++	++	++	++
Чина луговая	Лист	++	++	++	++	++
Горошек мышиный	Лист	++	++	++	++	++
Горох посевной	Лист	++	++	++	++	++
Пшеница	Лист	++	++	++	++	++
Рожь	Лист	++	++	++	++	++

Сопоставление результатов обследования водных макрофитов и выявления кормовых предпочтений ондатры свидетельствует о выборе ею объектов питания, обусловливаемом в большей мере видовой спецификой вторичного обмена растений. Несмотря на своеобразие химического состава камышей, осок, рогозов, ежеголовников и водных злаков большинству из них явно не свойственно продуцирование тех биологически активных вторичных метаболитов, которые продуцируют, например, нимфейные, лютиковые и зонтичные водные растения. В данном случае можно не без основания полагать, что в выработке пищевой специализации ондатры явно превалирующее значение имеют различные продукты специализированного обмена водных макрофитов.

Наиболее физиологически активными признаны алкалоиды. Их продуцируют некоторые грибы, мхи, плауны, хвощи, папоротники и цветковые растения (Hartmann, 1991). Синтез алкалоидов присущ мно-

гим произрастающим в пределах современного ареала ондатры как в Северной Америке, так и в Евразии нимфейным и лотосовым водным макрофитам. Именно это можно рассматривать одной из основных причин наблюдаемого игнорирования ею в качестве корма кубышки желтой и роголистника погруженного. Небезынтересно также отметить, что менее распространенные представители этих систематических групп, например, лотосы, бразении и кабомбы вообще не упоминаются в списках ее кормовых растений. Аналогичная ситуация характерна, очевидно, и для отношений ондатры к часто причисляемым к кормовым для нее плаунам, хвощам и папоротникам, в частности, к полушнику озерному, хвощу приречному и сальвинии плавающей.

Из цветковых растений из-за известной специфики вторичного обмена заслуживают внимания вех ядовитый, омежник водяной, вахта трехлистная, калужница болотная и частуха обыкновенная. Вех и вахта, например, благодаря синтезу физиологически активных веществ издавна используются как лекарственные растения. С учетом результатов произведенного обследования водных макрофитов к этой категории можно отнести также горец земноводный, сабельник болотный, телорез обыкновенный и элодею канадскую. Даже при формировании этими растениями обширных зарослей использование их биомассы для воспроизводства ресурсов ондатры с рассматриваемой точки зрения представляется весьма проблематичным.

Заявлять категорично о невозможности трофического использования ондатрой каких-либо водных макрофитов из-за специфики их вторичного обмена, конечно, нельзя. Вполне очевидно, что активный синтез и максимальное накопление вторичных метаболитов в различных органах растений происходят лишь в определенные сроки вегетации. По естественным причинам интенсивность вторичного обмена растений обычно существенно ниже в самом начале вегетационного периода. В такой ситуации не исключена возможность более безвредной для организма ондатры трофической утилизации точек роста и молодых побегов водных макрофитов со свойственным им синтезом физиологически активных веществ. Аналогичное положение, очевидно, характерно для северных мест произрастания таких макрофитов, что может быть объяснено закономерностью продуцирования вторичных метаболитов растениями в меньших количествах при дефиците тепла в условиях лесотундры и таежной зоны (Харборн, 1985). С учетом таких особенностей физиологии водных макрофитов отдельные упоминания, например, хвоща приречного и вахты трехлистной в числе кормовых растений ондатры на севере ее современного ареала можно признать вполне объективными.

В целом же наличие физиологически активных продуктов вторичного обмена в растениях обуславливает как случайное, так и закономерное их поедание различными животными. Специальными исследованиями установлено, что даже у диких животных иногда достаточно быстро проявляются заметные признаки отравления (Fowler, 1983; Kingsbury, 1983). В других же случаях, несмотря на выработанную адаптацию к потреблению такого рода корма, животные специализируются на потреблении отдельных растений и их органов с наименьшим содержанием ухудшающих их кормовые свойства вторичных соедине-

ний. Такая избирательность выявлена в результате исследования кормовых предпочтений многих растительноядных животных, а накапливающийся в таком плане материал подчеркивает существенную роль продуктов вторичного обмена растений в выработке у них пищевой специализации (Plant defenses..., 1991).

Небезынтересны в такой ситуации многочисленные наблюдения потребления листьев кубышки желтой другими околководными животными, в частности, речным бобром. Это явно противоречит рассматриваемому обоснованию пищевой специализации ондатры. Однако потребление продуцирующего алкалоиды водного растения сопровождается появлением подобных веществ в организме бобров. Не случайно обнаруженные у них алкалоиды были названы кастораминами, что созвучно с латинским названием рода бобров в современной систематике грызунов (Лукнер, 1979). Причина же этого явления очевидна. Бобры занимают иную экологическую нишу в континентальных водоемах и существенно отличаются от ондатры режимом питания и кормовыми предпочтениями. Пример с бобрами отнюдь не единичен. Такое явление типично для некоторых фитофагов тропических лесов (Coley, Aide, 1991).

Вторичные метаболиты своеобразно, но достаточно объективно характеризуют качество растительных кормовых ресурсов фитофагов. Следовательно, через соответствующие изменения в пищевых цепях они могут существенно влиять на состояние популяций консументов, в частности, на изменения их численности, а также структуры населения по составу особей с выраженной толерантностью к тем или иным продуктам специализированного обмена растений. Наряду с этим высказываются оригинальные предположения о возможном использовании животными такого рода растительных ингредиентов в качестве естественных средств профилактики и лечения ряда инфекционных заболеваний и противодействия паразитам. Научная разработка такого рода теоретических на первых взгляд проблем на примере использования конкретных биологических ресурсов может иметь существенное значение для практики охотничьего и лесного хозяйства. Осознание перспектив такого рода исследований исходит из обобщения и анализа многочисленных разрозненных научных материалов (Скопин, 2003).

В целом же результаты наблюдений за выбором ондатрой растительных кормов и итоги обследования водных макрофитов посредством биологических тестов позволяют более объективно представить основные факторы формирования ее пищевой специализации.

Вполне очевидно, что кормовые предпочтения ондатры определяются не столько уровнем содержания в избирательно поедаемых растительных органах питательных веществ, сколько их доступностью. Одним из существенных препятствий для получения необходимых элементов питания можно рассматривать особенности химического состава водных макрофитов, которые формируются в результате специфического для растительных организмов вторичного обмена. Именно наличие физиологически активных вторичных метаболитов, ухудшающих вкусовые качества растений и негативно воздействующих на организм грызуна можно рассматривать одним из ведущих факторов в выборе

растительных объектов для удовлетворения пищевых потребностей.

Обычно в близких по происхождению и систематическому положению растениях с выраженным специализированным обменом содержится целый ряд только им свойственных вторичных соединений и их предшественников по синтезу. Это позволяет предполагать о более широком распространении интересующих вторичных метаболитов среди водных макрофитов определенных систематических групп, в том числе и в еще не обследованных с такой целью водных растениях. В такой ситуации логично обосновывается подход к оценке ресурсов растительных кормов ондатры с учетом хемотаксономических параметров водных макрофитов. В частности, проблематично утверждать о существенной трофической ценности цветковых водных растений из таких семейств как нимфейные, лютиковые, зонтичные и частуховые, а также водных форм плаунов, хвощей и папоротников, многим представителям которых свойственно продуцирование физиологически активных вторичных метаболитов. Наиболее достоверной можно признать оценку в качестве кормовых для ондатры ресурсов осоковых, рогозовых и злаковых водных макрофитов. Результаты обследования представителей именно этой группы водных растений посредством биологических тестов полностью подтверждают их трофическое предпочтение ондатрой. Специфику вторичного обмена водных макрофитов можно не без основания рассматривать в качестве одной из основных предпосылок избирательности воздействия ондатры на растительность континентальных водоемов (Чашухин, 1987).

Своеобразным доказательством такому заключению служат систематизированные Н.С. Гаевской (1966) сведения о трофическом использовании водных макрофитов обитателями пресных водоемов. В частности, небольшое количество потребителей растительной массы кувшинковых или нимфейных растений представлено в основном беспозвоночными животными. Совершенно иная ситуация прослеживается на примере осоковых, рогозовых и злаковых растений. Список консументов корневищ и листьев тростника обыкновенного включает уже 85 видов, среди которых десятки видов рыб, птиц и млекопитающих. В результате такого непредвзятого анализа без учета особенностей вторичного обмена водных макрофитов еще тогда было выражено особое сомнение в трофической ценности многих развивающихся в толще воды макрофитов. Необычайно малым, например, в питании гидробионтов было определено значение элодеи канадской. На настоящий момент такая ситуация представляется вполне закономерной. При обследовании побегов этого растения посредством биологических тестов уже в течение первых пяти минут отмечена выраженная реакция парамеций, свидетельствующая о высокой физиологической активности продуктов вторичного обмена.

Необходимо еще раз обратить внимание на закономерность избирательного воздействия ондатры на определенные органы водных растений. Целенаправленное потребление для удовлетворения пищевых потребностей во время вегетационного периода базальных подводных частей стеблей и листьев гидрофитов, а также их корневищ с развивающимися побегами, логично объяснимо следующими обстоятельствами. В этих

частях растений необходимые питательные вещества наиболее доступны для грызуна, так как значительная часть их находится в виде транспортируемых, а, следовательно, более легко усвояемых фракций. Наряду с этим именно в этих частях растений питательным веществам в меньшей мере сопутствуют другие многочисленные соединения, выполняющие специфические функции в других органах, например, обеспечивающие сложные процессы фотосинтеза в надводных стеблях и листьях.

В итоге ондатра логично рассматривать как уникальный вид, воспользовавшийся в пищевой специализации возможностью снижения затрат энергии на извлечение питательных веществ из растительных тканей. Во избежание затрат на утилизацию и возможную детоксикацию разнообразных веществ, не являющихся жизненно необходимыми продуктами обмена в организме млекопитающих, она предпочитает не использовать для удовлетворения пищевых потребностей фотосинтезирующие и насыщенные вторичными метаболитами органы водных макрофитов. Необходимо особо отметить, что такого рода снижение энергетических затрат на питание реализовано ондатрой при переходе к околоводному образу жизни. Этим она существенно отличается от многочисленных наземных грызунов, не имеющих возможности выработки столь своеобразной пищевой специализации.

ЗНАЧЕНИЕ ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ВЫБОРЕ МЕСТ ОБИТАНИЯ

Формирование кормовых ресурсов ондатры в водной среде явно свидетельствует об обусловленности этого процесса свойствами поверхностных вод, определяющими ход продукционных процессов в континентальных водоемах. Из множества характеристик водной среды в данном случае логично обратить внимание на такие, которые в наибольшей мере способствуют развитию сообществ из предпочитаемых ондатрой для удовлетворения пищевых потребностей растений и животных. На целесообразность выявления роли этих факторов указывают многочисленные факты безрезультатного искусственного расселения ондатры, причины которого долгое время оставались непонятными (Лавров, 1957). Именно избирательное заселение водоемов послужило поводом для сравнения геоботанических и гидрохимических параметров водных систем с явно различающимися результатами вселения иноземных грызунов.

Первоначально проанализирована конкретная ситуация в бассейне реки Чепцы на востоке Кировской области. Неоднократные попытки заселить ондатрой обширную систему проточных пойменных водоемов этой реки оказались безуспешными. Результаты таких экспериментов на озере Верхнем Роговском были всегда одинаковы. Отловленные в пределах области грызуны в течение несколько суток покидали место выпуска. Они не образовывали поселений и на соседних водоемах. Несмотря на возможность сооружения нор и хаток и обилие водной растительности эти водоемы в начале лета явно игнорировались ондатрой для обитания. Доказательством такого положения можно было рассматри-

вать неоднократные визуальные наблюдения мигрирующих через пойменные водоемы ондатр в весенний период.

В то же время на левобережье Чепцы в сооруженных на малых реках прудах сформировались устойчивые поселения этих грызунов. Следует особо заметить, что произошло это естественным образом без намеренного переселения зверьков из других водоемов. Расположение некоторых прудов в пределах населенных пунктов сопровождалось явным влиянием на новых обитателей многочисленных факторов беспокойства, источником которых была хозяйственная и рекреационная деятельность местного населения. Однако иноземные грызуны десятилетиями сохраняли приверженность к, очевидно, не лучшим местам обитания.

По результатам визуальных наблюдений сразу же выяснилось, что заселенные и не заселяемые ондатрой водоемы существенно различаются составом водных фитоценозов. В местах ее обитания доминировали осоки, камыши лесной и озерный, уруть колосовая и элодея канадская. Типичными для мелководий на этих водоемах были рогоз широколистный, ежеголовник прямой, стрелолист стрелолистный. На озере Верхнем Роговском на мелких участках преобладали осоки и хвощ приречный, а на более глубоких местах телорез обыкновенный, вахта трехлистная, сабельник болотный, кубышка желтая. В безветренную погоду на озерном плесе формировались скопления многокоренника обыкновенного. Наличие на озере небольших по площади зарослей камыша озерного, рогоза широколистного, элодеи канадской и стрелолиста свидетельствовало лишь о частичном сходстве видового состава растительности сравниваемых водоемов.

Также по результатам глазомерной оценки можно было без сомнения утверждать, что по степени развития водных фитоценозов явно выделялись пойменные озера, среди которых в качестве опытного водоема и было выбрано озеро Верхнее Роговское. В небольших по размерам озерах площадь зарослей водных макрофитов в летний меженный период превышала площадь свободных от растительности плесов. В отличие от этого заселенные ондатрой пруды характеризовались обычно наличием неширокой полосы прибрежных зарослей водных растений. В то же время сравниваемые водоемы не различались существенно по наличию пригодных для сооружения убежищ мест. Некоторые пойменные водоемы, например, были заселены речными бобрами, не покидающими места обитания даже в период весенних половодий.

В период летней межени из заселенного ондатрой пруда на реке Володихе и из озера Верхнего Роговского были взяты пробы воды для гидрохимического анализа. Забор проб осуществлен в трехкратной повторности с глубины 0,5 м во время устойчивой погоды без осадков и преобладания в дневные часы солнечной инсоляции. Различия между пробами воды были заметны сразу же по итогам доступных наблюдений. В частности, озерные воды выделялись специфичным желтым цветом. Вода в пруду была явно прозрачней и не имела типичного болотного запаха. Результаты визуального обследования подтверждены пятикратными различиями в результатах лабораторного определения цветности вод из сравниваемых водоемов. Неоднократными также оказались различия и по многим другим результатам проведенного

анализа.

При выявленных средних значениях рН в 7,3 и 6,8 воды не заселяемого ондатрой водоема отличались кислой реакцией среды. Общая жесткость и щелочность вод в них оказались в 2-3 раза ниже. Насыщенность растворенными минеральными веществами составила в среднем 98 мг/л, что более чем вдвое меньше значения в 219 мг/л, характеризующего воды из мест обитания грызуна. На примере вод из не заселяемого водоема зарегистрированы неоднократно более высокие показатели перманганатной окисляемости и химического потребления кислорода. С учетом этого при очень низком биологическом потреблении кислорода всего лишь на уровне в 1,9 мг O_2 /л можно было заранее полагать о явном угнетении микробиологических процессов в данном водоеме. Не удивительно, что среднее содержание в них сапрофитных микроорганизмов при температуре в 22° С оказалось почти десятикратно меньшим, едва превысив уровень в 500 шт./мл. Аналогичные различия проявились при нагревании проб воды до температуры в 37° С. В такой ситуации среднее количество микробов снизилось до уровня в 30 шт./мл, но в водах из мест обитания ондатры оно осталось также многократно большим - 370 шт./мл.

По угнетению микробиологических процессов в не заселяемом ондатрой водоеме можно судить более объективно о специфике происходящих в нем биологических явлений. Следствием дефицита сапрофитных микроорганизмов можно рассматривать мощное накопление органических веществ в виде толстого слоя ила и значительных по величине площади и биомассы растительных остатков в начале вегетационного периода. Разным оказалось и насыщение вод растворенными органическими веществами. Среднее их содержание в профильтрованных пробах воды из озера Верхнего Роговского составляло около 68% от уровня содержания минеральных веществ. В то время как в профильтрованных пробах воды из мест обитания ондатры на реке Володихе - не более 37%. О тенденции накопления недоокисленных органических соединений в озерных водах свидетельствуют и высокие показатели химического потребления кислорода. Это особенно заметно при сравнении этих гидрохимических параметров вод из обоих обследованных водоемов - 56,8 и 12,0 мг O_2 /л. Специфика характеризующихся таким образом продукционных процессов в не заселяемом ондатрой водоеме определяется, очевидно, кислой реакцией водной среды и низкой концентрацией растворенных биогенных минеральных веществ.

Очевидной причиной неудач в попытках заселить ондатрой пойменное озеро Верхнее Роговское можно рассматривать недостаток предпочитаемых ею кормовых растений. Это типично практически для всех озер на данном участке поймы реки Чепцы. Во второй половине вегетационного периода в этих водоемах преобладают как по занимаемой площади, так и по биомассе заросли водных макрофитов, которые вряд ли можно рассматривать в качестве предпочитаемых кормовых ресурсов для обитания грызуна. Это известные содержанием биологически активных вторичных метаболитов хвощ приречный, кубышка желтая, вахта трехлистная, сабельник болотный. Труднодоступными для ондатры логично рассматривать и обширные заросли телореза обык-

новенного. Привлекательными для нее могут быть лишь осоки, но они занимают самые мелкие прибрежные участки водоемов, промерзающие зимой и потому бесперспективные в качестве долговременных кормовых ресурсов. Значительная часть образующейся за теплый период года биомассы водных макрофитов не используется консументами и пополняет донные иловые отложения. Не вызывает сомнений, что такой естественный ход продукционных процессов в этом водоеме обуславливает формирование значительной по величине растительной биомассы, но не обеспечивает формирования необходимых для благополучного обитания ондатры пищевых цепей.

Процессы образования и утилизации органического вещества в заселенном ондатрой пруду на реке Володихе происходят, очевидно, совсем по-другому. Не столь масштабное развитие зарослей водных макрофитов наблюдается на фоне значительно более высокой насыщенности вод растворенными минеральными веществами. Однако явно преобладающая часть растительной биомассы формируется предпочитаемыми ондатрой высшими растениями - осоками, камышами, ежеголовником, рогозом. В деструкции и утилизации такой растительной биомассы принимает участие многократно большее количество макро и микроорганизмов, вследствие чего в водоеме не так активно накапливается ил. Появление ондатры и образование ею устойчивых поселений в таком водоеме воспринимается вполне естественным явлением, так как в данном случае невозможно отрицать преопределяющих это экологических предпосылок.

По результатам первоначального сравнения состава вод заселенного и не заселяемого ондатрой водоемов можно уже не без основания полагать, что возможности ее обитания могут быть во многом обусловлены гидрохимическими факторами, преопределяющими специфику продукционных процессов в водоемах. Логичным в такой ситуации воспринимается намерение дальнейшего и уже более целенаправленного анализа результатов искусственного расселения чужеземного вида.

Чтобы убедиться в объективности замеченной взаимосвязи, произведено обследование вод еще из двух водоемов, относящихся к разным водным системам и также различающихся по результатам вселения в них ондатры. В этом случае точно таким же образом произведен сбор проб воды, но для сравнения выбор интересующих характеристик был конкретизирован лишь показателями общей жесткости вод и насыщенности их растворенными минеральными веществами и сапрофитными микроорганизмами.

При сравнении результатов обследования прудов, расположенных в Свечинском и Кирово-Чепецком районах на западе и в центре области, выявлены такого же рода различия. Общая жесткость вод не заселяемого ондатрой пруда в Свечинском районе зарегистрирована в 2,8 мг-экв/л при концентрации растворенных минеральных веществ около 0,1 г/л. Воды из мест ее постоянного обитания на прудах реки Юльченки в Кирово-Чепецком районе отличались неоднократно более высокими значениями этих показателей. Средние показатели общей жесткости — 5,2 мг-экв/л, а насыщенности растворенными минеральными веществами - 0,3 г/л. В значительной степени неодинаковыми оказались результаты

подсчета концентрации сапрофитных микроорганизмов при температуре 22° С - 300 и 3200 шт./мл. Однако в данном случае, несмотря на явные существенные различия в составе вод обследованных водоемов, утверждать о значимых различиях в составе водных фитоценозов было уже проблематично.

Следует принципиально заметить, что в фитоценозах не заселяемого ондатрой пруда доля предпочитаемых ондатрой кормовых растений в виде осок и камыша озерного была отнюдь не малой. Именно наличие широких прибрежных зарослей этих водных макрофитов послужило поводом для двух попыток вселения ондатры в данный водоем. Места обитания грызунов на реке Юльченке изобиловали рогозами широколистным и узколистным, камышом озерным, осоками. Среди этих зарослей часто встречались ежеголовник прямой и стрелолист стрелолистный. В целом доля предпочитаемых кормовых растений в фитоценозах этого водоема была также явно высокой. Заключение по результатам предпринятого обследования водоемов было очевидным - заселение ондатрой прудов на реке Юльченке было отнюдь не случайным явлением.

Последующее сравнение характеристик водной среды заселенных и не заселяемых ондатрой водоемов представляло уже явно практический интерес. Целесообразность масштабного соотнесения результатов ее искусственного распространения с особенностями состава поверхностных вод уже не вызвала сомнений. Проблематичным оставался выбор параметров для сравнения. Из всего многообразия характеристик наполняющих континентальные водоемы вод в первую очередь обращено внимание на критерии, отражающие ход продукционных процессов в водоемах. Формирование достаточных для благополучного обитания ондатры условий определяется в значительной мере развитием сообществ из предпочитаемых ею для удовлетворения пищевых потребностей водных растений и животных.

Перспективными в этом плане могли быть разные индикаторы микробиологических процессов, так как именно жизнедеятельность микроорганизмов во многом отражает свойства водной среды, благоприятствующие развитию отдельных групп растений и животных. В клетках бактерий, представляющих собой одно из первичных звеньев многих пищевых цепей, заключено немалое количество минеральных и органических веществ. При содержании в 1 мл 1 млн. бактерий водная среда оказывается уже изрядно насыщенной вовлеченными в продукционные процессы биогенными элементами. В таком случае, например, в летний период в водоеме глубиной 2 м в толще воды под поверхностью в 1 га будет содержаться примерно 4 т азота и 10 т углерода (Сагитдулаев, 1986). Причем в таком виде эти жизненно необходимые элементы уже практически доступны большинству многоклеточных потребителей органического вещества.

Использование для исследований данной гидробиологической характеристики весьма проблематично, так как содержание бактерий в единице объема водной среды существенно варьирует в зависимости от температуры и освещенности. Точное количественное определение концентрации микроорганизмов требует применения специального

оборудования и исключает продолжительное хранение взятых проб воды. Однако в данной ситуации некоторые закономерности жизнедеятельности водных одноклеточных организмов заслуживают особого внимания. В частности, микробиологические процессы менее разнообразны и интенсивны в водоемах со слабой насыщенностью вод растворенными минеральными веществами (Константинов, 1986; Алимов, 1989). Содержание же растворенных солей в поверхностных водах более стабильно, что особенно характерно для меженных периодов.

К выбору для сравнительного анализа характеристики насыщенности поверхностных вод растворенными минеральными веществами склоняет еще одно важное обстоятельство. Специфика растворимости природных минеральных соединений определяет постоянство состава преобладающих лишь в разных соотношениях в поверхностных водах ионов, в частности, катионов кальция, магния, натрия и калия и гидрокарбонатных, сульфатных и хлоридных анионов солей этих металлов. Такая естественная закономерность позволяет классифицировать большинство поверхностных и подземных вод по минеральному составу и, как правило, достаточно полно характеризовать особенности их территориального распределения. Именно поэтому количество растворенных минеральных веществ в единице объема воды давно рассматривается в качестве критериев минерализации и солености важнейшими характеристиками природных поверхностных вод и эти критерии включены практически во все гидрохимические справочники (Алекин, 1970).

Выбор этого параметра представляется перспективным и с учетом выявленной специфики химического состава предпочитаемых ондатрой в качестве корма водных макрофитов. В частности, ранее отмеченное (табл. 7) повышенное содержание в них минеральных веществ в сравнении с наземными кормовыми растениями позволяет полагать о преимущественном образовании достаточных для обитания иноземных грызунов растительных ресурсов только в водоемах без дефицита растворенных биогенных минеральных элементов. В том, что именно водная среда предопределяет насыщение поедаемых ондатрой органов водных макрофитов минеральными веществами, убеждают результаты специальных наблюдений.

В ряде случаев заросли гидрофитов на мелководьях оказываются летом обсохшими, с расположением корневой системы лишь во влажном грунте. В такой ситуации появляется возможность для сравнения минерального состава одинаковых по размерам проб базальных частей растений из обсохших зарослей и зарослей из водоемов с постоянным уровнем воды. Для сравнения были использованы пробы базальных частей стеблей рогозов узколистного и широколистного и камыша лесного. В результате выявлены существенные различия в содержании минеральных веществ, что явно зависело от расположения интересующих органов растений относительно среды произрастания. В расположенных под водой базальных частях стеблей рогозов содержание минеральных веществ было значительно выше, чем в этих же органах растений из обсохших зарослей. При меньшем размере различий аналогичная

ситуация оказалась характерна и для проб камыша лесного. Отмеченный максимум таких различий превышает уровень в 5% (табл. 12). Такой уровень концентрации минеральных веществ не характерен для многих наземных растений. В то же время расположенные в воздушной среде апикальные части листьев этих растений не отличались столь явно содержанием минеральных веществ.

Таблица 12. Содержание минеральных веществ (в % от абс. сух. вещ.) в кормовых растениях при водном и наземном произрастании в середине вегетационного периода.

Вид растения	Часть растения	Минеральные вещества	Водное произрастание	Наземное произрастание
Рогоз широколистный	Базальная часть стебля	Зола	23,02±0,62	17,85±0,86
	Апикальная часть листа	— " —	6,64±0,06	7,14±0,13
	Базальная часть стебля	— " —	15,10±0,18	9,77±0,51
Рогоз узколистный	Апикальная часть листа	— " —	5,13±0,10	7,08±0,14
	Базальная часть стебля	— " —	13,77±0,29	12,72±0,21
	Апикальная часть листа	— " —	6,36±0,25	6,48±0,15
Рогоз широколистный	Базальная часть стебля	Кальций	2,12±0,06	2,33±0,07
	Апикальная часть листа	— " —	1,24±0,14	1,60±0,09
	Базальная часть стебля	— " —	1,08±0,04	1,84±0,13
Рогоз узколистный	Апикальная часть листа	— " —	0,87±0,05	1,46±0,08
	Базальная часть стебля	— " —	0,59±0,08	0,83±0,09
	Апикальная часть листа	— " —	0,53±0,05	0,63±0,04
Рогоз широколистный	Базальная часть стебля	Фосфор	0,95±0,06	0,64±0,08
	Апикальная часть листа	— " —	0,45±0,01	0,41±0,03
	Базальная часть стебля	— " —	0,97±0,03	0,30±0,01

Таблица 12 (окончание)

Вид растения	Часть растения	Минеральные вещества	Водное произрастание	Наземное произрастание
Рогоз широколиственный	Базальная часть стебля	Зола	23,02±0,62	17,85±0,86
	Апикальная часть листа	-- "	0,46±0,01	0,33±0,03
Камыш лесной	Базальная часть стебля	-- "	0,81±0,08	0,71±0,06
	Апикальная часть листа	-- "	0,33±0,05	0,25±0,03
Рогоз широколиственный	Базальная часть стебля	Калий	13,25±0,42	5,25±0,27
	Апикальная часть листа	-- "	3,28±0,12	5,89±0,07
Рогоз узколиственный	Базальная часть стебля	-- "	7,15±0,32	3,06±0,17
	Апикальная часть листа	-- "	2,21±0,15	3,04±0,14
Камыш лесной	Базальная часть стебля	-- "	8,53±1,68	5,58±0,35
	Апикальная часть листа	-- "	2,72±0,36	2,58±0,21
Рогоз широколиственный	Базальная часть стебля	Натрий	2,01±0,16	1,45±0,14

Выявлены существенные различия и в содержании отдельных минеральных элементов. В частности, насыщенность фосфором, калием и натрием подводных частей стеблей зарегистрирована также на более высоком уровне. На примере рогозов прослеживаются более чем дву-

кратные различия в содержания калия. Лишь концентрация кальция, наоборот, оказалась выше в базальных частях стеблей из обсохших зарослей. Наблюдаемое положение, очевидно, характерно в целом и для других гидробионтов. В результате можно утверждать о ведущей роли водной среды в формировании минерального состава кормов ондатры, а главное - убедиться в объективности выбора индикатора, отражающего пригодность водоемов для ее обитания.

В подтверждение этому можно привести результаты и других наблюдений. В частности, на примере европейских водоемов достоверно установлено, что рогозовые и злаковые водные макрофиты не образуют развитых сообществ с большой биомассой в слабоминерализованных водах (Duarte et al., 1986). Если насыщенность водных макрофитов неорганическими веществами является для них действительно жизненно необходимой, то вполне естественно полагать об ограничении их развития в водной среде с дефицитом или недоступностью растворенных биогенных минеральных элементов.

Такая же ситуация прослеживается и на примере развития сообществ из предпочитаемых ондатрой кормов животного происхождения - двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Эти беспозвоночные обладают увеличивающейся с возрастом раковинной, основу состава которой составляют минеральные вещества. Общеизвестно, что их обитание существенно лимитируется в водоемах с низким содержанием доступных для обменных процессов растворенных минеральных веществ (Жадин, 1952). Правомерны, очевидно, такие же суждения и в отношении формирования сообществ многих других кормовых объектов ондатры, так как в целом для развития мелких гидробионтов прослеживается зависимость, отражающая меньшую продуктивность их цепей питания в агалинных водоемах (Карпевич, 1975; Алимов, 1989).

С учетом рассмотренных обстоятельств было предпринято более широкое и целенаправленное обследование мест обитания ондатры и не заселяемых ею водоемов в условиях различных природных зон. В периоды летней межени собраны пробы поверхностных вод, в которых стандартными методами определено содержание минеральных и органических веществ (Унифицированные методы..., 1973). Особое внимание уделено сравнению изменчивости концентрации растворенных минеральных соединений в профильтрованных пробах вод из различающихся по результатам расселения ондатры водоемов.

Наиболее логичным было продолжение работ на территории Кировской области, где многочисленные места безрезультатного искусственного расселения ондатры были достоверно известны. В результате установлено, что воды из не заселяемых ею водоемов отличаются заметным дефицитом растворенных минеральных веществ - всего лишь на уровне в 0,088 г/л. Иными оказались результаты анализов проб воды из мест обитания ондатры с наиболее высокой плотностью населения. Среднее содержание растворенных минеральных веществ в этом случае зарегистрировано свыше 0,2 г/л (табл. 13). Выявленные различия оказались характерными вне зависимости от происхождения и расположения обследованных водоемов. Нетрудно было заметить, что устойчивые поселения иноземного грызуна оказались приуроченными к

зонам формирования наиболее минерализованных поверхностных вод, в частности, в пределах Вятских и Северных Увалов. По различиям в видовом составе водных фитоценозов не всегда можно было утверждать о непригодности обследованных водоемов для обитания зверька.

Таблица 13. Содержание минеральных и органических веществ (г/л) в пробах воды из заселенных (n=51) и не заселяемых (n=43) ондатрой водоемов в период летней межени

Расположение водоемов	Заселенные водоемы		Не заселяемые водоемы	
	Минеральные вещества	Органические вещества	Минеральные вещества	Органические вещества
Архангельская обл.	0,303±0,114	0,057±0,011	0,021±0,007	0,043±0,003
Якутия	0,116±0,036	0,110±0,018	0,041±0,004	0,089±0,006
Кировская обл.	0,221±0,013	0,060±0,005	0,088±0,006	0,054±0,006
Рязанская обл.	0,163±0,022	0,045±0,004	0,081±0,012	0,082±0,011
Горьковская обл.	0,168±0,018	0,074±0,009	0,087±0,018	0,049±0,002
Новосибирская обл.	0,421±0,132	0,168±0,030	0,063±0,002	0,072±0,011
Туркмения	2,286±0,861	0,154±0,048	—	—

Такая же ситуация выявлена при обследовании водоемов на территории бывшей Горьковской и Рязанской областей. Разница в средних уровнях содержания растворенных минеральных веществ в водах заселенных и не заселяемых ондатрой водоемов в данном случае оказалась также двукратной. Значения анализируемых гидрохимических характеристик местообитаний ондатры существенно превышали уровень в 0,1 г/л. Она заселила самые разнообразные водоемы - малые реки, пруды, озера, мелиоративные каналы. В то же время попытки вселения ее в некоторые из таких же по происхождению водоемов оказались безуспешными.

Пробы воды из заселенных и не заселяемых ондатрой рек и озер на территории Архангельской области также различались по рассматриваемому признаку. Результаты исследований на территории этой области примечательны тем, что удалось собрать и проанализировать пробы воды из мест первых выпусков иноземных грызунов на территории бывшего СССР, осуществленных в конце 20-х - начале 30-х гг. прошедшего столетия. Среднее содержание растворенных минеральных веществ в водах Большого и Малого Слободских озер зарегистрировано всего лишь около 0,07 г/л. При выборочном обследовании нескольких участков водоемов не замечено никаких следов обитания ондатры.

По результатам визуальных наблюдений на озере Малом Слободском невозможно было утверждать о преобладании предпочитаемых этим грызуном кормовых растений. С рассматриваемой точки зрения представляется вполне закономерной отмеченная Б.Т. Семеновым (1950) малая эффективность мероприятий по искусственному расселению иноземного грызуна в этой системе водоемов. Выбор мест для искусственного расселения ондатры был явно ошибочным.

В пределах лесной зоны обследован ряд водоемов в Центральной Якутии. В результате также установлена приуроченность обитания ондатры к водоемам с более высоким содержанием растворенных минеральных веществ. Среднее их содержание в пробах воды из мест ее обитания оказалось выше уровня в 0,1 г/л. Причем это оказалось характерным на фоне высокой насыщенности вод всех обследованных водоемов растворимыми органическими соединениями. Результаты даже выборочного обследования водоемов свидетельствуют, что гидрохимические условия формирования поверхностных вод в этом регионе отличаются явным своеобразием.

Особый интерес представляют итоги исследований в пределах лесостепной зоны, для территории которой совсем не характерно распространение слабоминерализованных поверхностных вод. В пределах Чановского района Новосибирской области по указанию местных охотников были обследованы водоемы, бесперспективные для промысла из-за непостоянства обитания в них ондатры. Первоначально это представлялось очень странным явлением, так как доминирующим видом растительности в них был тот же тростник обыкновенный, что и изобилует в местах постоянного обитания грызуна. Несмотря на явное сходство обследованных водоемов по составу водных фитоценозов насыщенность вод растворенными минеральными веществами оказалась существенно не одинаковой. При средней солености вод из мест наиболее результативного промысла на уровне около 0,4 г/л воды из озер с непостоянным обитанием ондатры характеризовались низкими значениями этого показателя всего лишь около 0,06 г/л.

В данном случае одной из основных причин столь специфичного распределения ресурсов ондатры логично рассматривать возможные различия в продукционных процессах в водоемах. Об этом объективно свидетельствует высокая насыщенность вод незаселенных грызуном озер органическими веществами при низком содержании в них биогенных минеральных элементов. Сдерживание утилизации органического вещества в такой ситуации, очевидно, можно оценивать как признак формирования в водоеме системы пищевых цепей, не соответствующей в полной мере благоприятному обитанию ондатры даже при наличии фитоценозов из предпочитаемых кормовых растений. При возможности выбора из многочисленных водоемов грызуны предпочли для обитания озера, для вод которых не характерен дефицит растворенных минеральных веществ. В ситуации непостоянного обитания ондатры в слабоминерализованных водоемах остается небезынтесной, конечно, и роль факторов, связанных с регулярной циркуляцией в этой местности инфекционных заболеваний многочисленных наземных грызунов.

В 1980 г. предпринято переселение ондатры из водоемов Краснодарского края в систему водоемов вдоль Каракумского канала в Туркмении. Многолетняя фильтрация вод из искусственного водотока способствовала образованию многочисленных изолированных и порой близко расположенных озер, в которых быстро сформировались значительные по площади и биомассе заросли тростника обыкновенного. Именно этим был обусловлен интерес к хозяйственному использованию образовавшихся в районе Келифского Узбоя водоемов для разведения

ондатры. Последующее за выпуском иноземных грызунов их естественное распространение происходило в основном в пределах водоемов, расположенных в непосредственной близости от канала. Озеро Пенджек, например, значительное по площади, но наиболее удаленное от канала грызуны в течение нескольких лет так и не заселили самостоятельно. По непонятным причинам они не воспользовались поросшими тростником понижениями между водоемами, что во многих других случаях не представляло препятствий для их расселения.

По результатам анализа проб воды из расположенных вдоль канала водоемов выявлена очень интересная с рассматриваемой точки зрения ситуация. Постоянные поселения ондатры сформировались преимущественно в солоноватых водоемах со средней соленостью вод около 2 г/л. Озеро Пенджек, в водах которого содержание растворенных минеральных веществ зарегистрировано свыше уровня 6 г/л, заселено лишь после искусственного вселения грызунов. Через несколько лет выяснилось, что основные ресурсы иноземного вида оказались сосредоточенными в водоемах лишь в непосредственной близости от заполненного круглогодично пресными водами Каракумского канала. Следовательно, и в данном случае на примере расположенной в пустынной зоне системе водоемов можно утверждать, что в формировании подходящих для ондатры условий обитания существенная роль принадлежит процессам, определяющим уровень насыщения водной среды растворенными минеральными веществами.

Особенности расселения иноземного грызуна в пустынных водоемах представляют также немаловажный интерес в связи со следующими обстоятельствами. Обычно избыток растворенных минеральных соединений лимитирует развитие сообществ типичных для пресных и солоноватых вод животных и растительных организмов. Ситуация примечательна и тем, что по отношению к фактору солености верхней границей нормы реакции для многих пресноводных организмов и нижней границей толерантности для многих галофильных форм является так называемая критическая соленость в пределах 5-8 г/л (Хлебович, 1972). В связи с этим логично полагать, что в водоемах с такой насыщенностью вод растворенными минеральными веществами ограничивается формирование и изменяется качество кормовых ресурсов ондатры. Нельзя исключать, например, что именно этим обусловлено преимущественное естественное ее расселение в районе Келифского Узбоя только в пресных и слабосоленоватых водоемах.

Об этом же свидетельствуют результаты наблюдений за естественно сложившимся распределением ресурсов ондатры в водных системах с большим интервалом значений солености заполняющих их вод. В частности, Р. Реймовым (1962) на примере водоемов дельты Амударьи и побережья Аральского моря отмечено, что при широком распространении по системам пресных и солоноватых водоемов ондатра значительно реже встречается в засоленных озерах. При обследовании расположенных в таких водоемах поселений ондатры зарегистрирована и наиболее высокая постэмбриональная смертность молодняка. Таковы же итоги неоднократных аэровизуальных наблюдений на маршах атлантического побережья США, свидетельствующие о наименьшей

приуроченности поселений ондатры к водоемам с соленостью вод свыше 20 г/л (Palmisano, 1972).

В целом рассматриваемая ситуация не противоречит общепризнанным в экологии биоэнергетическим концепциям. Свойственная каждому виду экологическая ниша характеризуется спецификой формирования структуры пищевых цепей и потоков через них энергии, обеспечивающих виду устойчивое положение в биоценозах. В данном случае в отношении водных биоценозов это объяснимо тем, что сообщества гидробионтов менее разнообразны и продуктивны в агалинных и засоленных водоемах. Из-за неразрывной связи с водной средой обитания ондатра вряд ли может быть исключением из этой экологической закономерности.

Выявленные в условиях различных природных зон различия в химическом составе вод из мест обитания ондатры и не заселяемых ею водоемов свидетельствуют, что выбор ею водоемов для обитания определяется не только степенью развития водных фитоценозов. Своеобразным критерием, отражающим возможность формирования наиболее приемлемых для ее обитания кормовых ресурсов, можно рассматривать обуславливающую течение продукционных процессов насыщенность вод растворенными минеральными соединениями. На основании этого можно более обоснованно проанализировать особенности и возможности территориального распространения иноземного вида в зависимости от специфики минерализации поверхностных вод.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЗА ПРЕДЕЛАМИ ЕСТЕСТВЕННОГО АРЕАЛА

Околоводный образ жизни ондатры изначально предопределяет возможности ее преимущественного распространения в пределах территорий с обилием поверхностных вод. Наблюдаемая избирательность заселения ею водоемов свидетельствует, что экологические предпосылки для образования устойчивых поселений даже в пределах однотипных ландшафтов при наличии водоемов с развитыми фитоценозами могут существенно различаться. Значимая роль в формировании продукционных процессов в континентальных водоемах насыщения вод биогенными минеральными веществами позволяет целенаправленно рассмотреть особенности распространения ондатры за пределами естественного ареала в зависимости от такого рода экологических закономерностей.

К настоящему времени достаточно подробно исследованы специфика и отличия минерализации поверхностных вод в пределах различных природных зон на территории разных материков и островов. В частности, это очень показательно демонстрируется на примере наиболее детально изученной ситуации на европейской территории бывшего СССР (Воронков, 1970). В данном случае большего внимания заслуживают воды почвенно-грунтового происхождения, наполняющие водоемы в периоды летней межени, когда продукционные процессы в водных биоценозах наиболее активны. В тундре и лесотундре минерализация этих

вод регистрируется в основном в пределах 0,03-0,08 г/л. В направлении лесостепной и степной зон она заметно возрастает до значений 0,35-1,0 г/л. В пределах лесной зоны минерализация поверхностных вод существенно варьирует. На этой огромной по площади территории широко распространены как слабоминерализованные поверхностные воды с содержанием растворенных минеральных веществ менее 0,1 г/л, так и воды без дефицита содержащихся в них биогенных минеральных соединений.

Такие закономерные различия далеко не всегда обусловлены обилием или спецификой расположения поверхностных вод. Большее значение имеет влияние солнечной инсоляции и развитие почвообразовательных процессов, вследствие чего происходит увеличение доли растворимых в воде минеральных соединений на поверхности суши. На фоне этого прослеживается влияние геохимических факторов, предопределяющих заметные различия в минерализации поверхностных вод небольших по площади территорий в пределах различных природных зон. Именно поэтому отражающая насыщенность поверхностных вод минеральными веществами картина оказывается, как правило, достаточно мозаичной.

Такого рода специфика минерализации поверхностных вод очень хорошо прослеживается на материалах, представленных в атласе гидрохимических характеристик местного стока европейской территории СССР (Атлас..., 1972). Разграничение территорий с преобладанием поверхностных вод разной степени минерализации позволяет учитывать такие обстоятельства при оценке последствий искусственного расселения ондатры. С такой же целью возможно использование и гидрохимических характеристик поверхностных вод в пределах всей территории бывшего СССР (Ресурсы..., 1966-1976). Результаты сопоставления представляющей интерес информации на примере отдельных регионов убеждают, что сформировавшиеся особенности территориального распределения ресурсов ондатры не случайно совпадают со спецификой минерализации поверхностных вод местного стока.

Север европейской части страны оказался в числе территорий с широким распространением слабоминерализованных поверхностных вод. Именно здесь первоначально осуществлены наиболее масштабные работы по искусственному расселению ондатры. В различные водоемы на территории Архангельской области, Карелии и республики Коми выпущено более десятка тысяч иноземных грызунов (Лавров, 1957). В осуществлении столь большого объема мероприятий можно усмотреть причины не только организационного характера, но и очень низкую результативность первоначального искусственного расселения ондатры. В настоящее время это явление можно достаточно обоснованно объяснить.

На территории Архангельской области, например, на фоне широко распространенных слабоминерализованных поверхностных вод в междуречье Северной Двины и Онеги выделяется район с поверхностными водами более высокой минерализации. Содержание растворенных минеральных веществ в этих водах в период летней межени может даже превышать уровень в 0,2 г/л. Водные системы именно этого района по

итогах первичного расселения ондатры признаны очевидцем этих событий Б.Т. Семеновым (1950) наиболее подходящими для ее обитания.

Наряду с этим не меньшего внимания заслуживает факт естественного проникновения и широкого распространения ондатры в дельте Северной Двины. Факт этот примечателен не только тем, что ресурсы иноземных грызунов оказались сосредоточенными в водоемах с минерализацией вод в меженные периоды на уровне около 0,25 г/л (Найденова, 1971). Следует также особо подчеркнуть, что эти грызуны постоянно обитают в условиях весьма изменчивого режима уровня вод из-за морских приливов и отливов. В такой же ситуации на фоне повсеместного преобладания слабоминерализованных поверхностных вод оказались грызуны в дельте Печоры, куда они проникли позднее также в процессе широких миграций из мест искусственного расселения в бассейне верхнего течения этой реки (Семенов, 1979).

В то же время на востоке и даже на юге Архангельской области, где преобладают поверхностные воды с минерализацией в летние меженные периоды существенно ниже уровня 0,1 г/л, приходилось неоднократно производить повторные выпуски ондатры в одни и те же водные системы. Типичным примером можно рассматривать озеро Большое Слободское в Холмогорском районе, в пределах которого искусственное расселение производили в 1929, 1931 и 1946 гг. (Лавров, 1957). Медленное нарастание численности вселенцев и многие факты исчезновения их из мест выпуска уже к 1940 г. побудили сделать заключение о низкой в целом результативности опытов по искусственному расселению ондатры в пределах этой обширной части территории области (Семенов, 1950).

При анализе особенностей расселения ондатры по водным системам на территории республики Коми особо отмечено, что при характерных широких миграциях она по неизвестным причинам так и не заселила множество водоемов, которые изначально рассматривались по глазомерным оценкам вполне пригодными для обитания (Остроумов, 1972). Наиболее удачный результат искусственного ее расселения зарегистрирован на территории Троицко-Печорского района. Небезынтересно именно в связи с этим констатировать, что значительная часть территории этого района совпадает с зоной формирования поверхностных вод с содержанием растворенных минеральных веществ в летний меженный период до 0,2 г/л.

Такая же ситуация прослеживается на примере расселения ондатры в Карелии, где исключительно малой минерализацией поверхностных вод отличаются северные участки территории. В меженные периоды содержание растворенных минеральных веществ даже в грунтовых водах не везде достигает уровня 0,05 г/л. Именно для севера Карелии в отличие от южных районов республики отмечены особенно низкие темпы расселения и увеличения численности ондатры (Ивантер, 1965).

Практически полностью в зоне преобладания поверхностных вод очень низкой минерализации расположена территория Мурманской области. Обилие рек и озер послужило поводом для многих попыток вселения и последующего переселения иноземных грызунов. Однако случаи безрезультатных их выпусков в водоемы различных районов

оказались далеко не единичными. На сложность пояснения такого рода фактов было указано Г.А. Новиковым (1936) с самого начала работ по расселению чужеземного грызуна в этой области.

Значительным по площади регионом, где явно в период летней межени преобладают поверхностные воды с минерализацией менее 0,1 г/л, является Полесье. Начавшееся в середине прошедшего столетия искусственное расселение ондатры на юге Белоруссии и севере Украины с расчетом на обилие малых рек и озер так и не привело к ожидаемым результатам. Из-за безуспешности многих выпусков, очень медленного расселения и остающейся низкой численности ондатры было признано, что перспективы ее распространения в этой местности не совсем ясны (Лавров, 1957). Даже обширная система искусственных водоемов в виде сети осушительных каналов не сыграла обычной положительной роли для последующего естественного распространения этого околководного зверька.

Если низкая плотность его населения, например, в Архангельской области и республике Коми вполне объяснима спецификой северных природных условий, то в отношении ситуации в Полесье такие объяснения уже отнюдь не приемлемы. Наиболее вероятно, что в результате продукционных процессов в водоемах Полесья не формируются кормовые ресурсы, совокупность которых необходима для развития устойчивых поселений иноземного грызуна с высокой плотностью его населения. Одной из причин такого положения можно рассматривать повсеместный дефицит в поверхностных водах биогенных минеральных веществ, сдерживающий формирование таких пищевых цепей, какие могут обеспечивать долговременное и благополучное обитание ондатры.

Для сравнения логично обратить внимание на результаты расселения ондатры примерно в таких же климатических условиях, но в зоне формирования поверхностных вод более высокой минерализации. В частности, в бассейнах рек Клязьмы, Оки и среднего течения реки Волги минерализация поверхностных вод достигает уровня 0,3 г/л и на отдельных участках территории даже превышает его. О пригодности водоемов для обитания ондатры в пределах этой территории можно судить уже по результатам ее добычи охотниками. Даже в таких малых по площади областях как Московская, Владимирская, Рязанская и республике Чувашия годовые заготовки шкурок превышали уровень в 5 тыс. шт. В Белоруссии же с площадью территории значительно больше всех перечисленных административных образований максимальная заготовка шкурок оказалась более чем вдвое меньшей. Конечно, можно предполагать неодинаковую эффективность организации заготовок охотничьей продукции. Однако по соотношению сравниваемых величин представляется более реалистичным суждение о том, что естественные условия воспроизводства ресурсов расселенных иноземных грызунов в пределах этих территорий существенно различаются.

На юге европейской части территории бывшего СССР слабоминерализованные поверхностные воды встречаются лишь как исключение из фона поверхностных вод с высокой насыщенностью минеральными веществами до 1 г/л и более. Расселение ондатры по водным системам этого региона оказалось наиболее результативным. В

Молдавии, например, максимальная годовая заготовка шкурок грызуна превышала уровень в 25 тыс. шт., в Ростовской области — 55 тыс. шт., в Краснодарском крае — 125 тыс. шт. Величина максимальной годовой заготовки в Краснодарском крае превышает сумму максимальных годовых заготовок ондатровых шкурок на всем европейском севере страны. Для убедительности сравнения несложно представить территорию Мурманской, Архангельской, Вологодской областей и республик Карелии и Коми, в пределах которой поверхностные воды представлены густой сетью рек, озер и болот.

Естественно, масштабы воспроизводства ресурсов ондатры в пределах южных территорий существенно больше. За продолжительный теплый период года самки могут приносить по два и даже по три приплода. В то же время, если принимать во внимание обилие поверхностных вод в пределах северных территорий и их заметный дефицит на юге страны, то определяющими обстоятельствами рассматриваемых различий разумнее признавать неодинаковые условия для формирования кормовых ресурсов грызуна. В результате продукционных процессов в южных водоемах, отличающихся от северных насыщением минеральными веществами и составом фитоценозов, создаются более подходящие условия для реализации воспроизводственного потенциала иноземного грызуна.

Рассматриваемая ситуация прослеживается и на примере распространения ондатры в пределах различных водных систем на азиатской части территории страны.

В лесной зоне Западной Сибири основные ресурсы грызуна оказались сосредоточенными в пойменных водоемах реки Оби и наиболее крупных ее притоков. Эти водоемы заполнены водами более высокой минерализации в сравнении с водами огромного числа озер на надпойменных и водораздельных территориях. При явно выраженной заболоченности водораздельных территорий минерализация поверхностных вод в летние меженные периоды редко достигает уровня 0,1 г/л. Наблюдаемые гидрохимические различия обусловлены, вероятно, ежегодно повторяющимся минеральным стоком с огромной по площади южной части бассейна Оби. Даже в заполярных пойменных водоемах продукционные процессы не всегда лимитируют обитание ондатры. Естественное расселение ее в пределах этой территории происходило позднее и значительно медленнее, но в результате единичные поселения были обнаружены, например, на Ямале даже на уровне 69° северной широты (Сосин, 1995).

В лесостепной зоне юга Западной Сибири при обилии озер, заполненных как пресными, так и солоноватыми и солеными водами, в годы высокой увлажненности территории воспроизводство ресурсов ондатры достигало исключительно высоких масштабов. В этот период заготовки шкурок в Новосибирской, Курганской и Томской областях нередко превышали уровень в 100 тыс. шт. за промысловый сезон. Однажды в течение года в заготовительные организации Курганской области, площадь которой всего лишь около 70 тыс. км², поступило более полумиллиона шкурок ондатры.

Показательным примером анализируемой ситуации является естественное заселение ондатрой одного из крупнейших в Западной Сибири

озера Чаны. В пределах этого водоема, расположенного в центральной части Барабинской степи, в середине 50-х гг. прошедшего столетия добывалось около 100 тыс. ондатр за сезон (Абашкин, 1976). Минерализация вод в летний период в различных плесах озера изменялась обычно в пределах от 1 до 8 г/л, но достигла максимального уровня в 20 г/л в отделенном дамбой Юдинском плесе в процессе его значительного обмеления (Жехновская, 1982). Несмотря на сохранение фоновых зарослей тростника обыкновенного, составлявшего основу кормовых ресурсов ондатры на этом озере, плотность ее населения на Юдинском плесе снизилась настолько, что эта часть водоема потеряла свое былое промысловое значение.

При очевидной возможности миграций ондатра не образовала устойчивых поселений в расположенных южнее озера Чаны водных системах Кулундинской степи. Наиболее вероятно, что не произошло этого вследствие рассматриваемых причин. Эти степные озера в летние меженные периоды оказываются наполненными солеными поверхностными водами.

В целом для территории лесостепной зоны на юге Западной Сибири характерна многолетняя цикличность изменения уровня поверхностных вод, в результате которой уровень воды в бессточных озерах в меженные периоды изменяется настолько, что огромное число мелких водоемов просто исчезает на продолжительный период времени. Не остается сомнений в том, что процессы постепенного обмеления сопровождаются существенными изменениями гидрохимического режима водоемов. Насколько эти изменения отражались на условиях обитания ондатры, к сожалению, так и осталось вне поля исследователей, но при очередном цикле увлажненности этой территории появится шанс для уточнения некоторых аспектов рассматриваемой зависимости.

По результатам вселения и освоения ресурсов иноземного грызуна в середине прошедшего столетия заметно выделялись Казахстан и Узбекистан. При явном дефиците поверхностных вод в пределах территории полупустынной и пустынной зон наиболее крупные очаги обитания ондатры сформировались лишь в дельтовых водоемах рек Или и Амударьи. Максимальная заготовка шкурок в дельтах обеих рек превышала уровень в 1 млн. штук за сезон (Беляев, 1965; Балтагулов, Шевелев, 1965). Образование столь значительных ресурсов нового пушного вида произошло на фоне минерализации вод в нижнем течении этих рек в пределах 0,25-0,35 г/л в летние периоды (Лопатин и др., 1958; Тарасов, 1961). Одной из важнейших предпосылок успешной его интродукции можно рассматривать доминирование при таких условиях минерализации дельтовых водоемов тростника обыкновенного, оказавшегося явно предпочитаемым растительным объектом питания.

В то же время неоднократные попытки заселить ондатрой на территории Казахстана и Киргизии предгорные водные системы не привели к ожидаемым последствиям (Лавров, 1957; Страутман, 1963). В анализе этих событий не было учтено, что выбранные для ее расселения водоемы в этой местности заполняются в основном слабоминерализованными водами, стекающими с ближайших горных хребтов. В теплый период года в формировании водного стока существенно увеличивается роль та-

ющих в горах снегов и ледников. Можно предполагать, что в результате продукционных процессов в такой ситуации не происходит формирования комплекса необходимых для постоянного обитания ондатры пищевых цепей даже при наличии в фитоценозах тростника обыкновенного.

В заготовках шкурок ондатры в бывшем СССР особое место занимала Якутия, где охотничий промысел был традиционным занятием значительной части населения. В пределах территории этой республики первостепенное значение в расселении и последующем хозяйственном использовании ресурсов чужеземного зверька отводится озерным системам равнинной территории (Давыдов, Соломонов, 1967). В связи с этим следует заметить, что контрастные условия континентального климата Восточной Сибири сыграли своеобразную роль в формировании существенной изменчивости химического состава поверхностных вод. Обычно разные по происхождению и расположению озера из-за сезонного оттаивания многолетней мерзлоты оказываются заполненными в теплый период года водами неодинаковой минерализации. При обследовании, например, летом 1987 г. мест обитания ондатры в Намском районе зарегистрировано содержание растворенных минеральных веществ в озере Курелях выше уровня 0,25 г/л. В то же время расположенные на этой же части равнины озера характеризовались очень низкими значениями солености. Для озера Мендиги из системы водоемов, в пределах которых следов обитания ондатры не обнаружено, рассматриваемая характеристика вод зарегистрирована в среднем всего лишь в 0,03 г/л.

Такая же ситуация прослеживается на примере расселения ондатры на северо-востоке республики, где ее устойчивые поселения образовались в основном в системе пойменных озер (Лабутин др., 1976). На фоне типичных для северных территорий поверхностных вод слабой минерализации именно эти водоемы выделяются большей насыщенностью растворенными минеральными веществами в меженные периоды. Не исключена существенная роль в формировании специфики насыщения пойменных водоемов биогенными соединениями минерального стока рек, формирующегося в пределах более южных территорий республики.

Особенности территориального распределения ресурсов ондатры на Камчатке выражаются в образовании наиболее продуктивных поселений в центральной части полуострова. Именно в бассейне среднего течения реки Камчатки происходит формирование обширной зоны поверхностных вод с содержанием растворенных минеральных веществ до уровня 0,2 г/л. Не удивительно поэтому, что в этой системе водоемов произрастают требовательные к минерализации водной среды и предпочитаемые ондатрой в качестве корма водные макрофиты. К фитоценозам из тростника, рогоза, камыша и осок наиболее часто приурочены ее поселения. Особого внимания заслуживают также факты постоянного обитания ондатры на участках морских побережий, причем даже в системах водоемов с выраженной изменчивостью режима уровня воды из-за приливов и отливов. Именно в отношении таких мест обитания было даже специально отмечено, что возможным лимитирующим фактором для развития популяций ондатры является высокая

соленость вод, препятствующая образованию зарослей кормовых макрофитов (Савенков, 1979).

Очень интересны и показательны результаты наблюдения за изменением состояния ресурсов ондатры в Приморском крае, в частности, на пресноводном озере Ханка. Постепенное обмеление водоема во второй половине прошедшего столетия и начавшийся сток растворенных удобрений с рисовых чеков сопровождался повышением концентрации минеральных веществ в водах озера. Несмотря на заметное понижение уровня воды, обычно отрицательно отражающегося на условиях обитания ондатры, в данном случае зарегистрирован факт увеличения ее численности (Велижанин, Гусаков, 1982). Вполне вероятно, что одной из причин изменения популяционных параметров иноземного грызуна могла быть отмеченная трансформация в среде его обитания, в частности, происшедшее улучшение условий формирования кормовых ресурсов за счет насыщения водной среды биогенными минеральными веществами.

С рассматриваемой точки зрения представляет интерес и распространение ондатры в центре и на западе Европы. Максимальный эффект естественного расселения иноземного вида проявился как раз в пределах зоны европейских широколиственных лесов, для поверхностных вод которой не характерен дефицит растворенных минеральных веществ. В то же время преобладание поверхностных вод низкой минерализации можно рассматривать одной из естественных причин, ограничивающих распространение ондатры на севере Европы. Для заселения этим грызуном водных систем на территории Финляндии были приложены немалые усилия, а при последующем появлении его на севере Швеции и Норвегии столь характерного для Центральной Европы быстрого естественного расселения так и не произошло.

Образование ондатрой устойчивых поселений в Монголии, Китае и на севере Японии также не представляется неординарным явлением. Климатические условия в пределах этих широт не лимитируют солнечной инсоляцией и не препятствуют почвообразовательным процессам, что в целом способствует насыщению поверхностных вод растворенными биогенными минеральными элементами. Продукционные процессы в водоемах на большей части этой территории за исключением горных ландшафтов могут благоприятствовать формированию подходящих для благополучного обитания ондатры пищевых цепей. Прогноз распространения иноземного грызуна в такой ситуации вполне очевиден.

Особенности территориального распределения ресурсов ондатры в зависимости от уровня минерализации поверхностных вод представляются закономерными и позволяют обоснованно оценивать возможности ее успешного расселения за пределами естественного ареала. Именно естественное сходство химического состава поверхностных вод суши предопределяет в целом высокую вероятность формирования приемлемых для ее обитания условий не только в водных системах Северной Америки. Однако даже с учетом этой закономерности нельзя отрицать значимой роли и других абиотических факторов в формировании экологической ниши этого околководного грызуна.

ПРЕИМУЩЕСТВА ОКОЛОВОДНОГО ОБИТАНИЯ

Образование и распространение различных форм растительных и животных организмов логично рассматривать в зависимости от использования ими необходимой для поддержания всех жизненных процессов энергии. Примечательная история с широким расселением ондатры в водоемах различных материков и островов позволяет полагать, что наиболее значимую роль в формировании столь обширного современного ареала сыграли факторы, предопределившие при сложившемся околородном образе жизни возможность более экономного расходования энергии на терморегуляцию и питание.

Каких же затрат энергии удалось избежать ондатре при переходе к околородному образу жизни?

Оказавшись в воде, ондатра явно не затрачивает столько энергии на преодоление гравитационных сил, сколько приходится расходовать ей на передвижение по суше. Реализация этого очевидного преимущества связана с некоторыми предпосылками и последствиями. В частности, плавучести зверька явно в немалой степени способствует слой воздуха, остающийся всегда между кожей и поверхностью волосяного покрова при погружении тела в воду. Наиболее вероятно, что именно поэтому ондатра стала предпочитать плавание перед передвижением по твердому субстрату. Как последствия адаптации к плаванию для нее, как и для других околородных грызунов, стали характерны увеличение толщины межпозвоночных дисков, относительное укорочение шейного и удлинение крестцового отделов позвоночника, уменьшение размеров и массы грудных конечностей. Наряду с этим даже высказано предположение о том, что уровень опорных нагрузок, действующих на грудные конечности, у ондатры существенно меньше, чем у бобра и нутрии с аналогичным околородным образом жизни (Мельник, 1993; Полипчук, 1993). Однако при сформировавшихся таким образом морфологических адаптациях к более выгодному, очевидно, по затратам энергии плаванию она лишилась преимуществ наземных грызунов в иногда так необходимой скорости передвижения.

Оптимальное по времени и активности ныряние ондатры по энергетическим затратам близко сопоставимо с плаванием по ее поверхности. Лишь в приближающихся к экстремальным ситуациях затраты энергии начинают заметно возрастать, а компенсация таких нагрузок начинает сопровождаться более длительными перерывами между погружениями под воду. Во многом наблюдаемая энергетическая экономичность подводного плавания обуславливается также морфофизиологическими адаптациями к околородному образу жизни. Показательными примерами таких адаптаций рассматриваются особенности строения кровеносной системы и состава крови, которые обеспечивают длительную задержку дыхания и даже способность варьировать температурой тела. Такого рода морфофизиологические особенности организма ондатры характеризуются выраженной

направленностью на стабилизацию энергетического баланса ее организма в условиях водной среды (Галанцев и др., 1993).

Необходимо особо заметить, что освоение ондатрой водной среды сыграло определенную роль в экономии расхода энергии не только на передвижение в пределах мест обитания. Ей представилась возможность использовать с исключительным эффектом течения поверхностных вод, в частности, ручьев, малых и даже крупных рек для передвижения на большие расстояния в процессах естественного расселения. Именно в направлении течения рек произошло наиболее быстрое распространение ондатры в бассейнах Эльбы, Рейна и Дуная из мест первоначального появления ее в Европе в начале прошедшего столетия. Речные водотоки сыграли важную роль в распространении ондатры и в пределах азиатской части современного ареала.

Из-за постоянных и продолжительных контактов с водной средой, температура которой даже в теплый период года обычно ниже температуры окружающей воздушной среды, особого рассмотрения заслуживает терморегуляция организма ондатры. В регуляции теплообмена между организмом и окружающей средой ведущая роль явно принадлежит коже и волосяному покрову. Волосяной покров большинства млекопитающих в процессе эволюции, очевидно, в достаточной мере адаптирован к контактам с водной средой, в частности, к таким атмосферным явлениям как дождь и туман. Реки и озера служили бы действительными факторами их территориальной изоляции без адаптации кожного и волосяного покровов к более тесному контакту с водой при преодолении такого рода преград. Суждение о том, что волосяной покров млекопитающих в значительной мере преадаптирован к успешному функционированию в водной среде представляется наиболее правомерным. Доказательством этому служит переход многих из них к околородному или амфибионтному образу жизни при сохранении сходства в строении волос с наземными формами (Кокшайский, 1998).

Известны явно адаптивные признаки млекопитающих к околородному образу жизни, в частности, более равномерное развитие волосяного покрова по поверхности тела при высокой плотности его формирования на вентральной стороне, соприкасающейся с водой при плавании. Другой пример адаптации - значительное утолщение кожного покрова. В полной мере это характерно и для ондатры, на чем было акцентировано внимание при обосновании работ по ее расселению и качестве нового для фауны страны пушного вида (Лавров, 1957).

По количеству волос на единице площади кожного покрова ондатра заметно уступает, например, не только выдре и речному бобрю как обычным обитателям континентальных водоемов, но и даже зайцу-беляку с типичным наземным образом жизни. Наиболее густо растут пуховые волосы, но их количество на единице площади заметно варьирует в зависимости от сезона года и места обитания. Густой волосяной покров более характерен для грызунов в северных местах обитания. В частности, в Якутии на примере ондатры значения рассматриваемого показателя зарегистрированы свыше уровня 14 тыс. шт./см², что все-таки почти на треть меньше, чем у обитающего в тех же климатических условиях зайца-беляка (Соколов и др., 1993). В такой

ситуации логично полагать, что существенную роль в сохранении тепла у ондатры в водной среде играет не только волосяной покров, но и сохраняющаяся в нем при погружении в воду воздушная прослойка.

На примере водяной полевки установлено, что толщина воздушного слоя в волосяном покрове погруженного в воду зверька составляет в среднем $4,5 \pm 1,7$ мм (Ивлев, 1997). Если толщину воздушной прослойки в 5 мм взять в качестве ориентира для расчетов объема воздуха, остающегося в пределах волосяного покрова при подводном положении тела ондатры, то получаются следующие результаты. При площади шкурки взрослых ондатр около 980 см^2 (Лавров, 1957) расчетный объем явно превышает уровень в 450 см^3 , в котором, конечно, существенная часть занята непосредственно волосом. Примерно таким образом можно представить объемы изолирующего покрова, предотвращающего отдачу тепла из организма взрослой ондатры в водную среду, теплопроводность которой более чем в 20 раз выше теплопроводности воздуха. Значительный объем воздуха на поверхности тела содействует, несомненно, и плавучести грызуна.

При отсутствии значимых отличий в строении волос ондатры и многих наземных млекопитающих можно полагать, что в поддержании воздушной прослойки между кожей и поверхностью волосяного покрова определенную роль играет не только то, как густо произрастают волосы. Нельзя исключать эффекта проявления элементарных физических факторов, таких как сочетание пуховых, остевых и направляющих волос, а также специфически изменяющейся по длине их упругости. Только при совместном действии эти факторы, вероятно, способствуют формированию в прилегающей к коже части волосяного покрова условий, максимально препятствующих проникновению воды. О сугубо физической природе непромокаемости волосяного покрова свидетельствует также высокая износостойкость меховых изделий из шкур околводных млекопитающих, что показательно демонстрируется на примере меховых изделий из шкур бобра и выдры.

Избегать потерь тепла в окружающую среду ондатре в немалой степени способствует еще одно замечательное физическое явление. В естественных условиях континентальных водоемов даже при очень низких отрицательных температурах воздуха температура воды подо льдом остается положительной. Не исключено, что именно поэтому северная граница ареала ондатры во многом совпадает с границей лесотундры, объективно отражающей свойство климатических условий сдерживать распространение многих растительных и животных форм. Причины такого явления вполне понятны, дефицит тепла в окружающей среде явно осложняет восполнение необходимых для жизненных процессов затрат энергии. Благодаря отмеченной особенности противостояния воздействию холода ондатра, вероятно, без особых затруднений достигает обозначенного таким естественным образом предела.

В противоположном случае, когда максимальная суточная температура воздуха превышает температуру тела, ондатра может использовать водную среду в качестве охлаждающего средства. Значительному прогреву в жару подвержены лишь верхние слои воды, в то время как в

придонном слое не слишком мелких водоемов температура воды остается в оптимальных для терморегуляции организма пределах. Существенную роль в рассматриваемой ситуации могут выполнять не покрытые волосяным покровом участки конечностей и длинный хвост с оригинальной системой расположения кровеносных сосудов. Не вызывает сомнения, что такого рода специфика противодействия температурному фактору позволяет образовывать ондатре устойчивые поселения в экстремальных для нее климатических условиях на южной границе ареала. Об этом свидетельствуют результаты наблюдений за сооружением и использованием ею различных убежищ после искусственного расселения по системе расположенных в пустыне водоемов.

В районе Келифского Узбоя на юге Туркмении было замечено, что с наступлением летней жары все грызуны покидают сооруженные осенью хатки и начинают использовать в качестве убежищ открытые гнезда в зарослях высокого тростника, а потом переселяются в норы. Основной причиной таких изменений в образе жизни грызунов оказывались, очевидно, именно высокие положительные температуры окружающей среды. Наиболее вероятно, что только в толще берегового грунта температура не повышалась выше температуры их тела. Это позволяло противодействовать дневной жаре, когда даже поверхностный слой воды в зарослях тростника прогревался до 37° С. Проблемы с терморегуляцией можно рассматривать наиболее вероятной причиной еще одного адаптационного явления - изменения сроков размножения у переселенных грызунов. В последующие годы выведение потомства наблюдалось только ранней весной и осенью, а не в конце весны и летом, как это было в исходной популяции в Краснодарском крае (Никитин, Шустов, 1981).

Показательны в связи с этим выявленные реакции ондатры на существенное изменение режимов температуры и влажности окружающей среды. Критической для них оказалась температура всего лишь около 30°С, превышение которой сопровождалось физиологическими реакциями, свидетельствующими о явно наступающем дискомфорте для всех опытных животных. При относительной влажности воздуха в 60% ондатры были способны перетерпеть температуру в 45°С только в течение 1-2 часов. Значительно выносливее оказались нутрии, выдержавшие более высокие нагрузки температуры и влажности (Плотников, Газизов, 1997). Результаты экспериментов вполне соответствуют известной природной ситуации - ондатра типичный обитатель водоемов бореальной зоны в отличие от обитающей в тропических водоемах нутрии.

С учетом рассматриваемых особенностей терморегуляции организма закономерно возникает вопрос о формировании южной границы ареала ондатры в Евразии. Логично ожидать, что лимитирующими факторами в распространении этого вида в условиях жаркого и влажного климата могут оказаться высокие летние температуры воздуха и поверхностных вод. При наличии явных географических преград в Европе и в центре Азии можно предполагать о возможностях расширения ареала в южном направлении лишь в пределах юго-восточной Азии. К сожалению,

особенности современного территориального распространения ондатры в этом регионе остаются не совсем понятными (Sheng, 1992).

Температура окружающей среды является фактором с очень широким спектром реакции организма грызунов (Пантелеев, 2000). Через многие десятки лет после искусственного расселения ондатры в Евразии можно ожидать формирования популяций этого грызуна, заметно отличающихся реакцией на температурные условия воздушной и водной среды. Вероятность этого достаточно высока, так как именно в Евразии уже зарегистрированы самые северные поселения ондатры, а возможности ее расселения в южном направлении, очевидно, еще не исчерпаны. В такой ситуации ондатра представляется очень интересным объектом для исследования морфофизиологических адаптаций к исключительно разнообразной по климатическим и многим иным параметрам среде обитания.

В целом же можно утверждать, что при сложившемся околководном образе жизни ондатра оказалась в существенно более выгодном положении в поддержании энергетического баланса своего организма в экстремальных температурных условиях, чем многие наземные грызуны. Именно этим можно объяснить исключительную протяженность ее ареала в Северной Америке и Евразии от лесотундр до пустынь и субтропиков. С учетом таких обстоятельств становятся очевидными возможности распространения этого околководного грызуна и в южном полушарии.

Водная среда предопределяет некоторые очевидные преимущества ондатры и в обеспечении организма питательными веществами. Об этом в первую очередь свидетельствует факт отсутствия проблем с возможностью потребления ею воды во все периоды года. Дефицитом влаги не отличаются и многие предпочитаемые растительные корма, расположение большинства из которых приурочено к толще воды и поверхности подводного грунта. Ондатра при таких условиях обитания, очевидно, не отягощена энергетическими затратами на восполнение потребностей организма в таком жизненно необходимом веществе как вода, что исключительно важно для роста и развития молодых животных.

Для поддержания энергетического баланса организма ондатре способствует еще одно обстоятельство. В толще воды и подводного грунта в зимнее время она находит не замерзший корм. Эта ситуация чрезвычайно выгодна для нее, так как в тепловом режиме питания многих наземных фитофагов существенная часть теплоотдачи их организмов при потреблении застывшего корма приходится на таяние содержащегося в нем льда. Процесс превращения воды из твердого состояния в жидкое исключительно энергоемкий. В частности, на плавление 1 г льда требуется столько же энергии, сколько ее необходимо затратить на нагревание 1 г воды примерно от 0 до 80 °С. Преимущества потребления корма, не промерзающего зимой в водной среде, очевидны. Не возникает особых сомнений в том, что благодаря именно этому физическому явлению ондатра благополучно обитает во многих заполярных водоемах, выживая зимой при отрицательных температурах воздуха в несколько десятков градусов.

Принципы снижения затрат энергии на жизненные процессы прослеживаются и при соответствующем рассмотрении пищевой специализации ондатры. Стремлением заполучить питательные вещества с наименьшими энергетическими потерями можно пояснить избирательное трофическое воздействие на водные макрофиты. Точно такая же тенденция прослеживается и в избирательном трофическом использовании лишь отдельных растительных органов и их частей.

На примере этого грызуна отчетливо прослеживается тенденция избегать для удовлетворения пищевых потребностей растений с определенной спецификой вторичного обмена веществ. Этим, вероятно, исключается нежелательное влияние на энергетический баланс организма биологически активных химических соединений растительного происхождения. Явно снижается нагрузка на органы пищеварительного тракта, неразрывно связанная с затратами на согревание, нейтрализацию и перемещение отнюдь не инертных продуктов, не имеющих значения для основного обмена веществ в организме самого грызуна. Нельзя не признать также выгодным в рассматриваемом плане игнорирование растений, продукты метаболизма которых снижают переваримость таких питательных веществ как белки и углеводы.

Водная среда предопределила доступность для ондатры специфично формирующихся органов гидрофитов. Вода оказалась промежуточным между грунтом и воздухом пространством, через которое гидрофиты транспортируют продукты фотосинтеза из листьев и стеблей в корневища и корни в периоды активной вегетации и, наоборот, из корней и корневищ к точкам роста в начале вегетации. Такие окруженные водной средой части растений и выедаются избирательно ондатрой, в частности, базальные части стеблей и листьев камышей, осок, ежеголовников, а также корневища с конусами нарастания тростника и рогозов. В транспортируемом состоянии питательные вещества расчленены на растворимые компоненты. Углеводы представлены обычно сахарами, а белки - аминокислотами и их предшественниками по синтезу (Курсанов, 1976). Преимущество потребления растительного корма, в котором уже произошло естественное расщепление макромолекул питательных веществ на более легко усвояемые фракции, очевидно. Наряду с этим необходимо подчеркнуть, что именно в этих частях растений питательным веществам в меньшей мере сопутствуют всегда имеющиеся в других органах соединения, например, многообразие химических веществ фотосинтезирующего комплекса в надводных частях стеблей и листьев.

Возможности формирования такой своеобразной пищевой специализации у ондатры появились только в связи с переходом к околоводному образу жизни. Этим она значительно отличается от многих наземных грызунов, состояние кормовых ресурсов не позволяет им таким образом снижать энергетические затраты на извлечение питательных веществ из растительных тканей. Следствием такой специализации в питании логично ожидать и специфические адаптации организма ондатры на физиологическом уровне, незнание которых, возможно, послужило объективным препятствием в попытках ее использования в качестве объекта промышленного звероводства.

Специализация в питании водными растениями и животными предопределяет возможность постоянного обитания ондатры лишь там, где свойства водной среды благоприятны для роста и развития предпочитаемых ею кормовых объектов. Формирование поверхностных вод суши преимущественно под влиянием климатических и геологических факторов во многом обуславливает сходство их химического состава и биологических свойств в пределах территории разных материков. Наиболее полно такая глобальная закономерность прослеживается на примере состава и свойств поверхностных вод выделяющихся территориально природных зон. Именно в этом заключается одна из главных естественных предпосылок успешного расселения ондатры как в северном, так и в южном полушарии. С особенностями состава континентальных поверхностных вод, в частности, с уровнем их насыщения биогенными минеральными веществами логично сопоставлять и специфику территориального распределения ее ресурсов в пределах сложившегося на настоящий момент ареала.

Водную среду в теплый период года можно рассматривать своеобразной защитой от многих наземных и пернатых хищников. Особую роль в этом играет расположенный, как правило, ниже уровня воды вход в нору или хатку. С образованием льда на водоемах ондатра становится более доступной для наземных хищников только в случаях преимущественного использования в качестве убежищ сооруженных из водной растительности хаток, а не вырытых в береговом грунте нор. Изоляция водным пространством от контакта с наземными обитателями препятствует распространению многих паразитических и инфекционных заболеваний в популяциях ондатры. Выигрыш в экономии затрат энергии на противодействие прессу хищников и болезнетворных организмов также очевиден.

Наряду с преимуществами околородного образа жизни нельзя не заметить, что для континентальных поверхностных вод характерны свойства, проявление которых пагубно отражается на условиях обитания ондатры. Нельзя забывать, что многие аспекты обитания грызуна в значительной мере зависят от режима уровня воды и льдообразования в заселенных им водоемах. Значительное обмеление или затопление его поселений лимитирует использование защитных свойств среды обитания и неожиданно изменяет состояние и доступность кормовых ресурсов. Губительным для ондатры может оказаться промерзание обширных по площади мелководий в зимний период года.

Водная среда играет роковую роль и в том случае, когда она оказывается естественным субстратом для обитания и распространения болезнетворных вирусов и одноклеточных организмов, например, геморрагической лихорадки, туляремии, лептоспироза, токсоплазмоза. В такой ситуации популяции ондатры подвергаются длительному влиянию лимитирующих факторов в виде эпизоотий различной этиологии, а пребывание некоторых форм болезнетворных организмов в организме грызунов может приобретать хронический характер.

Полученные ондатрой преимущества в экономии расходов энергии на жизненно важные процессы могли реализоваться в таком процессе как увеличение размеров тела. Вероятно, как следствие глобальной

биоэнергетической адаптации, направленной на снижение энергетических затрат организмов животных, это наглядно проявилось при переходе ондатры к околоводному образу жизни. На настоящий момент ондатру вряд ли можно отнести к разряду мелких грызунов, но даже при относительно небольшой массе тела она уже способна к заметному преобразованию окружающей среды для удобства обитания - сооружению каналов, нор, хаток, разнообразных временных убежищ. Это еще одно свидетельство потенциальной возможности занимать обширную экологическую нишу, не ограниченную пределами какой-либо одной природной зоны.

В целом экспансию ондатры за пределы естественного ареала логично рассматривать всего лишь как ширококомасштабный процесс реализации преимуществ образа жизни, обусловленных неразрывной связью с водной средой обитания в континентальных водоемах. Свообразным запуском этого процесса послужили действия человека, направленные на намеренное переселение грызуна. В водоемах Европы, Азии и Южной Америки ондатра с присущими ей выгодами в терморегуляции и питании оказалась в условиях, не отличающихся существенно от условий водоемов в пределах естественного ареала. Именно с такой точки зрения происшедшее неоднократное увеличение ареала североамериканского млекопитающего можно расценивать как вполне естественное закономерное явление (Чашухин, 1990). Вряд ли даже будет ошибочным предположение о том, что распространение его по континентальным водоемам планеты может продолжиться, если ему вновь поспособствуют преодолеть географические преграды.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ ВНЕДРЕНИЯ В ВОДНЫЕ БИОЦЕНОЗЫ

Расселение ондатры по водоемам Евразии быстро обнаруживалось по проявлению многочисленных следов ее активной деятельности. Иноземный грызун не отличался излишней осторожностью, мог проплыть в нескольких метрах от человека, не представлявшего для него явной угрозы. Визуальные наблюдения иноземцев были легко доступны всем желающим в весенне-летний период. Именно в это время ондатра часто покидает убежище еще до заката солнца и остается активной в утренние часы. В сумерках плавающие зверьки оставляют заметный шлейф слабых, но длинных волн на поверхности воды.

Наряду с визуальным наблюдением вселенцев быстро обнаруживались последствия их трофической деятельности. Массовое появление в пределах их поселений погрызенных растительных остатков свидетельствовало о начавшемся разрушении фитоценозов под воздействием энергичных потребителей биомассы водных макрофитов. Они предпочитали для удовлетворения пищевых потребностей небольшие по размерам, но расположенные под водой точки роста корневищ и базальные части стеблей и листьев растений. Значительная неиспользованная биомасса надводных частей растений обычно долго оставалась на плаву, длительное время подвергалась микро-

биологическому разложению. Выраженная таким образом явно не эффективная трофическая утилизация ондатрой растительной биомассы сразу характеризовала ее как более агрессивного по отношению к кормовым растениям консумента в сравнении со многими сухопутными фитофагами.

Столь своеобразная расточительность ондатры в использовании растительных кормов во многом естественно компенсируется высокой продуктивностью фитоценозов в водных биоценозах. Однако при вселении в водоемы евразийского материка ей стали доступны ресурсы кормовых растений, которые не испытывали до этого существенного воздействия со стороны аборигенных растительноядных животных. Исходом такой ситуации оказался закономерный экологический процесс интенсивной трансформации биомассы растительных кормовых ресурсов в биомассу интродуцентов. В результате трофическая деятельность иноземных грызунов сопровождалась заметными изменениями в облике заселяемых ими евразийских водоемов.

Деструкцию водных фитоценозов под воздействием ондатры наблюдали во многих местах ее расселения в центре и на севере Европы (Hoffmann, 1958; Artimo, 1960). Сокращение площади зарослей кормовых водных макрофитов в водоемах с высокой плотностью ее населения было замечено на севере европейской части территории России, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке. Не выдержали активного воздействия ондатры даже доминирующие по биомассе и занимаемой площади на лесостепных озерах юга Западной Сибири фитоценозы тростника обыкновенного. Отмеченный многими исследователями регресс водной растительности под воздействием размножившихся иноземных грызунов признан одним из характерных следствий становления их популяций в пределах формирующегося евразийского ареала (Чашухин, 1975).

Формально при суточном потреблении одной взрослой ондатрой 500-800 г растительных кормов пара грызунов с потомством в течение года могут утилизировать до 1 т биомассы водных макрофитов. При плотности населения даже в несколько семей на 1 га водоема на удовлетворение пищевой потребности грызунов будет использовано несколько тонн растительной биомассы. В фитоценозах тростника обыкновенного, например, в лесостепных озерах масса стеблей и поверхностного слоя корневищ в середине вегетационного периода составляет сотни тонн на 1 га (Катанская, 1981). При сопоставлении рассматриваемых величин разрушительное воздействие грызунов на заросли тростника представляется явно проблематичным. Это трудно вообразимо и с учетом такой ситуации, когда тростник оказался практически неистребимым механическими способами сорняком при попытках развития орошаемого земледелия в Казахстане и Узбекистане. Однако рассматриваемые последствия интродукции ондатры представляются не случайными, если обратить внимание на специфику ее влияния на водные макрофиты.

При выборочном потреблении для удовлетворения пищевых потребностей лишь отдельных органов растений или их частей масса уничтожаемой наряду с этим ондатрой водной растительности много-

кратно превышает массу съдаемого корма. Именно начавшееся после вселения ежегодное изъятие каждой семьей грызунов в пределах своего места обитания кормовых растений в количествах, измеряемых тоннами, логично рассматривать основной причиной даже визуально наблюдаемых изменений в водных фитоценозах. Наиболее характерным явлением это могло быть для мест расселения ондатры в северной части лесной зоны, где климатические условия характеризуются дефицитом тепла, доступность которого для развития ее кормовых растений еще и лимитировано водной средой произрастания. Оскудение растительных кормовых ресурсов ондатры в южных местах расселения, например, в водоемах лесостепной зоны явно свидетельствует о том, что механизмы ее влияния на водные макрофиты не ограничиваются только процессами физического изъятия их биомассы.

Вполне очевидно, что следствия влияния ондатры на кормовые растения во многом определяются функциональной ролью избирательно поедаемых органов. В частности, вряд ли грызун может оказывать значительное влияние на сообщества из таких мелких растений как ряски, так как потребляет каждый растительный организм целиком без разрушения каких-либо значимых взаимосвязей растений в фитоценозе. Примерно таким же образом можно рассуждать и в отношении избирательного потребления побегов элодеи канадской, урути колосовой, рдестов и других растений, произрастающих в основном в толще воды и не достигающих крупных размеров. В то же время логично ожидать явно иных последствий трофического воздействия на крупные по раз мерам растения с морфологически выраженными репродуктивными и вегетативными органами, для формирования которых свойственна закономерная последовательность заложения и развития. Именно в нарушении последовательности органогенеза при избирательном и массовом уничтожении ондатрой органов возобновления таких растений можно усматривать один из основных и действенных механизмов ее влияния на растительность водоемов.

Для водных макрофитов характерно преимущественное вегетативное возобновление зарослей. Органами вегетативного размножения большинства предпочитаемых ондатрой осоковых, рогозовых и злаковых растений являются многолетние корневища с ежегодно формирующимися на них почками для возобновления побегов последующего периода вегетации. Такие почки образуются во вторую половину вегетационного периода в узлах корневищ, расположенных под репродуктивными стеблями. Затем они начинают развиваться, формируя зимующие побеги с конусами нарастания. Именно в таких зимующих побегах заложены все элементы будущего стебля растения и сосредоточены питательные вещества для их первоначального развития. Это естественным образом привлекает ондатру при выборе предпочитаемого растительного корма.

При массовом уничтожении грызунами побегов с конусами нарастания полностью исключается развитие из них стеблей в следующий период вегетации. Без развития этих стеблей не произойдет заложения новых почек возобновления, в результате чего может существенно лимитироваться развитие всей заросли гидрофита. Такое специфическое

воздействие грызуна на кормовые растения сопряжено с неизбежными и существенными изменениями в процессах их ежегодного возобновления, вызванными нарушениями естественной цикличности заложения и развития органов размножения.

В такой неблагоприятной ситуации процессы возобновления зарослей компенсируются развитием так называемых спящих почек в близлежащих узлах корневищ. Однако такие побеги обладают существенно меньшим потенциалом роста в сравнении с побегами, которые формируются из уже начавших развиваться в прошлую вегетацию корневищ с конусами нарастания. Существенную роль в этом играет не только отставание в развитии по времени, но и явный дефицит питательных веществ, которые уже использованы для удовлетворения пищевых потребностей ондатры. Следует особо отметить, что уничтожение этим грызуном корневищ с конусами нарастания происходит долго вне вегетационного периода, когда растениям невозможно отреагировать на такое воздействие перераспределением продуктов метаболизма из-за низких температур окружающей среды. Не удивительно поэтому, что массовое истребление репродуктивных органов оказалось губительным даже для водных макрофитов, образующих доминирующие по площади произрастания и биомассе фитоценозы.

Отнюдь не безвредна для зарослей гидрофитов и масштабная утилизация надводных побегов, так как от них зависят процессы снабжения подводных корневищ ассимилятами и кислородом за счет фотосинтеза. Эти процессы исключительно важны для залегающих в толще воды и подводного грунта репродуктивных органов гидрофитов, масса которых обычно превышает массу надводных органов растений. На многочисленные подводные и полые внутри корневища тростника обыкновенного, например, приходится до 90% биомассы зарослей, поэтому не трудно представить, насколько важны для них источники необходимых для дыхания веществ.

В результате специально предпринятых исследований в условиях различных природных зон выявлены циклические изменения состава газов в подводных корневищах тростника обыкновенного. В частности, в течение нескольких вегетационных периодов наблюдали, как содержание кислорода в газоносных полостях плагиотропных междоузлий постепенно увеличивалось с начала вегетации с 4-7 до 18-20% (Красовский, Чашухин, 1974). В такой ситуации можно объективно утверждать о постоянном круглогодичном участии кислорода в процессах дыхания в разветвленной системе подводных корневищ тростника. Не вызывает сомнения естественная потребность в кислороде для нормального течения физиологических процессов в течение продолжительного зимнего периода, когда репродуктивные органы растения никак не связаны под слоем льда и воды с воздушной средой. Поступление кислорода в полости подводных репродуктивных органов возможно только за счет его активного транспорта в период вегетации из надводных фотосинтезирующих побегов. Вполне вероятно, что такое положение свойственно в целом большинству других гидрофитов, характеризующихся также преобладанием аэробных процессов в

подводных органах.

В результате избирательной утилизации ондатрой подводных частей стеблей и листьев полностью уничтожаются своеобразные участки транспорта продуктов фотосинтеза в систему подводных корневищ. Это явно препятствует поступлению необходимого для дыхания кислорода в систему репродуктивных органов растений. Газообмену в полостях корневищ может также воспрепятствовать массовое разрушение их целостности и заполнение водой в результате трофического воздействия, чего явно не происходило до появления столь активного нового потребителя растительной биомассы. Образование на длительный период глубокого анаэробноз в репродуктивных органах могло не просто сдерживать возобновление зарослей кормовых растений, но и сопровождаться их гибелью на значительных по площади участках водоемов. В этом, очевидно, заключается одна из главных причин деструкции тростниковых зарослей в местах с интенсивным воздействием чрезвычайно размножившихся иноземных грызунов

Последствия начавшегося влияния ондатры на водные макрофиты проявились не только в оскудении ее кормовых ресурсов. Трофическая деятельность грызуна способствовала развитию сукцессии в водных биоценозах, в результате которых в течение небольшого промежутка времени началась замена зарослей явно предпочитаемых кормовых растений на заросли растений, не играющих существенной роли в его питании. Финскими исследователями замечено, например, что в местах обитания чужеземных грызунов исчезающие заросли тростника замещаются хвощами и камышами (Nummi, Pienmunne, 1998). Активное использование ондатрой водной растительности заметно влияет на специфику потоков по пищевым цепям водных биоценозов жизненно необходимых элементов, в частности, азота, а также на процессы минерализации органических остатков, в чем убеждают результаты специальных исследований в местах ее обитания в североамериканских водоемах (Connors, Kiviat, 2000). Это позволяет объективно считать ондатру действенным зоотическим фактором в функционировании растительных сообществ в континентальных водоемах.

Выраженное воздействие ондатры на водную растительность характерно и для мест ее обитания в Северной Америке. Как правило, максимальное увеличение ее численности сопровождается заметными негативными изменениями в состоянии растительных кормовых ресурсов. Это рассматривается естественным элементом коадаптации этого грызуна и водных макрофитов. Так во многих случаях объяснялась цикличность изменений его численности (Errington, 1963). В то же время нельзя не заметить, например, что такой широко распространенный в Евразии гидрофит как тростник обыкновенный не является доминирующим видом в заселенных ондатрой североамериканских водоемах и не приводится в качестве одного из ее основных кормовых растений. Причем это не единственное несоответствие в предпочитаемых растительных кормах, что позволило предполагать одной из причин рассматриваемых следствий интродукции ондатры некоторые видовые различия в составе водной флоры мест ее обитания на разных континентах (Чашухин, 1975).

Во многих местах расселения ондатры оказалось заметным ее трофическое воздействие и на представителей животного мира водоемов. Обследование заселенных ею рек и озер и результаты анализа содержимого желудков в периоды осенне-зимнего промысла достоверно свидетельствовали о потреблении насекомых, моллюсков, рыб, амфибий (Лавров, 1957). В отличие от визуально регистрируемых результатов влияния на водные макрофиты масштабы воздействия ондатры на представителей водной фауны остаются не во всем выясненными из-за скрытного их обитания в толще воды и подводного грунта. Наиболее приметными практически повсеместно оказались лишь следы потребления обладающих раковиной моллюсков, что очень легко распознавалось по остаткам такого рода покрова жертв в местах кормления грызуна.

При значительной биомассе и малоподвижности беззубки и перловицы являются, очевидно, предпочитаемыми ондатрой из многих кормовых объектов животного происхождения. Воздействие на них явно избирательно, так как на кормовых площадках редко встречаются раковины малого размера. В том, что она в местах расселения действительно нанесла урон популяциям двустворчатых моллюсков, убеждает замечание Н.П. Лаврова (1957) о количествах находимых в пределах сформировавшихся ее поселений раковин, исчисляемых тысячами. На юге Финляндии, например, специально исследовали влияние ондатры на пространственное распределение беззубки. Установлено явное предпочтение моллюсков с длиной раковины в пределах 60-90 мм, в результате чего сформулирован вывод о существенном влиянии ондатры на структуру популяции и территориальное размещение ресурсов этого вида водных беспозвоночных (Jokela, Mutikainen, 1995).

Аналогичным образом в местах вселения мог сформироваться характер трофических отношений ондатры и с другими представителями фауны водоемов. В.Ю. Пашкевичем (1993), например, достаточно полно проанализированы сведения о видовом составе потребляемых ею кормов животного происхождения. Перечень таких объектов включает десятки видов главным образом беспозвоночных животных. Однако до настоящего времени совершенной биоценотической оценки этого явления не произведено, причиной чего можно рассматривать очевидные трудности определения количественных характеристик воздействия на гидробионтов. Только по фактам наполнения желудков отдельных особей различными объектами животного происхождения рассуждать о масштабах и специфике влияния ондатры на популяции обитающих в пределах ее поселений водных животных весьма проблематично.

Повсеместно заметным проявлением деятельности ондатры оказалось также строительство ею многочисленных убежищ в виде сооружаемых из водных растений хаток и вырытых в берегах водоемов нор. Как правило, одна семья грызунов пользуется несколькими убежищами, активное сооружение которых привносит легко наблюдаемые визуально изменения в структуру водных биоценозов.

Использование как самих водных растений в качестве строительного материала, так и части площади их зарослей под сооружаемое убежище

заметно усугубляет деструкцию фитоценозов. Масштабы этого процесса можно представить, если учесть, например, что количество разного рода хаток на 1 га тростниковых зарослей в зимний период в дельте реки Или в Казахстане регистрировалось до 100 штук, а диаметр некоторых из них в основании достигал 3 м (Страутман, 1963). Величина утилизации растительной массы в таком случае оказывается близко сопоставимой с масштабами трофической деятельности ондатры. В связи с этим можно еще раз подчеркнуть значимость проблемы ее воздействия на водную растительность в местах успешного расселения по территории Евразии.

Деятельность ондатры на берегу водоемов также сопровождается воздействием на растительность, но в большей мере выражается в эрозии берегов из-за выноса грунта при сооружении нор. Обычно весной в период выраженного дефицита кормовых водных макрофитов ондатра нередко использует для удовлетворения пищевых потребностей побеги и поросль кустарников и деревьев, в частности, многочисленных ив, осины, тополей. При заметном в количественном выражении изъятии растительной массы высказано даже опасение о влиянии ондатры на возобновление лесов по берегам водоемов, что нельзя не признать актуальным, например, для степной зоны со скудными в целом ресурсами древесной растительности (Булахов, Куренная, 1993). Наряду с этим акцентировано внимание на процессах разрушения берегов вследствие роющей деятельности грызуна. Масштабы перемещения грунтов при сооружении нор определены в несколько кубических метров на каждый километр береговой линии заселенного ондатрой водоема. Происходящие в результате сооружения таких убежищ физические изменения в структуре береговых почв и грунтов сопровождаются также изменениями гидротермического режима. В ряде случаев происходящая трансформация берегов благоприятствует обитанию насекомоядных, земноводных, моллюсков и многих других видов беспозвоночных.

Ондатра как представитель многочисленного отряда грызунов, играющих обычно значимую роль в питании многих хищных животных, со временем в местах расселения закономерно оказалась в роли жертвы. В результате не только изменился поток энергии по пищевым цепям водных биоценозов, но увеличился ее перенос за их пределы в случаях нападения наземных или пернатых хищников. Вполне очевидно, что значительное по масштабам внедрение нового вида в водные биоценозы не могло не сопровождаться изменениями в структуре пищевых цепей, привело к интенсификации трансформации биомассы главным образом водных макрофитов в биомассу большего числа консументов из млекопитающих и птиц.

Проблемы влияния хищников на популяции иноземных грызунов рассматривались в разные периоды с начала их расселения и на примере разных регионов (Лавров, 1957; Руковский, Злобин, 1993). Из-за сложности исследований до настоящего времени остаются явно недостаточно выясненными количественные характеристики воздействия хищников. Однако сведения о животных, в числе жертв которых оказалась ондатра, можно считать достоверными и весьма интересными для анализа формирования биоценологических связей.

Непосредственно из нападавших на ондатру обитателей водоемов из-

вестны крупные хищные рыбы. В разных частях ареала зарегистрировано ее поедание щуками и сомами. Не исключена возможность нападения на нее и других хищных рыб, в питании которых иногда встречаются мелкие грызуны. Например, в августе 1998 г. во время экспедиционных работ в Туве научным сотрудником ВНИИОЗ А.П. Савельевым был пойман таймень, в желудке которого обнаружена ондатра. Длина тела жертвы определена в 25 см, что свидетельствует о возможности нападения хищника на взрослых грызунов. очевидцы этого события из местного населения утверждали, что такие факты известны им из практики зимнего подледного лова тайменей на больших водоемах. Однажды из желудка крупного тайменя извлекли останки сразу двух ондатр. В случае хищничества рыб следует особо заметить, что им в пределах водной среды доступны грызуны любого возраста и во все периоды года. Однако представить объективно масштабы и детали этого сокрытого водой воздействия невозможно. Вполне очевидно, что этот процесс лимитируется естественно в мелких и небольших по площади водоемах, вероятность обитания в которых крупных по размерам хищных рыб невелика.

Среди врагов ондатры рассматриваются некоторые рептилии, в частности, водяной уж и узорчатый полоз. Трофическая активность этих змей в прибрежной зоне водоемов вряд ли представляет опасность для взрослых грызунов. Ситуация может быть иной лишь по отношению к беспомощным зверькам в первые недели их жизни. Именно такой пример с обнаружением практически новорожденных грызунов в желудке крупного водяного ужа приведен Н.П. Лавровым (1957).

В пределах сформировавшегося евразийского ареала ондатра стала отнюдь не редкой жертвой хищных птиц. Несмотря в основном на сумеречный образ жизни она более часто упоминается в списках кормовых объектов дневных хищников, среди которых перечисляются обычно в первую очередь практически все виды луней. Частота встреч останков ондатры в содержимом желудков, например, болотных луней может превышать в летне-осенний период уровень 30%, а пара этих птиц за время выкармливания птенцов может приносить в гнездо более сотни этих околотовных грызунов. Ситуация примечательна не только количественной характеристикой хищничества по отношению к иноземному зверьку, но и масштабами возможного выноса энергии по вновь сформировавшимся пищевым цепям далеко за границы водных биоценозов.

На настоящий момент ондатра зачислена в списки жертв большинства дневных пернатых хищников, в местах обитания которых располагаются заселенные ею водоемы. Это ястреба, канюки, пустельги, коршуны, подорлики, орлы, орланы и даже такой узко специализированный хищник как скопа. Причины быстрого освоения нового для них кормового ресурса кроются, очевидно, больше в особенностях поведения иноземного грызуна, который почему-то не эффективно пользуется практически всегда имеющейся возможностью надежно скрыться от птиц под водой.

Значение ондатры в питании хищных ночных птиц оценивается чрезвычайно малым. Сведения о нахождении останков ондатры в погадках и

содержимом желудков этих хищников единичны, что можно объяснить свойственной им высокой избирательностью по отношению к объектам питания.

На результаты выявления значения ондатры в питании хищных птиц мог повлиять такой антропогенный фактор как охотничий промысел. Массовая добыча капканами, захватывающими грызунов за конечности, не всегда приводила к летальному исходу. В такой ситуации травмированные и лишенные возможности пользоваться убежищами зверьки быстро оказывались доступной добычей не только для специализированных хищников. Наряду с этим охотники просто выбрасывали в местах отлова мелких и сильно травмированных зверьков, шкурки которых не представляли особого интереса в качестве товарной продукции. В результате ондатра объективно зарегистрирована в числе кормовых объектов ворон, чаек и других падальщиков. С учетом масштабов организованной практически повсеместно добычи ондатры не остается сомнений в том, что именно охотниками были созданы объективные предпосылки для быстрого распознавания иноземного грызуна в качестве пригодного пополнения кормовых ресурсов плотоядных животных.

Перечень наземных хищных млекопитающих, проявивших к ондатре в местах ее расселения естественный интерес, постепенно пополнялся и к концу прошедшего столетия достиг внушительной величины - более двух десятков видов от маленького по размерам горностаю до бурого медведя. В любой ситуации, подходящей для преследования ондатры, активно действуют мелкие представители семейства куницеобразных, в частности, горностаи, солонгой, колонок, хори, норки. Таким же образом поступают лисица и шакал. Большинство других наземных хищников вряд ли специализируются на питании этим околотовидным грызуном. Добыча ондатры волком, песцом, корсаком, енотовидной собакой, рысью, камышовым котом и многими другими потенциальными врагами, очевидно, носит случайный характер. Единичны упоминания о нападениях на ондатру куниц, соболя, выдры, барсука. При определенных обстоятельствах некоторые хищные млекопитающие могут наносить популяциям ондатры существенный урон. Типичным примером такого положения можно рассматривать наблюдавшийся в течение нескольких лет в Прибалхашье процесс настойчивого преследования ондатры лисицей. Благоприятствующим для лисицы обстоятельством оказывалось начало промерзания мелководий в местах обитания ондатры. В такой ситуации на покрытом снегом льду объективно регистрировались следы хищника и жертвы. Установлено, например, что за период суточной активности лисица до половины времени затрачивала на обследование мест обитания ондатры, приближалась к 38 хаткам, а длина целенаправленного преследования ондатры по следам измерялась сотнями метров. Наносимый популяции грызуна урон усугублялся разрушением его убежищ, которые из-за естественного льдообразования оказывались полностью непригодными для последующего использования. Только при понижении температуры воздуха, когда поверхностный слой хаток промерзал и становился недоступным для разрушения лисицей, восстанавливались защитные свойства мест

обитания ондатры (Руковский, Злобин, 1993).

Формирование биоценологических связей в местах расселения ондатры показательно демонстрируется на примере становления отношений с многочисленными организмами, являющимися источниками развития различных заболеваний. Проблематичным остается лишь вопрос о том, какие болезнетворные организмы были завезены с грызунами при переселении их из Северной Америки, так как скрупулезного обследования нескольких тысяч переселенцев не было произведено. Можно лишь предполагать, что процесс явно продолжительной и, вероятно, отнюдь не комфортабельной трансконтинентальной транспортировки послужил своеобразным карантинным мероприятием, в результате которого произошла элиминация части наиболее пораженных недугами грызунов.

Современный перечень только выявленных паразитарных и инфекционных болезней ондатры в местах расселения в Евразии включает около сотни наименований, перечень которых приведен в недавно изданной монографии (Ондатра..., 1993). Большинство авторов выражает сомнение в том, что по имеющимся результатам выборочных обследований отдельных популяций можно представить достаточно полную картину взаимоотношений переселенца с болезнетворными организмами. Как правило, в итоге таких исследований достоверной можно признать лишь констатацию фактов заражения грызуна. Особенности развития целого ряда заболеваний и их влияние на грызуна в новых местах обитания так и остаются во многом не познанными явлениями.

В Евразии из эктопаразитов у ондатры и в ее убежищах обнаружено 2 вида вшей и 11 видов блох. Более обширную по количеству видов группу паразитов составляют клещи. При обследовании самих грызунов и их убежищ выявлено 12 видов гамазовых, 6 видов иксодовых и 3 вида волосяных клещей, а также более двух десятков свободноживущих представителей этой группы беспозвоночных. Предполагается, что из Северной Америки вместе с ондатрой завезено 5 видов клещей, некоторые из которых уже активно паразитируют на млекопитающих местной фауны, в частности, на водяной полевке. Непосредственно паразитирующими на ондатре являются, очевидно, не все виды блох и клещей, так как часть из них стала использовать чужеземного грызуна и его убежища всего лишь в качестве подходящего для обитания субстрата. Для многих из них ондатра оказалась эффективным средством для быстрого территориального распространения.

Из гельминтов обнаружено более 30 видов трематод, 11 видов цестод, 15 видов нематод, несколько видов акантоцефалов и скребней. Примерно у десятка извлеченных из грызуна такого рода паразитических форм не идентифицирована точно видовая принадлежность. Таким же образом по составу характеризуется фауна эндопаразитов ондатры и в пределах естественного ареала в Северной Америке. Именно это вызывало первоначально серьезные опасения в отношении завоза и массового распространения вместе с ондатрой несвойственных местной фауне паразитических животных. Когда же выяснилось, что казавшиеся явными прогнозы не оправдались, было даже высказано мнение об

утрате переселенными грызунами части эндопаразитов. К настоящему времени не вызывает особых сомнений факт транслокации вместе с ондатрой всего лишь 5 видов гельминтов. Массовое заражение ондатры гельминтами автохтонной фауны не что иное, как результат формирования широких биоценологических связей в местах интродукции и непосредственное доказательство ее высокой восприимчивости к паразитарным заболеваниям.

Ондатра подвержена многим заболеваниям, вызываемым вирусами и одноклеточными патогенными организмами. Благодаря высокой плотности населения и приуроченности обитания к конкретным водоемам она сыграла значимую роль в формировании и поддержании крупных природных очагов различного рода инфекций. Показательным примером такого положения можно рассматривать ее причастность к развитию чередующихся эпизоотий омской геморрагической лихорадки в различных водных системах на юге Западной Сибири. Во многих местах вселения она оказалась быстро вовлеченной в циркуляцию в естественной среде возбудителей туляремии и лептоспироза. Как в европейской, так и в азиатской части формирующегося ареала замечена подверженность ее заражению токсоплазмозом. В целом в пределах евразийского ареала зарегистрировано около полутора десятков инфекционных заболеваний ондатры, источником которых явились местные патогенные организмы. Вероятность занесения инфекций вместе с этим грызуном из Северной Америки из-за отмеченной специфики переселения очень мала.

Высказанные ранее опасения в отношении роли ондатры в распространении различных заболеваний во многом оказались не напрасными. С ее расселением не только широко распространены новые для евразийской фауны виды паразитов, но и существенно расширены возможности для воспроизводства массы болезнетворных аборигенных организмов. Популяции ондатры оказались для них обширным биологическим субстратом, способствующим во многих случаях периодическому развитию многих заболеваний эпизоотического характера.

Искусственное вселение ондатры в евразийские водоемы логично рассматривать в экологическом плане не чем иным, как неожиданным внедрением чужеземного грызуна в места обитания аборигенных околководных млекопитающих и водоплавающих птиц. Сооружение ондатрой убежищ, активная трофическая деятельность и широкое использование для передвижения акватории оказались новыми и существенными факторами влияния на многих обитателей водоемов. Логично полагать, что реакция местных животных на деятельность вселенца соответствовала тому, насколько были нарушены их давно установившиеся биоценологические связи. Однако такого рода экологические последствия введения иноземного вида в водные биоценозы мало изучены, и вряд ли возможно в полной мере восполнить пробел в исследованиях при уже состоявшейся столь масштабно натурализации вида. При рассмотрении результатов многочисленных наблюдений за совместным обитанием ондатры с растительноядными и хищными околководными млекопитающими так и не удалось получить конкретных

ответов на вопросы о конкурентных или иных межвидовых отношениях (Бабушкин, 1993).

Сходный во многом образ жизни с выхухолью вызвал немало споров еще при обсуждении возможностей переселения ондатры из Северной Америки (Лавров, 1957). Вполне очевидно, что в некоторых случаях полное совпадение мест обитания этих животных не может не сопровождаться конфликтными ситуациями при использовании убежищ, объектов питания и акватории водоемов. Именно поэтому нельзя не согласиться с мнением о том, что в периоды максимальной численности ондатра способна заметно изменять условия обитания выхухоли. Однако предпочитаемые выхухолью в пределах естественного ареала пойменные водоемы обычно не являются лучшими местами для воспроизводства ресурсов иноземного грызуна, поэтому характер взаимоотношений этих млекопитающих остается не раскрытым. Не выяснены также взаимоотношения ондатры и другого околководного представителя насекомоядных млекопитающих - куторы обыкновенной.

Появление ондатры в местах обитания речного бобра вряд ли сопровождалось формированием каких-либо новых биоценологических связей, так как ее естественный ареал в Северной Америке во многом совпадает с ареалом канадского бобра и взаимоотношения этих грызунов достаточно известны (Errington, 1963). В большинстве случаев эти грызуны предпочитают заселять разные водоемы.

Более сложные отношения сформировались между ондатрой и водяной полевкой. Между этими грызунами явно прослеживается конкуренция в выборе растительного корма в период вегетации водных макрофитов. Наряду с этим грызуны оказываются в качестве значимого фактора беспокойства друг для друга при трофической деятельности и использовании устроенных на водоемах различных убежищ. Вследствие неизбежных контактов в прибрежной зоне водоемов в теплый период года ондатра заполучила от водяной полевки целый ряд паразитов и была вовлечена в цикл развития и поддержания эпизоотий различной этиологии.

Вполне предсказуемым оказалось отношение к ондатре хищных околководных млекопитающих, в частности, норки. Роль жертвы для ондатры в этом случае была уже предreshена в процессе совместного обитания в водоемах Северной Америки с аборигенным видом этих хищников. Современный ареал американской норки, в основном по тем же причинам широко распространившейся в Евразии, во многом совпадает с областью расселения ондатры. Зарегистрированные факты преследования ондатры выдрой связаны, очевидно, в большей мере не с трофической деятельностью этого околководного хищника, специализировавшегося на поедании рыб и земноводных. Более логично такое поведение пояснить проблемами территориальной конкуренции при обитании в пределах одних и тех же водных систем.

Практически не исследованы последствия широкого расселения ондатры для обитающих на водоемах птиц. Массовое ее появление можно рассматривать по отношению к водоплавающим птицам в качестве влияния нового фактора беспокойства. Как заброшенные, так и жилые хатки ондатры очень часто используются различными птицами в

качестве субстрата для отдыха и сооружения гнезд. Обнаружение на ондатре блох, обитающих в птичьих гнездах, уже свидетельствует об установлении ценозообразующих связей чужеземного грызуна с этой группой обитателей водоемов. Нельзя также не заметить, что ондатре вполне доступны гнезда с яйцами и нелетными птенцами, которых не игнорируют в качестве белкового корма некоторые способные к эврифагии грызуны. Из-за преимущественной активности в темное время суток многие аспекты ее взаимоотношений с представителями орнитофауны водоемов остаются еще существенно скрытыми от исследователей.

Многообразие взаимоотношений между организмами предопределяет стабильность функционирования любого биоценоза. Становление столь многочисленных и разнообразных биоценологических связей можно рассматривать естественным и важнейшим критерием достижения ондатрой устойчивого положения в водных биоценозах Евразии. Она оказалась значимым фактором влияния на используемые в качестве корма растительные и животные организмы и наряду с активной деятельностью по сооружению убежищ привнесла заметные изменения в структуру водных биоценозов. Формирование системы пищевых цепей с ее участием не только интенсифицировало деструкцию органического вещества в водоемах, но и предопределило возможности более масштабного переноса энергии из водных биоценозов в наземные. Нараставшее со временем формирование отношений с множеством болезнетворных организмов объективно подтверждает стабильность сохранившегося воспроизводственного потенциала ресурсов иноземного вида в новых местах обитания. Произвести более конкретные оценки экологических последствий интродукции ондатры в водные биоценозы Евразии при отсутствии общепринятых методов и единиц измерения этого процесса весьма затруднительно. Можно лишь без особого сомнения утверждать, что этот североамериканский грызун действительно продемонстрировал уникальный пример биологической инвазии, экологические последствия которой в полной мере так и остались невыясненными.

СОЦИАЛЬНО-ЭКОНОМИЧЕСКИЕ ОЦЕНКИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНВАЗИИ

Отношение к ондатре со стороны человека формировалось неодинаково в разных местах ее появления за пределами Северной Америки. В основном это обусловлено особенностями деятельности грызуна, затрагивающими практически интересы местного населения. В целом можно утверждать о развитии двух противоположных взглядов на результаты его распространения в евразийских водоемах. С одной стороны удовлетворенность реализацией замыслов коммерческого использования ресурсов нового пушного вида, с другой - озабоченность не иссякающей угрозой вредоносной деятельности иноземного грызуна в условиях хозяйственно используемых водных систем и прилегающих к ним территорий.

В Северной Америке ондатра давно заслужила особого внимания из-

за обладания красивой и прочной шкуркой. Развитие коммерческой добычи этого грызуна датируется первой половиной XVII в. В течение прошедшего столетия сезонные масштабы закупок шкурок у охотников достигали 9,9 млн. штук в США и 5,6 млн. шт. в Канаде. В отдельные годы на проводимые в США аукционы поступали до 18 млн. шкурок, пригодных для изготовления разнообразных меховых изделий (Гофман, 1993).

Впервые в Европе широкомасштабно искусственное расселение ондатры явно с коммерческими целями осуществлено в Финляндии. В настоящее время можно утверждать, что цель была достигнута. Иноземный грызун стал отнюдь не редким представителем охотничьих животных, обитает в многочисленных реках и озерах, но основные его ресурсы оказались сосредоточенными в южной части страны. Максимальная сезонная добыча зарегистрирована в 1955 г. на уровне в 603 тыс. особей. Свыше миллиона ондатр добыто в пятилетие 1981-1985 гг. Состояние ресурсов даже в условиях организованного использования оказалось очень нестабильным. Периоды с высокими показателями добычи сменялись резко на годы, когда освоение ресурсов не приносило ожидаемого результата. При значительном снижении численности грызунов даже принимались решения о запрете охоты на них на территории всей страны, например, в 1945 и 1954 гг. По результатам опроса охотников масштабы добычи ондатры в прошлом столетии на территории Финляндии определены величиной более 8 млн. особей (табл. 14).

Таблица 14. Добыча ондатры в Финляндии (тыс. шт.)
(Сведения за 1933–1970 гг. по данным М. Гофмана, 1993;
сведения за 1971–2000 гг. – личное сообщение А. Ermala)

Годы	Заготовка	Годы	Заготовка
1933 – 1935	155,0	1966 – 1970	692,0
1936 – 1940	660,0	1971 – 1975	522,0
1941 – 1945	151,0	1976 – 1980	987,0
1946 – 1950	784,0	1981 – 1985	1027,0
1951 – 1955	953,0	1986 – 1990	517,0
1956 – 1960	776,0	1991 – 1995	200,6
1961 – 1965	720,0	1996 – 2000	86,7
Всего			8 231,3

В последнее десятилетие состояние ресурсов иноземного пушного зверька существенно изменилось и интерес охотников к нему заметно снизился. За период 1996-2000 гг. охотники свидетельствовали, на пример, всего лишь о добыче в пределах 9,7-22,9 тыс. особей за сезон. В 2001 г. размер добычи ондатры, например, определен в 12,1 тыс. особей (Эрмала, 2004).

Также с целью увеличения масштабов пушного промысла ондатра была широко расселена на территории бывшего СССР. Хозяйственное использование ресурсов началось в 1935 г., а в последующую пятилетку шкурки ондатры стали регулярно поступать в заготавливающие пушнину учреждения страны. К концу 1990 г. примерно через 60 лет с начала искусственного расселения чужеземных грызунов в СССР было

заготовлено почти 130 млн. шкурок (табл. 15). Максимальная заготовка осуществлена в 1956 г. на уровне свыше 6 млн. шт. В 1950-1954 гг. в среднем за один промысловый сезон с 1000 га общей водопокрытой площади в дельте Или в Казахстане было получено по 2 053 шкурки, в дельте Амударьи в Узбекистане - по 1 440 шкурок. В то же время в лесостепных озерах на территории Курганской области - по 651 шкурки, а в водоемах Мурманской области и Коми АССР - всего по 2,0-2,6 шкурки (Лавров, 1957). Результаты этих расчетов убедительно свидетельствовали, что при солидной общей величине сформировавшихся ресурсов ондатры распределение их в пределах территории страны было очень неравномерным.

Таблица 15. Заготовки шкурок ондатры в СССР (тыс. шт.)
(Сведения за 1936–1970 гг. – по данным С.С. Пилитовича, 1970.
Сведения за 1971–1990 гг. – по данным ВНИИОЗ)

Годы	Заготовка	Годы	Заготовка
1936 – 1940	1000,0	1966 – 1970	17500,0
1941 – 1945	4905,0	1971 – 1975	7393,4
1946 – 1950	12185,0	1976 – 1980	5434,3
1951 – 1955	18920,0	1981 – 1985	5643,1
1956 – 1960	26675,0	1986 – 1990	6141,7
1961 – 1965	24000,0	Всего	129797,5

Такое развитие событий изначально послужило поводом для некоторых социальных преобразований на региональном уровне. В частности, в 1943 г. принято решение об организации государственных ондатровых промысловых хозяйств. Их количество первоначально было доведено до 72, но примерно через полтора десятка лет около половины из них было реорганизовано. Специально в таких хозяйствах для добычи ондатры созданы сотни рабочих мест для так называемых охотников-промысловиков. В целом по стране количество охотников, для которых промысел ондатры представлял несомненный экономический интерес, исчислялось десятками тысяч человек. Целенаправленно организованное освоение ресурсов нового промыслового вида вполне закономерно выразилось в существенном увеличении объема ценного сырья для перерабатывающих пушнину предприятий. По стоимости заготавливаемых шкурок в период 1950-1970 гг. ондатра нередко следовала лишь за соболем и белкой в ряду наиболее ценных видов пушного промысла, что вне сомнения свидетельствовало об экономической выгоде предпринятого искусственного расселения этого иноземного грызуна.

В последующие годы объемы заготовок шкурок ондатры заметно уменьшились. Некоторые из причин этого явления очевидны, в частности, многократное уменьшение площади лучших мест ее обитания в дельтах рек Или и Амударьи в Казахстане и Узбекистане. Трагическими не только для ондатры оказались изменения стока этих рек для

использования водных ресурсов в целях развития энергетики и сельского хозяйства. Наряду с этим произошло многолетнее понижение уровня грунтовых вод в лесостепной зоне на юге Западной Сибири, что повлекло обмеление и даже исчезновение множества заросших тростником бессточных озер. Причины ухудшения состояния ресурсов в пределах остальной части территории страны объективно не выяснены. Вероятно, со временем ондатра оказывалась все более зависимой от влияния хищников, болезней, изменений в состоянии кормовых ресурсов и многих других биотических факторов, сдерживающих обычно темпы нарастания численности аборигенных видов в водных биоценозах.

В России в конце прошедшего столетия величина ресурса этого пушного вида определена всего в пределах 1,5-1,7 млн. особей (табл. 16). Констатировано, например, снижение численности ондатры на севере европейской части территории, но в то же время противоположная ситуация отмечена для мест ее обитания на Дальнем Востоке. Промысловое значение ресурсы не утратили в Якутии. Более высокая плотность населения ондатры типична для популяций в водных системах на юге страны. Повсеместно распространилась практически безотчетная добыча ондатры для частного использования шкурок, что существенно затрудняет современную оценку состояния и использования ресурсов этого иноземного по происхождению грызуна.

Таблица 16. Оценка состояния ресурсов ондатры в России в 1996–2000 гг. (Учеты и современное состояние ресурсов..., 2003)

Годы	Оценка ресурса, тыс. особей
1996	1785,8
1997	1564,6
1998	1584,2
1999	1735,2
2000	1784,0

По-прежнему высказываются предложения по развитию ондатроводства в комплексе с другими видами хозяйственной деятельности на континентальных водоемах. Этот грызун, например, при явной потенциальной опасности из-за своей роющей деятельности рассматривается в качестве перспективного дополнительного объекта разведения для некоторых рыбоводных хозяйств на юге европейской территории России (Хе, 2000). Без особых обоснований предполагается, что при своевременном контроле деструктивной деятельностью ондатры можно добиться ожидаемых результатов в противостоянии зарастанию водоемов гидрофитами, а наряду с этим и получить дополнительно пушную продукцию. В рассматриваемой ситуации явно недоучитывается свойственное ондатре избирательное воздействие на водные макрофиты. В потреблении тростника обыкновенного она, вероятно, может оказаться заметным конкурентом разводимым растительноядным рыбам.

В целом же можно утверждать, что замысел искусственного расселения ондатры в СССР был успешно реализован. В связи с околководным образом жизни этого пушного зверька удалось вовлечь в

хозяйственный оборот в пределах разных природных зон множество водоемов, естественные ресурсы которых ранее были слабо востребованы или даже практически не использовались. Организованная почти повсеместно в местах расселения добыча пушных зверьков позволила достаточно быстро возместить предшествующие затраты по их искусственному распространению. Ежегодная эксплуатация нового, естественно возобновляющегося ресурса обеспечила трудовую занятость массы охотников, работников перерабатывающих пушнину предприятий и торговли. Различные изделия из шкурок ондатры и в настоящее время удовлетворяют неизменно высокий спрос на меховые изделия у значительной части сельского и городского населения. На этом выгодном в социально-экономическом плане фоне долгое время не представлялось актуальным и не вызывало практического интереса обсуждение иных аспектов внедрения чужеземного зверька в различные водные биоценозы на территории страны.

Коммерческое отношение к ресурсам ондатры изначально сложилось в Монголии и Китае. Проникшие с территории СССР и быстро размножившиеся грызуны были использованы для искусственного расселения. В Монголии, например, из бассейна реки Селенги они успешно переселены в водоемы, расположенные в бассейнах крупных озер на западе страны, где со временем стали активно добываться местными охотниками. В Китае примерно через два десятилетия после появления на территории страны и последующего искусственного расселения добыча ондатры достигала полумиллиона особей, но в конце прошедшего столетия заметно снизилась и оценивалась в пределах 100-160 тыс. особей в год (Lever, 1985; Sheng, 1992).

Ондатра неоднократно привлекала в разных странах внимание звероводов, пытавшихся организовать воспроизводство ресурсов экзотического иноземного вида в промышленных условиях. Именно с такими целями она была завезена на Британские острова, во Францию и Японию. Идею клеточного разведения пытались также реализовать в Финляндии, Польше, СССР, Китае. Заманчивым оказался успех введения в культуру звероводства другого околководного американского грызуна - нутрии. Несмотря на сходство в образе жизни грызуны совершенно по-разному реагировали на ограничение свободного обитания, в результате чего, как правило, уже через несколько лет работы с ондатрой прекращались. Задача экономически выгодного получения многочисленного приплода от ондатры в неволе не была решена. Ни в одной из стран мира она так и не стала массовым объектом пушного звероводства. В то же время, например, в Китае успешно проведены опыты по прижизненному отбору у ондатр секрета мускусных желез, что свидетельствует о новом и весьма оригинальном направлении ее коммерческого использования.

В европейских странах с теплым климатом, где интерес к изделиям из меха диких животных по естественным причинам невелик, ондатра не удостоилась коммерческого интереса со стороны охотников. Однако она быстро оказалась в поле зрения хозяйствующих субъектов, чьи интересы связаны непосредственно с использованием водных ресурсов и территорий береговой зоны водоемов. Сооружаемые норы в берегах

ручьев, рек и озер, а особенно по границам искусственных водотоков, не без основания расцениваются в качестве ее основной вредоносной деятельности. В результате строительства грызунами таких убежищ происходит образование многочисленных пустот в формирующих береговую линию грунтах. Это сопровождается не только обрушением берегов, но и явно не исключает непредвиденных изменений в перераспределении водных потоков. Особенно опасно сооружение нор в дамбах, а также в примыкающих к водоемам насыпях автомобильных и железных дорог. Расположенные на небольшой глубине участки нор представляют опасность для пасущихся сельскохозяйственных животных и содействуют быстрой эрозии почв прилегающих к водоемам сельскохозяйственных угодий. Выедание кормовых культур по берегам водоемов вызывает вполне оправданное недовольство производителей сельскохозяйственной продукции, создает опасность распространения заболеваний среди сельскохозяйственных и домашних животных. Понятны осуждения деструктивной деятельности ондатры и в пределах рекреационных ландшафтов.

Совершенно нежелательным пришельцем ондатра оказалась в Нидерландах. Не трудно представить становление отношений к этому грызуну в стране, существование значительной части территории которой зависит от функционирования системы искусственных водотоков с регулируемым режимом уровня воды. Роющая деятельность животных, а особенно ондатры, в такой ситуации не просто вредоносна, а чрезвычайно опасна для жизнедеятельности человека. Конечно, обитание ондатры по естественным причинам приурочено в основном к агроландшафту, но в процессе миграций по системе многочисленных сообщающихся между собою водоемов не исключено ее появление вблизи стратегически важных гидротехнических сооружений. Именно поэтому истребление чужеземного грызуна сразу же стало жизненной необходимостью практически в пределах всей территории страны.

История появления ондатры на территории Нидерландов и организация работы по ее уничтожению описаны неоднократно, поэтому логично обратиться к одному из последних обобщений (Barends, 2002). Добыча первого иноземного грызуна на территории страны датирована 1941 годом. Заселение началось с территории соседней Бельгии. Через десятилетие в 1951 г. отловлено уже 569 зверьков, а в 1970 г. - около 14 тыс. особей. Несмотря на предпринимаемые меры по уничтожению пришельцев в 1976 г. добыто более 62 тыс. особей, в 1980 г. - 115 тыс. и в 1985 г. - 221 тыс. особей. В 1991 г., например, даже средние показатели отлова в одной из систем водоемов в провинции Южная Голландия достигали уровня в 11 грызунов с 1 км канала. Поддержанию высокой плотности населения чужеземного грызуна по-прежнему содействуют не только очень благоприятные условия обитания на территории страны, но и естественные постоянные миграции по системам водного стока с территории Германии и Бельгии.

Слежение за распространением и деятельностью ондатры в Нидерландах осуществляет специальный комитет, подведомственный министерству сельского хозяйства. В 1985 г., например, в мероприятиях по уничтожению ондатры было задействовано 55 государственных

служащих и более 450 охотников. Актуальность и необходимость интенсификации этих работ подтверждается экономическими расчетами. В частности, только в 1979 г. на ремонт гидросооружений и восстановление сельскохозяйственных угодий, одной из основных причин чего оказалась вредоносная деятельность ондатры, было затрачено 250 млн. гульденов, что в перерасчете на современную валюту составляет около 227 млн. евро. В последние годы, например, в провинции Южная Голландия контроль численности ондатры осуществляют около 90 охотников, а за год на обусловленные деятельностью этого зверька мероприятия затрачивается не менее 3,2 млн. евро. Причем всего лишь около 40% этой суммы оплачивается из запланированных заранее государственных средств, а остальные расходы компенсируются из средств местного бюджета и организаций, эксплуатирующих систему гидросооружений. В целом только мероприятия по контролю численности и деятельности ондатры обходятся в настоящее время Нидерландам ежегодно в 20 млн. евро. Таковы социально-экономические последствия в полном смысле слова биологической диверсии на территории одного из западноевропейских государств.

Ондатра оказалась также трудноискоренимым грызуном в Бельгии и Франции. Вполне очевидно, что изначально принятые меры по ее истреблению были не столь энергичными и эффективными как на Британских островах, что послужило всего лишь одной из причин формирования высокого воспроизводственного потенциала популяций на территории этих стран. Во Франции, например, в 1965 г. было добыто 111,9 тыс. ондатр, а в Бельгии в 1967 г. уровень добычи определен величиной в 46 тыс. особей (Гофман, 1993). Противостоять нашествию расселившихся и размножившихся до таких масштабов грызунов разрозненными силами местных охотников вряд ли возможно. В целом сложившаяся с распространением ондатры в Западной Европе ситуация расценивается однозначно. В настоящее время этот североамериканский по происхождению грызун прочно обосновался в водных системах на западных границах искусственно созданной части евразийского ареала.

Официальные меры со стороны государства по сдерживанию вредоносной деятельности ондатры принимаются и в Германии, где она уже давно встречается практически повсеместно в пределах пригодных для обитания водоемов. Численность ее особенно заметно возросла в середине прошедшего столетия, чему явно поспособствовали социальные неурядицы военных лет. Убедительно свидетельствуют об этом увеличившиеся впоследствии размеры добычи (табл. 17).

По недавним оценкам специалистов масштабы добычи иноземных грызунов необходимо довести хотя бы до уровня в 350 тыс. особей в год (Pelz, 1996). При явном отсутствии у местных охотников практического интереса к добыче ондатры добиться этого можно будет лишь со значительными материальными затратами. Отловить за сезон треть миллиона грызунов - задача отнюдь не малому числу даже хорошо подготовленных специалистов.

Таблица 17. Добыча ондатры (тыс. шт.) в ФРГ в разные периоды распространения по территории страны (Гофман, 1993)

Год – добыча	Год – добыча	Год – добыча	Год – добыча
1917 – 0,8	1927 – 41,7	1961 – 133,3	1967 – 223,0
1918 – 1,9	1928 – 31,3	1962 – 141,6	1968 – 253,0
1919 – 2,1	1929 – 25,4	1963 – 142,2	1969 – 258,1
1920 – 3,8	1930 – 25,9	1964 – 159,1	1970 – 281,8
1921 – 5,6	1931 – 14,9	1965 – 146,3	1971 – 298,3

Небезынтересна ситуация с распространением и развитием популяций ондатры в пределах территории, где она явно не по злому умыслу человека впервые появилась в Европе. Последующие события убеждают, что через полвека чужеземцы во множестве благополучно обитали в естественных и искусственных водоемах в районе первичной интродукции. Ежегодная добыча ондатр в Чехословакии, например, в период 1962-1972 гг. изменялась в пределах 174,7-349,5 тыс. особей, а в Польше еще в 1959 г. было добыто более 115 тыс. особей (Гофман, 1993). При формировании ондатрой столь многочисленных ресурсов вряд ли можно сомневаться в том, что активная деятельность этого чужеродного околородного зверька еще долго будет беспокоить население многих европейских государств.

Меры противодействия быстро размножившимся инородным грызунам предпринимались и в ряде мест их расселения в СССР. Например, уничтожение ондатры началось в 1936 г. в Кызыл-Ординской области на юго-западе Казахстана практически сразу же после единственного выпуска. Решение о немедленном и поголовном истреблении оказавшихся на свободе семи десятков зверьков было принято во избежание возможного вреда для дорогостоящих систем ирригационных сооружений. Развитие событий примечательно тем, что до весны 1938 г. было отловлено 407 ондатр, но полностью истребить чужеземных грызунов так и не удалось. Кампания по уничтожению вселенцев была прекращена, так как наличие сложной системы водоемов поспособствовало настолько широкому их расселению, что в итоге привело к образованию пригодных для охотхозяйственного использования ресурсов (Лавров, 1957). События тех лет уже объективно свидетельствовали о том, насколько сложно добиться результата в попытках тотального уничтожения этого инородного вида.

К негативным следствиям искусственного переселения диких животных не без основания относят распространение заболеваний, представляющих опасность для сельскохозяйственных и домашних животных и даже самого человека. Переселенцев из дикой природы давно рассматривают в качестве очевидных переносчиков паразитов, бактерий и вирусов, почему они и вызывают вполне непредвзятые подозрения у специалистов ветеринарных и медицинских учреждений. Пожелания соответствующей компетентной оценки состояния популяций диких животных, серологические обследования, предварительный анализ возможных ветеринарных и медицинских проблем, разработка инструктивных документов - далеко не полный перечень современных запросов относительно искусственных перемещений любых предста-

вителей животного мира (Jessup et al., 1995). Причастность ондатры к возникновению серьезных проблем с распространением различных заболеваний установлена во многих регионах Евразии.

Наиболее показательным примером можно рассматривать выделение фильтрующегося вируса из крови заболевших людей в период массовой гибели ондатры в середине 40-х гг. прошедшего столетия в Омской области. Ондатра оказалась новым активным переносчиком омской геморрагической лихорадки. Неизбежные многочисленные контакты охотников с иноземными грызунами привели к смене обычно трансмиссионного механизма передачи вируса человеку на нетрансмиссионный без участия в этом процессе паразитических клещей. При исключительно широком распространении нового переносчика инфекции в водных системах на юге Западной Сибири сформировался устойчивый природный очаг омской геморрагической лихорадки. В результате заболеванию неожиданно подверглись не только многие охотники, но и члены их семей, а также сотрудники медицинских и научных учреждений (Бусыгин, 1973; Максимов, Харитонов, 1975).

В 1961-1962 гг. в Новосибирской области зарегистрировано, например, 54 случая заболевания омской геморрагической лихорадкой. Достоверно установлено, что причиной происшедшего оказались больные ондатры. Из числа заболевших людей лишь 60% непосредственно контактировали с грызунами, так как это были охотники. Из остальных больных было 28% взрослых членов семей охотников и 12% детей. В том, что возникшая на юге Западной Сибири ситуация представляла и продолжает представлять явную угрозу для местного населения, убеждают факты из медицинской практики идентификации вируса и лечения людей. Даже среди профессионально осведомленных научных и медицинских работников заболевания омской геморрагической лихорадкой регистрировались неоднократно в 1947, 1958, 1963 и 1968 гг. (Федорова, 1974).

Ондатра закономерно пополнила количество переносчиков такого широко распространенного инфекционного заболевания как туляремия. Промысел оказался небезопасным для ондатролов Вологодской, Новосибирской, Томской, Иркутской, Камчатской областей и Бурятии, где в разные сроки и порой неоднократно зарегистрированы случаи заболевания их туляремией (Дмитриев, 1972; Лазарев, 1972; Сосницкий, Семенов, 1972; Максимов, Абашкин, 1975). Даже в дельте реки Или в Казахстане, где по темпам нарастания численности и результатам промысла можно было первоначально игнорировать обсуждение проблем заболевания ондатры, со временем зарегистрирована циркуляция в популяции иноземного грызуна возбудителей туляремии, бруцеллеза и токсоплазмоза (Поляков, 1979). При добыче многими охотниками нескольких тысяч ондатр за сезон вероятность инфицирования участников промысла, например, токсоплазмами при несоблюдении элементарных гигиенических правил была очень высокой.

Перечень болезнетворных организмов, воздействию которых ондатра специфически подвержена в разных популяциях, включает десятки видов вирусов, одноклеточных организмов, гельминтов и эктопаразитов. Можно объективно предполагать и о многих других случаях забо-

леваний, не ставших широко известными из-за удаленности мест промысла ондатры и невозможности повсеместного контроля со стороны медицинского персонала. Подтверждающая это ситуация зарегистрирована, например, на юге Тюменской области, когда при выборочном обследовании 52 взрослых человек, проживающих на берегу заселенных ондатрой водоемов, у троих были обнаружены антитела к возбудителям лептоспироза (Попов и др., 1966). Необходимо особо заметить, что в результате выраженной приуроченности обитания к конкретным водоемам ондатра оказывается одним из основных видов грызунов, поддерживающих устойчивые природные очаги смешанных инфекций, например, омской геморрагической лихорадки, туляремии и лептоспироза. Именно поэтому организация ее промысла всегда требует соответствующей подготовки охотников.

Проблема распространения ондатры различных заболеваний в Центральной и Западной Европе признана актуальной чуть ли не с начала ее переселения из Северной Америки (Hoffmann, 1958). Предположение о значимой роли болезней в неожиданных изменениях ее численности высказывалось финскими исследователями (Artimo, 1960). Результаты исследований последних лет также подтверждают возможности участия иноземного грызуна в этом процессе. Например, при отлове ондатр на водоемах со стоком муниципальных вод из города Брно в Чехии выявлено, что около 47% из них являются переносчиками токсоплазмоза (Nezval, Literak, 1994). Столь высокий уровень заражения свидетельствует о явной опасности заражения охотников и охотничьих собак и последующего увеличения числа участников распространения этих паразитических простейших. Предполагается причастность ондатры и к распространению хантавирусов (Vahlenkamp et al., 1998).

Возможность опасного заражения человека, домашних и сельскохозяйственных животных явно не исключена при модных устремлениях содержания ондатр в неволе, в частности, при попытках их разведения в условиях приусадебных и фермерских хозяйств. Особенно проблематичны ситуации, когда исходным материалом для такого рода занятия служат грызуны из естественных мест обитания. В связи с этим пропаганду элементарных сведений об инфекционных и паразитарных заболеваниях ондатр на страницах доступных для широкого круга населения изданий следует признать актуальной и полезной (Вустина, 1988; Кирилов, 1999).

Столь неоднозначное отношение к ондатре в разных местах ее расселения постоянно порождало повышенный социальный интерес к ней со стороны ученых, охотников и сторонников охраны природы, землевладельцев и просто неравнодушных к столь широкомасштабному явлению лиц. Лишь из перечня научных и популярных публикаций с упоминанием названия этого вида, напечатанных в разных странах мира, может получиться новое солидное многотомное издание. Нет сомнений в том, что столь масштабная биологическая инвазия ондатры на долгое время войдет в историю не только экологической науки как показательный пример намеренного вмешательства человека в природные процессы с противоречивыми социально-экономическими последствиями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распространение ондатры за пределами естественного североамериканского ареала можно без преувеличения назвать экологическим экспериментом мирового масштаба. Этот процесс развивался и достиг такого размаха по инициативе явно увлеченных меркантильными побуждениями людей, вряд ли предполагавших многих неожиданных последствий совершенного. Многочисленные факты свидетельствуют, что за истекшее столетие около полумиллиона ондатр подверглось целенаправленному переселению в различные по происхождению и расположению водоемы на территории более десятка стран Северной Америки, Европы, Азии и Южной Америки. В результате площадь ареала этого вида неоднократно увеличилась, а ресурсы оказались расщепленными в самых разнообразных экологических условиях.

Естественные предпосылки этого феноменального явления логично усматривать в особенностях околородного образа жизни грызуна. Закономерные сходства физических и химических параметров поверхностных вод суши определяют возможности формирования для многих околородных животных экологической ниши, явно не ограничиваемой пределами одного континента. Под влиянием сходных гидрохимических факторов значительна вероятность практически повсеместного формирования пригодных для обитания ондатры кормовых ресурсов в пределах широт, ограничивающих ее естественный ареал в Северной Америке. Внушительная протяженность ареала в широтном направлении позволяет полагать об успешном ее расселении в пределах значительных по площади территорий как в северном, так и в южном полушариях. Пример со сложившимся на настоящий момент распространением этого вида является прямым тому доказательством.

Экологические следствия внедрения ондатры в водные биоценозы за пределами естественного ареала сразу же проявились в активном воздействии на используемых для удовлетворения пищевых потребностей растений и животных. Изначальное оскудение ресурсов предпочитаемых в качестве корма водных макрофитов и гидробионтов послужило, очевидно, пусковым механизмом для трансформации многих других биологических процессов в водоемах. Влияние интродуцента на среду обитания уменьшилось лишь в результате последующего формирования многочисленных биоценологических связей с хищниками и паразитами, стабилизовавшего параметры воспроизводства его популяций. При сложившемся балансе между влиянием на окружающую среду и противостоянием воздействию множества факторов, ни один из которых не лимитировал окончательно возможности обитания, ондатра стала обычным видом животного населения водных биоценозов на обширных пространствах далеко за пределами естественного ареала.

Успешному внедрению ондатры в потоки вещества и энергии в водных биоценозах вне сомнения поспособствовали связанные с околородным образом жизни преимущества в терморегуляции и питании.

Водная среда явно ограничивает влияние экстремальных температур окружающей среды и определяет возможность использования своеобразного по химическому составу растительного корма. В качестве нового активного консумента ондатра не только ускорила процесс трансформации органического вещества в водоемах, но и сыграла немаловажную роль в формировании пищевых цепей, по которым увеличился вынос энергии за пределы водных биоценозов. Таковы очевидные и неизбежные следствия интродукции нового вида в уже сложившиеся экологические системы.

Нельзя не заметить, что этого могло и не произойти, не будь этот вид в современном политипическом состоянии с характерным обширным естественным ареалом и значительным воспроизводственным потенциалом. Выделено большое число существенно различающихся географических форм грызуна в пределах североамериканского ареала. Аналогичным образом выявлены значимые морфологические различия между особями различных евразийских популяций, что в целом свидетельствует о высокой лабильности генофонда грызуна. Подтверждением генетической устойчивости вида можно рассматривать более чем полувековое сохранение островных популяций. Многие из них возникли от небольшого количества изначально переселенных особей и стабильно поддерживают воспроизводство ресурсов в изоляции до настоящего времени.

Оценка социальных последствий распространения ондатры остается достаточно спорной. Первоначальный замысел созерцания иноземных зверьков в европейских водоемах был удачно реализован. Быстрое их распространение побудило как экономический интерес к разведению нового пушного вида, так и протест против его обитания в используемых человеком водных системах. В Западной и Центральной Европе многие попытки извлечь экономические выгоды из получения новой пушной продукции оказались несостоятельными. В странах с высоким коммерческим спросом такого рода продукции и обилием не вовлеченных в активную хозяйственную деятельность водоемов ситуация с распространением ондатры развивалась иным образом. В частности, искусственное расселение в Финляндии и СССР сопровождалось явным экономическим эффектом от использования быстро сформировавшихся ресурсов нового пушного вида. Добыча ондатры как охотничьего животного активно осуществляется в настоящее время на территории таких стран как Монголия и Китай.

Сбылись и основные опасения заселения иноземным грызуном европейских водоемов. Сооружение им многочисленных нор в берегах водоемов, использование сельскохозяйственных культур для питания, массовое появление во время миграций в населенных пунктах и промышленных зонах, распространение опасных для человека и опекаемых им животных заболеваний вызвали негативное отношение к нему значительной части населения многих европейских государств. Объявленная еще в первой половине прошедшего столетия кампания борьбы с ондатрой завершилась истреблением ее лишь в Ирландии, Шотландии и Англии. В настоящее время в пределах значительной части европейской территории принимаются разнообразные меры контроля ее

численности, на что ежегодно затрачиваются немалые материальные средства. Яркий пример противостояния нашествию иноземных грызунов представляют Нидерланды с густой сетью гидротехнических сооружений и высокой эффективностью использования земель сельскохозяйственного назначения.

Ондатра лишь один из многих десятков видов млекопитающих, подвергшихся искусственному переселению за пределы естественно сложившихся ареалов. Однако история ее появления в водных биоценозах других материков особенно привлекательна своей поучительностью, так как демонстрирует возникновение и решение немалого числа актуальных проблем экологического и социального характера. Именно эта история свидетельствует о возможности исключительно масштабного распространения иноземных видов с быстрым и совершенным внедрением в местные биоценозы. Анализ происшедшего - всего лишь один из уроков осмысления отношений человека к сотворенным за многие миллионы лет богатствам живой природы, цена которых, очевидно, наиболее высока лишь в местах их естественного воплощения в удивительный мир планеты.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	6
История искусственного расселения	7
Пищевые предпочтения	14
Особенности химического состава водных макрофитов	24
Вторичные метаболиты как фактор пищевой специализации	39
Значение гидрохимических факторов в выборе мест обитания	49
Особенности распространения за пределами естественного ареала	61
Преимущества околководного обитания	69
Экологические следствия внедрения в водные биоценозы	76
Социально-экономические оценки биологической инвазии	88
Заключение	98