

INSS 1996–1499

2011 №3



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

<http://www.sevin.ru/invasjour/>



Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова
Российской Академии Наук

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|-----|
| <i>Касьянов А.Н., Клевакин А.А.</i> Звездчатая пуголовка <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874) Чебоксарского водохранилища | 2 |
| <i>Мальцев А.Н.</i> Роль инвазий в формировании населения домовых мышей города Ишима и их таксономическая оценка | 7 |
| <i>Силаева Т.Б.</i> Чужеродные виды флоры в бассейне реки Суры | 15 |
| <i>Силкин В.А., Абакумов А.И., Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Часовников В.К., Лукашева Т.А.</i> Сосуществование черноморских и чужеродных видов в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря. Анализ гипотез вселения | 24 |
| <i>Стародубцева Е.А.</i> Чужеродные виды растений на особо охраняемых территориях (на примере Воронежского биосферного заповедника) | 36 |
| <i>Ткачева Е.В., Виноградова Ю.К., Павлова И.В.</i> Изменчивость морфометрических признаков <i>Galega orientalis</i> Lam. в некоторых популяциях естественного и вторичного ареала | 41 |
| <i>Тохтарь В.К., Виноградова Ю.К., Грошенко А.С.</i> Микроэволюция и инвазивность видов рода <i>Oenothera</i> L. в Европе | 49 |
| <i>Третьякова А.С.</i> Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала | 62 |
| <i>Филиппенко Д.П.</i> Вид-вселенец <i>Potamopyrgus antipodarum</i> (Gray, 1843) (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae) в водоемах Калининградской области | 70 |
| <i>Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В.</i> Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России | 79 |
| <i>Хорун Л.В.</i> О возможностях определения степени отсроченности инвазионной опасности заносных видов растений | 89 |
| <i>Яковлева А.В., Яковлев В.А.</i> Влияние <i>Dreissena polymorpha</i> и <i>Dreissena bugensis</i> на структуру зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища | 105 |

ЗВЕЗДЧАТАЯ ПУГОЛОВКА *BENTHOPHILUS STELLATUS* (SAUVAGE, 1874) ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2011 Касьянов А.Н.¹, Клевакин А.А.²

¹ Институт биологии внутренних вод РАН им. И.Д. Папанина,
п. Борок 152742, kasyanov@ibiw.yaroslavl.ru

² Нижегородская лаборатория ГосНИОРХ,
г. Нижний Новгород 603116, gosniorh@list.ru

Поступила в редакцию 03.01.2011

Впервые приводятся некоторые меристические признаки популяции звездчатой пуголовки Чебоксарского водохранилища. Все исследованные особи были половозрелыми самками в возрасте 1+. Осенью звездчатая пуголовка потребляет только моллюсков (% встречаемости): *Lithoglyphus naticoides* (85%), *Dreissena* sp. (6%), *Valvata* sp. (6%) и *Bithynia* sp. (3%).

Ключевые слова: звездчатая пуголовка, Чебоксарское водохранилище, меристические признаки, возраст, длина, спектр питания.

Введение

Естественно-исторический ареал звездчатой пуголовки *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) включает бассейны Черного, Азовского и Каспийского морей: опресненные лиманы, заливы, реки и прибрежные озера [Световидов, 1964; Miller, 1986]. Раньше звездчатая пуголовка в р. Волге встречалась лишь на 30 км выше Астрахани [Атлас ..., 2003]. Сейчас она известна во многих водохранилищах Средней Волги: сначала в 1970-х гг. звездчатая пуголовка была обнаружена в Куйбышевском водохранилище, а в конце 1990-х гг. она стала обычна в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах [Евланов и др., 1998].

В Чебоксарское водохранилище звездчатая пуголовка, скорее всего, проникла в 2000-е гг. из Куйбышевского водохранилища, куда, в свою очередь, попала путем саморасселения из Каспийского моря. Однако существует предположение, что в Куйбышевское водохранилище звездчатая пуголовка попала случайно вместе с мизидами, которые в

результате акклиматизационных работ были завезены из устья Дона или Цимлянского водохранилища [Гавлена, 1973; Цыплаков, 1974].

В настоящее время в русловой части Чебоксарского водохранилища звездчатая пуголовка достаточно многочисленна [Клевакин и др., 2005].

Цель работы – изучение меристических признаков, возрастного состава и спектра питания звездчатой пуголовки Чебоксарского водохранилища.

Материал и методика

Звездчатая пуголовка (n=102 особи) из Чебоксарского водохранилища (пос. Сапино) была поймана пелагическим тюлевым тралом (длина 25 м, ячея в кутке 6 мм в донном варианте) 07.10.2007 г. на русловом (судоходном) участке. Глубина в этом месте 13 м, грунты плотные, несколько заиленные и с большим количеством ракушечника.

Кроме звездчатой пуголовки – 5.08% встречаемости от общего количества – в улове присутствовали еще 10 видов

рыб: *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) – 0.40%, *Abramis sapa* (Pallas, 1814) – 3.63%, *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) – 0.40%, *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) – 0.45%, *Stizostedion volgensense* (Gmelin, 1788) – 0.25%, *Lota lota* (Linnaeus, 1758) – 0.05%, *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) – 2.09%, *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) – 83.22%, *Romanogobio albiginnatus* (Lukasch, 1933) – 3.73% и *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) – 0.70%.

Для изучения спектра питания в октябре 2007 г. отобраны 42 особи звездчатой пуголовки. Стандартная длина (SL) этих рыб колебалась от 48 до 59 мм, преобладающими длинами были 53–56 мм (n=25). Все исследованные особи были половозрелыми самками.

При изучении меристических признаков использованы те же особи, у которых изучалось питание. Исследовались две группы счетных признаков с независимым морфогенезом, характеризующиеся ранним проявлением в онтогенезе и высокой наследственностью [Кирпичников, 1987]: число лучей в плавниках и признаки осевого скелета. Нами исследовано: число колючих лучей в первом спинном плавнике (D_1), число ветвистых лучей во втором спинном плавнике (D_2), число лучей в анальном (A), грудном (P) и брюшном (V) плавниках; а также общее число позвонков (Vt), число позвонков в туловищном (V_a) и хвостовом (V_c) отделах. В последний отдел позвоночника включены 3 преуральных позвонка.

Позвонки подсчитывали на сухих остеологических препаратах, начало счета вели с первого позвонка, сросшегося с *basioccipitale*. Туловищные позвонки (V_a) у звездчатой пуголовки, как и у окуневых рыб, характеризуются наличием лишь верхних остистых отростков [Зеленецкий, 1992]. Счет хвостовых позвонков (V_c) заканчивали тремя преуральными позвонками.

В качестве регистрирующей структуры, по которой определяли возраст, были выбраны отолиды. Определение возраста по отолидам для минимизации систематической ошибки всегда проводил один и тот же оператор – один из авторов статьи [Сметанин, 1982]. Для более объективного определения возраста отолиды первоначально 10–15 минут просветляли в растворе из смеси глицерина и 96% спирта, что помогало лучше видеть гиалиновые и опаковые зоны под бинокляром МБС-10 при увеличении 2 x 4 в падающем свете на темном фоне. Более четко зоны были видны на наружной стороне отолида. Возраст определялся по числу гиалиновых зон. Статистическую обработку данных проводили при помощи программного пакета Statistica 6.0 для Windows.

Определение компонентов спектра питания звездчатой пуголовки проводил г.н.с ИБВВ РАН А.Е. Жохов.

Результаты и их обсуждение

В таблице представлены статистические характеристики 11 меристических признаков для выборки звездчатой пуголовки из Чебоксарского водохранилища. Из них значения пяти признаков (D_1 , D_2 , A, спинные и брюшные пластины) укладываются в пределы изменчивости для звездчатой пуголовки, указанные в Атласе пресноводных рыб России [2003]. Остальные 5 признаков (P, V, V_a , V_c , Vt) для звездчатой пуголовки приводятся впервые. Для изучения почти всех меристических признаков были использованы 42 особи, только для числа ветвистых лучей в брюшном (V) и грудном (P) плавниках – 12 и 41 особь соответственно.

Изучение возрастного состава популяции звездчатой пуголовки из Чебоксарского водохранилища позволило установить, что все особи этой популяции были половозрелыми самками в возрасте 1+.

Таблица. Меристические признаки звездчатой пуголовки Чебоксарского водохранилища

| Признаки | lim | M±m | σ |
|------------------|-------|-----------|------|
| SL | 48–59 | 54.3±0.43 | 2.77 |
| D ₁ | 2–4 | 3.3±0.08 | 0.50 |
| D ₂ | 8–12 | 8.9±0.11 | 0.69 |
| A | 7–9 | 8.2±0.11 | 0.68 |
| P | 11–17 | 14.4±0.21 | 1.34 |
| V | 9–18 | 11.5±0.73 | 2.54 |
| Спинные пластины | 25–31 | 28.2±0.21 | 1.33 |
| Брюшные пластины | 21–27 | 23.2±0.19 | 1.22 |
| V _a | 9–11 | 9.7±0.10 | 0.64 |
| V _c | 18–20 | 19.0±0.08 | 0.54 |
| V _t | 27–30 | 28.7±0.09 | 0.60 |

Примечание: обозначение признаков приведено в разделе «Материал и методика».

Нами установлено, что спектр питания звездчатой пуголовки Чебоксарского водохранилища осенью составляют исключительно моллюски (% встречаемости): *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) – 85%, *Dreissena* sp. – 6%, *Valvata* sp. – 6% и *Bithynia* sp. – 3%.

Ранее Е.А. Фролова и Н.Г. Баянов [Frolova, Baynov 2010], также изучая спектр питания звездчатой пуголовки, обнаружили, что у нее в Чебоксарском водохранилище в летний период в зависимости от длины тела изменяется спектр питания. По их данным, наиболее разнообразен рацион в самой мелкой размерной группе (4.2–5.0 см): обнаружены кормовые организмы, относящиеся к 12 систематическим группам, из них 50% биомассы составляют моллюски. В другой размерной группе (5.8–6.2 см) выявлено 9 групп кормовых организмов. В самой крупной размерной группе (6.3–6.7 см) отмечено только 6 групп кормовых организмов. Во второй и третьей размерных группах основным компонентом питания (до 80%) были

разные виды моллюсков [Frolova, Baynov, 2010]. Сравнение наших данных по спектру питания звездчатой пуголовки с данными вышеуказанных авторов показало, что в больших размерных группах основным компонентом питания летом и осенью являются моллюски.

Работа выполнена при поддержке Федеральной Целевой Программы Отделения Биологических Наук РАН «Биоресурсы» и гранта РФФИ № 10-04-00753 –а.

Литература

- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. М.: Наука, 2003. Т. 2. С. 96–98.
- Гавлена Ф.К. Звездчатая пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauvage) в Куйбышевском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 1 (78). С. 174–175.
- Евланов И.А., Козловский С.И., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.

- Зеленецкий Н.М. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков окуня (*Perca fluviatilis* L.) в ареале // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ АН СССР, 1992. 24 с.
- Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
- Клевакин А.А., Блинов Ю.В., Минин А.Е., Пестова Ф.С., Постнов Д.И. Рыболовство в Нижегородской области. Нижний Новгород: ООО «Чебоксарская типография №1», 2005. 96 с.
- Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука, 1964. 550 с.
- Сметанин М.М. К оценке точности определения возраста рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических исследований. Рыбинск: Изд-во ИБВВ АН СССР, 1982. С. 63–74.
- Цыплаков Э.П. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с гидростроительством на Волге и акклиматизационными работами // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 3 (86). С. 396–405.
- Frolova E.A., Baynov N.G. Some data on a feeding of starry Goby *Benthophilus stellatus* Sauvage, 1874 in the Cheboksary Reservoir // The III International Symposium "Invasion of alien species in Holartic. Borok – 3". Programme and Book of Abstracts. October 5th-9th 2010, Borok; Myshkin, Print-House Publ. Co. Yaroslavl District, Russia. 2010. P. 45–46.
- Miller P.J. Gobiidae // Check-list of the fishes of the North-Eastern Atlantic And of the Mediterranean (CLOFNAM). P.: UNESCO, 1986. P. 483–515.

STARRY GOBY *BENTHOPHILUS STELLATUS* (SAUVAGE, 1874) IN THE CHEBOKSARY RESERVOIR

© 2011 Kasyanov A.N.¹, Klevakin A.A.²

¹ I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS – IBIW, Borok,
152742, e-mail: kasyanov@ibiw.yaroslavl.ru

² Nizhny Novgorod laboratory of State Scientific – Research Institute Lake and River Fisheries,
603116, e-mail: gosniorh@list.ru

Some meristic characters of the starry goby from the Cheboksary reservoir are reported for the first time. All the specimens examined were found to be mature females at the age of 1+. In autumn the starry goby consumes only mollusks (percentage of occurrence): *Lithoglyphus naticoides* (85%), *Dreissena* sp. (6%), *Valvata* sp. (6%) and *Bithynia* sp. (3%).

Key words: starry goby, the Cheboksary reservoir, meristic characters, age, length, diet composition.

РОЛЬ ИНВАЗИЙ В ФОРМИРОВАНИИ НАСЕЛЕНИЯ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ ГОРОДА ИШИМА И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА

© 2011 Мальцев А.Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Москва, Ленинский пр-кт, 33, Россия; aleks.maltcev@gmail.com

Поступила в редакцию 31.01.11

Проведена оценка особенностей фенотипа городских популяций домовых мышей г. Ишима. В исследуемых популяциях обнаружены морфологические особенности, характерные как для *Mus musculus*, так и для *M. domesticus*. Параметры размножения пар из разных популяций при лабораторном разведении и результаты экспериментального скрещивания между разными популяциями *M. musculus* свидетельствуют о низких значениях репродуктивного успеха и понижении фертильности самцов ишимской популяции. На основании полученных данных предполагается, что население домовых мышей г. Ишима сформировалось посредством случайных инвазий представителей синантропных таксонов домовых мышей *M. musculus* и *M. domesticus* с помощью человека.

Ключевые слова: инвазийные виды, домовая мышь, особенности фенотипа, параметры размножения, *Mus musculus*, *Mus domesticus*.

Введение

Надвидовой комплекс *Mus musculus* sensu lato включает две дивергентные группы: синантропных домовых мышей – *Mus musculus*, *M. domesticus*, *M. castaneus* и дикоживущих – *M. spicilegus*, *M. macedonicus*, *M. spretus*. Синантропные и дикоживущие виды симпатричны и не скрещиваются между собой в природе, в то время как синантропные таксоны парапатричны и гибридизируют в местах контакта их ареалов. Последние характеризуются высокой степенью эврибионтности и инвазийностью. Наиболее широко распространенным является *M. domesticus*, расселившийся по земному шару с помощью человека, населяя как континенты (Америка, Австралия, Южная и Западная Европа, Северная Африка), так и многие острова [Boursot et al., 1993; Кучерук, 1994]. Широко расселился с человеком и другой синантропный вид – *M. musculus*, который обитает в Восточной Европе и большей части Азии [Boursot et al., 1993].

Исследования, проведенные в зоне парапатрии *musculus-domesticus* в Германии [Kraft, 1984/1985] и в обширной зоне гибридизации *musculus-domesticus* в Закавказье [Межжерин, Котенкова, 1989; Mezhzherin et al., 1998] показывают, что по морфологическим признакам возможна надежная диагностика гибридов. При анализе генетически типированных особей выявлено, что наиболее информативными морфологическими признаками для диагностики синантропных видов и подвидов домовых мышей надвидового комплекса *M. musculus s.l.* являются хвостовой индекс (tail-ratio) и окраска волосяного покрова, а также наличие четкой «боковой» границы либо плавного перехода между окраской спины и брюха [Tsuchiya et al., 1994; Коробицина, Якименко, 2004]. Анализ данных признаков, сопровождаемый генетическими и цитогенетическими исследованиями, позволил выявить гибридное происхождение представителей разных популяций домовых

мышей на территории России и сопредельных территорий [Якименко и др., 2003].

Помимо морфологических отличий, гибриды могут характеризоваться снижением репродуктивного успеха и фертильности по сравнению с популяциями исходных форм. Данные ряда авторов [Britton-Davidian et al., 2005; Vyskocilova et al., 2005; Good et al., 2007] свидетельствуют об уменьшении этих показателей у гибридов, полученных при скрещивании *M. musculus* и *M. domesticus*.

Город Ишим расположен на юге Западной Сибири и находится в границах ареала синантропного вида *M. musculus*, в связи с чем населяющие его домовые мыши могут принадлежать к подвиду *M. musculus musculus*. Предполагается, что в этот город в результате случайных инвазий с человеком могли проникнуть представители других синантропных видов домовых мышей и образовать гибридную популяцию. Цель работы состояла в таксономической оценке домовых мышей г. Ишима. Оценка основана на анализе морфологических признаков и изучении особенностей размножения *M. musculus* из г. Ишима при скрещивании с представителями других форм.

Материал и методика

Отловы домовых мышей проводили в период с 2005 по 2008 г. в помещениях и открытых стациях на территории г. Ишима и его окрестностей. Отработано 1832 ловушко-суток, отловлена 131 домовая мышь, из них у 118 были изучены морфометрические показатели. Для оценки морфометрических различий с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм измеряли общую длину тела, а также длину хвоста, ступни и уха. Для анализа использовали как абсолютные размеры тела, так и относительные индексы. По ранее предложенной методике [Гашев, 1999; Гашев и др., 2006] проведен калориметрический

анализ окраски волосяного покрова 23 домовых мышей. Шкурки сканировали с целью изучения изменчивости показателей белизны (W) и оттенка (T) окраски. Также у данных особей визуально проводили описание особенностей окраски.

Кроме этого для анализа были использованы коллекции домовых мышей зоологического музея МГУ им. А.Н. Ломоносова. Проанализированы морфологические признаки зверьков из Дагестана и городов юга Западной Сибири.

Эксперименты по скрещиванию представителей разных подвидов и популяций *M. musculus* проводили в виварии Научно-экспериментальной базы ИПЭЭ РАН «Черноголовка». В экспериментах использованы домовые мыши из следующих популяций: *M. musculus musculus* (Московская обл.), *M. t. musculus* (г. Ишим) и *M. t. gansuensis* (Н. Цасучей). В первой контрольной серии проведены скрещивания самцов и самок каждой из популяций. Сформировано 15 пар *M. t. musculus* (г. Ишим), 11 пар *M. t. musculus* (Московская обл.) и 15 пар *M. t. gansuensis*. Во второй серии проведено два варианта скрещиваний между популяциями *M. t. musculus* Ишима и Московской области. В первом использовано 4 пары: самец (Московская обл.) X самка (г. Ишим), во втором – 2 пары: самец (г. Ишим) X самка (Московская обл.). В третьей серии проведены 2 варианта скрещиваний между популяциями *M. t. musculus* (г. Ишим) и *M. t. gansuensis*. 7 пар в варианте самец *M. t. gansuensis* X самка *M. t. musculus*, 8 пар в сочетании самец *M. t. musculus* X самка *M. t. gansuensis*. Все сформированные пары содержались совместно в течение 4 месяцев в одинаковых условиях в пластиковых ванночках для лабораторных животных. Они получали стандартный корм: зерносмесь (овес, семена подсолнечника), овощи (морковь, капуста). Производился подсчет количества родившихся

детенышей. Оценивался репродуктивный успех в процентах (соотношение общего количества пар, к парам, которые произвели потомство). Оценивалась жизнеспособность потомства до 40-дневного возраста.

Результаты и обсуждение

Морфологический анализ показал наличие длиннохвостых домовых мышей на юге Тюменской области (г. Ишим). Почти во всех популяциях на территории города были обнаружены домовые мыши с длиной хвоста равной длине тела или больше (Табл. 1).

Известно, что *M. musculus* является относительно короткохвостой формой с индексом хвоста от 60 до 80% [Межжерин, 1994]. Лишь половина

отловленных зверьков обладала таким индексом хвоста. *M. domesticus* – длиннохвостый вид, с длиной хвоста равной или больше длины тела, с выраженным утолщением у основания [Межжерин, 1994]. По данным Крафта [Kraft, 1984/85], индекс хвоста у *M. domesticus* из континентальной Европы равен в среднем 1.014 (0.87–1.20). В табл. 2 приведены средние показатели индекса хвоста из разных районов Кавказа и г. Ишима. Ранее, в зоне гибридизации *musculus-domesticus* в Закавказье и на Северном Кавказе были обнаружены домовые мыши с морфологическими признаками, присущими *M. domesticus* [Межжерин и др., 1994].

Таблица 1. Значения хвостового индекса у домовых мышей из разных частей г. Ишима

| Место отлова | Год | Количество зверьков | Индекс хвоста | | |
|---------------------------------|------------|---------------------|---------------|--------|---------|
| | | | 65–85% | 86–97% | 98–123% |
| деревянное здание ИГПИ | 2005–2007 | 80 | 31 | 31 | 18 |
| березовая роща | 2007 | 11 | 7 | 2 | 2 |
| 5-этажное здание центра города | 2007 | 4 | 2 | 2 | 0 |
| 2-этажное здание ИГПИ | 2008 | 4 | 3 | 0 | 1 |
| 5-этажное здание общежития ИГПИ | 2005, 2006 | 9 | 3 | 4 | 2 |
| Общее количество | | 108 | 46 | 39 | 23 |

Таблица 2. Среднее значение индекса хвоста домовых мышей из разных регионов

| | Место отлова | | | г. Ишим |
|-----------------|--------------------|-----------------|------------------|-------------------|
| | Южный Дагестан | Аджария | Азербайджан | |
| Индекс хвоста % | 94.2±2.21 n= 55 | 100±3.0 n=14 | 93.0±2.0 n=10 | 86.9±1.59 n=62 |

Необходимо обратить внимание и на то, что и другие значения промеров домовых мышей г. Ишима были

характерны скорее для *M. domesticus*, чем *M. musculus*. Так, средняя длина тела зверьков составляла от 77.05 до

87.7 мм, длина задней стопы от 16.4 до 17.3 мм, длина уха от 12.37 до 15.89. Все вышеприведенные данные не соответствуют средним значениям этих показателей у *M. musculus*, приводимых Межжериным [1994], и выходят за их пределы.

Наши данные согласуются с результатами других исследователей [Коробицина, Якименко, 2004; Спиридонова и др., 2008], которые установили присутствие длиннохвостых форм домовых мышей в разных городах России, в том числе и в некоторых городах Западной Сибири (Лабытнанги, Томск, Новосибирск). Авторы обнаружили особей с индексом хвоста более 90%, у которых присутствовали молекулярные маркеры *M. domesticus*.

На основании калориметрического анализа у домовых мышей г. Ишима была выявлена неоднородность окраски волосяного покрова. Мыши с темными тонами, отсутствием выраженной границы или наличием слабого перехода в окраске спины и брюха характеризовались низкими показателями W и T (от 28.26; 0.93 до 36.72; 0.973). Особенности такой окраски характерны для *M. domesticus* [Межжерин, 1994]. Напротив, особи с более светлыми тонами и четко выраженной границей в окраске спины и брюха отличались более высокими значениями W и T (от 34.73; 1.16 до 43.2; 1.31 соответственно), что характерно для *M. musculus*. Всего из 23 особей у 6 переход был хорошо выражен, у 3 он отсутствовал, а у остальных был слабо выражен. Однако, необходимо отметить, что короткохвостые, длиннохвостые особи и особи со средней длиной хвоста встречались как среди светло-, так и темноокрашенных особей. Не было обнаружено какой-либо корреляции окраски с индексом хвоста. Лишь у одной особи с индексом хвоста более 95% обнаружено отсутствие границы в окраске спины и брюха, а также низкие значения W и T (31.306; 1.152). У большинства мышей

эти значения были промежуточными. Тем не менее, наличие темноокрашенных особей свидетельствует о возможном присутствии в популяции генов *domesticus* или *castaneus*.

Ранее в европейской зоне гибридизации и в Закавказье исследователями [Kraft, 1984/85; Межжерин, Котенкова, 1989] были обнаружены мыши разных фенотипов, часть из которых обладала промежуточными морфологическим признакам между *M. musculus* и *M. domesticus*. Так, в западной Баварии *domesticus* характеризуется темным брюхом без особого контраста с цветом волосяного покрова спины, хвостом, равным или большим длины тела. Обитающие в восточной Баварии *musculus*, по этим признакам хорошо отличаются от представителей *domesticus*. Они имеют светлое брюхо, выраженную границу в окраске волосяного покрова спины и брюха. Популяции особей с промежуточными дискретными признаками и промерами тела встречаются в Баварии в зоне не более 50 км шириной. В Закавказье и в Дагестане распространены мыши с альбинистическими пятнами и хвостом равным или большим длине тела. Здесь обнаружены генетические маркеры, по крайней мере, двух таксонов – *M. musculus* и *M. domesticus*.

В коллекциях Зоологического музея МГУ из ближайших мест к г. Ишиму были обнаружены лишь 6 экземпляров домовых мышей из г. Омска, находящегося в 280 км от Ишима, среди которых были длиннохвостые формы, но со светлой окраской волосяного покрова. Возможно, в данный город проникли южные светлоокрашенные длиннохвостые формы.

Проведенные в лаборатории скрещивания показали, что репродуктивный успех домовых мышей из г. Ишима был ниже, чем у представителей других популяций (Табл. 3).

Таблица 3. Параметры размножения домашних мышей в разных вариантах скрещиваний

| Название форм | Число пар | Из них размножались | Репродуктивный успех (%) | Всего помётов | Общее число детёнышей | Среднее число детёнышей в помёте |
|---|-----------|---------------------|--------------------------|---------------|-----------------------|----------------------------------|
| Контроль | | | | | | |
| ♂,♀ <i>musculus</i> (Моск. обл.) | 11 | 10 | 91 | 29 | 141 | 4.86 |
| ♂,♀ <i>gansuensis</i> | 15 | 11 | 73 | 19 | 80 | 4.2 |
| ♂,♀ <i>musculus</i> (Ишим) | 15 | 8 | 53 | 13 | 56 | 4.3 |
| Смешанные пары | | | | | | |
| ♂ <i>musculus</i> (Ишим) x ♀ <i>gansuensis</i> | 8 | 3 | 37,5 | 3 | 12 | 4 |
| ♂ <i>gansuensis</i> x ♀ <i>musculus</i> (Ишим) | 7 | 5 | 71 | 5 | 14 | 2.8 |
| ♂ <i>musculus</i> (Ишим) x ♀ <i>musculus</i> (Моск. обл.) | 2 | 0 | 0 | – | – | – |
| ♂ <i>musculus</i> (Моск. обл.) x ♀ <i>musculus</i> (Ишим) | 4 | 2 | 50 | 2 | 7 | 3.5 |

В популяции *M. t. musculus* г. Ишима только в половине из всех сформированных пар было получено потомство. Репродуктивный успех был равен 53%, тогда как в парах мышей из других популяций он достигал 73 и 91%. Одной из возможных причин снижения репродуктивного успеха мышей г. Ишима могло быть понижение фертильности самцов. Межпопуляционные скрещивания подтвердили это предположение. В варианте скрещивания самец *M. t. musculus* (г. Ишим), самка *M. t. musculus* (Моск. обл.) потомства получено не было, в то время как в другом варианте скрещиваний – самка *M. t. musculus* (г. Ишим), самец *M. t. musculus* (Моск. обл.) две пары размножались (50%). Аналогичные

результаты получены в другой серии скрещиваний между популяциями *M. t. musculus* (г. Ишим) и *M. t. gansuensis*. В варианте с самцами из г. Ишима в трех парах из восьми было получено потомство (37.5%), в другой комбинации успех размножения был выше и составил 71%. Важно отметить, что во всех межпопуляционных скрещиваниях, в которых принимали участие самцы из ишимской популяции, гибриды от этих пар были нежизнеспособными. Большинство из них не дожило до 20 дней. Однако в комбинациях, в которых были самки, получены жизнеспособные гибриды. Если предположить гибридное происхождение домашних мышей г. Ишима, то более высокие параметры фертильности у самок согласуются с

правилом Холдейна [Haldane, 1922]. При гибридизации происходит угнетение гибридов гетерогаметного пола. Для таксонов с гетерогаметными самцами, включая млекопитающих и некоторых насекомых (в частности, представителей рода *Drosophila*), это обычно затрагивает X-аутосомные взаимодействия [Turelli, Orr, 1995]. Гибридные самцы F₁, F₂ часто отличаются пониженной фертильностью, а в некоторых случаях стерильностью, нежизнеспособностью, нарушением сперматогенеза, недоразвитыми семенниками и низким качеством спермы. Возможно, причиной отсутствия потомства во многих парах, включающих самцов г. Ишима, была их стерильность или пониженная фертильность. На основании полученных данных можно говорить о пониженном репродуктивном успехе самцов из городских популяций г. Ишима.

Заключение

Проведенный морфологический анализ показал, что в популяциях домовых мышей г. Ишима присутствуют домовые мыши с морфологическими признаками как *M. domesticus*, так и *M. musculus*, что, вероятно, указывает на их гибридное происхождение. Некоторые показатели размножения и результаты скрещивания между разными популяциями *M. musculus* свидетельствуют о низких значениях репродуктивного успеха и фертильности самцов ишимской популяции, что в определенной степени подтверждает предположение о наличии гибридизации между *M. musculus* и *M. domesticus*.

Город Ишим является важным железнодорожным узлом Транссибирской магистрали и сюда идут транспортные пути, как с территории Средней Азии, так и Европы. Кроме этого осуществляется активная торговля с другими регионами России. Домовые мыши часто перевозятся людьми вместе с грузами с помощью разного рода

транспорта (речные суда, поезда и даже автомобили и самолеты) [Кучерук, 1994]. Эти и некоторые другие факторы могли способствовать проникновению в Ишим разных форм мышей в результате случайных инвазий. Полученные результаты полностью согласуются с результатами, полученными Коробициной и Якименко [2004] о присутствии на территории России и бывшего СССР гибридных популяций домовых мышей, а также с предположением Милюшниковой [1994] о гибридном происхождении городских популяций домовых мышей. В дальнейшем для подтверждения гибридного происхождения домовых мышей г. Ишима, необходимо провести генетический анализ по ядерным генам и дополнительно анализ качества спермы самцов из г. Ишима.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 10-04-00214_а. Автор выражает благодарность м. н. с. заповедника «Даурский» Баженову Ю.А. и к. б. н. ИГПИ им. П.П. Ершова Левых А.Ю. за помощь в отлове домовых мышей. Также глубокую признательность д. б. н., вед. н. с. ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН Е.В. Котенковой за обсуждение данной работы и полезные замечания в ходе ее подготовки к печати.

Литература

- Гашев С.Н. Фотокolorиметрирование шкур млекопитающих с помощью цветового сканера к (ВМРС) // Тез. VI Съезда ВТО РАН. М., 1999. С. 57.
- Гашев С.Н., Жигалёва О.Н., Сазонова Н.А., Селюков А.Г., Шапошников С.И., Хританько О.А., Косинцева А.Ю., Буракова А.В. Зооиндикаторы в системе регионального экологического мониторинга Тюменской области: методика использования. Тюмень: Изд-во Тюм ГУ, 2006. С. 1–132.
- Коробицина К.В., Якименко Л.В. Роль и место wagneri-подобных форм домовой мыши (Rodentia, Muridae) в фауне

- России и сопредельных стран // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, вып. 8. С. 1081–1030.
- Кучерук В.В. Ареал домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.lato* // Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 56–81.
- Межжерин С.В. Таксономия и современные взгляды на систематику домашних мышей Палеарктики // Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 20–36.
- Межжерин С.В., Котенкова Е.В. Генетическое маркирование подвидов домашних мышей фауны СССР // Докл. АН СССР. 1989. Т. 304. № 5. С. 1272–1275.
- Межжерин С.В., Котенкова Е.В., Михайленко А.Г. Гибридные зоны // Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 37–50.
- Милишников А.Н. Внутривидовой генетический полиморфизм // Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 116–131.
- Спиридонова Л.Н., Коробицина К.В., Якименко Л.В., Богданов А.С. Генетическое разнообразие домашней мыши *Mus musculus* и географическое распределение ее подвидоспецифических RAPD-маркеров на территории России // Генетика. 2008. Т. 44. №5. С. 674–685.
- Якименко Л.В., Коробицина К.В., Фрисман Л.В., Мориваки К., Йонекава Х. Цитогенетика и систематика домашних мышей России и прилежащих стран // Проблемы эволюции. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. 5. С. 62–89.
- Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J., Bonhomme F. The evolution of house mice // Annu. Rev. Ecol. Syst, 1993. V. 24. P. 119–52.
- Britton-Davidian J., Fel-Clair F., Lopez J., Alibert P., Boursot P. Postzygotic isolation between the two European subspecies of the house mouse: estimates from fertility patterns in wild and laboratory-bred hybrids // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. V. 84. P. 379.
- Good M.J., Handel M. A., Nachmann W.M. Asymmetry and polymorphism of hybrid male sterility during the early stages of speciation in house mice // Evolution. 2007. V. 62-I. P. 50–65.
- Haldane J.B.S. Sex ratio and unisexual sterility in animal hybrids // Genetics. 1922. V. 12. P. 101–109.
- Kraft R. Merkmale und Verbreitung der Hausmaus *Mus musculus musculus* L., 1758, und *Mus musculus domesticus* Rutt, 1772 (Rodentia, Muridae) in Bayern // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1984/85 V. 32. P. 1–12.
- Mezhezhirin S.V., Kotenkova E.V., Mikhailenko A.G. The house mice, *Mus musculus s.l.*, hybrid zone of Transcaucasus // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1998. V. 63. P. 154–168.
- Tsuchiya K., Miyashita N., Wang C.H., Wu X.-L., He X.-Q., Jin H.L., Wang F., Shi L., Moriwaki K. Taxonomic study of the genus *Mus* in China, Corea and Japan // Genetics in Wild Mice. Tokyo: Japan Sci. Soc. Press; Basel: S. Karager. 1994. P. 3–12.
- Turelli M., Orr H.A. The dominance theory of Haldane's rule // Genetics. 1995. V. 140. P. 389–402.
- Vyskocilova M., Trachtulec Z., Forejt J., Plalek J. Does geography matter in hybrid sterility in house mice? // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. V. 84. P. 663–674.

ROLE OF INVASIONS IN FORMATION OF HOUSE MICE POPULATION IN ISHIM TOWN AND THEIR TAXONOMIC EVALUATION

© 2011 Maltsev A.N.

Institute of ecology and evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, aleks.maltcev@gmail.com

The evaluation of phenotype traits of the house mice populations in the town of Ishim was carried out. In populations under study the morphological traits inherent both to *Mus musculus*, and *Mus domesticus* were found. Reproduction parameters of different populations in laboratory breeding and results of laboratory crosses between different populations of *M. musculus* evidence the low reproductive success and fertility in males of Ishim population of *M. musculus*. Based on the data received the house mice populations in Ishim are assumed to arise by random invasions of the commensal taxa of the house mice *M. musculus* and *M. domesticus* with the help of humans.

Key words: invasion species, house mice, phenotype traits, reproductive parameters, *Mus musculus*, *Mus domesticus*.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ФЛОРЫ В БАССЕЙНЕ РЕКИ СУРЫ

© 2011 Силаева Т.Б.

Мордовский госуниверситет им. Н.П. Огарева, 430005, Саранск, Россия

tbsilaeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.01.2011

Приводятся данные о видовом составе чужеродной флоры, группах адвентивных видов по времени, способу заноса и степени натурализации. Отмечены редкие и вновь выявленные виды. Дана оценка степени адвентизации флоры охраняемых природных территорий, урбанофлор. Выделены растения бассейна, включенные в список карантинных, в Черную книгу флоры Средней России.

Ключевые слова: бассейн Суры, суббассейны, адвентивная флора, синантропные виды, чужеродные и инвазионные растения, ООПТ, пути заноса, натурализация, Черная книга флоры.

Введение

Занос живых организмов из одного района в другой имеет глобальный характер и является выражением одной из важнейших тенденций в развитии флор и фаун – их унификации [Малышев, 1981]. Интенсивность и масштабы переселения в последние десятилетия так велики, что это признается как одна из важнейших экологических проблем человечества. Конвенция о сохранении биологического разнообразия, принятая в 1992 г. в Рио-де-Жанейро, предусматривает разработку мер по предотвращению биологических инвазий, минимизации их влияния на природные экосистемы [Конвенция..., 1995; Shine et al., 2000]. Первоочередным шагом в разработке таких мер являются тщательные исследования видового состава чужеродных организмов, их распространения и особенностей биологии в новых для них условиях [Силаева, 2000; Борисова, 2007].

Материал и методика

Сура – второй по величине после Оки правобережный приток Волги. Ее протяженность 841 км. Площадь

бассейна, целиком находящегося на северо-западе Приволжской возвышенности в пределах Саратовской, Пензенской, Ульяновской, Нижегородской областей, Мордовии, Чувашии, Марий Эл и Татарстана, составляет 67.5 тыс. км². Бассейн Суры интересен в биогеографическом отношении, что подчеркивали не только ботаники, но и зоологи [Гаранин, 1983; Душин и др., 1983]. На Европейской равнине в антропогене произошло резкое изменение течения природных процессов, в том числе сведение лесов, распашка степей. На разных участках только в XVI–XX вв. площадь лесов сократилась в 1.5–3.5 раза [Розенберг, Краснощеков, 1996]. На месте сведенных лесов, степей и лугов появились обширные пространства пахотных земель и пастбищ. Возникновение новых типов местообитаний: агрофитоценозов, урбанизированных территорий, техногенных участков, транспортных магистралей, искусственных насаждений создает благоприятные условия для вселения чужеземных растений и животных. В рамках исследований флоры бассейна р. Суры, проведенных с 2003 по 2010 г., изучена

адвентивная флора региона. Всего в пределах бассейна обследовано во флористическом отношении более 200 пунктов. Полевые исследования проведены традиционным маршрутным методом [Алехин, 1938; Программы ..., 1983; и др.] в сочетании с изучением флоры отдельных опорных пунктов. Кроме того, учтены гербарные сборы по флоре бассейна р. Суры в Гербариях Москвы (MW, МНА, MOSP), Санкт-Петербурга (LE), Пензы (PKM), Саранска (GMU), Ульяновска (UPSU), доступные источники литературы.

Результаты

На основе собственных полевых исследований и обобщения имеющегося материала в литературе и гербарных хранилищах во флоре бассейна р. Суры выявлено 1622 вида сосудистых растений из 612 родов и 122 семейств. Адвентизация флоры сосудистых растений бассейна Суры довольно велика. К адвентивной фракции отнесено 457 видов (28.2% флоры). Наиболее богаты заносными видами

семейства *Compositae*, *Gramineae*, *Cruciferae*, *Rosaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*. 18 семейств содержат только адвентивные виды: *Commelinaceae*, *Amaranthaceae*, *Phytolaccaceae*, *Nyctaginaceae*, *Portulacaceae*, *Berberidaceae*, *Resedaceae*, *Zygophyllaceae*, *Vitaceae*, *Elaeagnaceae*, *Cornaceae*, *Apocynaceae*, *Hydrophyllaceae*, *Cucurbitaceae* и другие.

Группы чужеземных видов, различающихся по времени, способу заноса, степени натурализации, приведены в таблице 1. По способу заноса доминируют ксенофиты (52.5%), меньше сознательно занесенных (39.1%), двояко распространяются 8.4% видов. Большинство адвентивных видов – выходцы из Азии (29.9%), Средиземноморья (23.1%), Америки (18.0%). «Ядро» адвентивной флоры образуют 32.4% натурализовавшихся и активно расселяющихся видов, среди них 36 агрофитов и 111 эпекофитов, среди нестабильных растений преобладают эфемерофиты (40.4%).

Таблица 1. Группы видов адвентивной флоры бассейна р. Суры по времени, способу заноса и степени натурализации

| Группы видов | | Эфемерофиты | Колонофиты | Эпекофиты | Агрофиты | Всего | Итого |
|-----------------|-----------|-------------|------------|-----------|----------|-------|-------|
| Ксенофиты | Археофиты | 10 | – | 36 | 4 | 50 | 242 |
| | Кенофиты | 89 | 39 | 51 | 13 | 192 | |
| Ксеноэргазифиты | Археофиты | – | 1 | 1 | 1 | 3 | 38 |
| | Кенофиты | 19 | 8 | 7 | 1 | 35 | |
| Эргазифиты | Археофиты | 15 | – | – | 1 | 16 | 177 |
| | Кенофиты | 55 | 74 | 16 | 16 | 161 | |
| Всего | 69/388 | 188 | 122 | 111 | 36 | 457 | 457 |

Редкими на территории бассейна являются *Setaria pycnocomata* (Steud.) Henr. ex Nakai, *Cynosurus cristatus* L., *Puccinellia tenuissima* Litv. ex V. Krecz., *Elymus sibiricus* L., *Agropyron desertorum* (Link.) Schult. *Bromus commutatus* Schrad., *Hordeum bogdanii* Wilensky, *Chenopodium ambrosioides* L., *Cerastium nemorale* Bieb., *Papaver dubium* L.,

Fumaria schleicheri Soy.-Willem., *Diploaxis tenuifolia* (L.) DC., *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss., *Rapistrum rugosum* (L.) All., *Gossypium hirsutum* L., *Mercurialis annua* L., *Sphallerocarpus gracilis* (Bess. ex Trev.) K.–Pol., *Solanum rostratum* Lam., *Scrophularia scopolii* Hoppe ex Pers., *Veronica opaca* Fries, *Valerianella dentata* (L.) Poll., *Dipsacus*

sativus (L.) Honck., *Helianthus petiolaris* Nutt., *Helminthotheca echioides* (L.) Holub. Для большинства из них на территории бассейна известны единичные местонахождения. К числу наиболее интересных находок последних лет можно отнести *Hordeum bogdanii* Wilensky, *Lolium persicum* Boiss. et Hohen, *Chaerophyllum aureum* L. [Силаева и др., 2010], *Lemna minuta* Humb., Bonpl. et Kunth.

Среди адвентивных растений есть опасные для здоровья человека аллергены, ядовитые и сорняки. Зарегистрированы карантинные виды: *Cuscuta approximata* Bab., *C. campestris* Yunck., *C. epilinum* Weihe, *C. epithimum* (L.) L., *Solanum rostratum*, *Acroptilon repens* (L.) DC., *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. trifida* L., *A. psilostachya* DC. Первые 2 вида амброзии, *Cuscuta campestris* – агрессивные сорняки, расселяющиеся, особенно в южной части бассейна. Остальные представители списка имеют в бассейне ограниченное распространение, видимо, они не проходят весь цикл развития в наших условиях. Часть видов (*Bromus secalinus* L., *Agrostemma githago* L., *Vaccaria hispanica* (Miller) Rauschert и другие) принадлежит к числу исчезающих.

О глобальном характере процесса адвентизации свидетельствует проникновение чужеродных растений на особо охраняемые природные территории, в том числе первого порядка – заповедники и национальные парки, где охрана растений и животных должна быть наиболее эффективной. Нами предпринят специальный анализ флоры двух заповедников и одного национального парка, находящихся на территории бассейна Суры.

Заповедник «Приволжская лесостепь» расположен в Пензенской области. Состоит из 5 участков, значительно удаленных друг от друга. Участки различны по размеру: Попереченская степь – 252 га, Островцовская лесостепь – 352 га, Борок – 399 га, Кунчеровская лесостепь

– 1031 га, Верховья Суры – 6339 га. При этом территории первых двух относятся к бассейну Дона, последние три – к бассейну Суры. Общая площадь заповедника в настоящее время составляет 8368 га [Добролюбова, 1998]. На его территории зарегистрировано 796 видов сосудистых растений [Васюков, 2002]. Всего адвентивных видов на территории заповедника 80 (10%). Среди вовлеченных в анализ охраняемых территорий «Приволжская лесостепь» занимает самое южное положение. Из-за ее фрагментации правомернее оценивать адвентизацию территории заповедника по его участкам. На участке Верховья Суры зарегистрировано 498 видов, в том числе 30 видов заносных (6.0%); на участке Борок – 461, в том числе 52 адвентивных (11.3%); на участке Кунчеровская лесостепь – 515, в том числе 43 вида (8.3%) адвентивных.

Государственный природный заповедник «Присурский» образован в 1995 г. в Чувашской Республике. С 2000 г. он состоит из трех сильно различающихся по площади и характеру растительности участков: одного лесного и двух степных. Основной, Алатырский участок, расположен на юге республики, в присурском лесном массиве и имеет площадь 9025 га. На нем лесные земли составляют 8512 га с преобладанием сосняков. По территории участка проходят шоссе республиканского значения, однопутная железная дорога Казань – Харьков. Кордонов и хозяйственных построек в пределах заповедника нет. Со всех сторон участок окаймлен охранной зоной [Димитриев, 2001]. Во флоре этого участка зарегистрировано 603 вида сосудистых растений из 318 родов и 50 семейств. Заносных из них 66 видов, что составляет 10.9%.

Государственный природный национальный парк «Смольный» образован в марте 1995 г. на северо-востоке Республики Мордовия в левобережье р. Алатырь на площади

36.5 тыс. га. На территории парка имеется несколько населенных пунктов, проходят железная дорога Саранск – Нижний Новгород, автомобильные дороги республиканского и местного значения. Здесь произрастают преимущественно хвойные, а также смешанные и лиственные леса, имеется луговая, болотная и водная растительность. Во флоре национального парка в настоящее время зарегистрировано 773 вида сосудистых растений из 101 семейства [Список..., 2008; GMU], в том числе 115 видов, или 14.9% заносных растений.

Таким образом, флоры особо охраняемых природных территорий также подвержены адвентизации. Несомненно, что степень адвентизации биоты заповедной территории зависит от многих факторов: ее зонального положения, площади, характера растительности, режимов использования до заповедания, наличия населенных пунктов, транспортных магистралей, а также буферных и охранных зон вокруг. Определить действие этих факторов можно только при условии полной флористической изученности. Как оказалось, флора заповедников и национального парка изучена неравномерно. Как и следовало ожидать, адвентизация флоры заповедников и национальных парков значительно ниже, чем флоры окружающих территорий, что соответствует положению в других регионах [Соколов и др., 1997; Саксонов, 2005]. Например, доля адвентивных видов во флорах Мордовского заповедника и национального парка «Смольный» составляет 10.6% и 14.9% соответственно, в то время как доля адвентивных растений во флоре Республики Мордовия в целом, в пределах которой они расположены, составляет 27.6% [Сосудистые растения..., 2010]. Адвентивные виды во флорах участков заповедника «Приволжская лесостепь» составляют от 8 до 10%, в то время как доля заносных видов во флоре всей южной половины Пензенской области много выше и составила 24.8%

[Васюков, 2002, 2004]. Разницу в относительной доле адвентивных видов (более 4%) во флоре Мордовского заповедника и национального парка «Смольный», имеющих соизмеримые площади, вероятно, можно объяснить наличием на территории последнего населенных пунктов, транспортных магистралей.

Изучению адвентивных видов растений (и животных тоже!) в заповедниках и национальных парках должно уделяться первоочередное внимание. На охраняемых территориях с учетом местных условий можно влиять на процессы синантропизации и адвентизации, снизить их интенсивность созданием вокруг охраняемых территорий буферных зон, ограничением и запрещением культивирования чужеземных растений, рациональным размещением дорожной сети, хозяйственных построек, проведением специальных биотехнических мероприятий. С этой точки зрения, весьма сомнительными представляются рекомендации проекта, созданного в 1997 г., «Разработка технологии восстановления аутохтонной флоры и дубрав национального парка «Смольный», согласно которым в число видов, подлежащих восстановлению в парке, попали такие, которые не встречаются в Республике Мордовия, и нет сведений о том, что они встречались здесь ранее. Например, в этом списке находятся *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee, *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Delphinium elatum* L., *Saxifraga hirculus* L., *Drosera anglica* Huds., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Polygonatum latifolium* (Jacq.) Desf., *Genista germanica* L., *Lactuca sibirica* (L.) Benth. ex Maxim., *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauv. Причем часть видов в этом списке не встречается не только в Республике Мордовия, на территории которой находится национальный парк, но и в бассейне Суры в целом. Проект не был реализован, но факт его существования весьма примечателен.

Анализ флор суббассейнов Суры – Узы, Кадады, Барыша, Алатыря и Пьяны (рис. 1) показал: наибольший процент

синантропных растений отмечен во флоре самого южного по местоположению бассейна р. Узы.

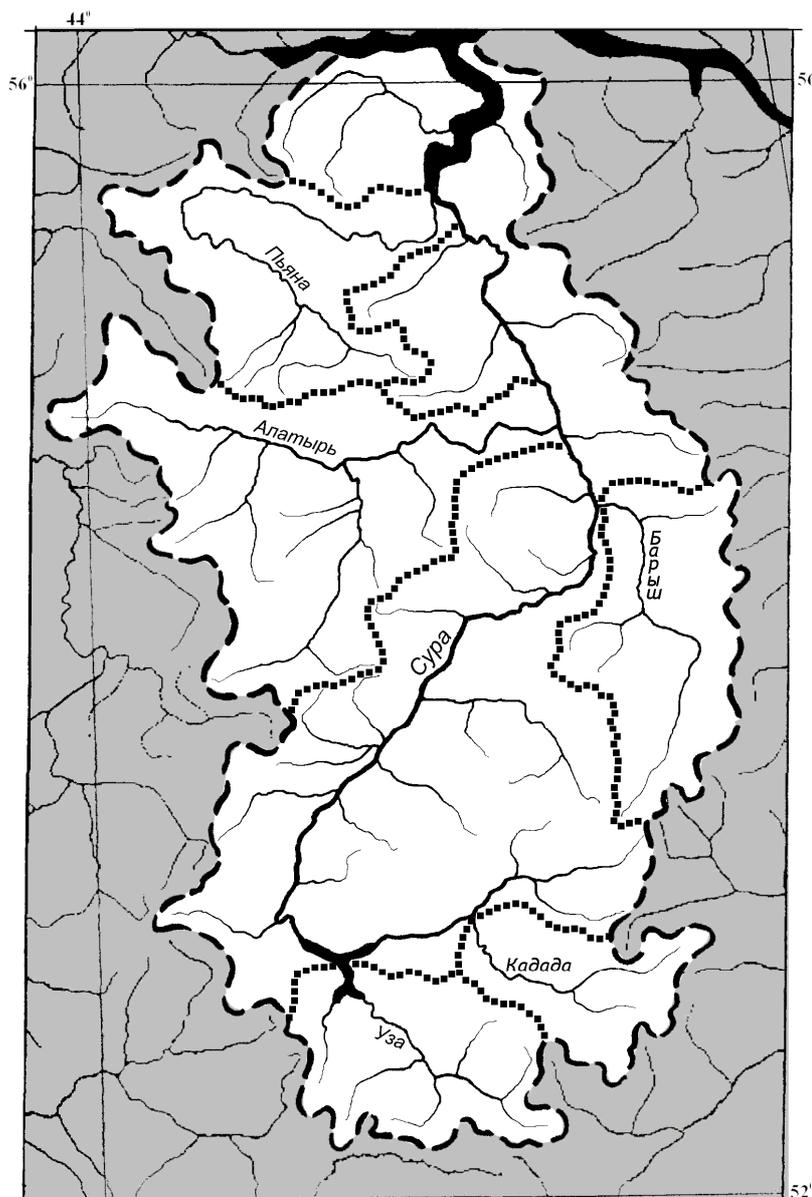


Рисунок 1. Картограмма бассейна Суры с выделенными бассейнами ее притоков.

Наименьший процент синантропных растений – во флоре самого северного по положению бассейна р. Пьяны. Примечательно, что степень синантропизации флор анализируемых суббассейнов выше, чем флоры бассейна Суры в целом (таблица 2).

Из таблицы видно, что число адвентивных растений увеличивается в ряду флор бассейнов Кадады → Узы → Пьяны → Барыша → Алатыря, это соответствует направлению с юга на север, за исключением бассейна Пьяны.

Число синантропных растений растет в ряду бассейнов Пьяны → Барыша → Кадады → Алатыря → Узы, что в целом соответствует направлению с севера на юг, за исключением бассейна Алатыря.

Наибольшая доля чужеземных растений и высокий процент синантропных видов во флоре бассейна Алатыря (26.7%), связаны с тем, что здесь расположены 4 города (Алатырь, Ардатов, Рузаевка, Саранск), которые привносят во флору наибольшее число видов этих фракций.

Таблица 2. Синантропизация флоры бассейна Суры и флор ее суббассейнов

| Бассейн реки | Всего видов | В том числе | | | | | |
|--------------|-------------|-------------|------|-------------|------|--------------|------|
| | | аборигенные | | адвентивные | | синантропные | |
| | | абсол. | % | абсол. | % | абсол. | % |
| Сура в целом | 1622 | 1165 | 71.8 | 457 | 28.2 | 811 | 50.0 |
| Уза | 742 | 620 | 83.5 | 122 | 16.5 | 417 | 56.2 |
| Кадада | 614 | 538 | 87.6 | 76 | 12.4 | 335 | 54.6 |
| Барыш | 1010 | 820 | 81.2 | 190 | 18.8 | 527 | 52.2 |
| Алатырь | 1222 | 895 | 73.3 | 327 | 26.7 | 673 | 55.1 |
| Пьяна | 1007 | 830 | 82.4 | 177 | 17.6 | 513 | 50.9 |

Всего на территории бассейна р. Суры находится 13 больших и малых городов. В том числе областной центр Пенза – с населением более 500 тыс. человек; республиканский центр г. Саранск – с населением более 300 тыс. Заметный промышленный центр Кузнецк – 100 тыс., крупный железнодорожный узел – г. Рузаевка – около 50 тыс. Население остальных 9 городов насчитывает от 2–3 до 25 тыс. Специальное изучение городских флор в бассейне Суры выявило закономерности, отмеченные для других регионов [Ильминских, 1993; Антипина, 2003]: урбанистическая концентрация видов, максимальная доля адвентивной и синантропной фракций по сравнению с региональной флорой.

В городах Мордовии зарегистрировано 73.3% от флоры республики, насчитывающей 1401 вид. Во флоре г. Саранска отмечено 907 видов, из них 278 адвентивных, а 35 зарегистрированы только здесь. Во флоре г. Рузаевки отмечено 674 вида, в их числе 214 адвентивных видов, 19 – только здесь [Письмаркина, 2006]. Во флоре г. Пензы зарегистрировано 923 вида, или 63.9% от флоры области. Доля адвентивных видов в городских флорах выше, чем во флоре бассейна в целом: во флорах Пензы – 30.0%, Саранска – 33.3%, и Рузаевки – 35.8%. Видовое богатство урбанофлор объяснимо. Оно обусловлено

разнообразием экотопов на территориях городов и их зеленых зон со сложным сочетанием антропогенных и природных местообитаний: от полностью нарушенных до практически неизмененных. В таких условиях возникают различные экотонные эффекты, свойственные как городским окрестностям, так и зонам застройки. Доля синантропных растений в урбанофлорах очень значительна: 62.9% – Пенза; 66.4% – Саранск; 76% – Рузаевка.

Во флоре бассейна зарегистрировано 46 видов цветковых растений из 52, включенных в Черную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010]. Они принадлежат к 21 семейству. Ниже приводим их список: *Elodea canadensis* Michx., *Hordeum jubatum* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina, *Puccinellia distans* (L.) Parl., *Juncus tenuis* Willd., *Reynoutria japonica* Houtt., *Atriplex tatarica* L., *Amaranthus albus* L., *A. retroflexus* L., *Sisymbrium volgense* Bieb. ex Fourn., **Cardaria draba* (L.) Desv., *Lepidium densiflorum* Schrad., **Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E. Schulz, **Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Oxalis stricta* L., **Euphorbia peplus* L., *Acer negundo* L., *Impatiens glandulifera* Royle, **I. parviflora* DC., *Elaeagnus angustifolia* L., **Hippophaë rhamnoides* L., *Epilobium*

adenocaulon Hausskn., *E. pseudorbescens* A. Skvorts., *Oenothera biennis* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Symphytum caucasicum* Bieb., *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et. Gray, *Helianthus tuberosus* L., *Bidens frondosa* L., *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake, *G. parviflora* Cav., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Xanthium albinum* (Widd.) N. Scholz, *Senecio viscosus* L., *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb., *Solidago canadensis* L., *S. gigantea* Ait., *Aster × salignus* Willd., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *E. canadensis* L.

Большинство перечисленных растений по их роли в растительном покрове бассейна – инвазионные на его территории. Исключение составляют 6 видов, которые имеют в бассейне тенденцию к расселению, но распространены локально, лишь на отдельных участках бассейна (в списке они отмечены * – звездочкой).

Таким образом, разнообразная деятельность человека создает благоприятные условия для распространения антропофильных растений и проникновения во флору бассейна Суры гемерофитов, индексы синантропизации (50.1%) и адвентизации (более 28.2%) сопоставимы с таковыми флоры Средней России.

Заключение

Во флоре бассейна р. Суры, находящегося в зоне интенсивного хозяйственного освоения, более 28% видов являются чужеродными. Наиболее богаты адвентивными видами семейства *Compositae*, *Gramineae*, *Cruciferae*, *Rosaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Labiatae*. По способу заноса доминируют ксенофиты (52.3%), меньше сознательно занесенных видов (39.3%), двояким путем распространяются 8.4% видов. Большинство адвентивных видов – выходцы из Азии (34.4%), Средиземноморья (23.0%), Америки (18.7%), Европы (9.5%).

«Ядро» адвентивной флоры образуют 32.5% видов (36 агриофитов и 111 эпикофитов). 40 видов (8.9%) адвентивной фракции флоры по их роли в растительном покрове – инвазионные.

Благодарности

Автор благодарен всем коллегам – сотрудникам МГУ им Н.П. Огарева, участвовавшим в проведении исследований; за помощь в определении гербария сотрудникам МГУ им. М.В. Ломоносова: В.С. Новикову, Ю.Е. Алексееву, Т.Е. Краминой, С.Р. Майорову, А.П. Сухорукову, А.В. Щербакову, О.В. Юрцевой; сотрудникам БИН РАН: Н.Н. Цвелеву, Р.В. Камелину, Л.В. Аверьянову, Д.В. Гельтману, И.О. Бузуновой, В.И. Дорофееву, А.Н. Сенникову, А.К. Сытину.

Литература

- Алехин В.В. Методика полевого изучения растительности и флоры. М.: Наркомпрос, 1938. 208 с.
- Антипина Г.С. Синантропный компонент флоры городов Карелии // В сб.: Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы науч. конф. М.: Изд-во Ботанического сада МГУ; Тула: Гриф и Ко, 2003. С. 12–13.
- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново: Ивановский гос. ун-т, 2007. 188 с.
- Васюков В.М. Флора юго-западной части Приволжской возвышенности: Дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2002. 400 с.
- Васюков В.М. Растения Пензенской области. Пенза: Изд-во Пенз. гос. ун-та, 2004. 184 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.

- Димитриев А. В. Краткое описание государственного природного заповедника «Присурский» // Научн. тр. гос. природн. заповед. «Присурский». 2001. Т. 4. С. 4–11.
- Добролюбова Т. В. Заповедник «Приволжская лесостепь», его прошлое, настоящее и будущее // В сб.: Проблемы охраны и рационального использования экосистем и биологических ресурсов: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию И. И. Спрыгина (18–20 мая 1998 г.). Пенза, 1998. С. 94–98.
- Душин А.И., Бузакова А.М., Каменев А.Г. Фауна реки Суры. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 1983. 88 с.
- Ильминских Н.Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.
- Конвенция о биологическом разнообразии. Текст и приложения. 1995. UNEP/CBD. 34 с.
- Малышев Л.И. Изменение флор земного шара под влиянием антропогенного давления // Биол. науки. 1981. № 3. С. 5–20.
- Письмаркина Е.В. Флора городов Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2006. 362 с.
- Программы флористических исследований разной степени детальности // В сб.: Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л.: Наука, 1987. С. 219–237.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П. Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. 249 с.
- Саксонов С.В. Ресурсы флоры Самарской Луки. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2005. 416 с.
- Силаева Т.Б. Значение флористических данных для оценки степени биологического загрязнения среды // В сб.: Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб.: БИН РАН, 2000. С. 307–311.
- Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Варгот Е.В. и др. Флористические находки в бассейне реки Сура // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115, вып. 6. С. 78–79.
- Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д. и др. Экология заповедных территорий России. М.: Янус К, 1997. 567 с.
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): Монография / Т.Б. Силаева, И.В. Кирюхин, Г.Г. Чугунов и др.; Под общ. ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Список флоры сосудистых растений национального парка «Смольный» // Т.Б. Силаева, Г.Г. Чугунов, Е.В. Варгот и др. Научные труды Национального парка «Смольный». Саранск; Смольный, 2008. Вып. 1. С. 205–233.
- Shine C., Williams N., Gundling L. A Guide to Designing Legal and Institutional Frameworks on Alien Invasive Species. IUCN, Gland, Switzerland Cambridge and Bonn, 2000. xvi + 138 pp.

ALIEN SPECIES OF THE FLORA IN THE SURA RIVER BASIN

© 2011 Silaeva T.B.

N. P. Ogarev Mordovian State University.
Saransk, 430005, Russia; e-mail: tbsilaeva@yandex.ru

The data on species composition of alien flora, the groups of adventive species according the time, way of transfer and naturalization degree are given. The rare and newly revealed species are marked. An evaluation of flora adventization degree of protected natural territories and urbanofloras is made. The basin plants included into the list of quarantine species and the Black book of the flora of Middle Russia are marked out.

Key words: the Sura basin, subbasins, adventive flora, synanthropic species, alien and invasive plants, specially protected nature territories, way of transfer, naturalization, Black book of the flora.

СОСУЩЕСТВОВАНИЕ ЧЕРНОМОРСКИХ И ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ В ФИТОПЛАНКТОНЕ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ. АНАЛИЗ ГИПОТЕЗ ВСЕЛЕНИЯ

© 2011 Силкин В.А.¹, Абакумов А.И.², Паутова Л.А.³, Микаэлян А.С.³,
Часовников В.К.¹, Лукашева Т.А.¹

¹ Южное отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН;
vsilkin@mail.ru

² Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, 690041;
abakumov@iacp.dvo.ru

³ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 177998;
larisapautova@yahoo.com

Поступила в редакцию 03.01.2011

В весенний и раннелетний период 2005 г. в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря отмечен ранее не встречавшийся вид диатомовой водоросли *Chaetoceros trondsenii*. В экспериментах с добавками азота и фосфора определены параметры созданной модели динамики видов фитопланктона в верхнем перемешанном слое. Вычислительные эксперименты показали, что для закрепления чужеродного вида в экосистеме Черного моря необходима повышенная устойчивость водного столба (скорость обмена среды в верхнем перемешанном слое ниже 0.1 сут^{-1}), относительно высокие начальная (ко времени формирования остроградиентного сезонного термоклина) численность этого вида и низкие концентрации азота и фосфора на границе термоклина. При дискриминации двух гипотез вселения чужеродного вида (перенос с балластными водами и повышенная интрузия средиземноморских вод) предпочтительным является механизм вселения через Босфор в период зимней интенсификации нижнебосфорского течения.

Ключевые слова: фитопланктон, инвазии, модель, азот, фосфор, Черное море.

Введение

Биоинвазии – одна из прямых угроз экологической безопасности морей. Особенно остра эта проблема для внутренних морей, экосистемы которых наиболее чувствительны к вселению чужеродных организмов. Наглядным примером могут служить экологические последствия вселения желетелых организмов в Черное море в 1980–1990-х гг. [Шиганова, 2009].

В современном мире с высокоразвитыми морскими коммуникациями перенос видов-вселенцев не представляется маловероятным, этот процесс происходит постоянно, но не все перенесенные виды закрепляются в экосистеме. Прогнозирование поведе-

ния чужеродных видов в новых водоемах – весьма трудоемкая и часто неблагоприятная задача, требующая концентрирования большого объема знаний, как о виде-вселенце, так и об экосистеме – вероятном реципиенте этого вида. Надежных методов прогнозирования не существует. Одним из методов прогноза может служить математическое моделирование процессов внедрения новых видов и их развития в новом биотопе, подверженном влиянию сезонных и межгодовых флуктуаций факторов среды, а также антропогенного стресса.

В настоящем исследовании сделана попытка описать развитие новых для Черного моря видов фитопланктона и

с помощью вычислительных экспериментов понять основные механизмы внедрения чужеродных видов и их закрепления в экосистеме. Кроме того, в работе делается попытка анализа гипотез вселения видов. В частности для Черного моря вероятны три гипотезы:

1. Гипотеза балластных вод, когда инициатором развития чужеродного вида фитопланктона является занос организмов судами.
2. Повышенная интрузия средиземноморских вод с содержащимися в них видами фитопланктона.
3. Эти виды всегда присутствовали в водоеме, но только в количествах, которые не поддаются учету современными методами взятия проб и анализа материала.

Действительно, применяемые методы (как осаднения, так и обратной фильтрации) редко оперируют объемами свыше 3 л, и концентрация в количестве 1 клетки на 3 литра имеет малую вероятность быть зарегистрированной. Однако многолетняя практика полевых исследований значительно повышает эту вероятность, и вид, зарегистрированный однажды, приводится в списках видов для Черного моря. Кроме того, для моря характерен широкий спектр условий окружающей среды от уровня эвтрофных вод в северо-западной части до олиготрофных в восточной части, что дает большую возможность виду закрепиться и, как следствие, быть замеченным. Поэтому третья гипотеза остается за пределами нашего анализа.

В пользу первой гипотезы говорит то, что Черное море, в котором находятся крупнейшие для Европы порты, используется для интенсивной перевозки грузов. К примеру, пропускная способность Новороссийского порта составляет 5000 судов в год или около 100 млн т груза [Селифонова, 2010]. Общий объем сброшенного водяного балласта приближается к 50 млн т. Около 62% объема этих вод приходится на страны

Средиземноморья. Поэтому при непротиворечивости первой гипотезы основным донором для чужеродных видов в последние годы следует считать Средиземное море.

Гипотеза проникновения средиземноморских представителей флоры и фауны с водами из Мраморного моря через пролив Босфор не нова, она рассматривается с середины прошлого века [Богданова, Шмелева, 1967]. Процесс проникновения, названный медитерранизацией, происходит непрерывно. Действительно, объемы вод, поступающих в Черное море из пролива Босфор, значительны. По разным оценкам, они колеблются от 123 до 312 км³ в год [Esin et al., 2010]. В проливе Босфор существуют два течения: верхнебосфорское, направленное из Черного моря в Мраморное, с водами пониженной солености и нижнебосфорское противоположной направленности с водами повышенной солености. Положение границы между ними зависит от направленности и интенсивности ветра [Богданова, Толмазин, 1967]. При северных и северо-восточных ветрах (средняя повторяемость их в году равна 52%) верхнебосфорское течение достигает максимума, нижнебосфорское – минимума. При южных и юго-западных ветрах (средняя повторяемость – 29%) наблюдается обратная ситуация. Наиболее благоприятным временем для проникновения планктона из Мраморного в Черное море является осень и зима, с максимумами южных и юго-западных ветров [Богданова, Шмелева, 1967]. В летний период вероятность попадания средиземноморских видов существенно снижается.

Особенности циркуляции вод в Черном море

Черное море характеризуется наличием Основного Черноморского течения (ОЧТ) циклонического типа, внешняя граница которого располагается на континентальном склоне, и существованием двух

циклонических круговоротов в западной и восточной частях моря. Ширина ОЧТ на поверхности составляет 40–80 км, а скорость от 40 до 100 см/с [Блатов, Иванов, 1992]. В прибрежной зоне и в центральной части моря образуются антициклонические мезомасштабные вихри с высокой скоростью на поверхности [Гинзбург и др., 2008].

Модель

В основу модели положена гипотеза о том, что смена доминирующих видов является следствием изменения

концентрации лимитирующих рост элементов питания или их соотношения. Процесс регуляции ростовых характеристик водорослей осуществляется на двух уровнях.

1. Скорость поглощения элемента питания i -ым видом регулируется концентрацией j -го элемента C_j в среде в соответствии с уравнением Михаэлиса-Ментен:

$$u_{ij}(C_j) = u_{ij}^m \frac{C_j}{K_{ij} + C_j}$$

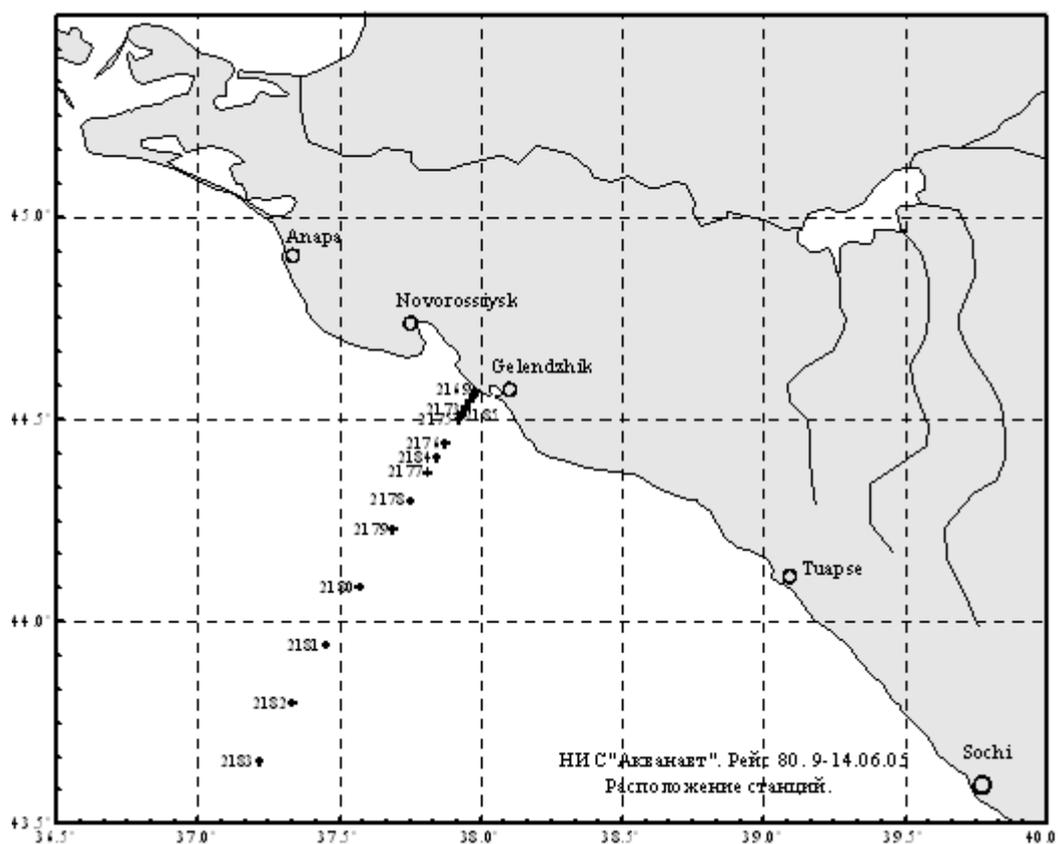


Рис. 1. Расположение станций в 80-м рейсе НИС «Акванавт» 9–14 июня 2005 г.

2. Скорость роста i -го вида определяется содержанием j -го элемента в биомассе и выражается уравнением Друпэ [Droop, 1974]:

$$m_{ij} = m_{ij}^m \left(1 - \frac{q_{ij}}{Q_{ij}} \right),$$

где: v_{ij} , v_{ij}^m – удельная и максимально удельная скорость поглощения элемента; μ_{ij} и μ_{ij}^m – удельная и максимально удельная скорость роста (сут^{-1}); K_{ij} – константа полунасыщения для процесса поглощения (г/м^3); Q_{ij} и q_{ij} – текущее содержание элемента в биомассе и минимальное его содержание, которое наблюдается при удельной скорости роста, равной

0 (г/г сырого веса). Если принять верхний квазиоднородный слой как относительно изолированную систему, отрезанную от нижних слоев сезонным термоклином, система уравнений для

численности N_i (или биомассы) видов и концентрации основных элементов минерального питания C_i будет иметь вид:

$$\begin{cases} \frac{dN_i}{dt} = \left[\min_j m_{ij}(Q_{ij}) - D \right] N_i \\ \frac{dC_i}{dt} = D(C_{0j} - C_j) - \sum_i u_{ij}(C_j) N_i \\ \frac{dQ_{ij}}{dt} = u_{ij}(C_j) - Q_{ij} \min_j m_{ij}(Q_{ij}) \end{cases} \quad (1)$$

Через термоклин с определенной скоростью D происходит обмен водой с концентрацией элемента на входе C_{0j} . В целом модель аналогична модели, описывающей поведение популяций водорослей в хемостате [Силкин, Хайлов, 1988]. Модель (1) имеет конечное число асимптотически устойчивых равновесных решений, характеристики которых однозначно определяются параметрами системы уравнений (1), но не зависят от начальных концентраций веществ и фитопланктона. Но в зависимости от начальных концентраций веществ и фитопланктона решение в модели стремится к тому или иному из определяемых моделью состояний равновесия. В равновесном решении интересен, прежде всего, набор видов фитопланктона с ненулевыми концентрациями. Доминирующих видов должно быть не более, чем лимитирующих факторов, то есть в нашем случае – не более двух. Существенными параметрами, влияющими на набор доминирующих видов в равновесии, являются концентрации минеральных веществ во входном потоке. Их мы в первую очередь и варьируем, получая различные равновесные решения как асимптотические приближения из (неважно каких) начальных состояний. Еще одним существенным фактором является скорость протока D . В модели можно рассчитать скорость протока,

при которой определенные виды вымываются.

Вычислительные эксперименты с моделью (1) показали, что она успешно описывает динамику доминирующих видов фитопланктона северо-восточной части Черного моря. При низких концентрациях азота (менее 0.002 г/м^3) и низких скоростях обмена (менее 0.2 сут^{-1}) конкуренцию выигрывает кокколитофорида, что было отмечено нами весной и в начале лета 2004–2006 гг. При повышении концентрации азота в доминирующем комплексе появляется *Pseudonitzschia pseudelicatissima*. Дальнейшее повышение концентрации азота и фосфора приводит к лидерству диатомеи *Chaetoceros curvisetus*, что наблюдалось на шельфе в мае-июне 2007 г. Периодическое (один, два раза в две недели) ветроволновое перемешивание приводит к сложной сукцессионной картине в структуре фитопланктона: на первом этапе лидирует кокколитофорида, затем *Proboscia alata*, далее *P. pseudelicatissima*. Такая сукцессия отмечена нами весной и летом 2009 г. Повышение скорости обмена среды до 0.2 сут^{-1} при низких концентрациях азота и фосфора на входе приводит к полному разрушению структуры сообщества и практически полному исчезновению всех членов сообщества уже через 20 дней.

Рассмотрим возможности модели для выбора наиболее реалистичной из

рассмотренных гипотез на примере чужеродного средиземноморского вида *Chaetoceros trondsenii* в мае-июне 2005 г. в северо-восточной части Черного моря во время интенсивного развития (доходящего в некоторых точках моря до уровня цветения) коколитофориды *Emiliana huxleyi* (табл. 1). Эти данные получены во время 80-го рейса НИС «Акванавт» 9–14 июня 2005 г. на разрезе от Голубой бухты

(г. Геленджик) к центру моря (рис. 1). Диатомовый комплекс практически на всех станциях был представлен одним видом *C. trondsenii*, наибольшего развития он достигал на станциях 2168, 2169, 2170, 2172, 2186 (табл. 1, рис. 1). Кроме того, на станциях 2174, 2175 и 2177 отмечена диатомея *Pseudonitzschia pseudodelicatissima*, численность и биомасса которой были незначительными.

Таблица 1. Соотношение численности коколитофориды *Emiliana huxleyi* и чужеродного вида *Chaetoceros trondsenii* на станциях от Голубой бухты к центру моря 9–14 июня 2005 г. (80-й рейс НИС «Акванавт») на поверхности

| Станция | <i>Chaetoceros trondsenii</i> | | <i>Emiliana huxleyi</i> | |
|---------|-------------------------------|-------------------|-------------------------|-------------------|
| | численность | биомасса | численность | биомасса |
| | кл/л | мг/м ³ | кл/л | мг/м ³ |
| 2168 | 144000 | 7.2 | 399600 | 71.9 |
| 2169 | 140000 | 7 | 263200 | 47.4 |
| 2170 | 192000 | 9.6 | 984000 | 177 |
| 2171 | 8000 | 0.4 | 1000000 | 183 |
| 2172 | 168000 | 8.4 | 944530 | 170 |
| 2173 | 6400 | 0.32 | 1248000 | 224.6 |
| 2174 | 12800 | 0.64 | 1190400 | 214.2 |
| 2175 | 32000 | 1.6 | 627200 | 112.9 |
| 2176 | 16000 | 0.8 | 299000 | 53.8 |
| 2177 | 29000 | 1.44 | 691200 | 124.4 |
| 2178 | 60000 | 3 | 592000 | 106.6 |
| 2179 | 19200 | 0.96 | 586670 | 105 |
| 2180 | 45000 | 2.24 | 1344000 | 241.9 |
| 2181 | 58000 | 2.88 | 1622400 | 292 |
| 2182 | 19200 | 0.96 | 554670 | 99.8 |
| 2183 | 5600 | 0.28 | 668270 | 119 |
| 2184 | 20000 | 1 | 424000 | 76.3 |
| 2185 | 6.4 | 0.32 | 512000 | 92.2 |
| 2186 | 120000 | 6 | 282000 | 50.8 |

Для этих водорослей в непрерывной культуре были оценены экспериментах с накопительной и параметры модели (табл. 2).

Таблица 2. Значения параметров модели для доминирующих видов фитопланктона

| Коэффициент | Размерность | Вид водоросли | | |
|------------------|---------------------------|-------------------------|--|-------------------------------|
| | | <i>Emiliana huxleyi</i> | <i>Pseudo-nitzschia pseudo-delicatissima</i> | <i>Chaetoceros trondsenii</i> |
| $\mu_{max} NO_3$ | 1/сут | 1.92 | 2.70 | 1.8 |
| $\mu_{max} PO_4$ | 1/сут | 1.55 | 1.84 | 1.55 |
| $v^m NO_3$ | гN/(сут·г сырой биомассы) | 0.00053 | 0.00108 | 0.00100 |
| $v^m PO_4$ | г/(сут·г сырой биомассы) | 0.00450 | 0.01800 | 0.0036 |
| $K NO_3$ | г/м ³ | 0.0014 | 0.01 | 0.002 |
| $K PO_4$ | г/м ³ | 0.03600 | 0.01600 | 0.02000 |
| q_N | г N/(г· сырой биомассы) | 0.003 | 0.003 | 0.003 |
| q_P | г P/(г· сырой биомассы) | 0.00020 | 0.00020 | 0.00020 |

В экспериментах с моделью изменяли концентрацию азота и фосфора на входе, скорость обмена и начальную концентрацию элементов в среде.

При рассмотрении гипотезы балластных вод принимается, что сбрасывается около 10 000 т в сутки. Концентрация биомассы *Chaetoceros trondsenii* в воде, как для случая интрузии, так и для балластных вод равна максимальному значению, отмеченному во время полевых исследований в рейсе НИС «Акванавт» – 0.01 г/м³. Сброс балласта осуществляется в течение одних суток. В реальности время сброса изменяется от 18 ч до 3–4 сут. Принимаем, что балластные воды захватываются прибрежным антициклоническим вихрем, скорость течения которого в районе Новороссийска принимается 25 км/сут. При глубине залегания термоклина в мае, приблизительно 10 м

и ширине разноса около 4 км, концентрация клеток чужеродного вида уменьшается не менее чем на три порядка. При интрузии средиземноморских вод концентрация клеток изменяется не так значительно по причине большого объема водной массы, поступающей из Босфора. При попадании этой водной массы в струю ОЧТ и в случае движения по стрежню, время в пути до Новороссийска составляет не менее 50 дней при средней скорости ОЧТ 20 см/с.

Наблюдения в природе показывают, что чужеродный вид сосуществует с кокколитофоридой при острограничном термоклине. Время жизни такого термоклина не превышает 2 месяцев в весенний и раннелетний период. Таким образом, чужеродному виду необходимо закрепиться в экосистеме за время повышенной устойчивости водного столба.

Учитывая, что в мае и июне 2005 г. чужеродный вид длительно сосуществовал только с кокколитофоридой *E. huxleyi*, это состояние можно принять как стационарное. Исходя из классических представлений, для стационарного состояния открытой системы два вида должны иметь разные лимитирующие факторы [Абросов, Боголюбов, 1988]. Ранее было показано, что в весенний и раннелетний период

$$N_{cm} (\times 10^6 \text{ кл/л}) = 22.9 + 6.53X_1 + 8.53X_2 + 4.1X_1X_2 \quad (2.33)$$

где: X_1 – добавка азота, X_2 – добавка фосфора. В скобках указан доверительный интервал.

Одно из главных условий существования чужеродного вида – низкая скорость обмена в верхнем перемешанном слое. Предельная скорость обмена составляет 0.11 сут^{-1} . В случае интрузии средиземноморских вод вид может длительно существовать при достаточно высокой концентрации биомассы (рис 2), а при переносе с балластными водами его шансы закрепиться в экосистеме ничтожны (рис. 3).

Поскольку на некоторых станциях обнаружено присутствие диатомеи *Pseudonitzschia pseudodelicatissima*, в

рост кокколитофорид лимитируется фосфором, то естественно предположить, что рост инвазийного вида лимитируется другим фактором. Наши эксперименты с добавлением азота и фосфора дают все основания утверждать, что этим фактором является концентрация азота. Действительно в этих экспериментах получено уравнение регрессии, которое имеет вид:

модели начальные концентрации биомассы этой водоросли были отличны от нуля.

Наиболее вероятным будет внедрение *Chaetoceros trondsenii* при скорости обмена ниже 0.7 сут^{-1} . На рис. 4 представлена динамика видов при скорости обмена 0.06 сут^{-1} и при концентрации азота и фосфора на границе сезонного термоклина 5.4 и 1.6 мкг/л соответственно. И опять при интрузии вид-вселенец закрепляется в экосистеме, в то время как при балластном переносе эти возможности минимальны (рис. 5).

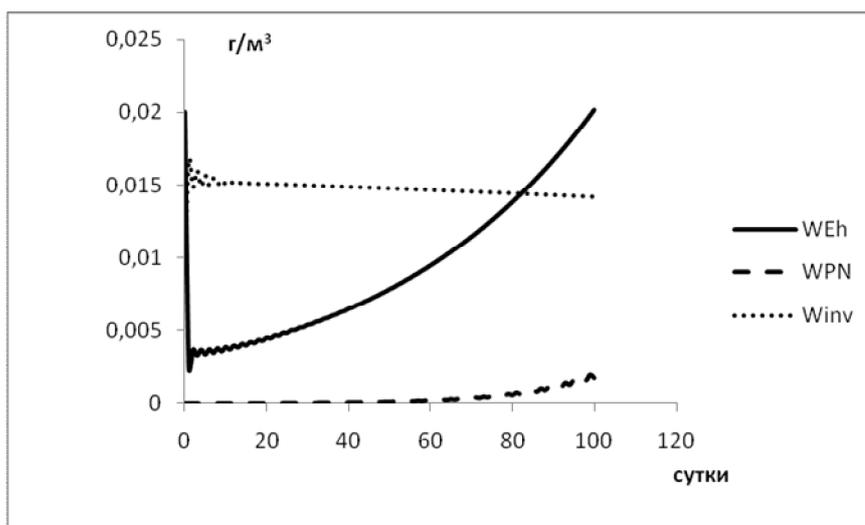


Рис. 2. Динамика биомассы кокколитофориды *Emiliania huxleyi* (WEh) и диатомовых водорослей *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (WPN), *Chaetoceros trondsenii* (Winv) при скорости обмена среды $D=0.11 \text{ сут}^{-1}$, концентрации азота 0.0054 г/м^3 и фосфоре 0.0016 г/м^3 на входе. Начальные биомассы *E. huxleyi* – 0.02, *P. pseudodelicatissima* 0.000005 и *C. trondsenii* – 0.01 г/м^3 .

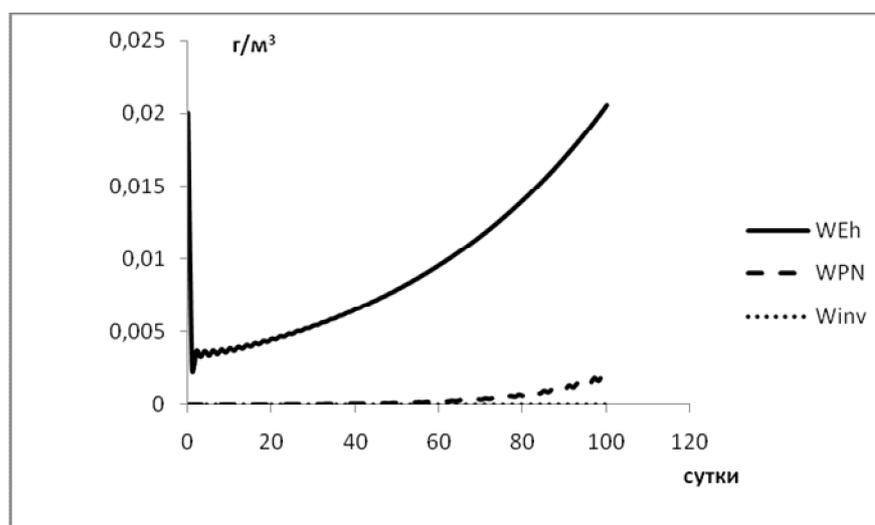


Рис. 3. Динамика биомассы кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (WEh) и диатомовых водорослей *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (WPN), *Chaetoceros trondsenii* (Winv) при скорости обмена среды $D=0.11 \text{ сут}^{-1}$, концентрации азота 0.0054 г/м^3 и фосфоре 0.0016 г/м^3 на входе. Начальные биомассы *E. huxleyi* – 0.02 , *P. pseudodelicatissima* 0.000005 и *C. trondsenii* – 0.0000001 г/м^3 .

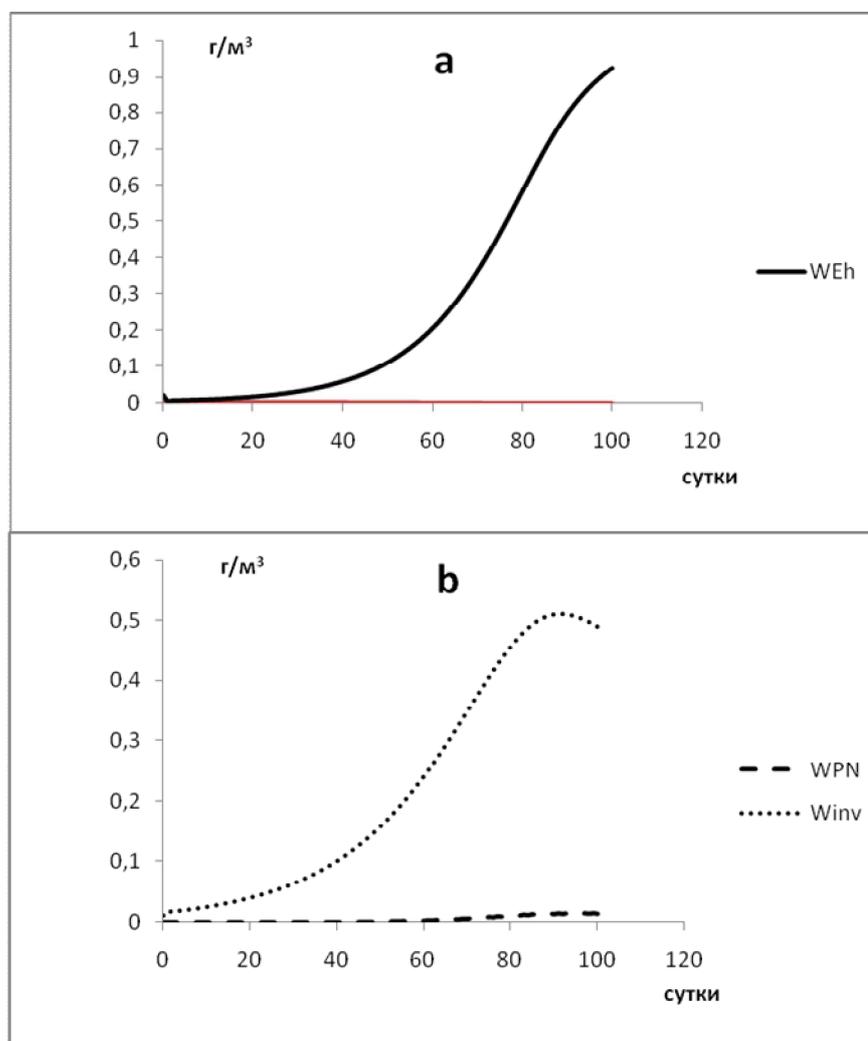


Рис. 4. Динамика биомассы: а – кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (WEh) и б – диатомовых водорослей *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (WPN), *Chaetoceros trondsenii* (Winv) при скорости обмена среды $D=0.06 \text{ сут}^{-1}$, концентрации азота 0.0054 г/м^3 и фосфоре 0.0016 г/м^3 на входе. Начальные биомассы *E. huxleyi* – 0.02 , *P. pseudodelicatissima* 0.000005 и *C. trondsenii* – 0.01 г/м^3 .

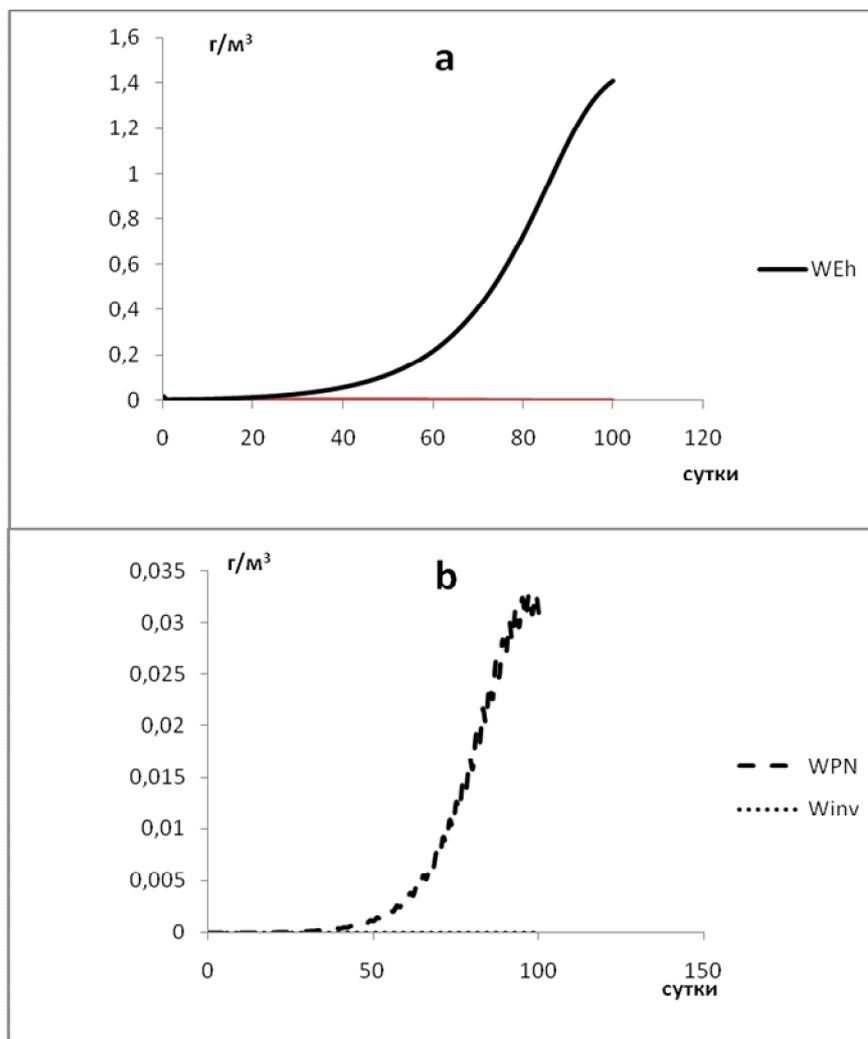


Рис. 5. Динамика биомассы а – кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (WEh) и б – диатомовых водорослей *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (WPN), *Chaetoceros trondsenii* (Winv) при скорости обмена среды $D=0.06 \text{ сут}^{-1}$, концентрации азота 0.0054 г/м^3 и фосфоре 0.0016 г/м^3 на входе. Начальные биомассы *E. huxleyi* – 0.02, *P. pseudodelicatissima* 0.000005 и *C. trondsenii* – 0.0000001 г/м^3 .

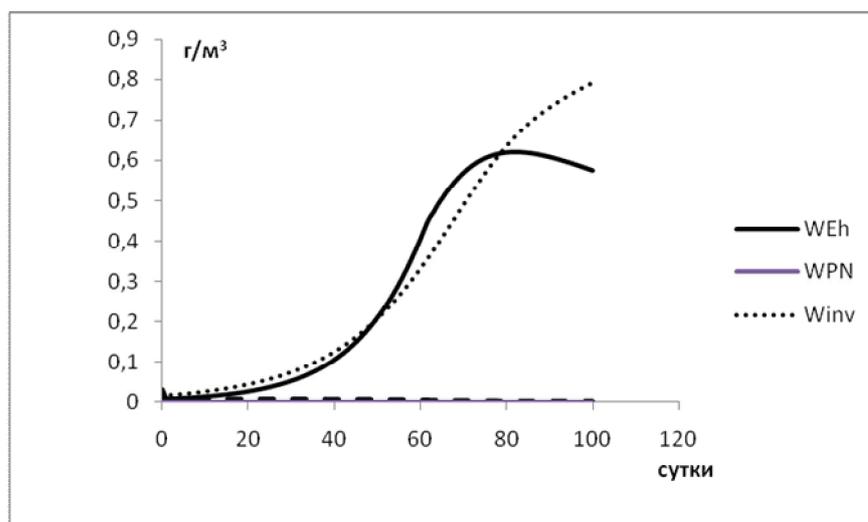


Рис. 6. Динамика биомассы кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (WEh) и диатомовых водорослей *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (WPN), *Chaetoceros trondsenii* (Winv) при скорости обмена среды $D=0.06 \text{ сут}^{-1}$, концентрации азота 0.0068 г/м^3 и фосфоре 0.0006 г/м^3 на входе. Начальные биомассы *E. huxleyi* – 0.02, *P. pseudodelicatissima* 0.000005 и *C. trondsenii* – 0.01 г/м^3 .

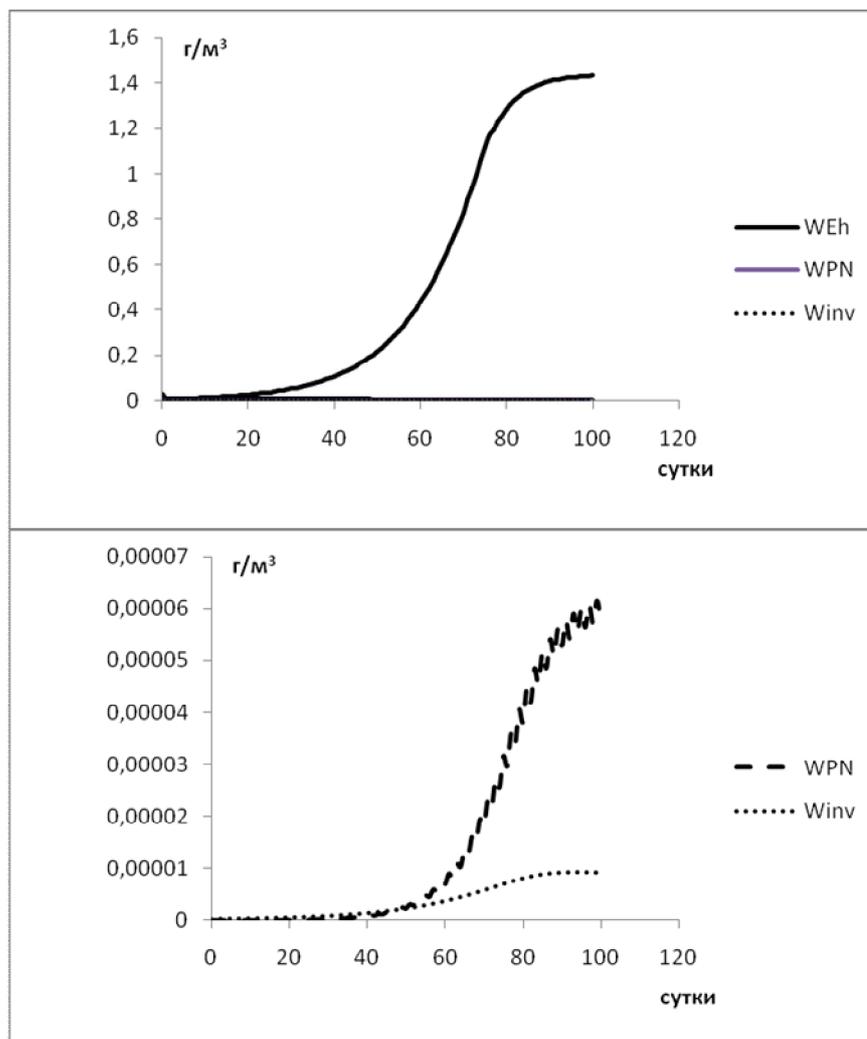


Рис. 7. Динамика биомассы кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (WEh) и диатомовых водорослей *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (WPN), *Chaetoceros trondsenii* (Winv) при скорости обмена среды $D=0.06$ сут⁻¹, концентрации азота 0.0068 г/м³ и фосфоре 0.0006 г/м³ на входе. Начальные биомассы *E. huxleyi* – 0.02 , *P. pseudodelicatissima* 0.000005 и *C. trondsenii* – 0.0000001 г/м³.

Изменение соотношения азота и фосфора за счет снижения концентрации фосфора существенно расширяет зону совместного сосуществования кокколитофорид и чужеродного вида при интрузии средиземноморских вод (рис. 6), в то время как балластный перенос не позволяет набрать наблюдаемую в море численность клеток за время существования стабильного термоклина (рис. 7).

Таким образом, вычислительные эксперименты показали, что чужеродный вид *Chaetoceros trondsenii* закрепился в экосистеме Черного моря в 2005 г., когда были обеспечены ряд условий:

1. Повышенная устойчивость водного столба (скорость обмена среды в верхнем перемешанном слое ниже 0.1 сут⁻¹). При снижении скорости обмена численность чужеродного вида увеличивается.
2. Относительно высокие начальные (ко времени формирования остроградиентного сезонного термоклина) численности чужеродного вида.
3. Низкие концентрации азота и фосфора на границе термоклина. При этом соотношение азота и фосфора регулирует долю вселенца в системе чужеродный вид – кокколитофорид.

4. При обсуждении двух гипотез вселения чужеродного вида (перенос с балластными водами и повышенная интрузия средиземноморских вод) предпочтительным является механизм вселения через Босфор в период зимней интенсификации нижнебосфорского течения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Администрации Краснодарского края (проект № 09-05-96512).

Литература

- Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, 1988. 333 с.
- Блатов А.С., Иванов В.А. Гидрология и гидродинамика шельфовой зоны Черного моря. Киев: Наукова думка, 1992. 242 с.
- Богданова А.К., Толмазин Д.М. О перемешивании верхнего и нижнего течения в Босфоре // В кн.: Динамика вод и вопросы гидрохимии моря. Киев: Наукова думка, 1967. С. 14–25.
- Богданова А.К., Шмелева А.А. Гидрологические условия проникновения средиземноморских видов планктона в Черное море // В кн.: Динамика вод и вопросы гидрохимии моря. Киев: Наукова думка, 1967. С. 156–166.
- Гинзбург А.И., Зацепин А.Г., Кременецкий В.В., Пиотух В.Б. Мезомасштабная динамика вод Черного моря // В кн.: Океанология на старте XXI века. М.: Наука, 2008. С. 11–42.
- Селифонова Ж.П. Контроль судовых балластных вод как метод предотвращения биологического загрязнения морской среды. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 2010. 87 с.
- Силкин В.А., Хайлов К.М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. Л.: Наука, 1988. 230 с.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: Автореферат дис. ... д-ра наук. 2009. 65 с.
- Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1974. V. 54. P. 82
- Esin N.V., Yanko-Hombach V., Kukleva O.N. Mathematical model of late Pleistocene and Holocene transgressions of the Black Sea // Quaternary International. 2010. V. 225. P. 180–190.

CO-EXISTENCE OF NON-NATIVE AND THE BLACK SEA PHYTOPLANKTON SPECIES. INVASION HYPOTHESES DISCUSSION

© 2011 Silkin V.A.¹, Abakumov A.I.², Pautova L.A.³, Mikaelyan A.S.³, Chasovnikov V.K.¹, Lukashova T.A.¹

¹ Southern branch of the Institute of Oceanology of the Russian Academy of Science, Gelendjik, 353467, Gelendjik, E-mail: vsilkin@mail.ru

² Institute for Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, E-mail: abakumov@iacp.dvo.ru

³ Institute of Oceanology of the Russian Academy of Science, Moscow, 1177998, E-mail: larisapautova@yahoo.com

In spring 2005 a new Mediterranean diatom species, *Chaetoceros trondsenii*, was marked in phytoplankton of the northeastern Black Sea. The parameters of created phytoplankton species dynamics model were determined in experiments with nitrogen and phosphorus supply. The computing experiments with the model have given the following results: for *Chaetoceros trondsenii* establishment in ecosystem an elevated stability of water column (water rate exchange in the upper mixed layer should be lower than 0.1 day^{-1}), relatively high initial number of this species and low values of nitrogen and phosphorus concentration on the boundary of seasonal thermocline are necessary. The hypothesis of the species introduction into the Black Sea by the raised intrusion of Mediterranean water in winter is more preferable than the hypothesis of the species releases with the ballast water.

Key words: phytoplankton, invasions, model, nitrogen, phosphorus, the Black Sea.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЯХ (НА ПРИМЕРЕ ВОРОНЕЖСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА)

© 2011 Стародубцева Е.А.

Воронежский государственный природный биосферный заповедник,
Министерство природных ресурсов и экологии РФ,
Воронеж 394080; starodbtsy@gmail.com

Поступила в редакцию 24.2.2010

На примере Воронежского заповедника выявлены проблемы особо охраняемых природных территорий, связанные с внедрением чужеродных видов растений. В рамках заповедной системы обозначены мероприятия по охране природной флоры и растительности от биологического загрязнения.

Ключевые слова: чужеродные виды растений, охраняемые природные территории, Воронежский заповедник, территориальная организация, источники заноса, агрессивные инвайдеры.

Одной из глобальных экологических проблем современности является инвазия чужеродных видов. Мировое сообщество относит инвазии к основным угрозам биоразнообразию, естественным аборигенным экосистемам, устойчивости биологических ресурсов, здоровью людей [Биологические инвазии..., 2004]. Проблема чужеродных видов отражена в целом ряде статей «Национальной Стратегии сохранения биоразнообразия России» [2001], где, в частности, отмечено, что контроль и регулирование саморасселения и акклиматизации чужеродных видов является одним из принципов сохранения биоразнообразия. Однако до сих пор не сделано никаких реальных шагов для выполнения этих обязательств даже на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), где задача сохранения биоразнообразия относится к числу приоритетных. У нас принято считать, что если территории придан статус особо охраняемой, автоматически происходит сохранение

редких видов и биоразнообразия, в целом. Однако публикации последних лет свидетельствуют о том, что заповедный режим небольших ООПТ, расположенных в густонаселенных регионах, не обеспечивает устойчивость природных комплексов к внедрению чужеродных видов.

Воронежский государственный природный биосферный заповедник был организован в 1927 г. в северной части Усманского бора – островного лесного массива в лесостепной зоне. Территория заповедника (общая площадь – 310 км²) расположена на песчаных террасах р. Воронеж. Рассматривая Воронежский заповедник с позиций устойчивости природного комплекса к внедрению чужеродных видов растений, следует отметить, что из зарегистрированных на территории 1019 видов сосудистых растений (данные на 1.01.2010 г.) 149 являются чужеродными, что составляет 14.6% флоры. 17 чужеродных видов являются археофитами, 45 – это кенофиты, появившиеся до заповедания

территории. За период существования заповедника (83 года) его флора пополнилась 87 чужеродными видами. Из них 24 занесены спонтанно, 30 появились благодаря целенаправленной интродукции, которая осуществлялась в период кампании по «улучшению и обогащению лесов заповедника», проводимой в 1930–1950-х гг. 33 вида являются беглецами из культуры, причем доля этой группы видов в последнее время растет.

Такое пополнение флоры чужеродными видами, за исключением случаев целенаправленной интродукции, является результатом территориальной организации заповедника. К особенностям территориальной организации относится, во-первых, сильная фрагментация лесного массива железной дорогой, линией электропередач и автомобильными дорогами. Эти пути коммуникаций одновременно являются очагами заноса и коридорами распространения чужеродных видов. Возникающие в полосах отчуждения пожары часто переходят на охраняемую территорию, приводят впоследствии к усыханию древостоев; при санитарной вырубке усохших в этих местах деревьев происходит нарушение растительности и почвенного покрова, тем самым создаются «плацдармы» для инвазии.

Второй группой объектов, являющихся мощнейшими очагами чужеродной флоры и одновременно усиливающими инвазивность заповедных сообществ, являются населенные пункты и кордоны лесной охраны. Воздействие их усиливается отсутствием централизованной системы сбора и утилизации бытовых отходов, в результате бытовой мусор вместе с растительными остатками с огородов и клумб вывозится в опушечные кварталы заповедника, сваливается в противопожарные канавы, естественные понижения ландшафта или просто вываливается на поверхность. В летнее

и осеннее время свалки мусора далеко видны по бурно разросшимся на них зарослям *Parthenocissus quinquefolia* (названия растений приводятся по С.К. Черепанову [1995] без указания авторов), *Helianthus tuberosus*, *Impatiens glandulifera*, *Echinocystis lobata*, ярким цветкам *Malva erecta*, *Cosmos bipinnatus* и *Calendula officinalis*.

Третьим источником чужеродных видов (главным образом, дичающих интродуцированных растений) является кладбище, исторически сформировавшееся в южной части территории еще в дозаповедный период. При уборке ритуальных мест диаспоры культивируемых декоративных растений с другим мусором попадают в природные фитоценозы. Традиционно в местах погребения высаживаются главным образом неприхотливые виды, часто это почвопокровные растения из семейства *Crassulaceae*, *Vinca minor*, а также американские виды желтокислицы (*Xanthoxalis stricta*, *X. dillenii*), *Hemerocallis fulva*, *Aster salignus* и другие растения. Попадая с мусором в окрестные фитоценозы, эти виды закрепляются там, порой образуя заросли.

Пути проникновения чужеродных видов в лесной массив являются противопожарные канавы, по которым при ежегодном их обновлении корневища многолетников перемещаются от мест первоначального заноса вглубь массива.

Важным аспектом адвентизации флоры является ценотическая роль чужеродных видов, которая определяется биологическими особенностями самих видов и их жизненной стратегией. В этом отношении особо следует остановиться на растениях, внедрившихся в естественные и относительно ненарушенные сообщества и на потенциальных инвазионных видах. 40 видов (26.8% от общего количества чужеродных видов) натурализовались в естественных

фитоценозах заповедника, 16 видов являются потенциальными членами заповедных лесов. Одним из наиболее агрессивных видов на территории заповедника является девичий виноград, который активно развивается в местах заноса, стелется по поверхности почвы, укореняясь в узлах и образуя одновидовые группировки, а при наличии опоры, поднимается по стволам деревьев. Имея несвойственную нашим соснякам жизненную форму лианы, девичий виноград кардинально преобразует структуру сосновых лесов. Активными инвазионными видами являются *Sambucus racemosa* и *Amelanchier spicata*, образующие ярус подлеска в заповедных сосняках. В кварталах, примыкающих к населенным пунктам, стали обычными косточковые плодовые деревья: *Cerasus vulgaris*, *Prunus divaricata*, *P. domestica*, а также кустарники: *Grossularia reclinata* и *Berberis vulgaris*. Эти древесно-кустарниковые интродуцированные виды уже прошли период адаптации к местным условиям, у них образовались консортивные связи с местными насекомыми-опылителями и видами орнитофауны, которые поедают плоды и распространяют семена экзотов.

Из травянистых чужеродных растений активно ведут себя американские виды: *Xanthoxalis stricta*, обильно распространившаяся по лесным просекам и дорогам; а также появившаяся недавно *Bidens frondosa*, образующая заросли по влажным местам и гибридизирующая с местным видом – *B. tripartita*. Потенциальную угрозу местным фитоценозам представляют почвопокровные виды очитков (*S. reflexum*, *S. spurium*), уходящие с кладбища, и очень агрессивный вид – *Solidago canadensis*, используемый местными жителями в декоративном цветоводстве.

Анализируя собственные наблюдения и данные по другим заповедникам

России [Соколов и др., 1997], мы вынуждены согласиться с мнением о снижении эталонной ценности заповедных фитоценозов вследствие их биологического загрязнения и о принципиальной возможности блокировки сукцессионных рядов биогеографически чужеродными для них видами. Последнее в исторически значимые сроки может привести к исчезновению пространственно доминирующих аборигенных растительных сообществ [Шварц и др., 1993]. В настоящее время в Воронежском заповеднике эта угроза стала реальной еще и в силу того, что для ряда чужеродных видов наступил этап, когда в их расселении по территории стали принимать участие природные агенты.

Являясь страной, подписавшей Конвенцию о биологическом разнообразии (Рио-де-Жанейро, 1992), Россия взяла на себя обязательства «...насколько это возможно и целесообразно ... предотвращать интродукцию чужеродных видов, которые угрожают экосистемам, местам обитания или видам, контролировать или уничтожать такие чужеродные виды». Однако до сих пор в заповедной системе России инвазия чужеродных видов не рассматривается как проблема, требующая принятия решений и разработки мер по контролю и регулированию этого процесса.

Сколько долго еще мы будем вести мониторинг биологического загрязнения охраняемых территорий? Какие еще доказательства нужны для того, чтобы начать проводить реальные мероприятия по сохранению местной флоры и растительности в заповедниках России?

Следует отметить, что, учитывая факторы, повышающие инвазибельность заповедных растительных сообществ, проблема борьбы с биологическим загрязнением из экологической превращается в социально-экономическую, в современных условиях заповедник не может

справиться с ней самостоятельно. Для решения этой проблемы необходимо осознание ее в рамках самой заповедной системы, закрепление соответствующих положений в природоохранном законодательстве и Типовом положении о государственных природных заповедниках. В научном плане требуется разработка программы и организация мониторинга расселения чужеродных видов по заповедной территории, изучение их ценотической роли в охраняемых природных комплексах, обоснование необходимости, возможности и разработка мер борьбы с инвазионными видами. Для решения проблемы биологического загрязнения потребуются привлечение административных и финансовых ресурсов, сотрудничество заповедников с органами местного самоуправления на прилегающих территориях, целенаправленная просветительская работа с населением. Это новая сфера деятельности ООПТ, которая должна быть соответствующим образом

организована на всех уровнях заповедной системы.

Литература

- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Национальная Стратегия сохранения биоразнообразия России. М., 2001. 46 с.
- Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрин Г.Д. Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К, 1997. 576 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Шварц Е.А., Белоновская Е.А., Второв И.П., Морозова О.В. Антропогенное загрязнение биоты и концепция биоценотических кризисов: (К постановке проблемы) // Известия РАН. Серия географическая. 1993. № 5. С. 40–52.

ALIEN FLORA OF PROTECTED TERRITORIES (BY THE EXAMPLE VORONEZH BIOSPHERE RESERVE)

© 2011 Starodubtseva E.A.

Voronezh State Nature Biosphere Reserve, Russia,
Voronezh 394080, e-mail: starodbtsv@gmail.com

The problems of alien plant species invasions into protected nature territories are discussed by the example of the Voronezh Biosphere Reserve. The measures on nature flora and vegetation protection from biological pollution are pointed out for the Russian system of protected territories.

Key words: alien plant species, protected nature territories, the Voronezh Reserve, territorial organization, invasion sources, aggressive invaders.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *GALEGA ORIENTALIS* LAM. В НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЕСТЕСТВЕННОГО И ВТОРИЧНОГО АРЕАЛА

© 2011 Ткачева Е.В., Виноградова Ю.К., Павлова И.В.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва, ул. Ботаническая, 4;
gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 03.01.2011

Показано, что в процессе инвазии фенотип *G. orientalis* претерпел изменения и отличается от природного фенотипа. Инвазионный фенотип более «мощный», чем природный: увеличиваются общая биомасса надземных органов растения, длина соцветий, число цветков, плодов, а также семенная продуктивность. Отмечена тенденция увеличения некоторых морфометрических признаков при увеличении длительности процесса натурализации. Полученные данные указывают на повышение конкурентоспособности *G. orientalis* во вторичном ареале и поддерживают гипотезу EICA (Evolution of Increased Competitive Ability).

Ключевые слова: *Galega orientalis* Lam., семенная продуктивность, инвазивность, конкурентоспособность.

Введение

В настоящее время в Европейской части России насчитывается свыше 1 тыс. чужеродных видов растений. Исходя из важности и актуальности проблемы, в 2010 г. вышла в свет «Черная книга флоры Средней России», в которой впервые сделан ключевой обзор фитоинвазий, обобщены данные по биологическим особенностям наиболее злостных и широко распространенных инвазионных видов и динамике их расселения во вторичном ареале [Виноградова и др., 2010]. Козлятник восточный *Galega orientalis* приведен в «Черной книге» как потенциально инвазионный вид, поскольку в ряде регионов он проявляет тенденцию к активному расширению ареала, интенсивному возобновлению и внедрению в естественные и полустепенные местообитания.

Целью настоящей статьи является сравнительный анализ ряда морфометрических признаков *G. orientalis* в естественном и вторичном ареале. В

задачу входит также тестирование гипотезы EICA (Evolution of Increased Competitive Ability), постулирующей, что в группе чужеродных видов инвазионными становятся лишь те таксоны, которые способны к повышению конкурентоспособности во вторичном ареале [Blossey, Nötzold, 1995].

Материалы и методика

Galega orientalis относится к семейству Бобовые. Стебель ветвистый, высотой свыше 1 м. Прилистники широко яйцевидные. Листья непарноперистосложные, из 5–6 пар крупных яйцевидно продолговатых заостренных голых листочков. Цветки яркие, синевфиолетовые, собраны в соцветие кисть. Бобы повислые, длиной 25 мм и более. Естественный ареал – Кавказ, где козлятник доходит до верхнего горного пояса, произрастает по опушкам, на лесных полянах, в оврагах, по берегам ручьев [Гроссгейм, 1952]. Галега является сельскохозяйственной

культурой и, начиная с 1920-х гг., время от времени выращивалась в Средней России. В массе вид стали высевать на полях в 1980-е гг., а спустя десятилетие *G. orientalis* «сбежала» из культуры и расселилась во вторичном ареале по обочинам дорог, на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий, изредка – на лесных опушках.

Объекты исследования – природная, культурная и дичающие популяции *G. orientalis*, обследованные нами в 2009–2010 гг. Исследуемые популяции имеют разную степень дичания, и для проведения сравнительного анализа им был присвоен балл натурализации (от 0 до 3 баллов). Балл «0» – недичающая (культивируемая) популяция, балл «1» – дичающая популяция практически не выходит за пределы заброшенного поля, балл «2» – растения отмечены на расстоянии до 50 м от края заброшенного поля и внедрились на антропогенно нарушенные территории, балл «3» – растения отмечены на расстоянии более 50 м от края заброшенного поля и внедрились в естественные ценозы. В статье использованы оригинальные данные авторов по одичавшим популяциям с территории Центральной России (за несколько вегетационных периодов) и естественной популяции с территории Карачаево-Черкесской Республики. Морфометрические показатели растений культурных популяций получены из неопубликованных первичных данных Смоленской опытной сельскохозяйственной станции.

В каждой популяции заложено по несколько (до 5) экспериментальных площадок размером 1 x 1 м, на которых подсчитывали число особей. Измеряли высоту генеративного побега, длину соцветия и число плодов на генеративном побеге. Число листьев подсчитывали на главном и боковых побегах.

Семенная продуктивность оценивалась по числу плодов на главном генеративном побеге. Ранее нами было показано, что эта величина адекватно

отражает общую семенную продуктивность [Ткачева, 2011]. Другими исследователями продемонстрировано также, что для широкого круга чужеродных видов семенная продуктивность – один из основных показателей инвазионного потенциала [Aniszewski et al., 2001; Галкина, Виноградова, 2008].

Полученные данные обработаны с применением программ PAST 1.97. Для оценки нормальности распределения использовали тест Шапиро-Уилка, для определения достоверности различия выборок использовали два параметрических теста: критерий Стьюдента и критерий Фишера; для данных, распределение которых не соответствовало нормальному, использовали непараметрические критерии Манн-Уитни и Колмогорова-Смирнова [Hammer et al., 2001].

Описание популяций

Популяция № 1. Естественная популяция, произрастающая на территории Карачаево-Черкессии в Тебердинском государственном заповеднике около тропы на г. Малая Хатипара на высоте около 2000 м. Размер популяции 4.5 x 5 м.

Популяция № 2. Культурная популяция, произраставшая в 2003 г. на экспериментальных полях Смоленской опытной с/х станции Кардымовского р-на, где проводили сортоиспытание и выявляли приспособленность сортов данного вида к почвенно-климатическим условиям Смоленской области. Размер популяции 30 x 500 м. Балл натурализации – 0.

Данные по морфометрическим признакам козлятника (2003 г.) обнаружены нами в неопубликованных архивных документах станции. К сожалению, мы смогли воспользоваться только данными по высоте растений, поскольку методика измерения других параметров в отчетах не приведена.

Популяция № 3. Одичавшая популяция (5 лет дичания). Произрастает на том же месте, что и

популяция № 2. После упразднения Смоленской опытной с/х станции все экспериментальные поля были брошены, и культивируемый на них козлятник одичал. Размер популяции 30 x 500 м. Балл натурализации – 1.

Популяция № 4. Одичавшая популяция (10 лет дичания) произрастает в Хиславичском р-не Смоленской обл. вдоль кромки поля, на сегодняшний день засеянного зерновыми. Ранее данные поля принадлежали колхозу «Большевик» и засевались *G. orientalis*. Размер популяции 10 x 300 м. Балл натурализации – 2.

Популяция № 5. Одичавшая популяция (более 15 лет дичания) произрастает в Хиславичском р-не Смоленской обл. в 2.5 км от пос. Хиславичи на образовавшейся в результате лесного пожара опушке хвойного леса, заросшей к настоящему времени разнотравьем. Предполагается, что семена *G. orientalis* могли попасть сюда с близлежащих с/х полей, которые более 15 лет назад были засеяны данной культурой. Размер популяции 10 x 200 м. Балл натурализации – 3.

Результаты

Популяция № 1а (данные 2009 г.). Средняя высота растений 116.52 ± 2.04 см; амплитуда изменчивости признака 100–138 см; коэффициент вариации $CV = 8\%$; величина выборки $N = 25$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 9.70 ± 0.67 см; амплитуда изменчивости 1–21 см; $CV = 49.1\%$, $N = 51$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 8.36 ± 0.14 шт.; амплитуда изменчивости 7–9 шт., $CV = 7.9\%$, $N = 22$ (рис. 3). Среднее число бобов на генеративном побеге 11.96 ± 2.14 шт.; амплитуда изменчивости 0–82 шт., $CV = 123.9\%$, $N = 63$ (рис. 4).

Популяция № 1б (данные 2010 г.). Исследуемые морфометрические признаки изменились незначительно: средняя высота растений 105.81 ± 1.85 см; амплитуда изменчивости 78–124 см;

$CV = 10\%$, $N = 31$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 9.61 ± 0.56 ; амплитуда изменчивости 0–20 см; $CV = 46.5\%$, $N = 63$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 9.74 ± 0.20 шт.; амплитуда изменчивости 7–12 шт.; $CV = 11.5\%$, $N = 31$ (рис. 3). Среднее число бобов на генеративном побеге 7.87 ± 0.69 шт.; амплитуда изменчивости 0–22 шт.; $CV = 69.4\%$, $N = 48$ (рис. 4).

Популяция № 2. Средняя высота растений 49.35 ± 1.43 см.; амплитуда изменчивости 15–100 см; $CV = 39\%$, $N = 183$ (рис. 1).

Популяция № 3. Средняя высота растений 126.83 ± 2.03 см; амплитуда изменчивости 83–141 см; $CV = 9\%$, $N = 30$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 19.5 ± 1.09 см; амплитуда изменчивости 7–31 см; $CV = 30.5\%$, $N = 30$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 10.27 ± 0.46 шт.; амплитуда изменчивости 6–15 шт.; $CV = 24.7\%$, $N = 30$ (рис. 3). Среднее число бобов на генеративном побеге 28.57 ± 3.10 шт.; амплитуда изменчивости 6–65 шт.; $CV = 59.5\%$, $N = 30$ (рис. 4).

Популяция № 4. Средняя высота растений 118.12 ± 2.68 см; амплитуда изменчивости 34–160 см; $CV = 20\%$, $N = 81$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 14.96 ± 1.08 см; амплитуда изменчивости 7–31 см; $CV = 64.8\%$, $N = 61$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 10.27 ± 0.46 шт.; амплитуда изменчивости 6–15 шт.; $CV = 18.5\%$, $N = 81$ (рис. 3). Среднее число бобов на генеративном побеге 28.57 ± 3.10 шт.; амплитуда изменчивости 6–65 шт.; $CV = 39.4\%$, $N = 28$ (рис. 4).

Популяция № 5. Средняя высота растений 119.20 ± 1.70 см.; амплитуда изменчивости 95–142 см; $CV = 8\%$, $N = 30$ (рис. 1). Средняя длина соцветия 26.87 ± 1.45 см; амплитуда изменчивости 7–38 см; $CV = 29.6\%$, $N = 30$ (рис. 2). Среднее число листьев на побеге 11.90 ± 0.87 шт.; амплитуда изменчивости 5–28 шт.; $CV = 40.2\%$, $N = 30$ (рис. 3).

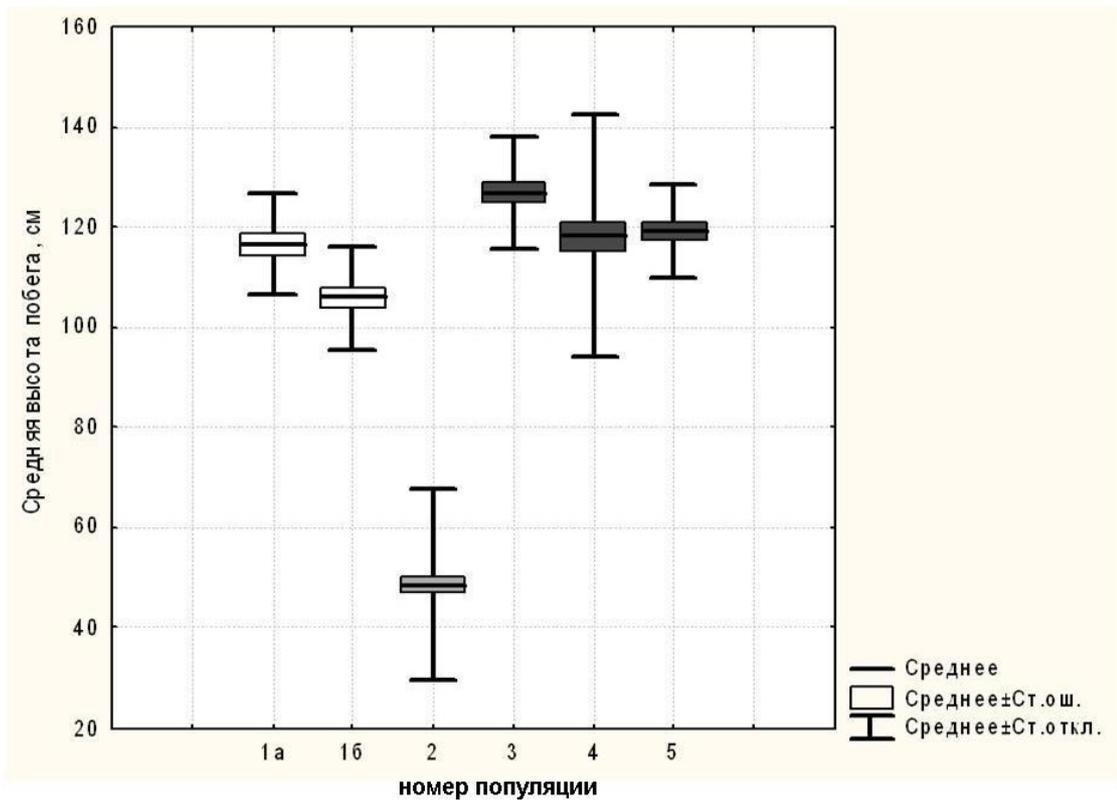


Рис. 1. Изменчивость высоты растений.

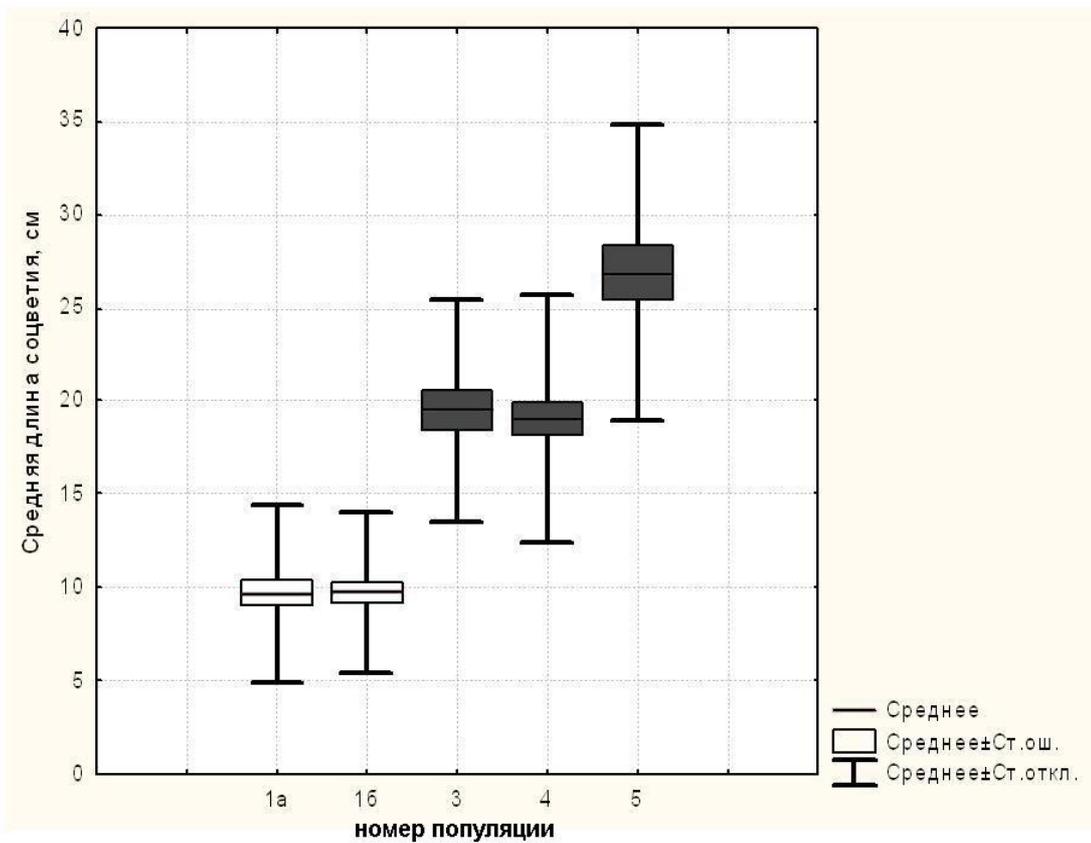


Рис. 2. Изменчивость длины соцветия.

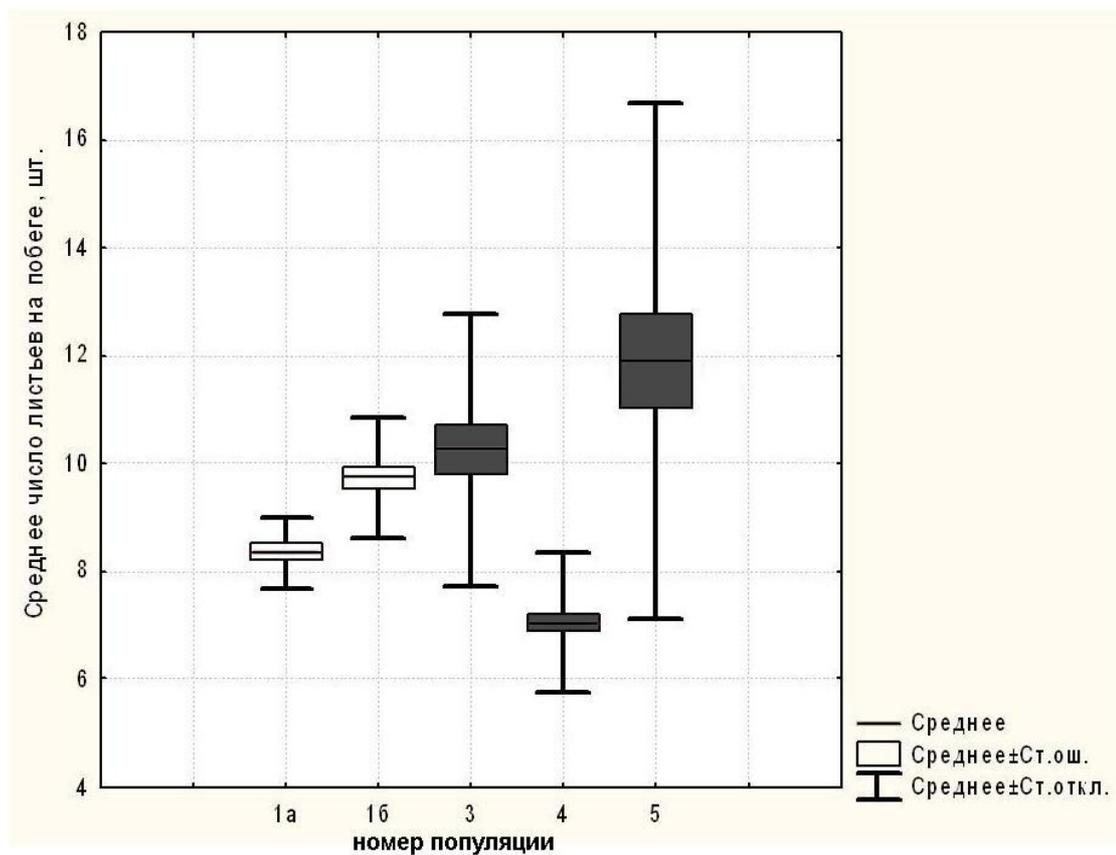


Рис. 3. Изменчивость числа листьев на побеге.

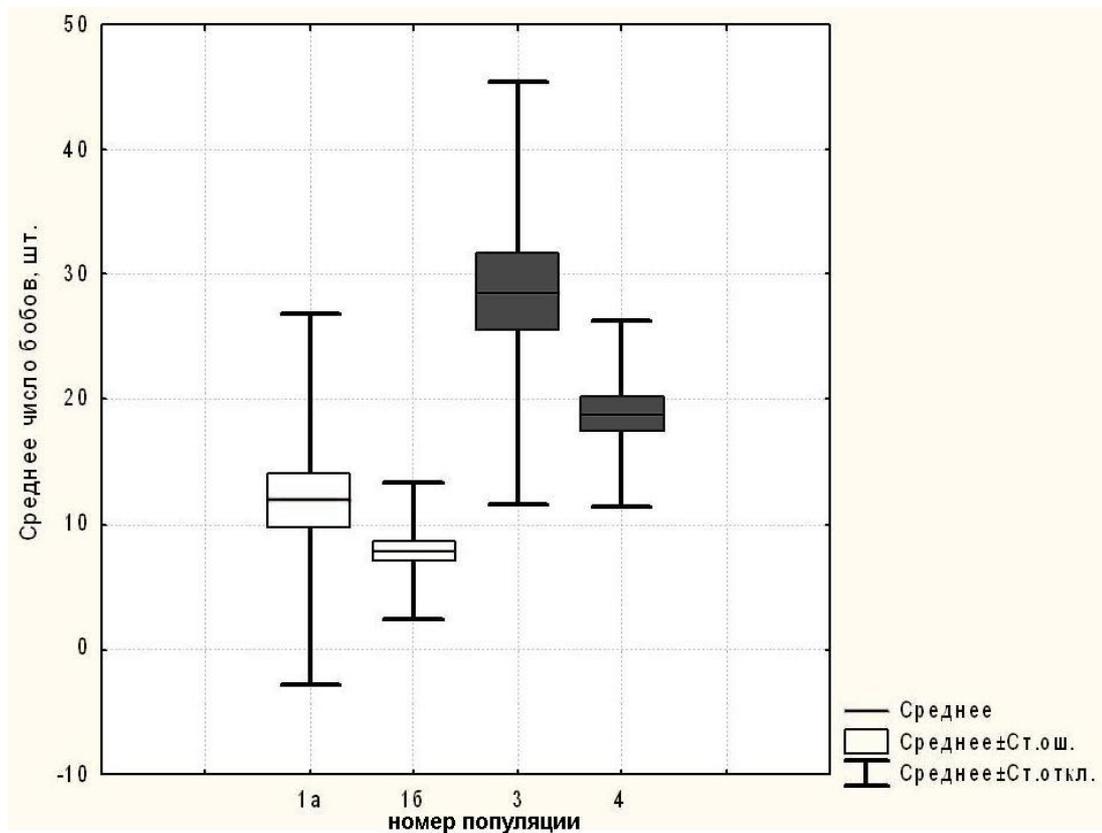


Рис. 4. Изменчивость числа бобов на генеративном побеге.

Обсуждение

Высота генеративных побегов растений из одичавших популяций достоверно больше, а из культурной популяции достоверно ($p < 0.01$) меньше, чем у растений в естественной популяции. Внутрипопуляционная изменчивость этого признака низкая [Мамаев, 1970].

Наименьшая высота растений наблюдается в культурной популяции (№ 2). Вероятно, это связано с целенаправленным отбором на Смоленской опытной станции именно невысоких сортообразцов для механизированного сбора семян. Растения из естественной популяции (№ 1) значительно выше, чем из культурной популяции. Высота растений в одичавших популяциях (№№ 3–5) незначительно, хотя и достоверно, превосходит таковую в естественной популяции (рис. 1).

Длина соцветия у растений из всех одичавших популяций достоверно больше ($p < 0.01$), чем из естественной (рис. 2). В популяциях, дичающих 5 лет, длина соцветия увеличилась в 2 раза, а в популяции, дичающей 15 лет, – в 3 раза. Таким образом, наблюдается тенденция увеличения длины соцветий при увеличении продолжительности процесса натурализации.

Внутрипопуляционная изменчивость этого признака высокая [Мамаев, 1970]. Анализ не показал значимых различий длины соцветий между изученными одичавшими популяциями.

Число листьев на генеративном побеге – наиболее изменчивый параметр, зависящий от погодных условий года, хотя по классификации С.А. Мамаева этот признак варьирует на среднем уровне [Мамаев, 1970]. Так, в 2009 г. число листьев у растений из одичавших популяций было достоверно ($p < 0.01$) меньше, чем в природной, а в 2010 г. наблюдалась обратная тенденция (рис. 3).

Число бобов на главном генеративном побеге для растений из одичавших популяций достоверно

больше, чем для растений из природной популяции (рис. 4). Уровень внутрипопуляционной изменчивости этого признака очень высокий [Мамаев, 1970].

У козлятника нами ранее выявлена прямая зависимость между числом плодов и числом семян, а также более низкая (в 2 раза) семенная продуктивность растений в культурной популяции по сравнению с растениями из той же самой популяции по прошествии трех лет дичания. Это указывает на тенденцию повышения семенной продуктивности *G. orientalis* в процессе натурализации [Ткачева, 2011].

Выводы

Особи из одичавших популяций *G. orientalis* являются более высокорослыми, чем растения из природной и культурной популяций. Помимо этого, растения из одичавших популяций имеют более длинные соцветия и большее число бобов по сравнению с растениями из природной популяции.

Таким образом, показано, что а) фенотип натурализовавшихся популяций отличается от фенотипа природной популяции; б) инвазионный фенотип более «мощный», чем природный, поскольку увеличивается общая биомасса надземных органов растения, длина соцветия, число цветков, плодов и семенная продуктивность. Эти данные подтверждают гипотезу ЕИСА, которая постулирует повышение конкурентоспособности чужеродных видов во вторичном ареале.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам Смоленской опытной сельскохозяйственной станции за предоставленные данные по культурным популяциям козлятника восточного, а также рецензенту статьи за ценные замечания и дополнения.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Галкина М.А., Виноградова Ю.К. Сравнительный анализ биоморфологических признаков *Conyza canadensis* и *C. bonariensis* – инвазионных видов флоры юга России // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Пенза, 2008. Ч. 1. С. 25–28.

Гроссгейм А.А. Rosaceae – Leguminosae // Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 5. 234 с.

Мамаев С.А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства *Pinaceae*

на Урале: Автореф. дис. д-ра биол. наук. Свердловск, 1970. 54 с.

Ткачева Е.В. Семенная продуктивность козлятника восточного в популяциях различной степени натурализации // В сб.: Материалы VII совещания по флоре Средней России. Курск, 2011.

Aniszewski T., Kupari M.H., Leinonen A.J. Seed Number, Seed Size and Seed Diversity in Washington *Lupin* (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) // *Annals of Botany*. 2001. Vol. 87. P. 77–82.

Blossey B., Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous species: a hypothesis // *J. Ecol.* 1995. Vol. 83. P. 887–889.

Hammer I.I., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. № 1. 9 p.

VARIABILITY OF MORPHOMETRICAL CHARACTERISTICS OF *GALEGA ORIENTALIS* LAM. IN SOME POPULATIONS OF NATURAL AND SECONDARY RANGES

© 2011 Tkacheva E.V., Vinogradova Yu.K., Pavlova I.V.

N.B. Tsytyn Main Botanical Gardens of the RAS, Moscow, Botanicheskaya str., 4
E-mail: gbsad@mail.ru

It is shown that in the invasion process *G. orientalis* phenotype has changed and differs from the natural one. Invasion phenotype is more “mighty”: total biomass of the top plant organs, the length of inflorescences, the number of flowers, and also seed productivity are increasing. A tendency to augmentation of some morphometrical features under increase in duration of naturalization process is marked. The data obtained point out an increase of competitive ability of *G. orientalis* in the secondary range and support the EICA hypothesis (Evolution of Increased Competitive Ability).

Key words: *Galega orientalis* Lam., seed productivity, invasivity, competitive ability.

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ И ИНВАЗИВНОСТЬ ВИДОВ РОДА *OENOTHERA* L. В ЕВРОПЕ

© 2011 Тохтарь В.К.¹, Виноградова Ю.К.², Грошенко А.С.¹

¹ Белгородский государственный университет, 308015, г. Белгород, ул. Победы, 85; tokhtar@bsu.edu.ru

² Главный ботанический сад им. Цицина РАН, г. Москва, ул. Ботаническая, 4; gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.2010

Род *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, Onagraceae) служит удобным модельным объектом для изучения эволюции инвазивности заносных растений, поскольку благодаря наличию специального генетического механизма размножения (перманентной гетерозиготной транслокации) в результате скрещивания образуются гибриды с устойчивым комплексом морфологических признаков.

В результате анализа собственных и литературных данных по распространению гибридогенных и парентальных видов и степени их внедрения в естественные фитоценозы Европы выделены группы видов различного инвазионного статуса. Установлена прямая зависимость между степенью инвазивности парентальных видов и инвазионным статусом гибридогенного вида. Группа активных инвазионных гибридов, в основном, происходит от родителей, относящихся к активным парентальным видам. Наиболее активные инвазионные гибриды образовались в результате скрещивания североамериканских видов с европейскими. Возможно, это связано с эффектом гетерозиса, который возникает при гибридизации изолированных в природе геномов. Установлено, что новая эволюционная ветвь кольцеобразующих видов энотер отличается более высокой инвазивностью по сравнению с бивалентными видами. В группе кольцеобразующих видов инвазивность тем выше, чем меньше цитотипов и больше слившихся хромосом характерно для таксона.

Ключевые слова: *Oenothera* L., микроэволюция, гибридизация, инвазивность, Европа.

Введение

Влияние неаборигенных организмов на биосферу приобретает глобальное значение, поскольку в настоящее время проблемы, связанные с их распространением, могут быть решены лишь на международном уровне. Локальные меры уже не приносят позитивных результатов, поскольку экспансия неаборигенных организмов не признает границ.

Определение механизмов микроэволюции и устойчивости инвазионных видов при внедрении в естественные сообщества является особенно актуальным в связи с возрастанием антропогенного воздействия и прогрессирующим увеличением доли

нарушенных и квазиприродных местообитаний. В настоящее время не вызывает сомнения, что степень инвазивности конкретного вида зависит от взаимодействия биологических особенностей вида, географических, климатических и экологических условий среды. Сочетание этих факторов может приводить к изменению (эволюции) степени инвазивности вида во времени. Основные закономерности этого процесса выявлены не так давно [Виноградова, 1992], однако проблеме гибридизации до сих пор не уделялось должного внимания. Между тем, С. Элстрандом и К. Ширинбеком [Ellstrand, Schierenbeck, 2000] отмечено,

что гибридизация может служить стимулом для повышения инвазивной активности видов и часто приводит к критическим эволюционным изменениям в экосистемах, которые приводят к необратимым изменениям в них.

Долгое время географическая изоляция признавалась важнейшим фактором в ограничении воздействия гибридизации. Однако в настоящее время близкородственные таксоны вступают в контакт друг с другом с помощью множества антропогенных «коридоров» [Williamson, 1996]. Например, межрегиональная иммиграция происходит при интродукции растений в питомники и сопутствующем ей ненамеренном перемещении вредителей растений и возбудителей болезней [Neuwood, 1989]. Интродукция может быть частой и повторяющейся, что значительно увеличивает иммиграционный поток.

Одно из потенциальных последствий гибридизации состоит в том, что гибрид в состоянии внедриться на территорию, которую не смогли колонизировать родительские виды. Предполагается, что возрастающая конкурентоспособность и инвазивность гибридов могут быть результатом изменений в распределении ресурсов из-за сил отбора в новой среде обитания, что приводит к быстрым изменениям в относительной устойчивости видов [Blossey, Nötzold, 1995; Blossey, Kamil, 1996].

Объект и методика исследования

Модельный объект – род *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, Onagraceae) – является в Европе одним из наиболее распространенных родов американского происхождения. Энотеры отличаются значительным инвазионным потенциалом, который объясняется наличием особого генетического механизма (перманентной гетерозиготной транслокации) [Renner, 1917; Cleland 1964; Dietrich et al., 1998], обеспечивающего при скрещивании возникновение гибрида с константными морфологическими признаками. В

мейозе хромосомы некоторых видов могут сливаться и образовывать кольца, так называемые комплексы Реннера [Renner, 1917], и генетическая информация от родителей к потомству передается сцепленным блоком. Гомозиготные растения погибают из-за наличия комплекса сбалансированных леталей, тогда как гибридные растения успешно развиваются. В смешанных популяциях микровидов энотеры способны к прямому и возвратному скрещиванию, которое может происходить многократно. В результате этого в Европе возникло большое число видов, микровидов и рас, адаптированных к локальным условиям и имеющих порой неясный таксономический статус. Генотипические различия между видами заключаются в размерах и числе хромосомных колец и бивалентов при обычно одинаковом их количестве ($2n=14$). Основными источниками появления новых форм и видов у энотер являются: возможности обмена участками хромосом с последующим возвратным скрещиванием, обмен генами между кольцами Реннера, возникновение реципрокных транслокаций, которые приводят к образованию новых комбинаций колец и бивалентов различной формы [Grant, 1981]. Ввиду интенсивного видообразования род довольно сложный, и существуют различные его таксономические трактовки [Rostański, 1982, 1998; Скворцов, 1996; Dietrich et al., 1998; Wittig et al., 1999; Wittig, Tokhtar, 2002; 2003; Rostański et al., 2004].

Со времени появления энотер в Европе здесь описано большое количество новых видов. Так, Г. Худзиок [Hudziok, 1968] описал в Германии свыше 100 новых таксонов, что позволяет считать территорию этой страны одним из центров формирования вторичного ареала рода. Новые виды описаны также в Италии [Soldano, 1979], Чехии и Словакии [Jehlík, Rostański, 1995], Германии [Gutte, Rostański, 1971], Англии [Rostański, 1982], Литве [Rostański et al., 2004] и в других странах. Поэтому род является

удобной моделью, позволяющей проследить особенности распространения и эволюцию инвазивности видов в Европе.

Проведено сравнение степени инвазивности гибридов и их родительских (парентальных) видов. Изучено наследование способности видов к инвазии в различных природно-климатических условиях. Такой подход позволяет приблизиться к пониманию механизма эволюции инвазивности у растений в связи с их генетическими особенностями.

Обобщен обширный оригинальный, литературный и гербарный материал по хорологии видов энотер в Западной и Восточной Европе. Изучены многочисленные локалитеты в Германии (федеральные земли Северный Рейн-Вестфалия, Гессен, Баден-Вюртенберг), Франции (Эльзас) [Wittig et al., 1999; Wittig, Tokhtar, 2002; 2003; Тохтарь, 2003], Чехии, Словакии, Польше, Украине и России [Rostański et al., 2004]. Проанализированы материалы гербариев Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, LE), Главного ботанического сада РАН (г. Москва, МНА), Московского государственного университета (г. Москва, MW), Московского педагогического университета (г. Москва, MOSP), Южного федерального университета (г. Ростов, Россия, RV), Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (г. Киев, Украина, KW), Донецкого ботанического сада НАН Украины (г. Донецк, Украина, DNZ), Силезского университета (г. Катовице, Польша, KTU), Института ботаники Чешской Академии наук (г. Пругонице, Чехия, PR), ботанического сада Берлин-Далем (г. Берлин, Германия, B), Секенбергианум музея (г. Франкфурт-на-Майне, Германия, SNG), Природного музея (г. Висбаден, Германия).

Виды рода *Oenothera* мы рассматривали согласно концепции Кшиштофа Ростаньски, поскольку она позволяет более детально анализировать процесс инвазии энотер в Европе вне

зависимости от статуса того или иного таксона. Поэтому латинские названия растений, в целом, приведены по его работам [Rostański, 1998; Rostański et al., 2004].

Возрастание степени инвазивности видов и ее эволюцию можно проследить путем анализа хорологических особенностей родительских и произошедших от них гибридных видов. Мы провели сравнение следующих характеристик энотер: 1) время происхождения гибридного вида; 2) степень инвазивности парентальных видов; 3) географическое происхождение родительских видов; 4) частота встречаемости парентальных видов в смешанных популяциях; 5) генетические факторы (гетерозис, возможность скрещивания между культивируемыми и занесенными видами, группы кольцеобразующих и бивалентных видов); 6) морфологические особенности вновь образовавшихся видов; 7) цитологические типы энотер в различных группах инвазивности.

Для того чтобы разграничить виды, проявляющие различные стратегии распространения в текущий момент времени, они разбиты на «активные инвазионные», «инвазионные», «натурализующиеся» и «неинвазионные». К активным инвазионным видам мы относим виды, интенсивно расширяющие область своего распространения в настоящее время и колонизирующие все новые типы экотопов. К инвазионным видам относим виды, внедрившиеся в природные и антропогенные растительные сообщества и не проявляющие тенденции к распространению в новые типы экотопов. Натурализующиеся виды – растения, находящиеся в данный момент на начальных стадиях натурализации. Неинвазионные – виды, распространенные локально и не проявляющие тенденции к внедрению в естественные сообщества. Упомянутые характеристики приведены в таблицах 1, 2.

Результаты и обсуждение

Анализ распространения гибридных и парентальных видов в Европе свидетельствует, что у энотер время происхождения вида, по всей видимости, не оказывает существенного воздействия на степень его инвазивности. Возможно, это связано с тем, что большинство видов энотер образовались в Европе очень быстро, практически одновременно.

В таблице 1 приведены характерные примеры, отражающие основные тенденции изменения инвазионной активности у парентальных и гибридных видов энотер. Они подтверждают общие закономерности, выявленные нами при анализе особенностей распространения 25 видов. Все девять гибридных видов, которые обладают высокой инвазивностью в Европе, произошли от скрещивания парентальных видов с высокой степенью инвазивности. Проведенные нами исследования позволили установить, что гибридогенные виды, проявляющие высокий инвазионный потенциал, образуются чаще в случае, если хотя бы один из родительских видов относится к группе «активных инвазионных» (табл. 1). Случаи, когда гибридный вид не является активным инвазионным, несмотря на высокий инвазионный статус одного из родителей, мы объясняем недавним возникновением гибрида и прогнозируем в будущем повышение его инвазионного статуса. Наличие *Oe. biennis* L. в качестве одного из парентальных видов гибрида содействует повышению его инвазивности (табл. 1). Анализ происхождения парентальных видов показывает, что самые агрессивные гибриды произошли в результате скрещивания географически удаленных североамериканских и европейских видов. В гибридном потомстве этих видов во многих случаях наблюдается эффект, схожий с явлением гетерозиса при гибридизации удаленных географически изолированных линий (табл. 1).

Нами также отмечено, что частота встречаемости родительских видов имеет важное значение для реализации потенциальной возможности гибридизации, так как в этом случае вероятность скрещивания между парентальными видами существенно увеличивается. Это подтверждается нашими оригинальными исследованиями смешанных популяций энотер в Европе [Wittig et al., 1999; Wittig, Tokhtar, 2002; 2003], где наряду с родительскими обычно присутствует большое количество гибридных растений. Распространение парентальных видов в Европе и частота их встречаемости оценивались также исходя из данных монографа рода *Oenothera* L. К. Ростаньски [Rostański et al., 2004; 2010].

Несмотря на сходство морфологических признаков у близких видов энотер, степень их инвазивности может существенно отличаться, что, очевидно, объясняется генетическими особенностями видов. Так, например, *Oe. fallax* Renner, который является гибридом между *Oe. glazioviana* Micheli и *Oe. biennis*, относится к одним из наиболее активных инвазионных видов в Западной Европе, а крайне близкий к нему *Oe. moravica* V. Jehlík et Rostański – распространен локально лишь в ряде местообитаний в Моравии (Чехия). *Oe. glazioviana* достаточно обычен в Западной и, реже, в Восточной Европе, а незначительно отличающийся от него *Oe. coronifera* Renner отмечен лишь в нескольких местообитаниях в Европе. Большая популяция этого вида издавна известна в Германии в окрестностях г. Берлина в районе Бранденбурга, а недавно найдена и в Южной Богемии в Чехии [Mihulka et al., 2003]. Особенно яркими примерами в этом отношении являются гибридогенные виды, которые нередко имеют морфологическое сходство с парентальными, но существенно отличаются от них как генетически, так и по степени инвазивности. Таким образом, уровень инвазионной способности гибридных и парентальных видов у энотер в значительной степени зависит от

генетической природы видов. На примере изучения энотер можно заключить, что установление степени инвазивности вида, микровида или расы вполне может быть одним из факторов для принятия таксономических решений в пользу той или иной видовой концепции.

По мнению К. Ростаньского [Rostański, 1982; 1998; Rostański, Tokarska-Guzik, 1998; Rostański et al., 2004], в Европе локально распространены 33 гибридогенных вида энотер, причем нередко вид известен лишь из одного местонахождения: *Oe. braunii* Doell, *Oe. brevispicata* Hudziok, *Oe. canovortex* Hudziok, *Oe. clavifera* Hudziok, *Oe. coloratissima* Hudziok, *Oe. compacta* Hudziok, *Oe. conferta* Renner, *Oe. editicaulis* Hudziok, *Oe. flaemingina* Hudziok, *Oe. inconspicua* Hudziok, *Oe. indivisa* Hudziok, *Oe. macrosperma* Hudziok, *Oe. mediomarchica* Hudziok, *Oe. obscurifolia* Hudziok, *Oe. octolineata* Hudziok, *Oe. pseudocernua* Hudziok, *Oe. rigirubata* (Renner) Gutte & Rostański (распространены в Германии), *Oe. adriatica* Soldano, *Oe. fallacoides* Soldano & Rostański, *Oe. marinella* Soldano, *Oe. pedemontana* Soldano, *Oe. pellegrinii* Soldano, *Oe. sesitensis* Soldano, *Oe. stuchii* Soldano (Италия), *Oe. pseudochicaginesis* Rostański, *Oe. tacikii* Rostański, *Oe. wratislaveinsis* Rostański (Польша), *Oe. polgari* Rostański, *Oe. purpurans* Borbas (Венгрия), *Oe. carinthiaca* Rostański, *Oe. heiniana* Teyber (Австрия), *Oe. slovacica* Jehlík и Rostański (Словакия), *Oe. britannica* Rostański (Великобритания).

Предполагается [Grant, 1981], что эволюция рода первоначально происходила в результате гибридизации представителей двух анцестральных подгрупп видов: 1) с нормальной диплоидной генетической системой и 2) кольцеобразующих видов. Существует также примитивная промежуточная группа, виды которой иногда образуют очень крупные кольца

хромосом. Постулируется [Grant, 1981], что кольцеобразующие виды произошли от более примитивных бивалентных, среди которых преобладают древние реликтовые виды с архаичными признаками, предпочитающие умеренно влажный климат. Являясь новой ветвью эволюции, кольцеобразующие виды крайне агрессивны при колонизации любых территорий, и даже у себя на родине считаются сорняками. По-видимому, род произошел из районов Мексики и Центральной Америки, откуда примитивные формы мигрировали севернее [Cleland, 1964]. Именно из этих предковых популяций образовались *Oe. argillicola* Mack., *Oe. grandiflora* L'Hér. и *Oe. hookeri* Torr. et A. Gray, которые путем гибридизации дали начало кольцеобразующим видам. Впоследствии они мигрировали в Европу и эволюционировали здесь в течение нескольких столетий.

В природных популяциях видов рода *Oenothera* встречаются растения, имеющие в генотипе различные размеры кольца, состоящего из 4–14 хромосом. В некоторых случаях растения, для которых характерны небольшие кольца, встречаются в популяциях с высокой частотой вследствие какого-либо выборочного преимущества гетерозигот.

Проведенный нами анализ цитогенетических данных свидетельствует о том, что биваленты образуются у следующих видов: *Oe. hookeri*, *Oe. argillicola*, *Oe. grandiflora* и *Oe. elata* (табл. 2). Именно от них, по современным представлениям, происходят кольцеобразующие виды: *Oe. parviflora*, *Oe. biennis*, *Oe. strigosa* и *Oe. glazioviana*. В некоторых популяциях *Oe. hookeri*, *Oe. jamesii* и *Oe. longissima* образуются кольца небольших или средних размеров. Иногда эти популяции несут также сбалансированные летали, занимая, таким образом, промежуточное положение между двумя основными подгруппами.

Таблица 1. Инвазионная активность видов рода *Oenothera* в Европе

| Группы гибридогенных видов по степени инвазивности | | Активные инвазионные | | | | | | Инвазионный | | | | | | Не инвазионные | | | | | |
|--|----------------------------------|---------------------------|------------------------|---------------------------|----------------------|-------------------------|---------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|----------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|----------------------|------------------------|---------------------|-------------------------|-----------------------|
| Гибрид | Название | × <i>Oe. fallax</i> | | × <i>Oe. issleri</i> | | × <i>Oe. hoelscheri</i> | | × <i>Oe. oehlkersii</i> | | × <i>Oe. acutifolia</i> | | × <i>Oe. paradoxa</i> | | × <i>Oe. moravica</i> | | × <i>Oe. wienii</i> | | × <i>Oe. coronifera</i> | |
| | Время появления | > 100 лет | | > 100 лет | | > 100 лет | | > 100 лет | | < 50 лет | | ? | | < 50 лет | | < 50 лет | | > 100 лет | |
| | Частота встречаемости | Часто | | Часто | | Часто | | Нечасто | | Нечасто | | Нечасто | | Нечасто | | Редко | | Редко | |
| | Естественный ареал | ЗЕ, ЦЕ | | ЗЕ, ЦЕ | | ЦЕ, ВЕ | | ЗЕ, ЦЕ, ВЕ | | ЦЕ | | ЦЕ | | ЦЕ | | ЦЕ, ВЕ | | ЦЕ | |
| Парентальные виды | Название | <i>Oe. biennis</i> s.str. | <i>Oe. glazioviana</i> | <i>Oe. biennis</i> s.str. | <i>Oe. oakesiana</i> | <i>Oe. rubricaulis</i> | <i>Oe. depressa</i> | <i>Oe. suaveolens</i> | <i>Oe. glazioviana</i> | <i>Oe. rubricaulis</i> | <i>Oe. silesiaca</i> | <i>Oe. depressa</i> | <i>Oe. subterminalis</i> | <i>Oe. fallax</i> | <i>Oe. victorini</i> | <i>Oe. rubricaulis</i> | <i>Oe. depressa</i> | <i>Oe. glazioviana</i> | <i>Oe. parviflora</i> |
| | Происхождение парентальных видов | Европа | СА | Европа | СА | Европа | СА | Европа | СА | Европа | Европа | СА | СА | Европа | Европа | Европа | СА | СА | СА |
| | Вторичный ареал в Европе | П | ЗЕ, ЦЕ, ВЕ | П | ЗЕ, ЦЕ | ЦЕ, ВЕ | П | ЗЕ, ЦЕ, ВЕ | ЗЕ, ЦЕ, ВЕ | ЦЕ, ВЕ | ЗЕ, ЦЕ, ВЕ | П | ЗЕ, ЦЕ | ЗЕ, ЦЕ | ЦЕ, ВЕ | ЗЕ, ЦЕ, ВЕ | П | ЗЕ, ЦЕ, ВЕ | ЗЕ, ЦЕ, ВЕ |
| | Степень инвазивности | Актив. инв. | Инва. | Актив. инв. | Неинв. | Инва. | Инва. | Натур. | Инва. | Инва. | Инва. | Инва. | Инва. | Актив. инв. | Неинв. | Инва. | Инва. | Натур. | Неинв. |
| Соотношение встречаемости гибрида (1) и парентальных видов (2) | | 1=2 | 1>2 | 1<2 | 1>2 | 1=2 | 1=2 | 1=2 | 1<2 | 1<2 | 1<2 | 1<2 | 1=2 | 1<2 | ? | 1<2 | 1<2 | 1<2 | 1<2 |

Примечания. ЗЕ – Западная Европа, ЦЕ – Центральная Европа, ВЕ – Восточная Европа, П – повсеместно, СА – Северная Америка, ? – не установлено, Актив. инв – активный инвазионный, Инв – инвазионный, Натур. – натурализующийся, Неинв. – не инвазионный

В пределах группы *Oe. glazioviana* несколько компонентов генетической системы перманентной гетерозиготности по транслокациям варьируют в зависимости от вида. Один из таких изменчивых компонентов – величина кольца. Кольцо из 12 хромосом, имеющееся у *Oe. glazioviana*, нетипично для группы в целом. У одной популяции *Oe. irrigua* (= *Oe. hookeri hewettii*) в Нью-Мексико постоянно образуется кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента. У микровидов, населяющих центральную и восточную части США, чаще образуется кольцо из 14 хромосом. Рассматривая генотипический уровень организации вида, можно отметить, что преимущества при распространении получают агрессивные кольцеобразующие виды. Они заселяют распаханное поле и проникают в северные области. Большинство таких видов формируют в мейозе только небольшое число цитотипов, а их генотип состоит, как правило, из кольцевых хромосом и лишь нескольких бивалентов. В некоторых случаях может образовываться только одно кольцо, состоящее из всех 14 хромосом. Например, активно распространяющийся по железным дорогам Дании *Oe. glazioviana*, образовавшийся в саду Гуго де Фриза в результате точечной мутации, в мейозе образует кольцо из 12 хромосом и одного бивалента.

Растения с плезиоморфными признаками, произрастающие, главным образом, на Американском континенте – *Oe. hookeri*, *Oe. argillicola*, *Oe. grandiflora*, *Oe. elata* – не стали инвазионными, вероятно, из-за присущей им генетической системы. При мейотическом делении у этих видов образуется большое число цитотипов, в которых на долю бивалентных хромосом может приходиться до 14 хромосом. Если же цитотип один, как у *Oe. elata* Kunth., то он полностью состоит из бивалентов (табл. 2).

Напротив, инвазионные виды энотер чаще формируют лишь несколько

цитотипов, в которых большинство хромосом способны в мейозе сливаться в кольца. Они также отличаются по своей активности при распространении в антропогенных местообитаниях (табл. 2).

Сравнение цитогенетических данных по видам рода *Oenothera* с данными по их распространению и инвазивности позволило сделать определенные выводы о зависимости степени инвазивности энотер от их генетических особенностей. Виды, у которых в мейозе большинство хромосом находится в виде бивалентов, имеют плезиоморфные признаки и не проявляют тенденции к активному распространению (табл. 2). К ним обычно относятся растения с крупными цветками, выходящими прямо из розетки, а стебель часто отсутствует. Ареал таких видов ограничен и стабилен, а виды иногда имеют статус реликтовых. Так называемые кольцеобразующие виды, большинство хромосом которых в мейозе формируют кольца Реннера, являются активными агрессорами и захватчиками новых территорий. Именно они колонизировали обширные территории в Европе. Это может быть связано с тем, что растения, для которых характерно образование в мейозе колец Реннера, являются гетерозиготами, что делает их более конкурентоспособными и менее уязвимыми при неблагоприятных условиях существования.

Рассматривая группу кольцеобразующих видов детальнее, можно сделать выводы о некоторых особенностях их генетического аппарата, с которыми, вероятно, связана инвазивность видов. В этой группе растений большим инвазионным потенциалом обладают виды, у которых встречается меньшее число цитотипов (например, *Oe. biennis* – 3 цитотипа, *Oe. oakesiana* – 3 цитотипа, *Oe. parviflora* – 1 цитотип, *Oe. villosa* – 2 цитотипа) (табл. 2). Виды с большим разнообразием встречающихся в природных популяциях цитотипов

(свыше 5), преимущественно не проявляют инвазионной активности. К последним, например, относятся *Oe. argillicola*, *Oe. grandiflora*, *Oe.*

hirsutissima, *Oe. jamesii*, *Oe. longissima* (табл. 2). При этом часто один из цитотипов у этих видов представлен семью бивалентными хромосомами.

Таблица 2. Хромосомная конфигурация цитотипов в мейозе у различных видов рода *Oenothera* L.

| Вид | Мейотическая хромосомная конфигурация |
|--|---|
| Неинвазионные таксоны, не проявляющие тенденции к распространению | |
| <i>Oe. argillicola</i> Mackenz. | 7 бивалентов |
| | кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов |
| | кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента |
| | два кольца из 4 хромосом + 3 бивалента |
| | кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента |
| | кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента |
| <i>Oe. elata</i> Kunth | 7 бивалентов |
| <i>Oe. grandiflora</i> L'Hér. | 7 бивалентов |
| | кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов |
| | кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента |
| | кольцо из 6 хромосом + кольцо из 4 хромосом + 2 бивалента |
| | два кольца из 4 хромосом + 3 бивалента |
| | кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента |
| | кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента |
| | кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент |
| кольцо из 14 хромосом | |
| <i>Oe. hirsutissima</i> (A. Gray) Rydb. | 7 бивалентов |
| | кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов |
| | кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента |
| | кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента |
| | два кольца из 4 хромосом + 3 бивалента |
| | кольцо из 6 хромосом + кольцо из 4 хромосом + 2 бивалента |
| | кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента |
| <i>Oe. hookeri</i> T. & G. | 7 бивалентов |
| | кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов |
| | кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента |
| <i>Oe. jamesii</i> Torr. & A. Gray | 7 бивалентов |
| | кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов |
| | кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента |
| | кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента |
| | кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента |
| | кольцо из 14 хромосом |
| <i>Oe. longissima</i> Rydb. | 7 бивалентов |
| | кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов |
| | кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента |
| | кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента |
| | два кольца из 4 хромосом + 3 бивалента |

| Инвизионные таксоны | |
|---|--|
| <i>Oe. biennis</i> L. | кольцо из 14 хромосом |
| | кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент |
| | кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента |
| <i>Oe. fallax</i> Renner | кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент |
| <i>Oe. glazioviana</i> Micheli | кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент |
| <i>Oe. nutans</i> G. F. Atk. & Bartlett | кольцо из 14 хромосом |
| | кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент |
| <i>Oe. oakesiana</i> (A. Gray) J. W. Robbins ex S. Watson & Coulter | кольцо из 14 хромосом |
| | кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент |
| | кольцо из 10 хромосом + кольцо из 4 хромосом |
| <i>Oe. parviflora</i> L. | кольцо из 14 хромосом |
| <i>Oe. strigosa</i> (Rydb.) Mack. & Bush | кольцо из 14 хромосом |
| <i>Oe. stucchi</i> Soldano | кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент |
| | кольцо из 14 хромосом |
| <i>Oe. villosa</i> Thunb. | кольцо из 14 хромосом |
| | кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент |

Среди видов с небольшим числом цитотипов прослеживается не строгая, но все же достаточно заметная тенденция. Эти растения обладают большим инвизионным потенциалом в случае, когда один из цитотипов вида представлен единственным кольцом из полностью слившихся 14 хромосом энотер.

Несмотря на наличие данных о том, что парентальные генотипы не оказывают влияние на распределение видовых черт у видов рода *Oenothera* subsect. *Oenothera* [Mihulka et al., 2006], результаты, полученные нами, свидетельствуют о необходимости дальнейших детальных исследований зависимости степени инвазивности энотер от их цитогенетических особенностей. Несомненно, что наличие механизма перманентной гетерозиготной транслокации у видов рода *Oenothera* способствует образованию большого количества новых таксонов разного ранга, и уже это, само по себе, дает приспособительные, конкурентные преимущества для их выживания и распространения в новых условиях. Анализ цитогенетических особенностей энотер и степени их инвазивности в Европе позволил выявить достаточно четкую тенденцию: чем более специализирован или модернизирован в

эволюционном плане генетический аппарат вида, тем большая степень инвазивности характерна для него. Новая ветвь кольцеобразующих видов энотер отличается высокой инвазивностью по сравнению с бивалентными видами. В группе кольцеобразующих видов растения обладают тем большей инвазивностью, чем меньше цитотипов и больше слившихся хромосом характерно для таксона. Несмотря на то, что мы анализировали и сравнивали не только виды рода *Oenothera* subsect. *Oenothera*, но и предковые для этой секции группы растений с плезиоморфными признаками, тенденции связанности характера цитотипов и степени инвазивной активности видов достаточно четко просматриваются. Поэтому, для того, чтобы понять природу и механизм этих явлений, необходим не просто анализ структуры колец Реннера у парентальных и гибридных видов, а углубленные исследования генетической природы энотер с использованием современных методов генетического маркирования.

Таким образом, анализ распространения парентальных и вновь образовавшихся гибридных видов рода *Oenothera* в Европе свидетельствует о том, что: 1) у энотер время

происхождения видов, по всей видимости, не оказывает существенного воздействия на степень их инвазивности; 2) гибриды, проявляющие высокий потенциал инвазивности, часто образуются в случае, если хотя бы один из родительских видов относится к группе «активных инвазионных видов». У гибридов энотер роль «промоутера» инвазивности часто выполняет родительский вид *Oe. biennis*; 3) наиболее агрессивные гибриды образуются в результате скрещивания географически удаленных североамериканских и европейских видов; 4) инвазионная активность гибридогенных и парентальных видов энотер в значительной степени зависит от генетической природы видов, поскольку во многих случаях эти растения сходны по морфологическим признакам и трудноразличимы; 5) группа кольцеобразующих видов энотер отличается высокой инвазивностью по сравнению с бивалентными видами. В группе кольцеобразующих видов растения обладают тем большей инвазивностью, чем меньше цитотипов и больше слившихся хромосом характерно для вида. Представленные данные свидетельствуют о том, что инвазионный потенциал энотер детерминируется их генетическими особенностями, что, возможно, объясняется высокой долей гетерозиготности у кольцеобразующих видов, которые являются успешными колонизаторами новых территорий и обладают наивысшим инвазионным потенциалом в изученной группе растений.

Изучение видов, микровидов и рас энотер показало также, что их инвазионная активность может быть одним из факторов для принятия таксономических решений в пользу той или иной видовой концепции.

Корреляционная связь между степенью инвазивности гибридогенных и парентальных видов энотер, несомненно, существует, однако имеет нелинейный характер и зависит от многих факторов.

Исследование видов модельного адвентивного для Европы рода *Oenothera* в дальнейшем может помочь выявить закономерности эволюции инвазивности не только в этой группе растений, но и даст возможность экстраполировать полученные данные на все семейство *Onagraceae*, на виды с похожим механизмом генетического размножения или особенностями наследования признаков, включая клональные виды.

Заключение

На примере рода *Oenothera* показано, что во вторичном ареале частота встречаемости гибридов увеличивается, а значит, аборигенные виды находятся под угрозой генетической ассимиляции или исчезновения. Это особенно важно, потому что таксоны, наиболее подверженные интрогрессии и гибридизации, имеют небольшие размеры популяций и ограниченный ареал [Levin et al., 1996].

Результаты работы показывают необходимость исследований генетической структуры популяций, в которые внедряются инвазионные виды, с целью выявления возможности гибридизации и интрогрессии. К тому же данные об относительной устойчивости фитоценозов обеспечат возможность прогнозирования внедрения инвазионных видов в естественные сообщества. Подобная информация позволит предсказать, возможно ли замещение чужеродным видом аборигенного.

Анализ цитогенетических особенностей энотер и степень их инвазивности в Европе, позволил выявить достаточно четкую тенденцию: чем более специализирован или модернизирован в эволюционном плане генетический аппарат вида, тем большая степень инвазивности характерна для него. Новая ветвь кольцеобразующих видов энотер отличается высокой инвазивностью по сравнению с

бивалентными видами. В группе кольцеобразующих видов растения обладают тем большей инвазивностью, чем меньше цитотипов и больше слившихся хромосом характерно для таксона. Таким образом, инвазионный потенциал энотер детерминируется их генетическими особенностями, что, по-видимому, объясняется высоким удельным весом гетерозиготности у кольцеобразующих видов.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и гранта РФФИ № 08-04-00239.

Литература

- Виноградова Ю.К. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 40 с.
- Скворцов А.К. Род Энотера, Ослиник – *Oenothera* L. // В кн.: Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 1996. Т. IX. С. 310–313.
- Тохтарь В.К. Антропохорное распространение видов рода *Oenothera* L. (Onagraceae) в антропогенных экотопах Европы // Матер. Междун. конф. «Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ» (М. – Тула, 15–17 мая 2003). М.; Тула, 2003. С. 100–102.
- Blossey B., Kamil J. What determines increased competitive ability of invasive non-indigenous plants? // In: Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds, 19–26 January 1996 / Eds. Moran V.C., Hoffman J.H. Stellenbosch, South Africa, 1996. P. 3–9.
- Blossey B., Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous species: a hypothesis // *J. Ecol.* 1995. Vol. 83. P. 887–889.
- Cleland R.E. The evolutionary history of the North American evening primroses of the «biennis group» // *Proc. Amer. Phil. Soc.* 1964. Vol. 108. P. 88–98.
- Dietrich W., Wagner W., Raven P.H. Systematics of *Oenothera* section *Oenothera* subsection *Oenothera* (Onagraceae) // *Syst. Bot. Monog.* 1998. Vol. 50. P. 1–234.
- Ellstrand C.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // *PNAS.* 2000. Vol. 97. № 13. P. 7043–7050.
- Grant V. *Plant Speciation*. 2nd ed. New York: Columbia Univ. Press, 1981.
- Gutte P., Rostański K. Die *Oenothera* – Arten Sachsens // *Ber. Arbeitsgem. sachs. Bot.* 1971. № 9. S. 63–88.
- Heywood V.H. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants // In: *Biological Invasions: a Global Perspective* / Eds. J.A. Drake et al. Chichester: John Wiley and Sons, 1989. P. 31–60.
- Hudziok G. Die *Oenothera*-Arten der sudlichen Mittelmark und des angrenzenden Flaming // *Verh. bot. Ver. Prov. Brandenb.* 1968. Bd. 105. P. 73–107.
- Jehlík V., Rostański K. Notes on the genus *Oenothera* subsect. *Oenothera* (Onagraceae) in the Czech Republic // *Folia Geobot. Phytotax.* 1995. Vol. 30. P. 435–444.
- Levin D.A., Francisco-Ortega J., Jansen R.K. Hybridization and the extinction of rare plant species // *Cons. Biol.* 1996. Vol. 10. P. 10–16.
- Mihulka S., Pyšek P., Martínková J., Jarošík V. Invasiveness of *Oenothera* congeners alien to Europe: Jack of all trades, master of invasion? // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* 2006. Vol. 8. P. 83–96.
- Mihulka S., Pyšek P. & Pyšek A. *Oenothera coronifera*, a new alien species for the Czech flora and *Oenothera stricta*, recorded again after nearly two centuries // *Preslia.* 2003. P. 263–270.
- Renner O. Versuche über die gametische Konstitution der *Oenothera* // *Z. Abst. Vererb.* 1917. Vol. 18. P. 121–294.

- Rostański K. The species of *Oenothera* L. in Britain // *Watsonia*. 1982. Vol. 14. P. 1–34.
- Rostański K. *Oenothera* (II) // In: Wisskirchen R. & Haeupler H. (Hrsg.). Standardliste der Fam- und Blütenpflanzen Deutschlands. 1998. S. 334–340.
- Rostański K., Rostański A., Gerold-Smietanska I. and Wasowicz P. Evening-Primroses (*Oenothera*) occurring in Europe. W. Szafer Institute of Botany & University of Silesia, 2010. 157 p.
- Rostański K., Rostański A., Shevera M & Tokhtar V. *Oenothera* in Ukraine // In: The genus *Oenothera* L. in Eastern Europe. Cracow: W. Szafer Institute of Botany, 2004. 134 p.
- Rostański K., Tokarska-Guzik B. Distribution of the American epecophytes of *Oenothera* in Poland. // *Phytocoenosis*. 1998. Vol. 10. P. 117–130.
- Soldano A. Per una migliore conoscenza di *Oenothera* L. subgenere *Oenothera* in Italia I. // *Atti. Ist. Bot. Lab. Critt. Univ. Pavia*. 1979. Vol. 13. P. 145–158.
- Williamson M. *Biological Invasions*. London: Chapman & Hall, 1996.
- Wittig R., Lenker K.-H., Tokhtar V.K. Zur Sociologie von Arten der Gattung *Oenothera* L. im Rheintal von Arnheim (NL) bis Mülhouse (F) // *Tuxenia*. 1999. Bd. 19. S. 447–467.
- Wittig R., Tokhtar V. K. *Oenothera* – Arten auf industriebrachen im westfälischen Ruhrgebiet // *Nature u. Heimat*. 2002. Bd. 62, № 1. S. 29–32.
- Wittig R., Tokhtar V. Die Häufigkeit von *Oenothera*-Arten im westlichen Mitteleuropa // *Feddes Repertorium*. 2003. Bd. 114. 5–6. S. 372–379.

MICROEVOLUTION AND INVASIVENESS OF *OENOTHERA* L. SPECIES (SUBSECT. *OENOTHERA*, ONAGRACEAE) IN EUROPE

© 2011 Tokhtar V.K.¹, Vinogradova Yu.K.², Groshenko A.S.¹

¹ Belgorod State University, 308015, Belgorod, Pobeda-str., 85, Russia

E-mail: tokhtar@bsu.edu.ru

² Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow, Botanicheskaya-str., 4, Russia

E-mail: gbsad@mail.ru

The comparative analysis of *Oenothera*'s hybrid species has been carried out. The genus *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, Onagraceae) is one of the most widespread American genera in Europe. These species possess a special breeding system (permanent translocation heterozygosity) which promotes the hybridization (also introgressive one) among any species resulting to formation of a hybrid with a constant complex of morphological characteristics.

The analysis of hybrid species distribution in Europe using literary and own original data proved to the existence of groups with different degree of invasiveness. Positive correlation between degree of invasiveness of the parental species and invasiveness of hybrid ones is shown. As a rule, the aggressive hybrids have been originated from the aggressive parents. The most aggressive hybrids were formed after a crossing of North American with European species; such hybridization leads to the heterosis effect among normally isolated genes. The invasiveness of morphological similar hybrids correlates both with their genetic features and abundance of the parental species. New evolution branch of ring-forming species of Evening primroses differs by high invasiveness in comparison with bivalent species. The invasiveness of the model species depends on plant cytotypes.

Key words: *Oenothera* L., microevolution, hybridization, invasiveness, Europe.

ИНВАЗИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ АДВЕНТИВНЫХ ВИДОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

© 2011 Третьякова А.С.

ГОУ ВПО «Уральский государственный университет им. А.М. Горького»
Екатеринбург 620083; Alyona.Tretyakova@usu.ru

Поступила в редакцию 31.08.2010

Адвентивная фракция во флоре Среднего Урала представлена 328 видами сосудистых растений из 198 родов и 51 семейства. Большинство адвентивных растений не агрессивны и составляют группу эпекофитов (41%), все они проникли на территорию Среднего Урала путем непреднамеренного заноса (ксенофиты). Второе место по численности занимают эфемерофиты (27%). Более половины видов этой группы являются интродуцентами (эргазиофитами) – 60%. Максимальное разнообразие эфемерофитов – во флоре городов (26%) и во флоре железных дорог (23%). Близкую по объему группу образуют колонофиты (26%), большинство этих видов – это интродуценты.

Наиболее агрессивно ведут себя виды-агриофиты (18 видов или 6%). Среди них 78% – это ксенофиты и 22% – эргазиофиты. 13 видов-агриофитов являются инвазионными для Среднего Урала: *Heracleum sosnowskyi*, *Artemisia absinthium*, *Conyza canadensis*, *Impatiens grandulifera*, *Bunias orientalis*, *Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis*, *Echinocystis lobata*, *Hippophae rhamnoides*, *Elodea canadensis*, *Epilobium adenocaulon*, *Epilobium pseudorubescens*, *Amelanchier spicata*. Таким образом, на Среднем Урале инвазионные растения являются минимальным компонентом адвентивной флоры – 4%.

Ключевые слова: адвентивные виды, биологическое разнообразие, динамика, натурализация.

Введение

Средний Урал представляет собой исключительно важный регион для понимания такого интереснейшего флорогенетического явления как антропогенные миграции и сопряженное с этим формирование адвентивного компонента региональной флоры. Здесь можно проследить миграции как азиатских, так и европейских видов. Отсутствие средовых экстремумов, а также высоких горных хребтов если не способствует, то, по крайней мере, не препятствует расселению растений. За всю историю уральской ботаники, насчитывающей более ста лет, не было исследований, ориентированных на выяснение состава и биоэкологических особенностей адвентивных видов, а также на оценку

долготных вариаций адвентивного компонента природной флоры Среднего Урала.

Наши исследования были начаты в 1997 г. с целью выяснения закономерностей синантропизации растительного покрова Среднего Урала. В настоящей работе впервые представлены в полном объеме данные об адвентивных видах Среднего Урала.

Материал и методика

Состав адвентивной фракции выявлен в результате изучения флоры Среднего Урала и ее синантропных вариантов. Полевые исследования проводились в течение 1997–2010 гг. традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом в сочетании с исследованием локальных флор.

Флористическими исследованиями были охвачены районы Предуралья, восточного макросклона, горной части Урала преимущественно в южных районах Свердловской области. Именно эти районы отличаются высокой степенью антропогенной трансформации растительного покрова и наиболее благоприятными условиями для миграций адвентивных растений. Были обследованы агроценозы, территории населенных пунктов, обочины шоссе и железных дорог, антропогенные экотопы (пустыри, свалки, техногенно-нарушенные территории). Также исследовались природные сообщества (леса, луга, берега водоемов), особо охраняемые природные территории. Собран гербарий, насчитывающий около 3000 листов, который хранится на кафедре ботаники Уральского государственного университета имени А.М. Горького. Материалы собственных исследований дополнены литературными данными [Говорухин, 1937; Определитель..., 1994], материалами Гербария Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER).

Обсуждение результатов

Во флоре Среднего Урала адвентивная фракция представлена 328 видами сосудистых растений из 198 родов и 51 семейства (табл. 1). Наиболее многовидовыми семействами являются Asteraceae (15%), Brassicaceae (10%) и Poaceae (9%). В десятку ведущих семейств входят и Chenopodiaceae, Boraginaceae, Lamiaceae, Solanaceae. Подобный порядок следования перечисленных семейств характерен и для адвентивных фракций синантропных флор других регионов России [Борисова, 2008; Крылов, 2008; Нотов, 2009]. Адвентивная фракция обогащает природную флору 14 семействами, исключительно антропофитами представлены такие семейства как Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Malvaceae и др. Подавляющее большинство родов в адвентивной фракции (73%) представлены одним видом, 25% родов – 2–3 видами. Наиболее крупными являются роды *Artemisia* (13 видов), *Atriplex* (11 видов) и *Chenopodium* (9 видов).

Таблица 1. Состав ведущих семейств адвентивных растений Среднего Урала

| Семейство | Роды | | Виды | |
|-----------------|------|------|------|------|
| | шт. | % | шт. | % |
| Asteraceae | 31 | 15.4 | 53 | 16.0 |
| Brassicaceae | 19 | 9.5 | 33 | 9.9 |
| Poaceae | 17 | 8.5 | 30 | 9.0 |
| Rosaceae | 16 | 8.0 | 28 | 8.4 |
| Chenopodiaceae | 7 | 3.5 | 27 | 8.1 |
| Fabaceae | 12 | 6.0 | 20 | 6.0 |
| Lamiaceae | 8 | 4.0 | 13 | 3.9 |
| Caryophyllaceae | 9 | 4.5 | 12 | 3.6 |
| Boraginaceae | 10 | 5.0 | 10 | 3.0 |
| Solanaceae | 6 | 3.0 | 8 | 2.4 |
| Всего, 51 | 198 | 100 | 328 | 100 |

В спектре широтных ареалогических групп ведущую роль играет полизональная группа (33%). Высоко участие степных (16%), бореальных (11%) и лесостепных (9%) растений.

Ограниченное участие в формировании адвентивной фракции принимают неморальные растения (рис. 1). Треть адвентивных видов имеет культигенный ареал, например *Secale cereale* L., *Malus*

domestica Borkh., *Helianthus annuus* L. и многие декоративные интродуценты (*Calendula officinalis* L., *Cosmos bipinnatus* Cav.).

Генетическая структура адвентивной флоры представлена на рисунке 2. Большинство адвентивных растений флоры Свердловской области имеют азиатское происхождение – 102 вида. В их составе наиболее многочисленны ирано-туранские виды. К этому

элементу относятся *Consolida regalis* S. F. Gray, *Malva pusilla* Smith, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Acrotilon repens* (L.) DC. и др. – всего 58 видов. Восточноазиатская группа представлена 20 видами. Ее представляют такие виды как *Thladiantha dubia* Bunge, *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn. Южноазиатских два вида – *Impatiens grandulifera* Royle и *Echinochloa crusgalii* (L.) Beauv.

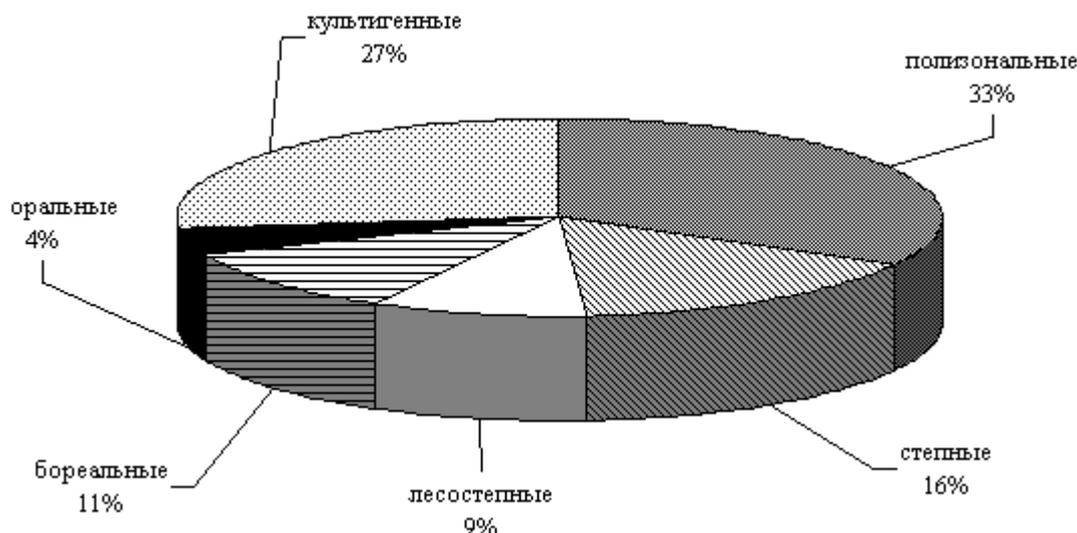


Рис. 1. Спектр широтных элементов адвентивных видов Среднего Урала.

Вторая по численности – группа растений средиземноморского происхождения (73 вида). Ее представляют *Raphanus raphanistrum* L., *Urtica urens* L., *Fumaria officinalis* L., *Vicia hirsuta* (L.) S. F. Gray и др.

Существенную роль в сложении адвентивной фракции играют европейские виды (19%). Среди них в равном объеме представлены восточноевропейские (*Sisymbrium wolgensse* Bied ex Fourn., *Securigera varia* (L.) Lassen) и южноевропейские (*Lonicera caprifolium* L., *Lathyrus odoratus* L., *Syringa vulgaris* L.) растения. Немного меньше западноевропейских видов: *Sisymbrium irio* L., *Chaenorhinum minus* (L.) Lange.

Группа растений американского происхождения объединяет 57 видов. Среди них подавляющее большинство североамериканских видов, например *Hordeum jubatum* L., *Amaranthus albus*

L., *Collomia linearis* Nutt. и др. Значительно меньшим числом представлены южно- и центральноамериканские растения: *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake, *Galinsoga parviflora* Cav., *Datura stramonium* L. и др.

К группе сибирских принадлежат 25 видов (7%). Среди них *Puccinellia hauptiana* Krecz., *Artemisia dracuncululus* L., *Plantago depressa* Schlecht., *Potentilla supina* L., *Taraxacum stenolobum* Stschegl. и др.

Только один вид имеет африканское происхождение (*Lepidium sativum* L.). Кавказское происхождение имеют 3 вида: *Heracleum sosnowskyi* Manden, *Symphytum asperum* Lepech., *Galega orientalis* Lam. Такие виды как *Pyrethrum parthenium* (L.) Smith., *Aronia mitschurinii* A. Scvorts. Et Maitul., *Cerasus vulgaris* Mill., *Fragaria magna* Thuill., *Malus domestica* Borkh. возникли в культуре.

Распространение адвентивных растений на Среднем Урале обнаруживает долготную специфичность. Некоторые сибирские и азиатские виды приурочены в своем распространении к восточному макросклону Урала: *Artemisia dracunculus*, *Agropyron*

cristatum (L.) Beauv., *Urtica cannabina* L. Такие европейские виды как *Lolium perenne* L., *Centaurea jacea* L., *Lotus corniculatus* L., *Chaenorhinum minus*, *Carduus acanthoides* L. связаны исключительно с западным макросклоном Урала.

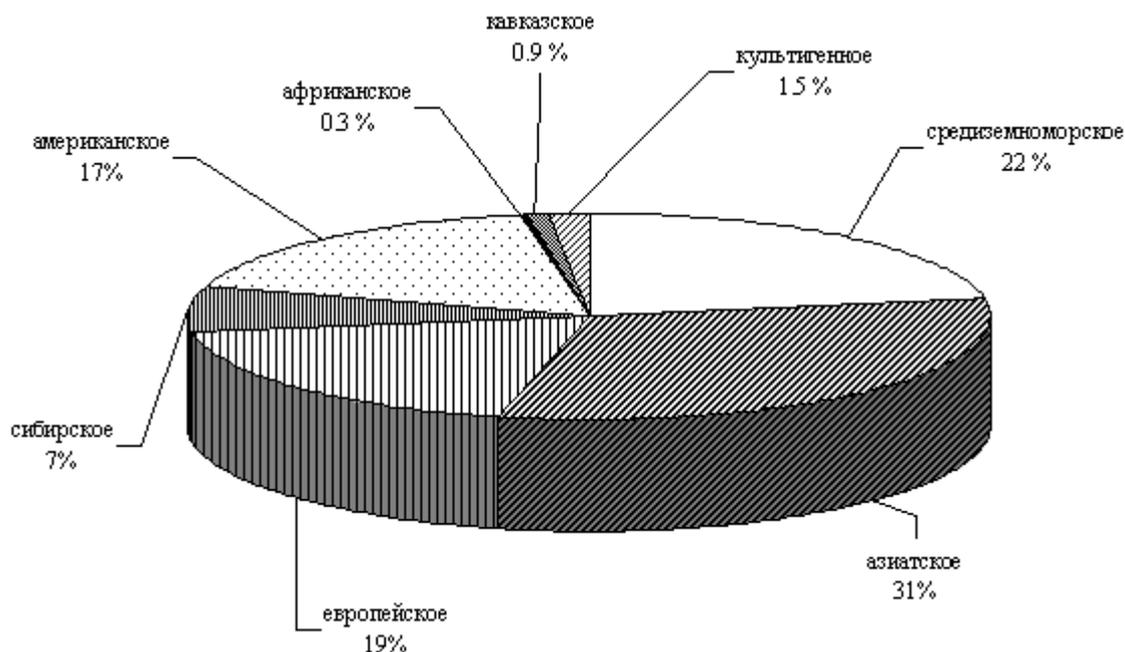


Рис. 2. Генетическая структура адвентивных видов Среднего Урала.

Господствующее положение в биоморфологическом спектре адвентивного компонента флоры занимают травянистые растения – 80% (табл. 2). При этом одно- и двулетники объединяют почти половину видового состава (55%), около четверти видов (25%) – это многолетние травы. Спектр многолетних трав разнообразен, среди них преобладают корневищные и стержнекорневые виды (по 9%). Деревья (17 видов), кустарники (38 видов), лианы (1 вид), полукустарники (2 вида), полукустарнички (2 вида) вместе составляют около 18%.

По времени проникновения в регион адвентивные виды можно разделить на две группы: археофиты (19%) и более многочисленная группа кенофитов (81%). В конце XIX – начале XX в. для Среднего Урала указывалось 158 видов адвентивных растений [Говорухин, 1937]. Во второй половине XX в.

существенно возрос поток адвентивных видов, в Определителе сосудистых растений Среднего Урала [1994] указано уже 247 адвентивных видов для региона. Со второй половиной XX в. связано появление таких видов, как *Amaranthus albus*, *Ambrosia artemisifolia* L., *Cyclachaena xantiifolia* (Nutt.) Fresen., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Salsola collina* Pall.

В начале XXI в. адвентивная флора региона пополнилась более чем 80 видами заносных растений. В это время на Среднем Урале появились *Leumus multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel., *L. paboanus* (Claus) Pilg., *Acroptilon repens*, *Impatiens parviflora* DC., *Chaenorhinum minus*, *Sisymbrium irio*, *Lemna gibba* L. и многие другие виды.

Основная масса адвентивных видов (139 видов) не изменили своих позиций в составе флоры. Часть из них являются обычными видами рудеральных

местообитаний и агрофитоценозов: это группа археофитов (*Artemisia absinthium* L., *Chenopodium album* L., *Convolvulus arvensis* L. и др.) и часть кенофитов (*Echinochloa crusgalii*,

Amaranthus retroflexus L., *Conyza canadensis* (L.) Cronq.). Другие остались редкими растениями (*Consolida regalis* S. F. Gray, *Potentilla bifurca* L.).

Таблица 2. Биоморфологический спектр адвентивных растений Среднего Урала

| Жизненная форма | % |
|--------------------------|------|
| Малолетние травянистые | 54.7 |
| Многолетние травянистые: | 26.6 |
| дерновинные | 2.7 |
| клубнеобразующие | 0.9 |
| корневищные | 9.4 |
| корнеотпрысковые | 2.4 |
| лиановидные | 0.6 |
| столонообразующие | 0.9 |
| стержнекорневые | 9.7 |
| Древесные: | 18.1 |
| деревья | 5.1 |
| кустарники | 11.5 |
| лиановидные кустарники | 0.3 |
| полукустарники | 0.6 |
| полукустарнички | 0.6 |
| Водные | 0.6 |

Небольшое число видов расширило свой ареал. Например, *Lycopsis arvensis* L., *Stachys annua* L., *Lactuca serriola* L., указанные только для Предуралья [Говорухин, 1937], теперь встречаются и на восточном макросклоне Урала, и в Зауралье.

Около 10 адвентивных видов перешли в категорию редких растений. Это, прежде всего, архаичные специализированные сорные растения: *Bromus arvensis* L., *Bromus secalinus* L., *Apera spica-venti* (L.) Beauv., *Camelina microcarpa* (Andrz.) и другие. Одна из причин сокращения встречаемости этих видов – совершенствование методов очистки зерна. Вторая причина – изменение ассортимента выращиваемых культурных растений. Например, вместе с культурой льна сократили свою встречаемость его спутники: *Camelina microcarpa*, *C. sativa* (L.) Crantz, *Persicaria linicola* (Sutul.) Nenzuk. В составе современной адвентивной

флоры эти виды встречаются изредка в рудеральных местообитаниях.

Исчезли из состава адвентивной флоры 6 видов. Это такие сеgetальные растения как *Veronica arvensis* L., *Vaccaria hispanica*, *Agrostemma githago* L., и несколько культурных видов, возделываемых в конце XIX – начале XX в. (*Lens culinaris* Medik., *Linum usitatissimum* L., *Trigonella coerulea* (L.) Ser.).

В настоящее время на Среднем Урале большинство адвентивных растений не агрессивны и составляют группу эпекофитов (41%). Практически все они проникли на территорию Среднего Урала путем непреднамеренного заноса (ксенофиты), интродуцентов в их составе лишь 4%.

Второе место по численности занимают эфемерофиты (27%). Более половины этих видов являются интродуцентами (эргазиофитами) – 60%. Эти растения большей частью

содержатся в культуре, но могут встречаться в мусорных местах, например *Lavatera thuringiaca* L., *Phacelia tanacetifolia* Benth., *Galega orientalis* и другие. 40% эфемерофитов заносятся случайным путем, но они постоянно встречаются на территории Среднего Урала. Например, *Ambrosia artemisiifolia*, *Salsola tragus* L., *Bromus secalinus*. Максимальное разнообразие эфемерофитов – во флоре городов (26%) и во флоре железных дорог (23%). Существенно меньше их в составе сегетальной флоры – 18%.

Близкой по объему к эфемерофитам группой являются колонофиты (26%). Среди них 80% видов – интродуценты. Например, деревья и кустарники, используемые для озеленения городов (*Berberis vulgaris* L., *Caragana arborescens* Lam.), травянистые растения (*Convallaria majalis* L., *Iris pseudacorus* L., *Rudbeckia laciniata* L.). Небольшое число (20%) колонофитов появились путем непреднамеренного заноса *Potentilla bifurca*, *Artemisia dubia* Wall., *Artemisia pontica* L., *Impatiens parviflora*. Колонофиты широко представлены в городской флоре и во флоре железных дорог (27% и 20% соответственно) и абсолютно отсутствуют в сегетальной флоре.

Наиболее агрессивно ведут себя виды-агриофиты (18 видов, или 6%). Большая их часть – это ксенофиты, появившиеся во флоре Среднего Урала путем непреднамеренного заноса: *Convolvulus arvensis*, *Epilobium pseudorubescens* A. Skvorts. Небольшое число видов (22%) представляют беженцев из культуры, например *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, *Hippophae rhamnoides* L., *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Impatiens grandulifera*. Агриофиты представлены приблизительно в равном объеме во флоре железных дорог, где их 9%, в сегетальной флоре (8%) и во флоре городов 7%.

В составе агриофитов выделяются инвазионные виды, активно внедряющиеся в естественные и

полуестественные фитоценозы. К их числу для Среднего Урала нами отнесены: *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Artemisia absinthium*, *Conyza canadensis*, *Impatiens grandulifera*, *Bunias orientalis* L., *Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis*, *Echinocystis lobata*, *Hippophae rhamnoides*, *Elodea canadensis* Michx., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. Pseudorubescens*, *Amelanchier spicata*.

Заключение

Во флоре Среднего Урала насчитывается около 300 видов адвентивных растений, что составляет около 15% от состава флоры региона. Преимущественно это ирано-туранские и средиземноморские виды. В последнее время усиливается поток мигрантов американского происхождения. Более половины адвентивной флоры Среднего Урала (54%) приходится на нестабильный компонент (эфемерофиты и колонофиты). Только 46% видового состава адвентивных растений адаптировались к природным условиям Среднего Урала. Это группы эпекофитов и агриофитов. Они широко представлены в антропогенно трансформированных сообществах, большинство из них освоили несколько типов антропогенных экотопов. При этом в природные сообщества внедрились только 4% адвентивных видов. Это указывает на хорошо выраженную барьерную роль климатогенных сообществ в сдерживании ими адвентивных видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ-Урал № 10-04-96055.

Литература

Борисова Е.А. Адвентивная флора Верхневолжского региона (современное состояние, динамические тенденции, направленность процессов формирования): Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. М., 2008. 40 с.

Говорухин В.С. Флора Урала. Свердловск: Свердлгиз, 1937. 536 с.

Крылов А.В. Адвентивный компонент флоры Калужской области: динамика и натурализация видов: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М., 2008. 22 с.

Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2009. 473 с.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.

INVASIVE POTENTIAL OF ALIEN PLANTS IN THE MIDDLE URAL

© 2011 Tretyakova A.S.

A.M. Gorky Ural State University
Yekaterinburg 620083, Russia
e-mail: Alyona.Tretyakova@usu.ru

Adventive fraction in the flora of the Middle Ural is presented by 328 species of vascular plants from 198 genera and 51 families. Most adventive plants are not aggressive and compose the group of epecophytes (41%), and all of them have penetrated to the Middle Ural accidentally (xenophytes). Ephemerophytes take the second place in number (27%). More than a half of them are ergasiophytes (60%). Maximal variety of ephemerophytes is noticed in the urban flora (26%) and along railways (23%). Similar in volume group is composed by colonophytes (26%), and most of these species are introduction plants.

The agriophytes behave most aggressively (18 species or 6%). Among them, 78% belong to xenophytes and 22% are ergasiophytes. 13 species of agriophytes are invasive plants: *Heracleum sosnowskyi*, *Artemisia absinthium*, *Conyza canadensis*, *Impatiens grandulifera*, *Bunias orientalis*, *Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis*, *Echinocystis lobata*, *Hippophae rhamnoides*, *Elodea canadensis*, *Epilobium adenocaulon*, *Epilobium pseudorubescens*, *Amelanchier spicata*. So, at the Middle Ural invasive plants are a minor component of the adventive flora – 4%.

Key words: alien species, adventive species, biological diversity, dynamics, naturalization.

ВИД-ВСЕЛЕНЕЦ *POTAMOPYRGUS ANTIPODARUM* (GRAY, 1843) (MOLLUSCA: GASTROPODA: HYDROBIIDAE) В ВОДОЕМАХ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2011 Филиппенко Д.П.

ФГОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет»
236000, г. Калининград, Советский пр., д. 1; ruthenica@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2010

В статье рассматривается влияние инвазии вида-вселенца *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) на малакофауну четырех водоемов. Показано, что видовой состав брюхоногих моллюсков включает 29 видов. Установлено, что *P. antipodarum* во всех водоемах является доминирующим видом с высокой частотой встречаемости (до 88%). На литорали озер моллюск заселяет в большей степени песчаные, галечные, песчано-галечные, каменистые грунты, в меньшей – песчано-растительные, аллохтонный материал, нитчатые водоросли. В речных водоемах моллюски образуют поселения преимущественно на макрофитах. Вследствие влияния вида-вселенца происходит снижение видовой разнообразия моллюсков в водоемах, что может расцениваться как биологическое загрязнение водоемов.

Ключевые слова: малакофауна, *Potamopyrgus antipodarum*, виды-вселенцы, биологическое загрязнение.

Введение

Проблема инвазии чужеродных видов входит в число важнейших экологических проблем конца XX в. Зачастую происходит вселение не только отдельных видов, иногда это целые перестройки на уровне фаун [Звягинцев и др., 2009]. Эта проблема весьма характерна для прибрежных и внутренних вод России, особенно в акватории Балтийского, Азовского, Черного и Каспийского морей.

Во внутренних водоемах Европейской части России в настоящее время происходят нежелательные изменения в водных сообществах, вызванные распространением инвазионных видов по гидрографической сети [Сон, 2007]. В разных странах число зарегистрированных чужеродных видов колеблется от 100 до 10 000. В числе широко распространенных вселенцев значительно количество видов Mollusca [Орлова, 2010].

Целью исследования являлось изучить распространение вида-вселенца *Potamopyrgus antipodarum* в водоемах Калининградской области и определить влияние на видовое разнообразие фауны брюхоногих моллюсков.

Материал и методика

Материалом для работы послужили сборы моллюсков в течение летнего сезона 2008 г. в прибрежной полосе четырех водоемов: озеро Форелевое, Голубые озера (ближнее и дальнее), относящиеся к акватории Вислинского залива (расположены вдоль юго-восточного побережья), и нижнее течение реки Зеленоградка, относящейся к водному бассейну Куршского залива (юго-западное побережье) (рис. 1, 2).

Сбор моллюсков проводился от линии уреза воды до глубин 0.5 м вручную и с помощью скребка. Количественные пробы собирались с

помощью квадратной рамки площадью 1 м² [Березина, 1989].

Видовая принадлежность моллюсков определялась по раковинам [Старобогатов и др., 2004, Glöer, Meier-Brook, 2003]. Синонимические названия видов сверяли с «Каталогом моллюсков России и сопредельных стран» [Кантор, Сысоев, 2005] и с базой данных «Integrated Taxonomic Information System» [Integrated..., 2010]. Рассчитывались индекс разнообразия Шеннона (H), индекс видового богатства Симпсона (D), индекс выравненности видов Пиелу (E) [Одум, 1986]. Фаунистическое сходство между водоемами определялось с помощью коэффициента Чекановского-Серенсена, достоверность значений которого проверялась критерием Фишера при уровне значимости $p \leq 0.05$ [Песенко, 1982].

Результаты

Брюхоногие моллюски представлены 29 видами, относящимися к четырем семействам (в скобках – число видов) – Acroloxidae (1), Planorbidae (7),

Lymnaeidae (11), Physidae (3) подкласса Pulmonata и четырем семействам – Bithyniidae (3), Hydrobiidae (1), Valvatidae (1), Viviparidae (2) подкласса Prosobranchia. Видовой состав Gastropoda представлен в табл. 1.

Характер распределения видов по водоемам зависел от биотопических условий водоема. В озерах можно выделить два основных типа биотопа – зона высшей водной растительности (в массе представленная тростником и урутью колосистой) и грунты. Несмотря на то, что в этих водоемах встречаются различные типы грунтов – от чистого песчаного, до песчано-илистого, песчано-растительного, с примесью аллохтонного материала, нами все они были объединены в один биотоп открытого грунта, вне участков водной растительности. В Форелевом и Голубых озерах большинство видов *Lymnaea*, *Anisus* и *Planorbis* приурочено к участкам водной растительности. В открытом грунте обнаружены *P. antipodarum*, *V. piscinalis* и представители Physidae.

Таблица 1. Видовой состав Gastropoda исследованных водоемов

| Таксон | | Водоем | | | |
|------------------------------|---|--------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|
| | | Фореле- вое оз. | Голубое оз. ближ. | Голубое оз. дальн. | р. Зелено- градка |
| Подкласс Pulmonata | | | | | |
| Семейство Acroloxidae | | | | | |
| 1 | <i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758) | + | | | |
| Семейство Planorbidae | | | | | |
| 2 | <i>Anisus contortus</i> (Linnaeus, 1758) | + | | | |
| 3 | <i>Anisus vortex</i> (Linnaeus, 1758) | + | | | + |
| 4 | <i>Anisus vorticulus</i> (Troschel, 1834) | + | | | |
| 5 | <i>Anisus spirorbis</i> (Linnaeus, 1758) | | | | + |
| 6 | <i>Planorbis planorbis</i> (A. Schmidt, 1851) | + | + | + | + |
| 7 | <i>Planorbarius corneus</i> (Linnaeus, 1758) | | | | + |
| 8 | <i>Segmentina nitida</i> (Müller, 1774) | | | | + |
| Семейство Lymnaeidae | | | | | |
| 9 | <i>Lymnaea atra atra</i> (Schrank, 1803) | + | | | |
| 10 | <i>Lymnaea auricularia</i> (Linnaeus, 1758) | + | | + | + |
| 11 | <i>Lymnaea corvus</i> (Gmelin, 1791) | + | | | |
| 12 | <i>Lymnaea fragilis</i> (Linnaeus, 1758) | + | | + | |
| 13 | <i>Lymnaea monnardi</i> (Hartmann, 1841) | + | | | |
| 14 | <i>Lymnaea ovata</i> (Draparnaud, 1809) | + | | | + |
| 15 | <i>Lymnaea palustris</i> (Müller, 1774) | + | | | |
| 16 | <i>Lymnaea patula</i> (Da Costa, 1778) | + | | | |

| | | | | | |
|-------------------------------|--|---|---|---|---|
| 17 | <i>Lymnaea peregra</i> (Müller, 1774) | + | + | + | |
| 18 | <i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758) | + | + | + | + |
| 19 | <i>Lymnaea truncatula</i> (Müller, 1774) | + | | | |
| Семейство Physidae | | | | | |
| 20 | <i>Physa adversa</i> (Da Costa, 1778) | | | + | |
| 21 | <i>Physa acuta</i> (Draparnaud, 1805) | | + | + | |
| 22 | <i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus, 1758) | + | + | | + |
| Подкласс Prosobranchia | | | | | |
| Семейство Bithyniidae | | | | | |
| 23 | <i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758) | + | + | + | + |
| 24 | <i>Bithynia leachi</i> (Sheppard, 1823) | + | + | + | |
| 25 | <i>Bithynia troscheli</i> (Paasch, 1842) | + | | + | |
| Семейство Hydrobiidae | | | | | |
| 26 | <i>Potamopyrgus antipodarum</i> (Gray, 1843) | + | + | + | + |
| Семейство Valvatidae | | | | | |
| 27 | <i>Valvata piscinalis</i> (Müller, 1774) | + | | | |
| Семейство Viviparidae | | | | | |
| 28 | <i>Viviparus contectus</i> (Millet, 1813) | | | | + |
| 29 | <i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758) | | | | + |

Несмотря на различия в видовом составе моллюсков, во всех четырех водоемах доминирующим видом являлся моллюск *P. antipodarum*. В группе озер встречаемость этого вида составила 48.8% в Форелевом озере, 81.3 и 88.1% в Голубых озерах.

Наиболее высокий показатель видового богатства зарегистрирован для Форелевого озера ($D = 2.84$), что определялось наибольшим количеством найденных видов брюхоногих моллюсков – 22 вида (табл. 2).

Таблица 2. Значения индексов видового разнообразия четырех водоемов

| Водоем | Число видов | Индекс Шеннона (H) | Индекс Симпсона (D) | Индекс Пиелу (E) |
|-----------------------|-------------|--------------------|---------------------|------------------|
| Форелевое озеро | 22 | 1.78 | 2.84 | 0.58 |
| Голубое озеро ближнее | 8 | 0.73 | 1.11 | 0.35 |
| Голубое озеро дальнее | 11 | 0.53 | 1.29 | 0.22 |
| р. Зеленоградка | 13 | 1.32 | 1.65 | 0.51 |

В Голубых озерах индекс видового богатства снижался с уменьшением числа найденных видов ($D = 1.11$ и 1.29 соответственно). Кроме того, в результате практически полного доминирования *P. antipodarum* в Голубых озерах отмечались минимальные значения индекса выравненности видов ($E = 0.35$ и 0.22). В исследованных водоемах эти моллюски распространены по всей акватории, обитали в открытой части водоемов, преимущественно на грунте. В области

макрофитов практически не встречались. Только в Голубом озере дальнем *P. antipodarum* обнаружен в больших скоплениях на нитчатых водорослях, покрывающих коряги (аллохтонный материал). Присутствие этих моллюсков в малакофауне водоемов можно расценивать как экспансию вида-вселенца – эндемика Новой Зеландии, приводящую к снижению уровня видового разнообразия малакофауны. В Форелевом озере сохраняются более высокие показатели богатства видов за

счет того, что площадь этого водоема превосходит площадь Голубых озер в несколько раз.

Новые находки *P. antipodarum* в водоемах указаны точками на рис. 1–2. Координаты находок, биотопические условия обитания вида приведены в табл. 3.

На участках р. Зеленоградки, где в большинстве был представлен илистый грунт, встречались в массовом количестве *B. tentaculata*, на участках песчаного грунта отмечены *V. viviparus*. Прудовики *L. auricularia*, *L. corvus*, *L. stagnalis* приурочены к участкам с илистым грунтом и полупогруженной растительностью (сусак зонтичный, кубышка). На первых двух станциях реки доминировали виды *B. tentaculata*, *L. auricularia*, затем доминирующий вид замещался *V. viviparus* (с 3-й по 5-ю станции), ближе к устью реки появляется *P. antipodarum*. Вследствие

замедленного течения, наличия песчаных плесов и развития поясов водной растительности донная фауна р. Зеленоградки имеет черты, характерные для бентоса стоячих вод, таким образом, малакофауна носит стагнофильный характер.

Видовое разнообразие малакофауны реки меняется на протяжении исследованного участка (рис.3). Наибольшие значения индексов Шеннона и Симпсона отмечены на станциях № 2–5 (ст. № 2: 54°55'48"N, 20°30'11"E; ст. № 3: 54°55'57"N, 20°30'11"E; ст. № 4: 54°56'10"N, 20°30'17"E; ст. № 5: 54°56'15"N, 20°30'18"E) где их показатели были не ниже 1.12. Также на этих станциях зафиксирован невысокий уровень доминирования видов – до 62.9% на пятой станции (здесь численно преобладал *V. viviparus*), выравненность видов достигала 0.78 (наибольший показатель на ст. № 2).

Таблица 3. Координаты находок и биотопические условия обитания *P. antipodarum*

| Координаты | | Дата сбора | Биотопические условия |
|------------------------------|-----------|--------------------------|--|
| °N | °E | | |
| Форелевое озеро | | | |
| 54°39'06" | 20°22'20" | 07.06.2008 | Песчано-каменистый грунт, включения крупных камней и остатков бетона |
| 54°39'18" | 20°22'20" | 07.06.2008 | Песчано-галечный грунт |
| 54°39'24" | 20°22'20" | 07.06.2008 | Песчано-галечный грунт |
| 54°39'30" | 20°22'33" | 07.06.2008 | Песчаный грунт, включения крупных камней |
| 54°39'52" | 20°23'45" | 07.06.2008 | Каменно-галечный грунт |
| Голубое озеро ближнее | | | |
| 54°39'12" | 20°22'07" | 16.06.2008 | Песчаный, песчано-галечный грунт |
| 54°39'13" | 20°22'01" | 16.06.2008 | Нитчатые водоросли, аллохтонный материал |
| 54°39'02" | 20°21'25" | 18.06.2008 08.07.2008 | Песчаный грунт, нитчатые водоросли |
| Голубое озеро дальнее | | | |
| 54°39'01" | 20°21'28" | 18.06.2008 08.07.2008 | Песчано-растительный грунт с включениями листового опада |
| 54°38'56" | 20°21'23" | 18.06.2008 08.07.2008 | Нитчатые водоросли, аллохтонный материал |
| 54°38'42" | 20°21'16" | 18.06.2008 08.07.2008 | Нитчатые водоросли, аллохтонный материал |
| Река Зеленоградка | | | |
| 54°56'20" | 20°30'23" | 12.08.2008 | Водная растительность (макрофиты) |
| 54°55'57" | 20°30'11" | 12.08.2008 | Илистый грунт |



Рис. 1. Места находок *P. antipodarum* в Форелевом и Голубых озерах.



Рис. 2. Места находок *P. antipodarum* в р. Зеленоградке.

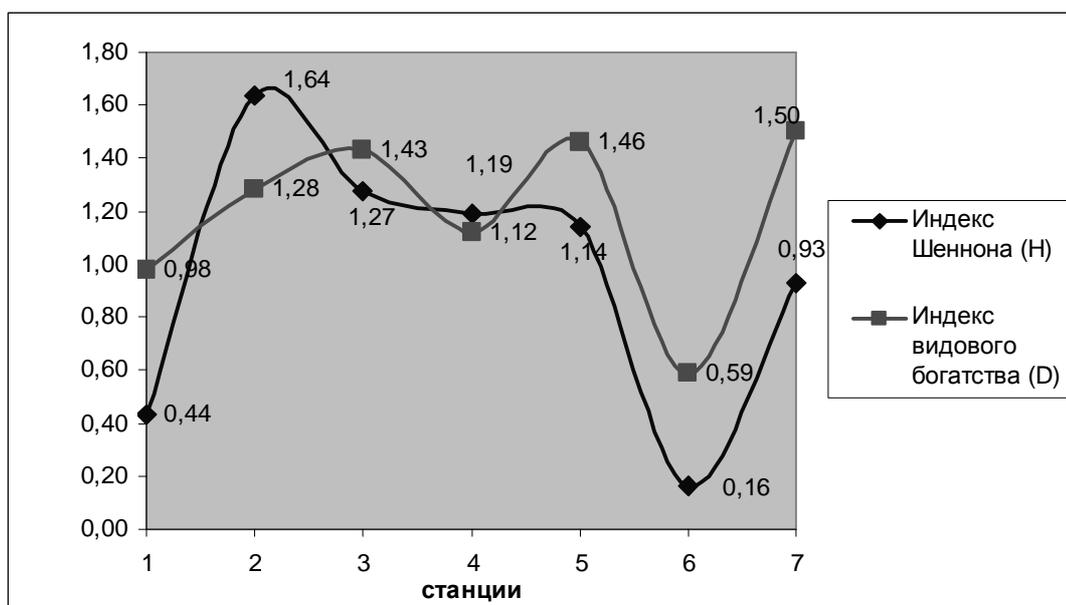


Рис. 3. Изменение показателей видового разнообразия для семи станций р. Зеленоградка.

На ст. № 1 (54°55'43"N, 20°30'03"E) индексы были низкими ($H=0.44$ и $D=0.98$) вследствие доминирования на илистых грунтах *B. tentaculata* (91.1%), для которого илистые отложения являются благоприятным субстратом вследствие питания детритом за счет седиментации [Цихон-Луканина, 1987].

На ст. № 6 (54°56'20"N, 20°30'23"E) индексы достигали наименьших значений, что объясняется практически полным доминированием *P. antipodarum* (встречаемость 97.2%), что в свою очередь определяет самое низкое значение выравненности видов, по сравнению с остальными станциями ($H=0.09$). Находку *P. antipodarum* на ст. № 3 можно объяснить случайностью, поскольку он был обнаружен в единичном экземпляре.

Такое снижение показателей видового разнообразия подтверждает известные в мировой литературе данные о негативных последствиях вселения этого вида. Ряд авторов отмечают тот факт, что вид становится доминирующим в донной фауне, вытесняет другие виды аборигенных гастропод, что влечет за собой снижение вторичной продукции водоема и нарушение его трофических связей [Richards, 2002]. В нашем случае в местах поселения *P. antipodarum* не

было обнаружено крупных моллюсков, встречавшихся с достаточно высокой численностью на других участках реки, найдены только мелкие виды – *A. spirorbis*, *A. vortex*, *Ph. fontinalis* единично.

Обсуждение результатов

P. antipodarum был обнаружен в европейских водах еще в середине XIX столетия, известен в зарубежной литературе как «New Zealand mud snail», – эндемик Новой Зеландии, широко распространен в настоящее время в Северной Америке и Европе. В европейских водах этот моллюск найден в прибрежных водах Британии, Бельгии, Нидерландов, Франции, Германии, в акватории Балтийского моря [Сејка et al., 2008]. До недавнего времени находки *P. antipodarum* в России были ограничены пресными и солоноватоводными областями Балтийского, Черного и Азовского морей [Son et al., 2008]. По мнению разных авторов, инвазия этого вида в морские и континентальные водоемы Голарктики происходила с балластными водами и за счет интродукции водных растений, где он расселился за счет околородных птиц и рыболовства [Carlsson, 2000, National management..., 2007].

В последние десятилетия отмечена тенденция вселения в разнотипные континентальные водоемы видов морского происхождения, успех которого достигается в случае соответствия абиотических условий биотическим требованиям вида [Орлова, 2010]. Известно, что соленость воды – основной фактор, влияющий на состав фауны континентальных водоемов [Хлебович, 1974]. *P. antipodarum* является эвригалинным видом, при уровне солености воды 15–17‰ сохраняет возможность успешно размножаться, может переносить повышение солености до 35‰ на короткие промежутки времени [Jacobsen, Forbes, 1997]. Это позволило моллюсками расселиться через Балтийское море, которое в данном случае представляет собой коридор инвазии за счет своей невысокой солености и высокой доли опреснения вод. Как указывает М.И. Орлова [2010], натурализация популяций *P. antipodarum* возможна в большинстве континентальных водоемов и на опресненных участках прибрежных зон морей до мезогалинных условий.

Самые ранние сведения о появлении в малакофауне *P. antipodarum* относятся к работам Ванхоффена [Vanhöffen, 1917] и Шидата [Szidat, 1926], посвященным изучению бентоса Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря. Позже Гасюнас [Гасюнас, 1959] указывает на первые находки этого вида в литовской части акватории Куршского залива. Заселение моллюсками Форелевого и Голубых озер), образованных на месте бывших песчаных карьеров в 1960-е гг., происходило при формировании фауны этих водоемов за счет водообмена с Вислинском заливом (что, в свою очередь, определяет их солоноватоводный режим).

Время инвазии *P. antipodarum* в фауну реки установить точно трудно, поскольку никаких данных, кроме единственной находки Гасюнаса [1959] в Куршском заливе в литературе

не указано. Таким образом, благодаря широкой толерантности к изменению солености вод, произошло быстрое расселение *P. antipodarum* в водоемах-реципиентах, и, как следствие инвазии, – биологическое загрязнение, приводящее к снижению в этих водоемах видового разнообразия гастропод.

Выводы

1. Видовой состав брюхоногих моллюсков литорали водоемов и рипали реки представлен 29 видами, относящимися к восьми семействам двух подклассов.
2. Для водоемов характерна инвазия моллюска-вселенца *P. antipodarum*, который является доминирующим видом в малакофауне, его встречаемость составляет от 48 до 88%.
3. В литорали озер *P. antipodarum* заселяет в большей степени такие биотопы, как песчаные, галечные, песчано-галечные, каменистые грунты, в меньшей – песчано-растительные, аллохтонный материал, нитчатые водоросли.
4. В реке Зеленоградке моллюск образует поселения преимущественно на макрофитах в зоне илистых грунтов.
5. Для всех исследованных водоемов отмечено снижение показателей видового разнообразия фауны моллюсков как следствие влияния инвазии этого вида.
6. За счет широкой толерантности к изменению солености вод, произошло расселение *P. antipodarum* в водоемах-реципиентах, которое можно расценивать как биологическое загрязнение водоемов.

Литература

- Березина Н.А. Практикум по гидробиологии. М.: Агропромиздат, 1989. 208 с.
- Гасюнас И. Кормовой макрозообентос залива Куршю Марес // Куршю Марес: итоги комплексных исследований. Вильнюс, 1959. С. 191–291.

- Звягинцев А.Ю., Ивин В.В., Кашин И.А. Методические рекомендации по исследованию судовых балластных вод при мониторинге морских биоинвазий. Владивосток: Дальнаука, 2009. 123 с.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: КМК Scientific Press Ltd., 2005. 627 с.
- Одум Ю. Экология / Пер. с англ. М.: Мир, 1986. Т. 2. С. 126–140.
- Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Горарктики: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2010. 47 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья: Монография. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Старобогатов Я.И., Богатов В.В., Прозорова Л.А., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий: Моллюски, Немертины, Полихеты. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. 528 с.
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. М.: Наука, 1974. 236 с.
- Цихон-Луканина Е.М. Трофология водных моллюсков. М., 1987. С. 21–38, 124–141.
- Carlsson R. The distribution of the gastropods *Theodoxus fluviatilis* (L.) and *Potamopyrgus antipodarum* (Gray) in lakes on the Åland Islands, southwestern Finland. // *Boreal Environment Research*. 2000. 5. P. 187–195.
- Čejka T., Dvorak L. et Kosel V. Present distribution of *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) (Mollusca: Gastropoda) in the Slovak Republic // *Malacologica Bohemoslovaca*. 2008. 7. P. 21–25.
- Glöer P., Meier-Brook C. Süßwassermollusken (Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland). Hamburg: DJN, 2003. 136 p.
- Jacobsen R., Forbes V.E. Clonal variation in life-history traits and feeding-rates in the gastropod, *Potamopyrgus antipodarum*: performance across a salinity gradient // *Functional ecology*. 1997. 11. P. 260–267.
- Integrated Taxonomic Information System // (<http://www.itis.gov>. – Загл. с экрана. Яз. англ.)
- National management and control plan for the New Zealand mud snail (*Potamopyrgus antipodarum*). Montana State University, 2007. 52 p.
- Richards D.C. The New Zealand Mudsnailed Invades // *Aquatic Nuisance Species*. 2002. Vol. 4, No 4. P. 42–45.
- Son M.O., Nabozhenko M.V., Shokhin I.V. The Don River Basin Is a New Stage of Expansion of *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889) (Gastropoda, Hydrobioidea) in Europe // *Doklady Akademii Nauk*. 2008. Vol. 419, No. 3. P. 572–573.
- Szidat L. Beiträge zur Faunistik und Biologie des Kurischen Haffs // *Schriften der Königlichen physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg*. 1926. 65. S. 5–31.
- Vanhöffen E. Die niedere Tierwelt des Frischen Haffs // *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*. 1917. S. 113–146.

AN INVADER SPECIES *POTAMOPYRGUS ANTIPODARUM* (GRAY, 1843) (MOLLUSCA: GASTROPODA: HYDROBIIDAE) IN THE WATERBODIES OF KALININGRAD REGION

© 2011 Philippenko D.P.

Kaliningrad State Technical University
236000, Kaliningrad, Sovetskiy pr., 1; e-mail: ruthenica@mail.ru

An influence of the invader species *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) on malacofauna of four waterbodies is considered. It is shown that the species composition of gasteropods includes 29 species. It is determined that *P. antipodarum* is a dominant species with a high occurrence rate in all waterbodies (up to 88%). In the litoral zone of lakes the mollusk inhabits mainly sandy, pebble, sandy-pebble, stony grounds, at the lesser degree – sandy-vegetal ones, allochthonous material, filamentous algae. In the fluvial waterbodies the mollusks form settlements predominantly on macrophytes. Due to the influence of the invader species the lowering of the species diversity of mollusks in waterbodies takes place that can be viewed as a biological pollution of the waterbodies.

Key words: malacofauna, *Potamopyrgus antipodarum*, invader species, biological pollution.

РАЗНООБРАЗИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РАЗЛИЧНЫХ РЕГИОНАХ РОССИИ

© 2011 Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
khlyap@mail.ru

Поступила в редакцию 11.02.11

Создана карта видового разнообразия чужеродных видов млекопитающих на территории России. Она показывает, что фауна млекопитающих большинства регионов России во второй половине XX в. была изменена в результате преднамеренного или случайного завоза человеком различных видов млекопитающих, а также вследствие самостоятельного расширения их ареалов. В региональном аспекте максимальное количество чужеродных видов отмечено на юге европейской части России (27 видов), на втором месте – Камчатка (10 видов).

Ключевые слова: инвазии, чужеродные виды, млекопитающие, биоразнообразие, ГИС, Россия.

Введение

Многочисленные исследования свидетельствуют об изменении фаун в результате проникновения новых видов. Чужеродные виды представляют потенциальную опасность для экосистем, так как часто последствия их вторжения негативны [A Global Strategy..., 2001; Дгебуадзе и др., 2009; GISP ..., (2011)]. Появление видов-вселенцев там, где они ранее отсутствовали, иногда сравнивают с биозагрязнением, которое может менять облик экосистем и приводить к дестабилизации природных сообществ [Шварц и др., 1993; Шварц, 2004]. При исследованиях, посвященных чужеродным видам, важно знать какие регионы и какие экосистемы подвергаются воздействию внедрившихся видов, кто эти инвайдеры, и как велико их разнообразие. Наши предыдущие работы [Бобров и др., 2008; Хляп и др., 2008, (2010); Neronov et al., 2008; Бобров и др., (2004–2011)] позволили подойти к решению этих вопросов для такой огромной и неоднородной по своим природным условиям территории, как Россия, на примере

млекопитающих. В задачу настоящей статьи входила дифференциация территории России по наличию чужеродных видов млекопитающих и выявление регионов, которые в наибольшей степени подверглись их вселению.

Материал и методика

Для выяснения регионов, где чужеродные виды могут оказывать то или иное влияние на биоразнообразие, мы применили картографический подход с использованием ГИС-инструментария. При подготовке материала из круга рассматриваемых данных по инвазиям млекопитающих на территории России мы исключили почти все случаи реинтродукции, поскольку считали, что реинтродуцированные виды в наименьшей степени опасны для экосистем. Реинтродукцию часто осуществляют в целях сохранения редких видов. Более того, реинтродукция средообразующего вида – обыкновенного бобра возвращает околородным экосистемам утраченный ими облик [Бобров и др., 2008; Завьялов

и др., 2010], и это, на наш взгляд, вряд ли следует относить к разряду негативных воздействий. Из реинтродуцированных видов мы оставили только овцебыка (*Ovibos moschatus*), завезенного с другого материка после многовекового его отсутствия на территории России.

Кроме того, при построении карты мы принимали во внимание относительно современные инвазии и включали только те территории, где чужеродные виды млекопитающих обосновались во второй половине XX в.

Это в наибольшей степени коснулось площади экспансий синантропных и агрофильных видов млекопитающих, расселение которых на значительной части России происходило до XIX в. [Хляп, Варшавский, 2010]. Территория, заселенная ондатрой (*Ondatra zibethicus*) во второй половине XX в., почти вдвое меньше ее современного ареала на территории России (исключены участки ареала, обозначенные на рис. 1 сплошной раскраской – номера в легенде: 1; 2; 3).

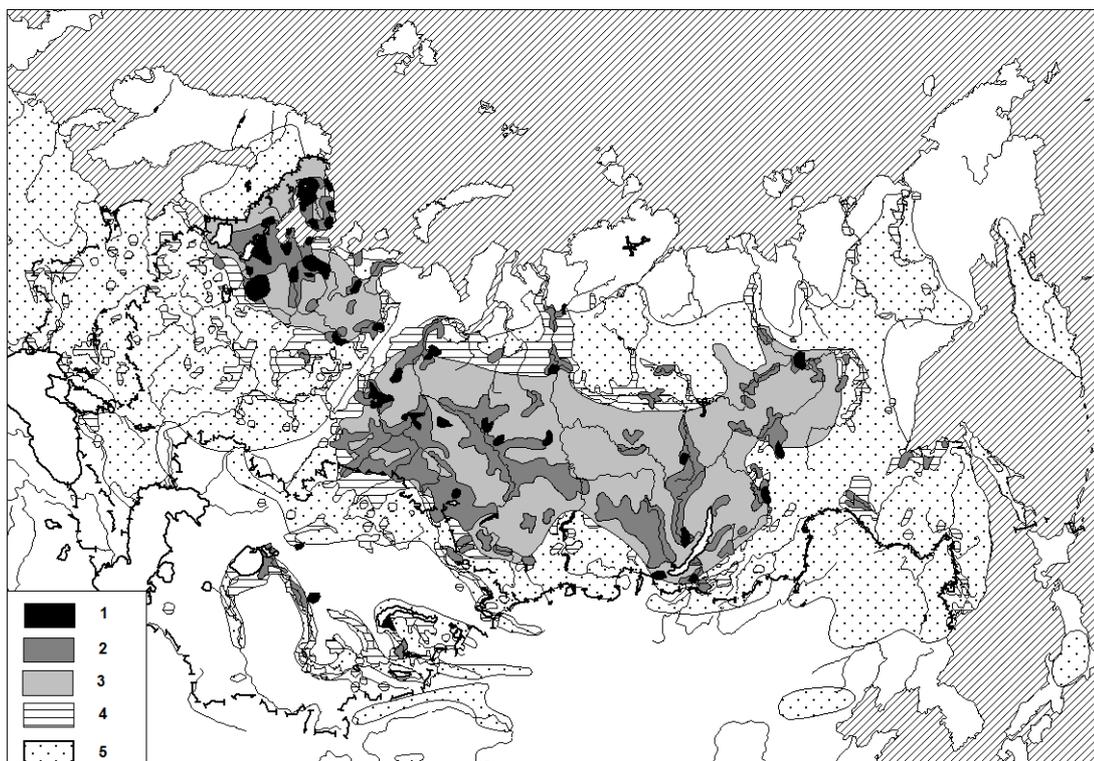


Рис. 1. Евразийская часть ареала ондатры (*Ondatra zibethicus*) и его динамика в границах СССР [по: Хляп и др., 2008 (2010); Neronov et al., 2008]. Территория, занятая ондатрой: на 1.01.1936 (1); на 1.01.1941 (2); на середину 1940-х гг. (3); на 1.01.1956 (4); начало 1970-х гг. (5).

В некоторых случаях начало «современных» экспансий отсчитывали с более раннего рубежа – 30-е гг. XX в. Чаще это связано с недостатком данных по движению границ ареала в конкретные годы, а также растянутостью процесса заселения тех или иных регионов. В частности, мы включили в число рассматриваемых данных вселение на Камчатку рыси (*Lynx lynx*) и белки (*Sciurus vulgaris*),

хотя первые регистрации этих видов на полуострове приходятся на 1930-е гг.

Необходимо также отметить, что современные ареалы многих чужеродных млекопитающих на территории России изучены недостаточно хорошо. Это касается, например, американской норки (*Neovison vison*). Ареал этого интродуцента чаще изображали точками, показывающими места

выпуска американской норки [Павлинов и др., 2002; Чашухин, 2009]. В книге В.И. Машкина [2007] ареал очерчен с ошибками (не показана Камчатка). На карте Д.В. Скуматова [2003] приведен совместный ареал для европейской (*Mustela lutreola*) и американской норки без выделения областей распространения каждой из них.

Используя данные И.Л. Туманова [2009], нам удалось в первом приближении вычленить американскую

норку в массиве современных данных учетов обоих видов норок [Охотничьи ресурсы ..., 2004]. Этой работе мы планируем посвятить специальную публикацию, а здесь приводим построенный нами мелкомасштабный современный ареал американской норки в России (рис. 2). Изучение ареала американской норки заслуживает дальнейшего детального исследования с привлечением разнообразных материалов с мест.



Рис. 2. Современный ареал американской норки (*Neovison vison*) в России (первая публикация, построено Л.А. Хляп и А.А. Варшавским).

Таким образом, из сведений о 62 видах млекопитающих, отнесенных нами ранее к числу чужеродных видов на территории России [Бобров и др., 2008; Хляп и др., 2008], здесь рассмотрены изменения ареалов 54 видов, которые были преднамеренно или случайно интродуцированы, а также самостоятельно расселились на территории России во второй половине XX в. Среди них преобладают грызуны (43%) и хищные млекопитающие (25%). В картографический анализ не были

включены данные по изменению ареалов сусликов (3 вида), что, прежде всего, связано с незавершенностью анализа материалов по этой группе грызунов. Карты современных экспансий, полученные для отдельных видов млекопитающих, были наложены друг на друга в компьютерной ГИС-программе ArcMap. В списке литературы приведены, преимущественно публикации, не упомянутые нами ранее [Бобров и др., 2008].

Полученные результаты

Использованный нами подход и его реализация в ГИС-программе позволяет выяснять списки чужеродных млекопитающих, укоренившихся в любом интересующем регионе во второй половине XX в. Пример поиска перечня чужеродных видов млекопитающих в конкретном регионе России с помощью ГИС-инструментария представлен на рис. 3.

Созданная нами карта (рис. 4) показывает, что на значительную часть территории нашей страны во второй половине XX в. внедрились те или иные чужеродные виды млекопитающих и укоренились там. Наибольшие площади современных экспансий млекопитающих обусловлены преднамеренной интродукцией. В этом нетрудно убедиться, если сравнить территорию, занятую млекопитающими-инвайдерами во второй половине XX в. (рис. 4), с ареалами преднамеренных интродуцентов: ондатры (рис. 1, во второй

половине XX в. – обозначения 4 и 5) и американской норки (рис. 2). Пространства, которые чужеродные виды млекопитающих заселили самостоятельно, меньше. Они индицируют экосистемы, в наибольшей степени модифицированные в результате климатических изменений и антропогенного воздействия, особенно в результате распашки. На рис. 5 показаны регионы экспансий грызунов, самостоятельно расселившихся во второй половине XX в. Хорошо просматривается заселенная грызунами полоса (вдоль южной границы России), приуроченная преимущественно к сухим степям, пик освоения которых (подъем целины) пришелся на конец 1950-х гг. Из представителей других отрядов млекопитающих большие площади в результате самостоятельного расселения заняли нетопырь средиземный (*Pipistrellus kuhlii*), каменная куница (*Martes foina*), кабан (*Sus scrofa*).

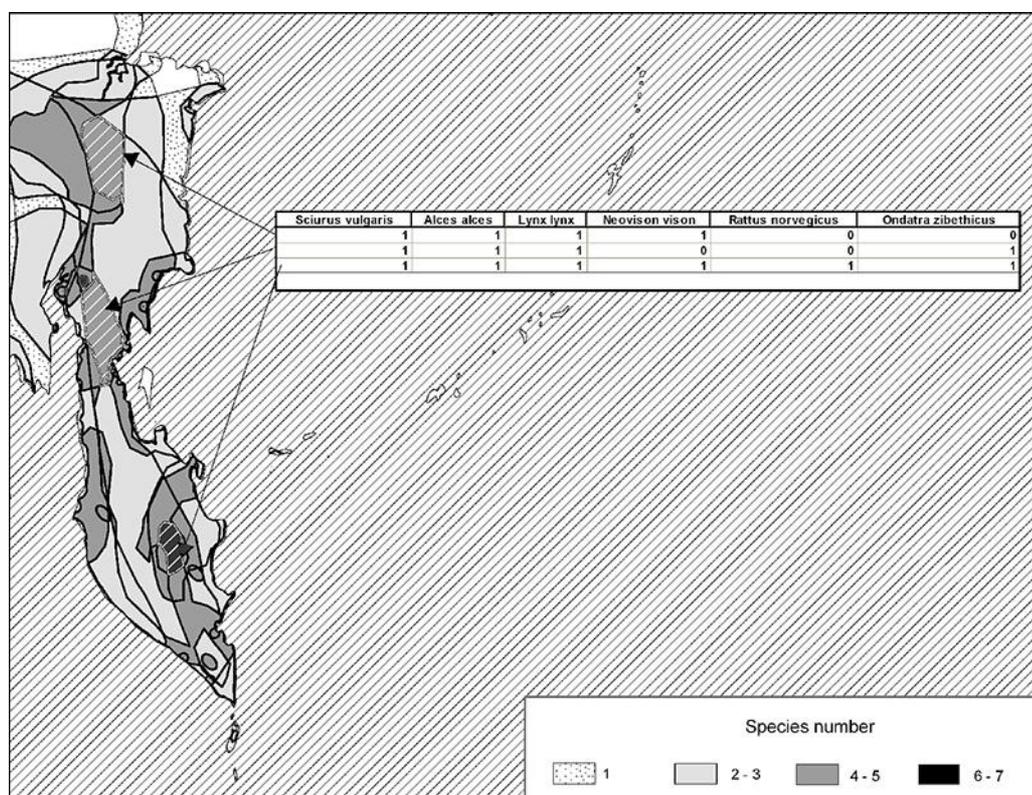


Рис. 3. Пример поиска перечня чужеродных видов млекопитающих в конкретных регионах с помощью ГИС-инструментария. Строки таблицы относятся к выбранным регионам (они заштрихованы); в таблице: цифра «1» – наличие вида, цифра «0» – отсутствие.

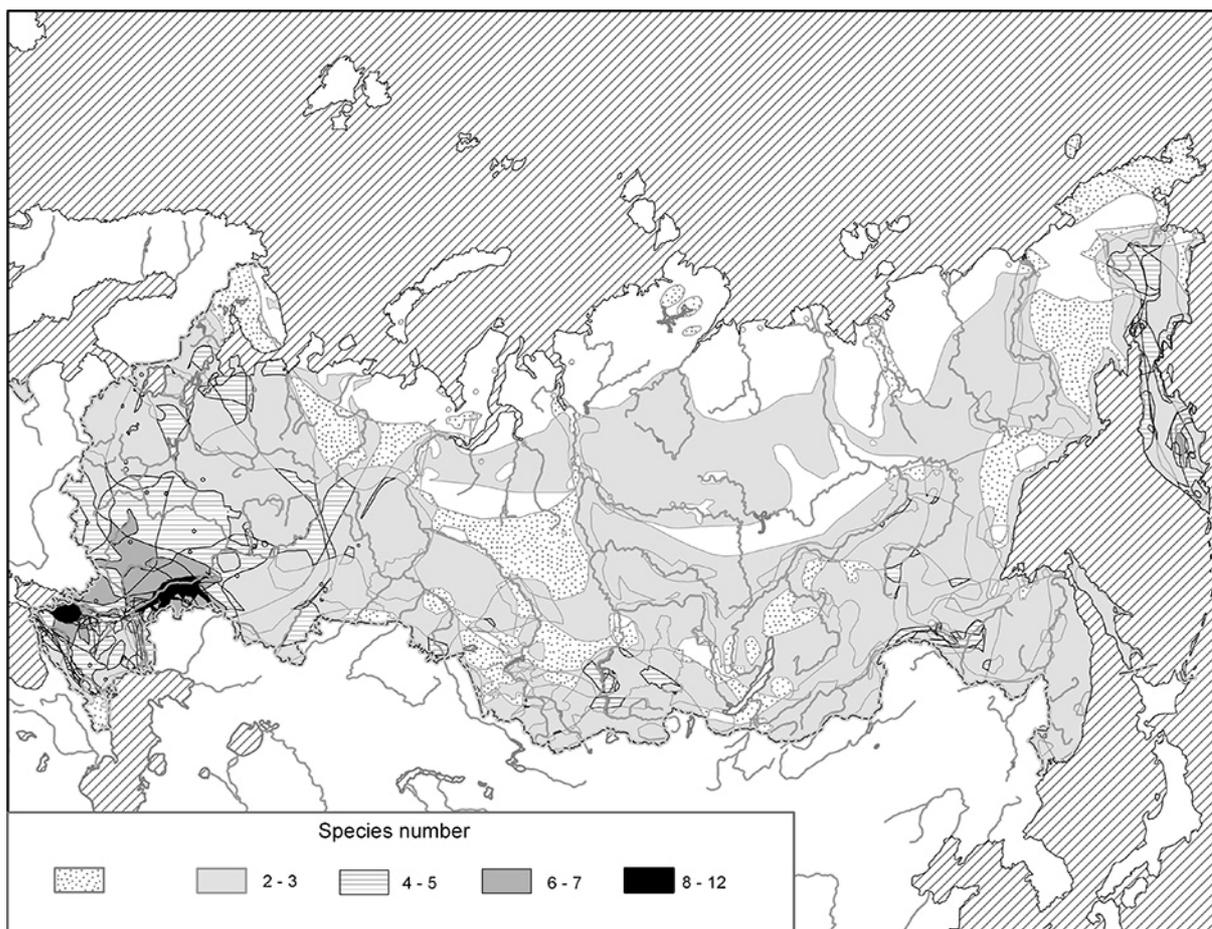


Рис. 4. Видовое разнообразие чужеродных видов млекопитающих на территории России (инвазии второй половины XX в.).

Рассматривая вклад, который внесли виды разных экологических групп в выявленную область современных экспансий (рис. 4), можно констатировать следующее. Наибольшие площади заняты околотовными чужеродными видами млекопитающих: американской норкой, ондатрой, канадским бобром (*Castor canadensis*). На втором месте – вклад синантропных млекопитающих; в частности, грызуны во второй половине XX в. заселили населенные пункты Восточной Сибири и восточных окраин нашей страны (от Амура до Чукотки) [Хляп, Варшавский, 2010]. Меньшие площади инвазий млекопитающих связаны с подъемом целины и выходом на поля видов-агрофилов (полевая мышь *Apodemus agrarius*) и гемиагрофилов (хомяк Радде – *Mesocricetus raddei*, хомяк обыкновенный – *Cricetus cricetus*, малый суслик – *Spermophilus pygmaeus*). В центральных частях европейской России и на Камчатке наблюдали

экспансии лесных млекопитающих: бурундука (*Tamias sibiricus*) и белки (рис. 5). Есть лесные виды млекопитающих, расселившиеся далеко на юг, например, рысь – по лесополосам, полевка экономка – по увлажненным биотомам.

Прослеживаются зональные изменения видового разнообразия чужеродных видов. Меньше всего их отмечено в тундре: местами ондатра, овцебык, в современных постройках человека – домовая мышь (*Mus musculus*) и серая крыса (*Rattus norvegicus*). Больше всего – в степях, особенно в южной полосе этой зоны, подвергавшейся во второй половине XX в. экстенсивной распашке, обводнению и перевыпасу. Руслами для широкого распространения чужеродных видов служат максимально преобразованные человеком экосистемы: агроценозы и урбаноценозы [Хляп, Варшавский, 2010], а из природных экосистем – околотовные комплексы.

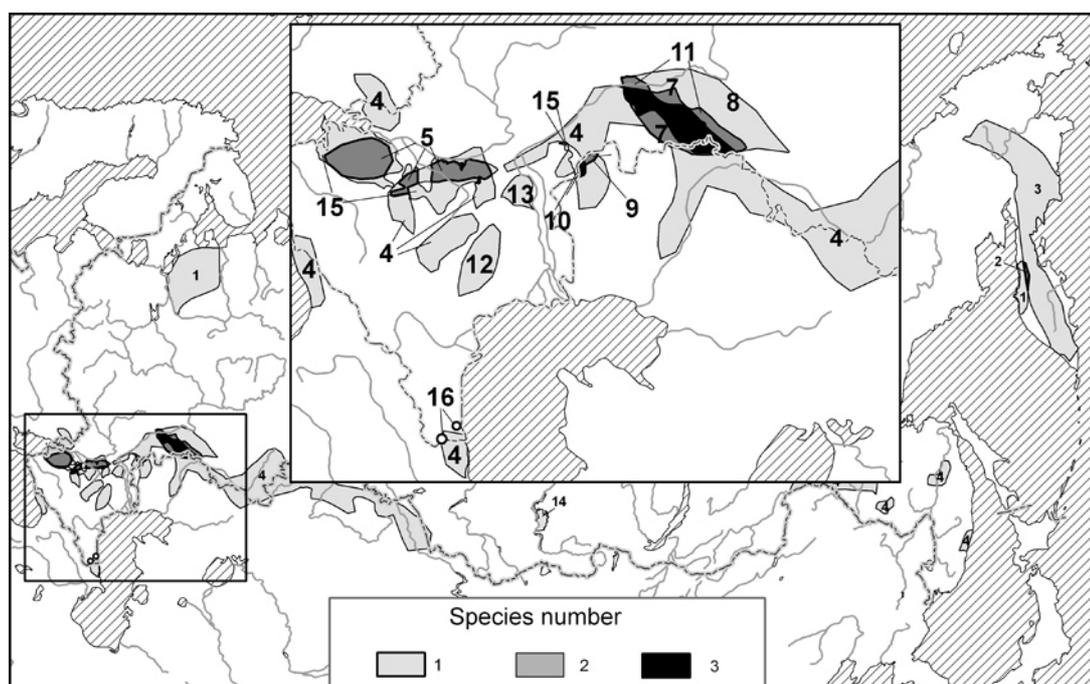


Рис. 5. Территории, занятые грызунами в результате их самостоятельного расселения во второй половине XX в.

Цветом обозначено количество видов (1 – один, 2 – два, 3 – три вида), цифрами на карте – набор расселившихся видов, в соответствии с таблицей:

| № на карте | Виды | № на карте | Виды | № на карте | Виды |
|------------|--|------------|--|------------|---|
| 1 | <i>Tamias sibiricus</i> | 6 | <i>Apodemus agrarius</i> , <i>Microtus oeconomus</i> , <i>Sylvaemus flavicollis</i> | 11 | <i>Sylvaemus uralensis</i> , <i>Microtus oeconomus</i> |
| 2 | <i>Tamias sibiricus</i> , <i>Sciurus vulgaris</i> | 7 | <i>Apodemus agrarius</i> , <i>Sylvaemus flavicollis</i> | 12 | <i>Sylvaemus uralensis</i> |
| 3 | <i>Sciurus vulgaris</i> | 8 | <i>Sylvaemus flavicollis</i> | 13 | <i>Meriones tamariscinus</i> |
| 4 | <i>Apodemus agrarius</i> | 9 | <i>Apodemus agrarius</i> , <i>Sylvaemus uralensis</i> | 14 | <i>Cricetus cricetus</i> |
| 5 | <i>Apodemus agrarius</i> , <i>Mesocricetus raddei</i> | 10 | <i>Apodemus agrarius</i> , <i>Sylvaemus uralensis</i> , <i>Meriones tamariscinus</i> | 15 | <i>Mesocricetus raddei</i> |
| | | | | 16 | <i>Hystrix indica</i> |

В региональном аспекте максимальное количество чужеродных видов отмечено на юге европейской части России. Северная граница пятна максимального разнообразия чужеродных видов млекопитающих проходит от стыка Тульской, Рязанской и Липецкой областей через Тамбовскую область и далее по югу Пензенской, Ульяновской и Самарской областей на юго-запад Оренбургской области. Южная граница проходит по Краснодарскому краю, югу Ростовской

и Волгоградской областей. Узкой полосой, малозаметной в мелком масштабе карты, это пятно тянется вдоль Волги вплоть до ее дельты. Всего здесь отмечено 27 чужеродных видов млекопитающих, а поскольку многие виды чужеродны лишь на небольших по площади участках, то в пятнах наибольшего перекрытия выявленных мест экспансии максимально встречается до 12 чужеродных видов млекопитающих (рис. 4). Во второй половине XX в. в этом регионе

были преднамеренно интродуцированы ондатра, дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus*), белка (на Кавказе), сибирская косуля (*Capreolus capreolus*), енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*), енот (*Procyon lotor*) и американская норка. Последняя вселялась в природу также в результате случайной интродукции (побеги со звероферм). Среди случайных интродуцентов, встречающихся в портах Черного моря, – многозубки (домовая – *Suncus murinus* и малютка – *Suncus etruscus*). С постройками человека тесно связано расширение ареалов нетопыря средиземного [Лада, 2010], кожана позднего (*Eptesicus serotinus*) [Лавров, 1987] и каменной куницы [Abramov et. al., 2006; Захаров, 2009]. Самостоятельно расширяли ареал к северу по сохранившимся степным местообитаниям этого региона – тамарисковая песчанка (*Meriones tamariscinus*), желтый суслик (*Spermophilus fulvus*), степной кот (*Felis libyca*) и шакал (*Canis aureus*); по пахотным землям, а позже по залежам – лесная (*Sylvaemus uralensis*) и полевая мыши (*Apodemus agrarius*). С начавшимся увеличением лесных площадей, увлажнением этого региона связано самостоятельное расширение ареалов белогрудого ежа (*Erinaceus concolor*), желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis*), полевки-экономки (*Microtus oeconomus*), водяной полевки (*Arvocola terrestris*), лесного хоря (*Mustela putorius*), рыси и кабана. В начале рассматриваемого периода (середина XX в.) наблюдали волну самостоятельного расселения хомяка Радде (по полям, перемежающимся с участками степей) и малого суслика (по полям с участками степей, измененных в результате перевыпаса). Сейчас численность этих грызунов сократилась, а местами они полностью исчезли. Имеются также неучтенные нами данные о расширении ареалов в этом регионе и других видов: курганчиковой мыши (*Mus spicilegus*) [Липкович, 2005], рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и

общественной (*Microtus socialis*) полевок, мыши-малютки (*Micromys minutus*), сони-полчка (*Glis glis*) [Опарин, Опарина, 2009а, 2009б; Опарин и др., 2010]. Вопрос о путях расселения здесь большого суслика (*Spermophilus major*) остается открытым. Так, молекулярно-генетические исследования пока не позволяют ни признать, ни отвергнуть реликтовый статус его поселений на правом берегу Волги [Кузьмин и др., 2009].

Второе место по количеству чужеродных видов занимает Камчатка (Камчатский край) – 10 видов всего и 6 видов в участке наибольшего перекрытия ареалов внедрения. Во второй половине XX в. в этом регионе были преднамеренно интродуцированы канадский бобр, ондатра и американская норка, лось (*Alces alces*). Самостоятельно проникли на территорию Камчатки лесные виды: белка, бурундук, рысь. Случайно завезены человеком домовая мышь, серая и черная крысы (*Rattus rattus*).

Заключение

Наши исследования показали, что во второй половине XX в. инвазиям млекопитающих была подвержена преобладающая часть территории России. Современные инвазии мало затронули тундровые ландшафты и центральные части Западной и Восточной Сибири. Из природных комплексов максимальному воздействию чужеродных видов подвергаются околородные экосистемы. По многим экологическим параметрам они оказались благоприятными для обитания ондатры и американской норки, завезенных с другого материка, и служат своеобразными желобами их широкого расселения. С подъемом целины связано продвижение грызунов-агрофилов и гемиагрофилов в степной полосе вдоль южной границы России. Рост городов в Сибири и на северо-востоке России способствовал продвижению в эти регионы синантропных грызунов.

Самое большое количество чужеродных видов млекопитающих отмечено на юге Европейской России. Интересно, что этот очаг выявляется и при изучении других животных-интродуцентов, в частности растительных насекомых [Масляков, Ижевский, 2010]. Существенное изменение фауны этого региона за счет современных инвазий следует учитывать при зоогеографических исследованиях. Составленные нами карты и ГИС могут быть полезны при решении вопросов прогноза и управления инвазионными процессами на территории России.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 08-04-01224а). Авторы глубоко признательны В.М. Неронову, под чьим руководством был выполнен проект РФФИ, а также И.Л. Туманову, консультации которого были чрезвычайно полезны для нас при построении ареала американской норки.

Литература

- Бобров В.В., Альбов С.А., Хляп Л.А. Оценка влияния чужеродных видов млекопитающих на естественные экосистемы на примере Приокско-Террасного биосферного резервата // Экология. 2008. № 4. С. 307–314. Перевод: Bobrov V.V., Al'bov S.A., Khlyap L.A. Impact of Invasive Mammal Species on Natural Ecosystems: An Example of the Prioksko-Terrasnyi Biosphere Reserve // Russian Journal of Ecology, 2008. Vol. 39, No. 4. P. 292–298.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающие в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. AIMS «Alien mammal Species» Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России (база данных) // 2004–2011 // (<http://www.sevin.ru/invasive/dbases/mammals.html>). Проверено 10.02.2011.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Луцкеина А.А., Неронов В.М. Чужеродные виды и биоразнообразие // Экология и жизнь. 2009. № 3 (88). С. 33–39.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горяйнова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) (Электронный журнал) // Российский журнал биологических инвазий. 2010, № 3. С. 39–61 // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2010_3/Zavyalov_10_3.pdf) Проверено 10.02.2011. Перевод: Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 4. P. 267–281.
- Захаров К.С. Динамика ареала каменной куницы (*Martes foina* Erxl. 1777) на территории Саратовской области // В сб.: Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конференции. 15–20 мая 2009, г. Пенза / Под ред. В.В. Рожнова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 34.
- Кузьмин Ал.А., Титов С.В., Ермаков О.А. Генетическая характеристика правобережных популяций большого суслика (*Spermophilus major* Pall.): реликтовое происхождение или история расселения // Там же. 2009. С. 42.
- Лавров Л.С. Обнаружение позднего кожана (*Vespertilio serotinus* Schreber, 1774) в Воронежском биосферном заповеднике // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1987. Т. 92, № 2. С. 41–42.
- Лада Г.А. Находка нетопыря Куля (*Pipistrellus kuhlii*) в Тамбовской области // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 7. С. 888–890.
- Липкович А.Д. Курганчиковая мышь (*Spicilegus petenyi*, 1882) в Ростовской области // Вестник Южного научного центра РАН, 2005. Т. 1, № 4. С. 51–57.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Адвентивные (инвазионные) растительные насекомые на территории России: (Аннотированный список видов – Европейская часть России). М.: ИГРАН, 2010. 124 с.

- Машкин В.И. Биология промысловых зверей России: учебное пособие для студентов биологических (охотоведческих) факультетов вузов. 2-е изд., перераб. и доп. Киров, 2007. 424 с.
- Насимович А.А. Акклиматизация, население животных и зоогеография // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие) / Ред. О.Л. Россолимо, В.А. Долгов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. С. 34–50.
- Опарин М.Л., Опарина О.С. Климат, антропогенные воздействия и динамика ареалов млекопитающих в Саратовском Поволжье // В сб.: Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конференции. 15–20 мая 2009, г. Пенза / Под ред. В.В. Рожнова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009а. С. 67.
- Опарин М.Л., Опарина О.С. Роль природных и антропогенных факторов в изменении распространения мезофильных грызунов в степях Волго-Уральского междуречья // Изв. РАН. Сер. биол. 2009б. Вып. 4. С. 453–461.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Матросов А.Н., Кузнецов А.А. Динамика фауны млекопитающих степей Волго-Уральского междуречья за последнее столетие // Поволжский экологический журнал. 2010. № 1. С. 71–85.
- Охотничьи ресурсы России: Аналитический доклад / В.Г. Сафонов, Н.Г. Рыбальский. М.: НИА-Природа, 2004. 106 с.
- Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В. Наземные звери России: Справочник-определитель. М.: Изд-во КМК, 2002. 298 с.
- Скуматов Д.В. Норка // В сб.: Учеты и современное состояние охотничьих ресурсов / Под ред. Н.Н. Гракова, Л.М. Шиляевой. Киров: ВНИОЗ, 2003. С. 106–110.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО «Бранко», 2009. 448 с.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие (электронный журнал) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 73–91. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2010_3/Khlyap_10_3.pdf) Проверено 10.02.2011. Перевод: Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 4. P. 301–312.
- Хляп Л.А., Бобров В.В., Варшавский А.А. Биологические инвазии на территории России: млекопитающие (электронный журнал) // Росс. журнал биол. инвазий. 2008. № 2. С. 67–83. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2008_2/Khlyap_08_2.pdf) Проверено 10.02.2011. Перевод: Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 2. P. 127–140.
- Чащухин В.А. Норка американская. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 102 с.
- Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 112 с.
- Шварц Е.А., Белоновская Е.А., Второв И.П., Морозова О.В. Интродуцированные виды и концепция биоценологических кризисов // Усп. соврем. биол. 1993. Т. 113, вып. 4. С. 387–401.
- Abramov A.V., Krusko S.V., Lissovsky A.A. Distribution of stone marten *Martes foina* (Carnivora, Mustelidae) in the European part of Russia // Russian Journal of Theriology. 2006. V. 5 (1). P. 35–39.
- GISP – Global Invasive Species Programme // (<http://www.gisp.org/>). Проверено 10.02.2011.
- A Global Strategy on Invasive Alien Species / Eds. J.A. McNeely, H.A. Mooney, L.E. Neville et al. Switzerland-Cambridge, Gland. UK: IUCN, 2001. 50 p.
- Neronov V.M., Khlyap L.A., Bobrov V.V., Warshavsky A.A. Alien species of mammals and their impact on natural ecosystems in the biosphere reserves of Russia // Integrative zoology. 2008. No 3. P. 83–94.

DIVERSITY OF ALIEN MAMMALIAN SPECIES IN DIFFERENT REGIONS OF RUSSIA

© 2011 Khlyap L.A., Warshavskiy A.A., Bobrov V.V.

A. N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow
e-mail: khlyap@mail.ru

The map on diversity of alien mammalian species for the Russian territory has been created. It shows that the fauna of mammals of the majority of Russian regions in the second half of the XXth century has been changed because of deliberate or casual delivery of various species of mammals by people, and also as a result of independent expansion of their geographical ranges. In regional aspect, the maximum quantity of alien mammal species is noted in the south of the European territory of Russia (27 species); Kamchatka takes the second place (10 species).

Key words: invasions, alien species, mammals, biodiversity, GIS, Russia.

О ВОЗМОЖНОСТЯХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СТЕПЕНИ ОТСРОЧЕННОСТИ ИНВАЗИОННОЙ ОПАСНОСТИ ЗАНОСНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

© 2011 Хорун Л.В.

Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого,
Тула 300026, Россия, khoroon@mail.ru

Поступила в редакцию 03.01.2011

Представлены результаты анализа данных, позволяющие выявить степень отсроченности инвазионной опасности чужеродных видов растений через присутствие их в заносных флорах регионов мира и историческую динамику степеней натурализации этих видов.

Ключевые слова: инвазионный вид, степень натурализации, заносная флора, природная флора, природный ареал, вторичный ареал.

Введение

Достоверное определение инвазионной опасности заносных видов растений – одна из существенных задач, решение которой позволит сократить затраты на борьбу с инвазионными видами и снизить опасность, связанную с их расселением и внедрением в естественные растительные сообщества.

Теоретически любой вид может быть занесен в любую точку Земного шара и стать там инвазионно-опасным. Но на практике, по целому ряду причин, инвазионно-опасными становятся относительно небольшое число видов, и их внедрение во флоры происходит в разные промежутки времени. Поэтому правильнее говорить не столько об инвазионной опасности вида, сколько о степени ее отсроченности. Последнюю следует понимать как *промежуток времени, в течение которого вид потенциально способен внедриться во флору и достичь в ней высокой степени натурализации.*

Этот показатель может определяться в широком диапазоне – от очень низкой степени отсроченности, когда вид прочно входит в состав флоры буквально за несколько лет, до очень высокой, когда вероятность его

внедрения и даже заноса на новую территорию очень мала.

Решение вопроса об определении степени отсроченности инвазионной опасности, как нам кажется, возможно через анализ пространственных и временных характеристик внедрения видов во флоры. Причем этот анализ исходит из особенностей отдельных видов и видового состава природных флор регионов, которые являются потенциальными донорами видов в другие флоры.

Материал и методика исследования

На первой стадии мы анализируем списки видов заносных флор регионов мира, по возможности большего их числа. Очевидно, что чем в большем числе флор представлен вид, тем больше вероятность формирования им обширного вторичного ареала и больше площадь взаимодействия между неоднородными по генетической структуре популяциями.

Для проведения сравнения мы использовали в качестве модельного объекта список видов природной флоры Тульской области, насчитывающий 1006 видов [Шереметьева и др., 2008].

С другой стороны, для анализа были использованы списки заносных флор 24 государств мира и их частей, расположенных на разных географических широтах: Гавайских островов [Staples, Herbst, Imada, 2000], Испании [Sanz Elorza, Dana, Sobrino, 2001], Киева [Mosyakin, Yavorska, 2002], Чехии [Půšek, Sádlo, Mandák, 2002], Ирландии [Reynolds, 2002], Азорских островов [Silva et al., 2005], Венгрии [Balogh, Dancza, Király, 2004], Южной Кореи [Kil et al., 2004], Японии [Mito, Uesugi, 2004], Мексики [Villaseñor, Espinosa-García, 2004], Чили [Castro et al., 2005], Словакии [Gojdičová,

Svachova, Karasová, 2002], Балеарских островов [Vilaginés, Larrucea, 2005], Швейцарии [An inventory ..., 2005], района Dobrogea, Румыния [Anastasiu, Negrean, 2006], континентальной Португалии [Domingues de Almeida, Freitas, 2006], район Canterbury, Новая Зеландия [Mahon, 2007], Doon Valley, северо-западные Гималаи, Индия [Negi, Hajra, 2007], Babitonga Bay Region, Бразилия [Berger, 2008], Латвии [Čakstina et al., 2008], Италии [Celesti-Grapow et al., 2009], Северной Кореи [Pak Hyong Son et al., 2009], острова Сахалин, Россия [Баркалов, Таран, 2008], (таблица 1).

Таблица 1. Участие видов природной флоры Тульской области в адвентивных флорах регионов мира

| № | Регион | Географическая широта (°) | Площадь территории (км ²) | Полушарие | Общее число видов флоры | | |
|-----|-----------------------------------|---------------------------|---------------------------------------|-----------|-------------------------|-------------|---|
| | | | | | Природной | Адвентивной | |
| | | | | | | Всего | Из них в составе природной флоры Тульской области |
| 1. | Тульская область, Россия | 53–55° с.ш. | 25 700 | в.п. | 1006 | 416 | – |
| 2. | Новая Зеландия (район Кантербери) | 43°6′ ю.ш. | 45 346 | з.п. | | | 216 |
| 3. | Япония | 24°20′–45°40′ с.ш. | 377 944 | в.п. | | 1552 | 155 (10%) |
| 4. | о. Сахалин, Россия | 46°–54°30′ с.ш. | 76 600 | в.п. | 1233 | 288 | 115 (39%) |
| 5. | Ирландия | 51°25′–55°23′ с.ш. | 70 200 | в.п. | | 928 | 97 (10.5%) |
| 6. | Тверская область, Россия | | | в.п. | | 682 | 95 (13.9%) |
| 7. | Чехия | 48°30′–51°7′ с.ш. | 78 864 | в.п. | | 1378 | 92 (6.7%) |
| 8. | Чили | 19–55° ю.ш. | 756 950 | з.п. | | 428 | 88 (20.6%) |
| 9. | Азорские острова | 38°36′ с.ш. | 2 346 | з.п. | | 739 | 85 (11.5%) |
| 10. | Латвия | 55°50′–58° с.ш. | 64 589 | в.п. | | 638 | 80 (13.6%) |
| 11. | Мексика | 16–32° с.ш. | 1 972 550 | з.п. | 22968 | 618 | 72 (11.7%) |
| 12. | Южная Корея | 33°10′–38°30′ с.ш. | 99 274 | в.п. | | 281 | 46 (16.4%) |
| 13. | г. Киев, Украина | 50°47′ с.ш. | 824 | в.п. | | 536 | 40 (7.5%) |
| 14. | Словакия | 47°50′–49°44′ с.ш. | 48 845 | в.п. | | 587 | 20 (3.4%) |
| 15. | Италия | 35°30′–47°06′ с.ш. | 301 336 | в.п. | 6711 | 1023 | 18 (1.8%) |
| 16. | Швейцария | 47°50′–45°44′ с.ш. | 41 284 | в.п. | 2505 | 362 | 16 (4.4%) |
| 17. | Континентальная Португалия | 37°10′–42°10′ с.ш. | 92 391 | в.п. | | 564 | 15 (2.7%) |
| 18. | Северная Корея | 37°45′–43°10′ с.ш. | 120 540 | в.п. | | 226 | 13 (5.8%) |
| 19. | Венгрия | 45°44′–48°30′ с.ш. | 93 030 | в.п. | | 719 | 12 (1.7%) |
| 20. | Балеарские острова | 39°10′–40°00′ с.ш. | 4 992 | в.п. | 1617 | 308 | 8 (2.6%) |

| | | | | | | | |
|-----|---|--------------------|---------|------|--|-----|----------|
| 21. | Район Бабитонга Бей, Санта Катарина, Бразилия | 26°03'–26°17' ю.ш. | 493 | з.п. | | | 8 |
| 22. | Гавайские острова | 21°18' с.ш. | 28 311 | з.п. | | 469 | 7 (1.5%) |
| 23. | Дун Вэлли, с.-з. Гималаи, Индия | 30°00'–30°30' с.ш. | 2 244 | в.п. | | 436 | 6 (1.4%) |
| 24. | Добруджа, Румыния | 43°–45°30' с.ш. | 15 500 | в.п. | | 140 | 4 (2.9%) |
| 25. | Испания | 36°–43°39' с.ш. | 504 782 | в.п. | | | 1 |

Результаты анализа вносились в базу данных, фрагмент которой представлен в таблице 2. Таким образом, в базе данных обозначен факт наличия или

отсутствия конкретного вида природной флоры Тульской области в списках заносных флор регионов мира и их частей.

Таблица 2. Фрагмент базы данных представленности видов природной флоры Тульской области в мировых заносных флорах

| Тульская область 53°–55° с.ш. | Венгрия 45°44'– 48°30' с.ш. | о.Сахалин 46°–54°30' с.ш. | Словакия 47°50'– 49°44' с.ш. | Киев 50°47' с.ш. | Чехия 48°30'– 51°7' с.ш. | Ирландия 51°25'– 55°23' с.ш. | Латвия 55°50'–58° с.ш. |
|----------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|------------------------------------|------------------------|--------------------------------|---------------------------------------|------------------------------|
| <i>Artemisia absinthium</i> | | | | | 1 | 1 | 1 |
| <i>Artemisia armeniaca</i> | | | | | | | |
| <i>Artemisia austriaca</i> | | | | | | | 1 |
| <i>Artemisia campestris</i> | | | | | | 1 | |
| <i>Artemisia latifolia</i> | | | | | | | |
| <i>Artemisia scoparia</i> | | | | | 1 | | 1 |
| <i>Artemisia sericea</i> | | | | | | | |
| <i>Artemisia vulgaris</i> | | 1 | | | | | |
| <i>Aster amellus</i> | | | | | | | |
| <i>Bidens cernua</i> | | | | | | | |
| <i>Bidens radiata</i> | | | | | | | |
| <i>Bidens tripartita</i> | | 1 | | | | | |
| <i>Carduus acantoides</i> | | | | 1 | 1 | | 1 |
| <i>Carduus crispus</i> | | | | | 1 | | |
| <i>Carduus nutans</i> | | | | 1 | | 1 | 1 |
| <i>Carlina biebersteinii</i> | | | | | | | |
| <i>Centaurea jacea</i> | | | | | | 1 | |
| <i>Centaurea marschalliana</i> | | | | | | | |
| <i>Centaurea phrygia</i> | | | | | | | |
| <i>Centaurea pseudomaculosa</i> | | | | | | | |
| <i>Centaurea pseudophrygia</i> | | | | | | | |
| <i>Centaurea ruthenica</i> | | | | | | | |
| <i>Centaurea scabiosa</i> | | | | | | | |
| <i>Cichorium intybus</i> | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| <i>Cirsium arvense</i> | | | | | 1 | | |
| <i>Cirsium canum</i> | | | | | | | |
| <i>Cirsium heterophyllum</i> | | | | | | | |
| <i>Cirsium oleraceum</i> | | | | | | 1 | |

Очевидно, что факта наличия или отсутствия вида в мировых заносных флорах совершенно недостаточно для прогноза степени отсроченности его инвазионной опасности. Во-первых, потому, что процент регионов мира, для которых составлены эти списки, невелик, а их полнота и достоверность заслуживают отдельного обсуждения. Во-вторых, необходимо знать, в течение какого периода времени вид, в статусе заносного, внедрился во флору региона-реципиента. Принципиально важно при этом, сколько степеней натурализации и за какой промежуток времени прошел вид на той территории, где он является заносным. Получить такого рода данные возможно при помощи исторического анализа заносных флор регионов.

Насколько нам известно, такой анализ сделан в настоящее время для флор некоторых регионов России: Тульской, Тверской, Калужской областей и Республики Мордовия.

Теоретический подход к такого рода анализу описан в работе «Количественная оценка динамики адвентивных флор (на примере Тульской области)» [Хорун и др., 2006].

Вкратце содержание описанного в работе подхода можно выразить следующим образом:

Подробный конспект заносной флоры Тульской области является основой для создания базы данных многолетней динамики региональной заносной флоры [Хорун, 1999]. Цель создания такой базы данных – оценить изменения, произошедшие в заносной флоре территории за изучаемый период времени.

Временной отрезок включает последние 200 лет, представленные последовательно, с шагом в 1 год. Выбор начала отсчета (1804 год) объясняется тем, что в этом году были опубликованы первые флористические данные по изучаемой территории.

Шаг в 1 год позволяет точно указывать дату первой находки вида на временной шкале. В качестве

источников информации используются доступные гербарные коллекции, статьи, монографии и т. д. Во многих случаях привлекаются данные по сопредельным территориям.

Все источники выстраиваются в хронологическом порядке, и, на основе современного списка, для каждого вида уточняется дата его первого обнаружения во флоре. Затем делается заключение об изменениях степени натурализации вида на протяжении 200 лет. Конечно, в старых источниках степень натурализации не обозначена, однако такой вывод можно сделать на основе анализа распространения вида в Тульской области и сопредельных регионах в соответствующий период времени.

Для оценки степени натурализации мы использовали классификацию Шредера [Schroeder, 1969], которая является традиционной для восточноевропейской флористической школы. На ее основе выделяют 4 степени натурализации: эфемерофит, колонофит, эпекофит и агрофит. Аналог этой классификации существует и в западноевропейской школе: *Casual alien plants*, *Naturalized plants*, *Invasive plants and Transformers* [Richardson et al., 2000]. Каждая группа видов по степени натурализации обозначена цифрами: 1, 2, 3 и 4. Отсутствие вида обозначается через 0. Если степень натурализации неизвестна, она обозначается знаком вопроса (?).

Следующий этап состоит в сглаживании полученных трендов изменения степеней натурализации видов заносной флоры с помощью вейвлет-анализа. Этот математический метод успешно используется в астрономии и метеорологии и позволяет сгладить пики в трендах, связанные с неодинаковой активностью исследователей на протяжении 200 лет и сделать данные независимыми от этого показателя.

Таким образом, в результате анализа мы получили 4 группы видов, в соответствии с их степенями

натурализации, а также изменения этого показателя на протяжении 200 лет, выраженные в интегральных индексах,

интерполированные и сглаженные с помощью вейвлет-анализа (рис.).

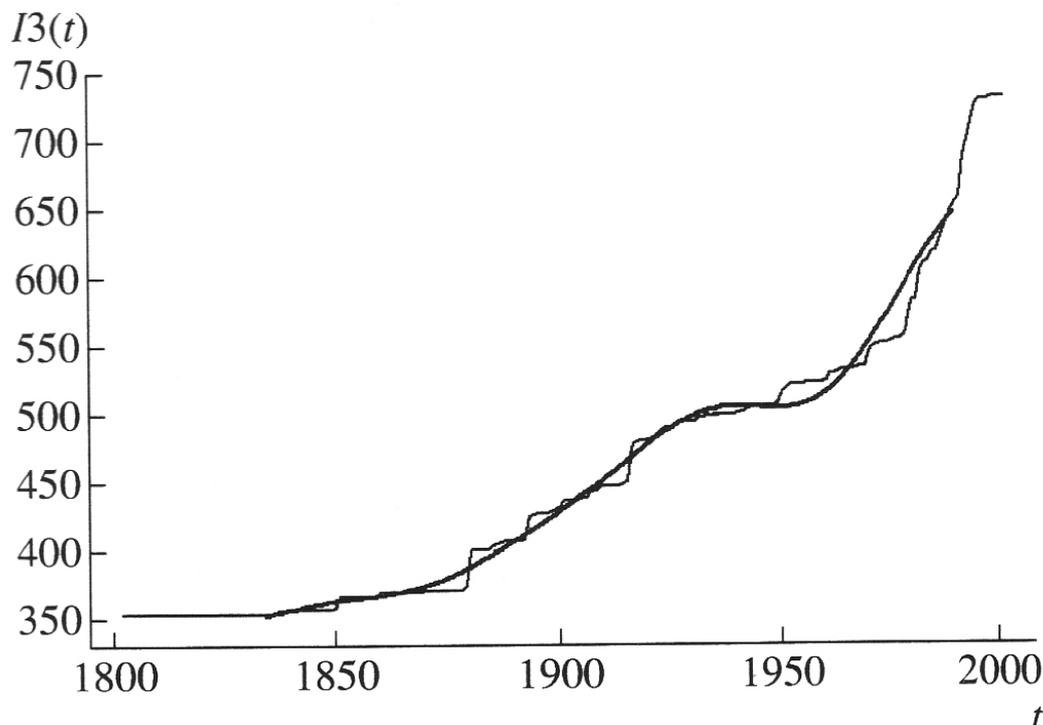


Рис. [из: Хорун и др., 2006]. Сглаженный интерполированный интегральный индекс $I_3(t)$ степеней натурализации видов заносной флоры Тульской обл. с учетом эфемерофитов, колонофитов и эпекофитов (жирная кривая) на фоне несглаженного интерполированного интегрального индекса (тонкая кривая).

На основе этих данных были сделаны следующие выводы:

1. Обогащение заносной флоры региона происходит относительно медленно и с постоянной скоростью: (12.5–15 видов в 10 лет).

2. Число видов, изменяющих свою степень натурализации, также остается стабильным (10 видов в 10 лет).

3. Обогащение заносной флоры новыми видами и изменения их степеней натурализации не связаны напрямую с уровнем антропогенной освоенности территории в определенные периоды времени. Идея увеличения числа новых интродуцированных видов растений и ускорения процесса их натурализации основана на неоднородном характере флористических исследований в различные периоды времени.

Эти выводы в целом согласуются с известным «правилом десяти» («tens

rule»). Впоследствии австралийские авторы [Caley et al., 2008] также обратились к подобному способу прогноза степени инвазивности видов, однако они использовали для своего анализа не всю заносную флору Австралии, а только преднамеренно занесенные виды (эргазиофиты). Кроме того, в ходе исторического анализа авторы не учитывали скорость прохождения всех степеней натурализации, а лишь разницу между первым появлением вида и переходом его на стадию эпекофита. Представленность вида в мировых заносных флорах также не анализировалась.

В ходе первого этапа анализа мы рассматривали природную флору Тульской области для выявления видов, встречающихся за пределами региона как заносные (пространственная составляющая анализа), а затем, в ходе второго этапа, динамику заносной

флоры (временная составляющая анализа). Мы полагаем, что есть возможность объединить эти две составляющие.

В таблице 3 показаны природные виды Тульской области, являющиеся заносными в более северной Тверской области. Их девяносто пять (95). Для каждого вида определены следующие показатели: представленность вида в составе заносных флор, способ заноса (ксенофит/эргазиофит), дата первого сбора вида на территории Тверской области, современная степень натурализации и динамика степеней натурализации за 200 лет. Показатели выражены в баллах, которые суммируются с целью прогноза степени отсроченности их инвазионной опасности.

Параметры, по которым определяется степень отсроченности инвазионной опасности вида, таковы:

1. Число заносных флор, в которых отмечен вид (за пределами естественного ареала):

- 0 – 0 баллов;
- 1–3 – 1 балл;
- 4–6 – 2 балла;
- 7–10 – 3 балла;
- Более 10 – 4 балла.

2. Динамика степеней натурализации вида в анализируемой флоре.

Степень натурализации понизилась за время нахождения вида во флоре – 0 баллов;

Степень натурализации не изменилось за время нахождения вида во флоре, при этом вид известен во флоре:

- Более 200 лет – 1 балл;
- 120–200 лет – 2 балла;
- 80–120 лет – 3 балла;
- 50–80 лет – 4 балла;
- 20–50 лет – 5 баллов;
- Менее 20 лет – 6 баллов.

Степень натурализации возросла за время нахождения вида во флоре:

- На 1 ступень с момента первой находки – 1 балл;
- На 2 ступени – 2 балла;
- На 3 ступени – 3 балла.

Увеличение степени натурализации вида произошло в промежутке времени:

- Более 200 лет – 1 балл;
- 120–200 лет – 2 балла;
- 80–120 лет – 3 балла;
- 50–80 лет – 4 балла;
- 20–50 лет – 5 баллов;
- Менее 20 лет – 6 баллов.

Приведем несколько примеров суммирования баллов для видов с разной степенью отсроченности инвазионной опасности. В качестве анализируемой флоры используется заносная флора Тверской области по: [Нотов, 2009]. Количественные данные представлены в таблице 3.

1. Например, *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub. – присутствует в составе трех из 24 проанализированных нами заносных флор (1 балл), известен во флоре Тверской области 31 год (с 1979 г.), при этом степени натурализации не менял, оставаясь на протяжении всего этого времени колонофитом (5 баллов). Итого: 6 баллов;

2. *Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muehl. – присутствует в составе шести из 24 проанализированных нами заносных флор (2 балла), собрана в Тверской области только 1 раз в 1924 г. и, следовательно, уменьшила свое присутствие во флоре (0 баллов). Итого: 2 балла.

В данном случае мы условно принимаем, что к настоящему времени вид выпал из состава флоры, хотя в любое время он может быть снова обнаружен в ее составе, и тогда балльную оценку следует изменить.

3. *Populus nigra* L. – присутствует в составе девяти из 24 проанализированных нами заносных флор (3 балла), присутствует во флоре Тверской области более 200 лет, при этом степень его натурализации увеличилась на 3 ступени (3 балла) за последние 30 лет, так как в 1980 г. было отмечено вегетативное, а в 2005 г. – семенное возобновление вида в пределах Тверской области (5 баллов). Итого: 11 баллов.

В этом примере есть дискуссионный вопрос: каким образом учитывать соотношение времени присутствия вида во флоре и времени, в течение которого произошел рост его способности к натурализации. В конкретном примере мы предлагаем один из вариантов, а именно учитывать только тот промежуток времени (30 лет) в течение которого произошла реальная смена степеней натурализации. Однако, есть и другие варианты, например, учитывать все время нахождения вида во флоре (более 200 лет с конца XVIII столетия) или промежуток времени от первого указания (приблизительно 1800 г.) до начала натурализации (1980 г.) – всего 180 лет.

4. *Prunus spinosa* L. – присутствует в составе трех из 24 проанализированных нами заносных флор (1 балл), известен во флоре Тверской области с 2004 г. как эфемерофит, степени натурализации не изменил (6 баллов). Итого: 7 баллов.

В этом случае достаточно высокий балл (7) указывает скорее на недостаток эмпирических данных, чем на низкую степень отсроченности инвазионной опасности, так как вид известен в составе флоры только 6 лет, и его инвазионный потенциал неизвестен. Для примерной оценки можно использовать данные для сопредельных регионов, если они имеются и существенно отличаются от данных для Тверской области.

5. *Anthemis cotula* L. – присутствует в составе двенадцати из 24 проанализированных нами заносных флор (4 балла), вид собран на территории Тверской области только 1 раз – в 1997 г., а затем не встречался (0 баллов). Итого: 4 балла.

6. *Artemisia austriaca* Jacq. – присутствует в составе двух из 24 проанализированных нами заносных флор (1 балл), известна во флоре 93 года (с 1917 г., 3 балла) и прошла за это время 2 ступени натурализации (эфемерофит – эпекофит; 2 балла). Итого: 6 баллов.

Этот пример содержит сразу два спорных вопроса. Первый: как определить реальный промежуток времени, в течение которого вид натурализовался? И второй: считать ли для многолетних (и тем более древесных видов) за точку отсчета стадию эфемерофита или колонофита? Этот вопрос особенно актуален, так как часто новый многолетний вид обнаруживают уже разросшимся, а это как правило классифицируется как колонофит. Что считать в этом случае эфемерофитом – не дающий поросли экземпляр, обнаруженный вне мест культивирования?

Даже такой краткий обзор примеров показывает объективные трудности стандартизации данных в этом направлении и влияние недостатка данных на выводы. Тем не менее, имеющиеся возможности уточнения и накопления данных дают основания полагать, что прогнозы относительно способностей к натурализации отдельных видов впоследствии могут стать существенно точнее.

Полученные результаты и их обсуждение

При анализе данных (таблицы 1, 2), полученных при сравнении списков заносных и природных флор, обращает на себя внимание следующее:

1. Наибольшее число видов, встречающихся в природной флоре Тульской области, переходит в заносные флоры регионов, расположенных на широтах, сходных с Тульской областью, в Северном и Южном полушариях: Японии (155 видов), острова Сахалин (115 видов), Ирландии (97 видов), Чехии (92 вида), Чили (88 видов), Латвии (80 видов). Меньшее число анализируемых видов во флорах Словакии (20), Южной Кореи (46), Северной Кореи (13) мы связываем скорее с неполнотой и несовершенством списков заносных флор, чем с более южным географическим положением региона. Вероятно, для города Киева

(40 видов) имеет значение еще и небольшая площадь города в сравнении с площадью Тульской области.

2. Богатыми по числу видов, относящихся к природной флоре Тульской области, оказываются островные флоры: Новой Зеландии (район Canterbury) – 216 видов и Азорских островов (85 видов). Помимо эффекта островных флор, что в большей степени можно отнести к Азорскому архипелагу, играет роль географическое положение Новой Зеландии, расположенной в Южном полушарии на широтах, сходных с Тульской областью. Заносная флора Чили также содержит значительное число анализируемых видов (88) и, следовательно, можно предположить, что виды природной флоры Тульской области могут эффективно внедряться во флоры Южного полушария на сходные с Тульской областью широты. Препятствует этому малое количество суши в этих районах земного шара.

3. Хорошо изученные заносные флоры европейских стран, расположенных южнее Тульской области, включают малое число видов природной флоры Тульской области, в частности: Италия (18), Швейцария (16), Португалия (15), Венгрия (12), Румыния (4), Испания (1). Следует отметить, что для Румынии анализируется заносная флора только одного района (Добруджа), а для Испании приводится не вся заносная флора, а лишь инвазионные виды. В целом же такое распределение согласуется с преимущественным распространением заносных видов с юга на север, а не в обратном направлении. Поэтому, вероятно, заносные флоры более северных регионов включают в целом больше видов флоры лесостепной зоны Тульской области, чем более южные, в пределах умеренных широт обеих полушарий.

4. Тропические флоры, как и следовало ожидать, бедны

анализируемыми видами. Во флоре Балеарских островов их отмечено 8, района Бабитонга Бей (Бразилия) – 8, Гавайских островов – 7, Дун Вэлли (северо-западные Гималаи, Индия) – 6. Исключение составляет заносная флора Мексики, которая включает 72 вида природной флоры Тульской области.

Нами не обнаружено ни одного вида, общего для всех сравниваемых флор. Наибольшее количество флор, в которых имеются общие виды – 12. Причем в 12 флорах обнаружен только один общий вид – *Trifolium hybridum* L., в 11 флорах 3 вида: *Brassica nigra* (L.) Koch, *Melilotus albus* Medik., *Anthemis cotula* L., в 10 флорах 4 вида: *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Thlaspi arvense* L., *Conium maculatum* L., *Cichorium intybus* L., в 9 флорах – 4 вида: *Rumex crispus* L., *Sisymbrium officinale* (L.) Scop., *Anthemis arvensis* L., *Senecio vulgaris* L., в 8 флорах 14 общих видов: *Dactylis glomerata* L., *Populus nigra* L., *Lychnis chalconica* L., *Scleranthus annuus* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Trifolium pratense* L., *T. repens* L., *Erodium cicutarium* (L.) L'Herit., *Convolvulus arvensis* L., *Veronica arvensis* L., *Plantago major* L., *Lapsana communis* L., *Taraxacum officinale* Wigg. s.l., в 7 флорах 19 общих видов, в 6 – 17, в 5 – 18, в 4 – 35, в 3 – 48, в 2 – 91, только в одной флоре встречены 173 вида, ни в одной из анализируемых заносных флор не обнаружено 578 видов.

Далее (см. таблицу 3) мы объединили данные о пространственном распространении видов природной флоры Тульской области в качестве заносных за пределами естественного ареала и исторический анализ 95 видов заносной флоры Тверской области, которые являются природными в Тульской, и провели анализ степени отсроченности инвазионной опасности этих видов для территории Тверской области.

Таблица 3. Виды природной флоры Тульской области, отмеченные в Тверской области в качестве адвентивных

| № | Степень отсроченности инвазионной опасности (в баллах) | Вид | Количество адвентивных флор, в которых присутствует вид | Способ заноса (ксенофит/эргазиофит) | Дата первого сбора/сколько лет вид присутствует во флоре | Современная степень натурализации | Динамика степеней натурализации видов за 200 лет | | | | | | | | |
|-----|--|---|---|-------------------------------------|--|-----------------------------------|--|--------------------------------|--|-----------|-----------|------------|-------------|---------------|--|
| | | | | | | | Степень натурализации не менялась | Степень натурализации менялась | | | | | | | |
| | | | | | | | | В сторону уменьшения | В сторону увеличения, на 1,2,3 ступени | | | | | | |
| | | | | | | | | | за период 0-20 лет | 21-50 лет | 51-90 лет | 91-120 лет | 121-200 лет | Более 200 лет | |
| 1. | 6 | <i>Bromopsis riparia</i> (Rehm.) Holub. | 3 | ксен. | 1979/31 | колонофит | + | | | | | | | | |
| 2. | 3 | <i>Bromus arvensis</i> L. | 4 | ксен. | 1800/210 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 3. | 8 | <i>B. mollis</i> L. | 3 | ксен. | 1854/156 | эпекофит | | | | | | | 2 | | |
| 4. | 2 | <i>Digitaria ischaemum</i> (Schreb.) Muehl. | 6 | ксен. | 1924/86 | эфемерофит | | + | | | | | | | |
| 5. | 1 | <i>Festuca vallesiaca</i> Gaud. | 1 | ксен. | 1917/93 | эфемерофит | | + | | | | | | | |
| 6. | 4 | <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers. | 1 | ксен. | 1900/110 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 7. | 4 | <i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla | 1 | ксен. | 1925/85 | колонофит | + | | | | | | | | |
| 8. | 7 | <i>Carex disticha</i> Huds. | 1 | ксен. | 2001/9 | эфемерофит | | + | | | | | | | |
| 9. | 5 | <i>Cyperus fuscus</i> L. | 1 | ксен. | 1936/74 | эфемерофит | | + | | | | | | | |
| 10. | 10 | <i>Lemna gibba</i> L. | 2 | ксен. | 1990/20 | агрио-эпекофит | | | 3 | | | | | | |
| 11. | 6 | <i>Juncus gerardii</i> Loisel | 3 | ксен. | 1987/23 | колонофит | + | | | | | | | | |
| 12. | 3 | <i>Allium rotundum</i> L. | 1 | ксен. | 1869/141 | эфемерофит | | + | | | | | | | |
| 13. | 6 | <i>Asparagus officinalis</i> L. | 8 | эрг. | 1913/97 | колонофит | + | | | | | | | | |
| 14. | 4 | <i>Lilium martagon</i> L. | 2 | эрг. | 1913/97 | колонофит | + | | | | | | | | |
| 15. | 4 | <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh. | 1 | ксен. | 1900/110 | эфемерофит | + | | | | | | | | |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|----|---|----|-----------|--------------------------|------------|---|---|--|---|--|--|---|---|
| 16. | 11 | <i>Populus nigra</i> L. | 9 | эрг. | 1800/210 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 17. | 3 | <i>Salix acutifolia</i> Willd. | 2 | эрг. | 1800/210 | колонофит | + | | | | | | | |
| 18. | 9 | <i>S. alba</i> L. | 4 | эрг. | 1800/210 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 19. | 6 | <i>Thesium arvense</i> Horvat. | 2 | ксен. | 1985/25 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 20. | 6 | <i>Aristolochia clematitis</i> L. | 2 | эрг. | 1962/48 | колонофит | + | | | | | | | |
| 21. | 6 | <i>Aconogonon alpinum</i> (All.) Schur | 2 | ксен. | 1979/31 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 22. | 10 | <i>Atriplex sagittata</i> Borkh. | 7 | ксен. | 1973/37 | эпекофит | | | | 2 | | | | |
| 23. | 5 | <i>Chenopodium foliosum</i> Aschers. | 7 | ксен. | 1868/142 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 24. | 5 | <i>Ch. glaucum</i> L. | 6 | ксен. | ранее 1800/ более 200 | эпекофит | | | | | | | | 2 |
| 25. | 2 | <i>Corispermum marschalii</i> Stev. | 2 | ксен. | 1800/210 | эфемерофит | | + | | | | | | |
| 26. | 6 | <i>Dianthus borbasii</i> Vandas | 1 | эрг. | 1962/48 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 27. | 6 | <i>Gypsophila altissima</i> L. | 2 | ксен. | 1985/25 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 28. | 6 | <i>Lychnis chalconica</i> L. | 9 | эрг. | 1899/111 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 29. | 4 | <i>Alyssum desertorum</i> Stapf | 1 | ксен. | 1897/113 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 30. | 2 | <i>Brassica campestris</i> L. | 5 | ксен. | 1850/160 | эфемерофит | | + | | | | | | |
| 31. | 4 | <i>B. nigra</i> (L.) Koch | 12 | ксен. | ранее 1800/ более 200 | эфемерофит | | + | | | | | | |
| 32. | 6 | <i>Camelina microcarpa</i> Andrz. | 7 | ксен. | 1917/93 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 33. | 3 | <i>Rorippa x armoracioides</i> (Tausch) Fuss | 2 | ксен. | 1975/35 | колонофит | + | | | | | | | |
| 34. | 6 | <i>R. austriaca</i> (Crantz.) Bess | 6 | ксен. | 1850/160 | эпекофит | | | | | | | | 2 |
| 35. | 4 | <i>Filipendula vulgaris</i> Moench | 3 | ксен. | 1900/110 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 36. | 8 | <i>Fragaria moschata</i> (Duch.) Weston | 3 | эрг. | 1993/17 | колонофит | + | | | | | | | |
| 37. | 5 | <i>Potentilla recta</i> L. | 5 | ксен. | 1900/110 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 38. | 7 | <i>Prunus spinosa</i> L. | 3 | эрг. | 2004/6 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 39. | 3 | <i>Pyrus communis</i> L. | 6 | ксен/эрг. | 1987/23 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 40. | 7 | <i>Rosa canina</i> L. | 4 | ксен/эрг. | 1978/32 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 41. | 5 | <i>R. villosa</i> L. | 2 | ксен/эрг. | 1899/111 | эпекофит | | | | | | | 2 | |
| 42. | 4 | <i>Sanguisorba officinalis</i> L. | 1 | ксен. | 1900/110 | колонофит | + | | | | | | | |

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|---|---|---|------------|--------------------------|------------|---|--|--|---|---|--|---|---|---|
| 43. | 4 | <i>Astragalus austriacus</i> Jacq. | 1 | ксен. | 1917/93 | колонофит | + | | | | | | | | |
| 44. | 6 | <i>A. cicer</i> L. | 2 | ксен. | 1978/32 | колонофит | + | | | | | | | | |
| 45. | 3 | <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova | 1 | ксен./эрг. | 1879/131 | колонофит | | | | | | | 1 | | |
| 46. | 6 | <i>Chrysaspus campestris</i> (Schreb.) Desv. | 6 | ксен. | 1974/36 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 47. | 8 | <i>Lathyrus tuberosus</i> L. | 5 | ксен. | 1952/58 | эпекофит | | | | | 2 | | | | |
| 48. | 7 | <i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall. | 8 | ксен. | 1784/226 | эпекофит | | | | | | | | 3 | |
| 49. | 6 | <i>Coronilla varia</i> L. | 3 | ксен. | 1979/31 | колонофит | + | | | | | | | | |
| 50. | 6 | <i>Vicia tenuifolia</i> Roth. | 1 | ксен. | 1989/21 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 51. | 6 | <i>Euphorbia uralensis</i> Fisch. ex Link. | 1 | ксен. | 1978/32 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 52. | 7 | <i>Euonymus europaea</i> L. | 2 | эрг. | 1980/30 | колонофит | | | | 1 | | | | | |
| 53. | 6 | <i>Acer campestre</i> L. | 3 | эрг. | 1988/22 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 54. | 3 | <i>A. tataricum</i> L. | 2 | эрг. | 1879/131 | колонофит | | | | | | | 1 | | |
| 55. | 4 | <i>Rhamnus cathartica</i> L. | 1 | эрг. | 1856/154 | колонофит | | | | | | | 1 | | |
| 56. | 6 | <i>Lavatera thuringiaca</i> L. | 2 | ксен. | 1851/159 | эпекофит | | | | | | | 3 | | |
| 57. | 6 | <i>Viola odorata</i> L. | 8 | эрг. | 1900/110 | колонофит | + | | | | | | | | |
| 58. | 4 | <i>Chaerophyllum prescottii</i> DC. | 1 | ксен. | 1917/93 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 59. | 4 | <i>Eryngium planum</i> L. | 2 | ксен./эрг. | 1850/160 | колонофит | | | | | | | 1 | | |
| 60. | 5 | <i>Falcaria vulgaris</i> Bernh. | 3 | ксен. | 1926/84 | колонофит | | | | 1 | | | | | |
| 61. | 6 | <i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC. | 2 | ксен. | 1985/25 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 62. | 3 | <i>Cornus sanguinea</i> L. | 1 | эрг. | 1980/30 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 63. | 5 | <i>Cuscuta epilinum</i> Weihe | 5 | ксен. | 1900/110 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 64. | 4 | <i>Asperugo procumbens</i> L. | 5 | ксен. | 1850/160 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 65. | 3 | <i>Lithospermum arvense</i> L. | 4 | ксен. | ранее 1800/ более 200 | эфемерофит | + | | | | | | | | |
| 66. | 7 | <i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort. | 4 | ксен. | ранее 1800/ более 200 | эпекофит | | | | | | | | | 3 |
| 67. | 5 | <i>Myosotis sylvatica</i> Hoffm. | 5 | эрг. | 1850/160 | колонофит | | | | | | | 1 | | |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|---|--------------------------------------|----|-----------|----------|------------|---|---|--|--|--|---|---|---|
| 68. | 5 | <i>Nonea pulla</i> DC. | 3 | ксен. | 1917/93 | колонофит | | | | | | 1 | | |
| 69. | 1 | <i>Ajuga genevensis</i> L. | 1 | ксен. | 1917 | эфемерофит | | + | | | | | | |
| 70. | 7 | <i>Ballota nigra</i> L. | 6 | ксен. | 1986/24 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 71. | 6 | <i>Dracocephalum thymiflorum</i> L. | 5 | ксен. | 1800/210 | эпекофит | | | | | | | | 3 |
| 72. | 3 | <i>Lamium amplexicaule</i> L. | 8 | ксен. | 1800/210 | эфемерофит | | + | | | | | | |
| 73. | 7 | <i>Nepeta pannonica</i> L. | 1 | ксен. | 2001/9 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 74. | 5 | <i>Salvia pratensis</i> L. | 2 | ксен. | 1917/93 | колонофит | | | | | | 1 | | |
| 75. | 5 | <i>S. verticillata</i> L. | 4 | ксен. | 1850/160 | эпекофит | | | | | | | 2 | |
| 76. | 4 | <i>Thymus marschallianus</i> Willd. | 2 | ксен. | 1917/93 | колонофит | + | | | | | | | |
| 77. | 3 | <i>Verbascum densiflorum</i> Bertol. | 3 | ксен. | 1842/168 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 78. | 6 | <i>V. lychnitis</i> L. | 2 | ксен. | 1982/28 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 79. | 7 | <i>V. orientale</i> Bieb. | 1 | ксен. | 2007/3 | колонофит | + | | | | | | | |
| 80. | 5 | <i>V. phoenicium</i> L. | 3 | ксен. | 1923/87 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 81. | 4 | <i>Veronica prostrata</i> L. | 2 | ксен. | 1917/93 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 82. | 5 | <i>Achillea nobilis</i> L. | 4 | ксен. | 1917/93 | колонофит | + | | | | | | | |
| 83. | 4 | <i>Anthemis cotula</i> L. | 12 | ксен. | 1997 | эфемерофит | | + | | | | | | |
| 84. | 5 | <i>A. ruthenica</i> Bieb. | 3 | ксен. | 1929/81 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 85. | 4 | <i>Artemisia abrotanum</i> L. | 5 | эрг/ксен. | 1850/160 | колонофит | + | | | | | | | |
| 86. | 6 | <i>A. austriaca</i> Jacq. | 2 | ксен. | 1917/93 | эпекофит | | | | | | 3 | | |
| 87. | 5 | <i>A. scoparia</i> Waldst. et Kit. | 4 | ксен. | 1917/93 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 88. | 8 | <i>Carduus acanthoides</i> L. | 5 | ксен. | 1918/92 | эпекофит | | | | | | 3 | | |
| 89. | 7 | <i>C. nutans</i> L. | 6 | ксен. | 1850/160 | эпекофит | | | | | | | 3 | |
| 90. | 6 | <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. | 6 | ксен. | 1934/76 | колонофит | + | | | | | | | |
| 91. | 8 | <i>Echinops sphaerocephalus</i> L. | 4 | ксен. | 2006/4 | колонофит | + | | | | | | | |
| 92. | 6 | <i>Onopordum acanthium</i> L. | 8 | ксен. | 1900/110 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 93. | 3 | <i>Ptarmica vulgaris</i> Hill | 2 | ксен/эрг. | 1987/23 | колонофит | + | | | | | | | |
| 94. | 3 | <i>Tragopogon dubius</i> Scop. | 3 | ксен. | 1831/179 | эфемерофит | + | | | | | | | |
| 95. | 1 | <i>T. podolicus</i> (DC.) S. Nikit. | 1 | ксен. | 1971 | эфемерофит | | + | | | | | | |

Результаты следует оценивать отдельно по группе видов, изменивших степень натурализации за период нахождения в составе анализируемой заносной флоры и не изменивших ее. Если анализировать совокупность видов, изменивших степень натурализации, то, с учетом количества последовательных смен степеней натурализации и периодов времени, в течение которых это произошло, можно говорить об *очень низкой степени отсроченности инвазионной опасности* (12–13 баллов); *низкой* (9–10 баллов); *средней* (7–8 баллов); *высокой* (5–6 баллов) и *очень высокой* (4 балла и менее). Если анализируется несколько заносных флор, следует вывести средний балл и ряды баллов по каждой проанализированной флоре.

Если анализировать совокупность видов, не изменивших степень натурализации за время нахождения во флоре, то наивысший балл (10) покажет не столько низкий уровень степени отсроченности инвазионной опасности, сколько небольшой период времени, в течение которого этот вид присутствует во флоре. В этом случае вопрос можно попытаться решить с помощью анализа данных по этому виду из нескольких сопредельных заносных флор.

Виды природной флоры Тульской области, известные как заносные в Тверской, распределяются по степени отсроченности инвазионной опасности следующим образом (см. количественные данные в таблице 3): видов, уменьшивших степень натурализации за период нахождения во флоре 8 из 95, им соответствуют низкие баллы (1–4) и, следовательно, высокий и очень высокий уровень отсроченности инвазионной опасности.

Видов, не изменивших степень натурализации, всего 58. Максимально возможный балл для них – 10, однако в данном случае ни один вид не имеет 10 баллов. 8 баллов имеют 2 вида, 7 – 6 видов, 6 – 21 вид, 5 – 8 видов; 4 – 13 видов; 3 – 8 видов, 1 – 1 вид. 2 балла не имеет ни один вид. Чем более высокий балл, тем больше вид представлен в

составе анализируемых флор и тем меньше период времени, в течение которого он известен в данной флоре. Таким образом, эти баллы скорее указывают на недостаток данных и необходимость дополнительных наблюдений или включение анализа поведения вида на сопредельных территориях.

Увеличили степень натурализации за время присутствия во флоре 29 видов, из них 3 вида имеют 10 баллов. Это *Lemna gibba*, *Populus nigra*, *Atriplex sagittata*, 5 видов имеют 8 баллов, 6 – 7 баллов, 3 – 6 баллов, 8 – 5 баллов, 2 – 4 балла, 2 – 3 балла. 2 и 1 балл в этом случае исключаются.

В этой группе видов результаты могут быть точнее и, следовательно, 3–4 балла соответствуют *очень высокой степени отсроченности инвазионной опасности*. В эту категорию попадают виды, известные в немногих заносных флорах и изменившие степень натурализации на 1 ступень за большой промежуток времени. *Высокая степень* соответствует 5–6 баллам, *средняя* 7–8 баллам, *низкая* 9–11 баллам, и *очень низкая* 12–13. Таким образом, для заносной флоры Тверской области по отношению к природной флоре Тульской нет видов с *очень низкой степенью отсроченности инвазионной опасности*, 3 вида – с *низкой степенью*, 11 – со *средней*, 11 – с *высокой* и 4 вида – с *очень высокой*.

Следует отметить, что при использовании такой методики целесообразно проводить повторный анализ данных с учетом накопившихся изменений раз в 10 лет. Нам представляется также важным сравнение поведения вида по указанным параметрам а) в заносных флорах регионов, относительно близко расположенных к природному ареалу вида и б) в мировых заносных флорах. На наш взгляд, это позволит более детально оценить перспективы поведения вида в случае его заноса на большие расстояния от границ природного ареала.

Заключение

Мы отдаем отчет в том, что на этом этапе необходимо провести математическую обработку результатов анализа, так как балльная оценка обладает целым рядом недостатков. Это, мы надеемся, будет сделано в ходе нашей дальнейшей работы.

Следует отметить, что в большинстве работ по инвазионной экологии растений предлагается вывести совокупность признаков или правил, согласно которым вид можно отнести к потенциально инвазионно-опасным. Мы считаем, что функциональный подход к решению этой проблемы существенно лучше. Основными недостатками его являются скудность и низкая стандартизованность данных о видовом составе и динамике заносных флор мира. Однако, учитывая очевидный прогресс в этой области в последнее время, можно ожидать, что организация направленных исследований может иметь перспективы.

Благодарности

Автор выражает особую признательность за обсуждение материалов статьи и ценные рекомендации С.Р. Майорову, а также рецензентам работы.

Литература

Баркалов В.Ю., Таран А.А. Список видов сосудистых растений острова Сахалин (Электронный документ) // 2008 // (<http://www.biosoil.ru/files/00000309.pdf>) Проверено: 21.11.2010.

Бармин Н.А. Адвентивная флора Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 356 с.

Крылов А.В. Адвентивный компонент флоры Калужской области: динамика и натурализация видов: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 208 с.

Маркелова Н.Р. Динамика состава и структуры адвентивной флоры тверской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 282 с.

Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика

состава и структуры. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2009. 473 с.

Хорун Л.В. Адвентивная флора Тульской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 368 с.

Хорун Л.В., Захаров В.Г., Соколов Д.Д. Количественная оценка динамики адвентивной флоры (на примере Тульской области) // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67, № 4. С. 298–310.

Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Щербаков А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области. Тула: Гриф и К, 2008. 274 с.

An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland // CABI Bioscience Switzerland Centre report to the Swiss Agency for Environment, Forests and Landscapes / Ed. R. Wittenberg. Delemont, 2005. 416 p.

Anastasiu P., Negrean G. Alien vascular plants in Dobrogea (Romania) and their impact on different types of habitats. // Plant, fungal and habitat diversity investigation and conservation: Proceedings of IV BBC. Sofia, 2006. P. 590–596.

Balogh L., Dancza I., Király G. Actual list of neophytes in Hungary and their classification according to their success // Biological invasions in Hungary. Invasive plants / Eds. B. Mihaly, Z. Botta-Dukát. Budapest, 2004. P. 61–92.

Berger J. Z. Vascular flora of the Babitonga Bay Region (Santa Catarina, Brazil): Diversity and origins (Электронный документ) // 2008 // (http://www.opus.ub.uni-erlangen.de/opus/voltexte/2008/1017/pdf/ZifferBerger_Dissertation.pdf) Проверено 15.11.2010.

Čakstina I., Daukste, R., Klavinš A., Šenina A. List of alien plants in Latvia (Электронный документ) // Latvian Alien Species Database. 2008. // (<http://www.latvijasdaba.lv/>). Проверено 15.11.2010.

Caley P., Groves R.H., Barker R. Estimating the invasion success of introduced plants // Diversity and Distributions. 2008. 14. P. 196–203.

- Castro S.A., Figueroa J.A., Muñoz-Schick M., Jaksic F.M. Minimum residence time, biogeographical origin and life cycle as determinants of the geographical extent of naturalized plants in continental Chile // *Diversity and Distributions*. 2005. 11. P. 183–191. Appendix S1. Checklist of 428 naturalized plants in continental Chile (Электронный документ) // (<http://www.blackwellpublishing.com/products/journals/suppmat/DDI/DDI145/DDI145smhtm>). Проверено 15.11.2010.
- Celesti-Grapow L., Alessandrini A., Arrigoni P.V. et al. Inventory of the non-native flora of Italy // *Plant Biosystems*. 2009. V. 143, № 2. P. 386–430.
- Domingues de Almeida J., Freitas, H. Exotic naturalized flora of continental Portugal – a reassessment // *Botanica Complutensis*. 2006. 30. P. 117–30.
- Gojdičová E., Cvachová A., Karasová E. Zoznam nepovodných, invázných a expanzivných cievnatých rastlín Slovenska 2 [List of non-native, invasive and expansive vascular plants of Slovakia 2] // *Ochrana Prirody*. 2002. 21. P. 39–58.
- Kil J.H., Shim K.C., Park S.H. et al. Distributions of Naturalized Alien Plants in South Korea // *Weed Technology*. 2004. V. 18, № 3. P. 1493–1495.
- Mahon D.J. Canterbury naturalised vascular plant checklist (Электронный документ) // 2007 // (<http://www.doc.govt.nz/upload/documents/conservation/threats-and-impacts/weeds/canterbury-naturalised-plants.pdf>). Проверено 15.09.2009.
- Mito T., Uesugi T. Invasive alien species in Japan: the status quo and the new regulation for prevention of their adverse effects // *Global Environmental Research*. 2004. V. 8, № 2. P. 171–191.
- Mosyakin S.L., Yavorska O.G. The Nonnative Flora of the Kiev (Kyiv) Urban Area Ukraine: A Checklist and Brief Analysis (Электронный журнал) // *Urban Habitats*. 2002. I. № I. ISSN 1541-7115. P. 45–65. // (<http://www.urbanhabitats.org>). Publ. Online December 24, 2002. Проверено 24.05.2009.
- Negi P.S., Hajra P.K. Alien flora of Doon Valley, Northwest Himalaya // *Current Science*. 2007. V. 92, № 7. P. 968–979.
- Pak Hyong Son, Ju Il Yop, Kang Chol Gyu, Choe Su Shol. Inventory and Impact Assessment of Alien Plants in DPR Korea. Juche: Foreign Book Publishing House., 2009. 134 p.
- Pyšek P., Sádlo J., Mandák B. Catalogue of alien plants of Czech Republic // *Preslia*. 2002. 74. P. 97–186.
- Reynolds Sylvia G.P. A catalogue of alien plants in Ireland // *Occasional Papers*. 2002. № 14. 414 p.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Dane Panetta F. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and Distributions*. 2000. 7. P. 93–107.
- Sanz Elorza M., Dana E., Sobrino E. Checklist of invasive alien plants in Spain (Iberian Peninsula and Balearic Islands) // *Lazaroa*. 2001. 22. P. 121–131.
- Schroeder F.G. Zur Klassifizierung der Anthropophoren // *Vegetatio*. 1969. V. 16, № 5–6. P. 225–238.
- Silva L., Pinto N., Press B., Rumsey F., Carine M., Henderson S., Sjögren E. List of vascular plants (Pteridiophyta and Spermatophyta) // A list of the terrestrial fauna (Mollusca and Arthropoda) and flora (Bryophyta, Pteridiophyta and Spermatophyta) from the Azores / Eds. P.A.V. Borges, R. Cunha, R. Gabriel, A.F. Martins, A. Silva, V. Vieira. Direcção Regional do Ambiente and Universidade dos Açores, Horta, Angra do Heroísmo and Ponta Delgada, 2005. P. 131–156.
- Staples G.W., Herbst D., Imada K.T. Survey of Invasive or Potentially Invasive Cultivated Plants in Hawai'i // *Bishop Museum Occasional Papers*. 2000. № 65. 15. 35 p.
- Vilaginés A.T., Larrucea J.R. Flora Alóctona de las Islas Baleares (Электронный документ) // 2005 // (<http://www.tesisenred.net/bitstream/handle/10803/9371/temb1de1.pdf?sequence=1>). Проверено 17.06.2011.
- Villaseñor J.L., Espinosa-García F.J. The alien flowering plants of Mexico // *Diversity and Distributions*. 2004. 10. P. 113–123.

ON POSSIBILITIES OF DETERMINATION OF INVASION THREAT DELAY DEGREE OF ALIEN PLANT SPECIES

© 2011 Khoroon L.V.

L.N. Tolstoy Tula State Pedagogical University,
Tula, 300026, Russia, khoroon@mail.ru

The data analysis results allowing revelation the degree of invasion threat delay of alien plant species by their presence in drift floras of world regions and historical dynamics of naturalization degree of these species are given.

Key words: invasive species, naturalization degree, drift flora, natural flora, natural range, secondary range.

ВЛИЯНИЕ *DREISSENA POLYMORPHA* И *DREISSENA BUGENSIS* НА СТРУКТУРУ ЗООБЕНТОСА ВЕРХНИХ ПЛЕСОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2011 Яковлева А.В., Яковлев В.А.

Казанский (Приволжский) федеральный университет,
ул. Кремлевская, 18, 420008, Казань, Россия; d.bugensis@mail.ru

Поступила в редакцию 02.09.2010

Дрейссениды (*Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis*) – наиболее массовые виды в сообществах донных макробеспозвоночных в Куйбышевском водохранилище. Основываясь на результатах исследования (1998–2008 гг.) зообентоса верхних плесов водохранилища, дается сравнительный анализ состава и количественных показателей бентосных сообществ в зависимости от вклада двух видов дрейссенид в общую биомассу зообентоса. Показано, что суммарное число таксонов беспозвоночных уменьшается по мере роста вклада дрейссенид в количественные показатели сообществ, особенно в консорциях *D. bugensis*. Однако максимальные величины среднего числа видов на одну пробу, индекса разнообразия Шеннона выявлены в совместных поселениях обоих видов дрейссенид. Указаны беспозвоночные, приуроченные к их консорциям. По сравнению с *D. bugensis* консорции *D. polymorpha* более благоприятны для других беспозвоночных.

Ключевые слова: дрейссениды, зообентос, консорции, структура, Куйбышевское водохранилище.

Из пяти чужеродных видов моллюсков, встречающихся в верхних плесах Куйбышевского водохранилища, лишь три стали массовыми ((*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena bugensis* (Andrussov, 1847) и брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828)) [Яковлева, 2010; Яковлева, Яковлев, 2010]. Моллюск *D. polymorpha* встречался ранее в большом количестве в Волге и Каме [Державин, 1910; Бенинг, 1924; Курбангалиева, 1938; и др.]. Вторым видом впервые был обнаружен в низовье Куйбышевского водохранилища в 1992 г. [Антонов, 1993]. Он тогда существенно уступал по распространению и количеству *D. polymorpha*, составляя лишь 5–15% его численности. В 2001 г. в Волжском плесе были обнаружены массовые совместные поселения *D. bugensis* и *D.*

polymorpha [Калайда, 2003]. Численности двух видов тогда были почти сопоставимы *D. polymorpha* [Степанова и др., 2004]. Однако, начиная с середины прошлого десятилетия, численность и биомасса *D. polymorpha* стали устойчиво убывать. Напротив, показатели *D. bugensis* возросли [Яковлева, 2010].

После вселения в водоемы дрейссениды в благоприятных условиях обычно становятся доминирующими компонентами донных сообществ [Львова, 1977; Каратаев, 1983; Ляшенко, Харченко, 1988; Дрейссена ..., 1994; Протасов, 1994; и др.]. Они образуют друзы толщиной до 15 см [Харченко, Протасов, 1981; Дрейссена ..., 1994; и др.]. Будучи мощными собирателями-фильтраторами [Львова и др., 1980; Дрейссена ..., 1994; Burlakova et al., 2005; и др.], дрейссениды осаждают

огромное количество органического вещества из толщи воды, и выделяемые ими аглотинаты и фекалии становятся источниками пищи для бентосных и других организмов [Greenwood et al., 2001; Щербина, 2008а, 2008б, 2009; и др.], избирательно заселяющих друзы, которые также представляют собой убежище от хищников [Протасов, 1994; Щербина, 2009; и др.].

Цель работы – выявить зависимости состава и количественных показателей донных беспозвоночных от вида и количественных показателей популяций дрейссенид в зообентосе верховий Куйбышевского водохранилища.

Материал и методы

Материалом для настоящего сообщения послужили пробы зообентоса, собранные в 1998–2008 гг. в верхней части Куйбышевского водохранилища в пределах Республики Татарстан (Волжский, Камский, Волго-Камский и Тетюшенский плесы). Всего было отобрано 205 количественных проб зообентоса с использованием дночерпателей, а также 124 качественные пробы, собранные на прибрежных мелководьях с помощью ручного сачка или ручного сбора. Приводится сырая масса беспозвоночных. В большинстве случаев таксономический анализ выполняли до видового уровня или группы видов (хирономиды), до рода или семейства (ряд семейств двукрылых и круглые черви).

Применительно к сообществам водных беспозвоночных, А.А. Протасов [2006, 2008] сообщества, в которых доминирование моллюска *D. polymorpha* составляет 50% и более, рассматривает как «сообщества дрейссены», а Г.Х. Щербина [2008б, 2009], не уточняя количественные показатели дрейссенид, – «биоценозы дрейссенид». Специфические сообщества макрозообентоса, где доля одного или другого вида моллюска или совместно превышает 50% суммарной биомассы, мы сочли целесообразным

выделить как «консорции». Следует отметить, что консорции рассматриваются как совокупность видов, связанных пищевыми и прочими связями с видом-доминантом или эдификатором [Беклемишев, 1951; Раменский, 1952; Мазинг и др., 1966; по Федоров, Гильманов, 1980]. При меньшем количестве дрейссенид или в их отсутствие в пробах в работе используются термины «сообщество» или «зообентос».

Средние значения выбранных биологических показателей приведены с их стандартными ошибками. Для оценки достоверности различий между ними использовали пакет дисперсионного анализа ANOVA (Tukey's HSD тест). Перед этим данные преобразовывали, применяя функцию $\text{Log}_{10}(x+1)$. Использовали корреляционный анализ Спирмена.

Результаты исследования

Особенности распределения и количественных показателей популяций двух видов дрейссенид. Максимальная численность *D. polymorpha* обычно наблюдается на заиленных песках, пустых раковинах крупных моллюсков и плотных илах. Моллюск *D. bugensis* многочислен на заиленных песках, каменистых грунтах и илах. Численность и биомасса обоих видов, особенно *D. bugensis*, резко возрастают в глубинной зоне > 15 м [Яковлева, 2010]. Оба вида дрейссенид встречаются в пробах как вместе, так и раздельно. Их совместное обитание отмечено для 26.3% дночерпательных проб. Моллюск *D. polymorpha* встречается в пробах чаще, чем второй вид (54.1 и 31.7% соответственно). Общий вклад обоих видов в суммарную численность зообентоса рассматриваемой части водохранилища составляет в среднем 51.1%, в биомассу – 67.0%. Максимальный вклад *D. polymorpha* в пробах достигает 85.0% суммарной численности и 99.9% суммарной биомассы донных сообществ, второго вида – 84.9 и 99.3%.

Однако *D. polymorpha* существенно уступает второму виду по обилию (средняя численность и биомасса *D. polymorpha* равны 341 ± 68 экз/м² и 160.3 ± 56.2 г/м², *D. bugensis* – 980 ± 277 экз/м² и 320.7 ± 97.2 г/м² соответственно). Максимальная численность *D. polymorpha* (11920 экз/м²) отмечена в Свяжском заливе (сентябрь 2006 г.), а биомасса (8242.0 г/м²) – в Камском плесе (сентябрь 2000 г.). Эти же величины для *D. bugensis* составляли 37800 экз/м² (июль 2007 г., около 40 км выше Казани) и 9790.5 г/м² (октябрь 2000 г., район н.п. Камское Устье) соответственно.

Выявлен положительный коэффициент корреляции ($p < 0.008$) между численностью и биомассой двух видов дрейссенид. Однако обнаружилось некоторые различия в соотношениях между величинами их показателей. Так, численность и биомасса *D. polymorpha* закономерно увеличиваются по мере возрастания этих показателей у *D. bugensis*. Максимальная биомасса *D. bugensis* наблюдается в сообществах, в которых она у *D. polymorpha* находится в пределах 0–10%; минимальные величины выявлены при значениях >50% или в отсутствие другого вида (рис. 1).

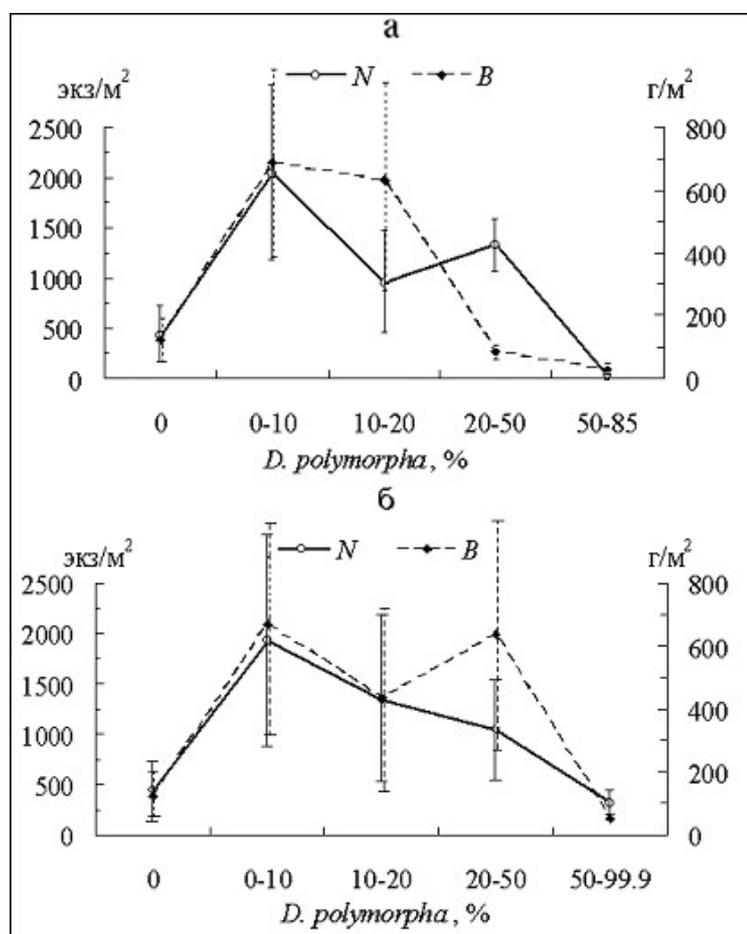


Рис. 1. Зависимость численности и биомассы *D. bugensis* при различном вкладе *D. polymorpha* в общую численность (а) и биомассу (б) зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища (вертикальные линии – стандартные ошибки средней арифметической; сплошные линии – численности, пунктирная – биомассы).

Состав и количественные показатели консорциев дрейссенид. В консорциях дрейссенид обнаружены как аборигенные, так и инвазионные виды (*Hypnia invalida*, *Caspiobdella fadejewi*,

Monodacna colorata, *Lithoglyphus naticoides*, *Pseudocuma cercarioides*, *Cheliocorophium curvispinum*, *Ch. sowinskyi*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus abbreviatus*, *P. crassus*,

P. obessus, *P. sarsi*, *Stenogammarus dzjubani*). Причем, в консорциях обоих видов дрейссенид выявлено 13 инвазионных видов, в таковых *D. bugensis* и *D. polymorpha* 10 и 9 видов соответственно. Однако с учетом и аборигенных видов максимальное число таксонов отмечены для сообществ, где дрейссениды отсутствуют (табл. 1). Минимальное суммарное количество

таксонов наблюдается в консорциях дрейссенид, особенно *D. bugensis*. Если в них совместно встречаются оба вида, разнообразие повышается. В то же время средние значения числа таксонов в пробе, индекса разнообразия Шеннона, биомассы и средней массы тела беспозвоночных выше в сообществах, где присутствуют дрейссениды (табл. 2).

Таблица 1. Количество таксонов беспозвоночных в консорциях дрейссенид и в зообентосе при их отсутствии

| Группа | <i>D. polymorpha</i> | <i>D. bugensis</i> | Оба вида | Без дрейссенид |
|--------------|----------------------|--------------------|----------|----------------|
| Polychaeta | 2 | 1 | 2 | 2 |
| Oligochaeta | 7 | 6 | 11 | 17 |
| Hirudinea | 3 | 4 | 6 | 5 |
| Gastropoda | 4 | 5 | 7 | 10 |
| Bivalvia* | 13 | 5 | 17 | 17 |
| Crustacea | 7 | 6 | 9 | 11 |
| Chironomidae | 10 | 4 | 15 | 30 |
| Прочие | 5 | 6 | 10 | 26 |
| Всего | 51 | 37 | 77 | 118 |

* – Здесь и в табл. 2–5 – без учета показателей дрейссенид.

Таблица 2. Среднее число таксонов на одну пробу, индекс Шеннона (H), численность (N), биомасса (B), средняя масса тела организмов (W) в сообществах с дрейссенидами и без них

| Показатель | С дрейссенидами | Без дрейссенид |
|--------------------------|-----------------|----------------|
| Таксон/проба | 9.8±0.4 | 6.1±0.3 |
| H , бит/экз | 2.3±0.1 | 1.9±0.1 |
| N , экз/м ² | 1337±114* | 1193±182 |
| B , г/м ² | 337.5±72.7* | 94.5±30.8 |
| W , мг | 884.1±359.4* | 103.4±30.3 |

Наиболее часто встречающиеся таксоны в консорциях и в зообентосе без них показаны в виде рядов по порядку убывания (до 30% частоты встречаемости):

Консорции *D. polymorpha*:
Pisidium spp. (44.0%) > *Limnodrilus hoffmeisteri* (43.8%) = *L. naticoides* (43.8%) > *Obesogammarus obesus* (37.5%) *Erpobdella octoculata* = *Ch. curvispinum* (31.3%);

Консорции *D. bugensis*:
D. haemobaphes = *L. naticoides* (61.5%) > *H. invalida* (38.5%) > *Viviparus viviparus* = *Pisidium* spp. (30.8%);

Консорции обоих видов дрейссенид: *L. naticoides* (47.1%) *Pisidium* spp. (44.0%) > *Ch. curvispinum* = *H. invalida* (35.3%) > *V. viviparus* = *L. hoffmeisteri* (32.4%);

Без дрейссенид (зообентос):
Chironomus spp. (75.8%) > *Pisidium* spp. (50.0%) > *Procladius* spp. (32.1%).

Выявились положительные коэффициенты корреляции между численностью *D. polymorpha* и такими показателями разнообразия сообществ, как число таксонов в пробе ($p < 0.001$) и индекс Шеннона ($p < 0.008$). Близкие по величине положительные коэффициенты установлены и с биомассой *D. polymorpha*. Напротив, для показателей *D. bugensis* характерны отрицательные корреляционные коэффициенты ($p < 0.05$) с численностью и биомассой других таксонов беспозвоночных. Максимальные величины разнообразия,

биомассы и средней массы тела беспозвоночных характерны для сообществ с минимальным вкладом дрейссенид в количественные показатели ($< 50\%$ биомассы). Наиболее низкие величины характерны для консорций *D. bugensis*, где, за исключением средней биомассы, все показатели были меньше, чем у *D. polymorpha* (табл. 3). За исключением суммарной численности беспозвоночных (без учета дрейссенид) выявлены достоверные различия (*ANOVA*, $p < 0.04$) для всех других показателей.

Таблица 3. Среднее число таксонов на одну пробу, индекс Шеннона, численность (N), биомасса (B), масса тела (W) беспозвоночных в поселениях с различным вкладом (%) дрейссенид в общую биомассу

| Показатель | Дрейссениды | | |
|----------------------------|---------------|-------------|------------|
| | < 10 | 10.1–50 | > 50 |
| Таксон/проба | 10.4±0.8 | 9.0±0.7 | 8.1±0.6 |
| H , бит/экз | 2.6±0.1 | 3.0±0.1 | 1.8±0.1 |
| N , экз/м ² * | 1448±236 | 1258±218 | 1151±163 |
| B , г/м ² * | 489.5±145.4 | 537.3±172.5 | 85.8±25.4 |
| W , мг* | 2412.3±1043.6 | 858.0±365.4 | 100.4±35.3 |
| <i>D. polymorpha</i> | | | |
| Таксон/проба | 9.2±0.7 | 12.0±0.7 | 9.2±0.8 |
| H , бит/экз | 2.2±0.2 | 2.7±0.1 | 2.3±0.2 |
| N , экз/м ² * | 1304±210 | 1559±205 | 1163±182 |
| B , г/м ² * | 428.0±114.7 | 469.7±150.6 | 63.3±16.8 |
| W , мг* | 1953.0±364.2 | 595.9±326.1 | 148.2±72.3 |
| <i>D. bugensis</i> | | | |
| Таксон/проба | 12.9±1.1 | 9.9±1.0 | 5.9±0.7 |
| H , бит/экз | 2.9±0.1 | 2.4±0.1 | 1.1±0.2 |
| N , экз/м ² * | 1224±128 | 1185±195 | 1011±285 |
| B , г/м ² * | 484.6±151.8 | 278.3±84.4 | 72.7±42.5 |
| W , мг* | 388.2±131.7 | 334.6±100.3 | 48.0±22.7 |

Сравнение показателей ряда групп беспозвоночных в зависимости от вклада дрейссенид в суммарную биомассу сообществ показало, что у пиявок, брюхоногих моллюсков в целом наблюдается увеличение их численности и биомассы по мере возрастания доли *D. polymorpha* до 50%, и затем уменьшение с дальнейшим ростом этого показателя моллюска.

Явный рост обилия в сообществе с *D. bugensis* наблюдается лишь у ракообразных. Причем в другах последнего вида численность и биомасса большей части систематических групп были меньше, чем в таковых *D. polymorpha*. Особенно это заметно на примере хирономид (табл. 4, 5).

Таблица 4. Средняя численность и биомасса основных таксонов зообентоса при различном вкладе (%) *D. polymorpha* в общую биомассу зообентоса

| Таксон/группа | 0.1–10 | 10.1–50 | > 50 |
|---------------|---------------------------------|------------|-----------|
| | Численность, экз/м ² | | |
| Polychaeta | 47±23 | 49±16 | 44±28 |
| Oligochaeta | 312±76 | 299±59 | 269±60 |
| Hirudinea | 36±9 | 72±11 | 37±11 |
| Bivalvia* | 181±33 | 272±82 | 154±50 |
| Gastropoda | 272±54 | 330±64 | 182±84 |
| Crustacea | 227±108 | 332±70 | 280±104 |
| Chironomidae | 223±73 | 183±42 | 192±50 |
| | Биомасса, г/м ² | | |
| Polychaeta | 0.2±0.1 | 0.4±0.1 | 0.3±0.2 |
| Oligochaeta | 10.2±5.8 | 0.9±0.2 | 1.2±0.4 |
| Hirudinea | 0.6±0.2 | 1.1±0.2 | 0.6±0.2 |
| Bivalvia* | 327.8±108.0 | 251.6±73.1 | 16.5±11.4 |
| Gastropoda | 90.9±29.2 | 207.2±93.2 | 34.7±13.4 |
| Crustacea | 1.6±0.7 | 3.1±0.8 | 2.9±1.5 |
| Chironomidae | 1.4±0.5 | 0.7±0.1 | 5.3±3.0 |

Таблица 5. Средняя численность и биомасса основных таксономических групп при различном вкладе (%) *D. bugensis* в биомассу зообентоса

| Таксон/группа | 0–10 | 10.1–50 | > 50 |
|---------------|---------------------------------|------------|-----------|
| | Численность, экз/м ² | | |
| Polychaeta | 24±13 | 87±42 | 49±19 |
| Oligochaeta | 233±51 | 267±95 | 44±15 |
| Hirudinea | 750±14 | 42±12 | 29±13 |
| Bivalvia* | 206±35 | 89±21 | 21±7 |
| Gastropoda | 215±102 | 175±59 | 340±93 |
| Crustacea | 134±39 | 358±138 | 601±213 |
| Chironomidae | 201±34 | 165±52 | 26±8 |
| | Биомасса, г/м ² | | |
| Polychaeta | 0.1±0.1 | 0.6±0.3 | 0.4±0.2 |
| Oligochaeta | 4.3±3.2 | 0.7±0.4 | 0.2±0.1 |
| Hirudinea | 1.2±0.2 | 0.8±0.3 | 0.7±0.3 |
| Bivalvia* | 312.7±122.0 | 177.1±70.3 | 49.1±30.3 |
| Gastropoda | 164.2±46.1 | 90.6±30.1 | 17.3±8.2 |
| Crustacea | 1.5±0.5 | 4.3±2.1 | 4.9±1.7 |
| Chironomidae | 0.9±0.2 | 2.2±1.2 | 0.2±0.1 |

Достоверные ($p < 0.01$) положительные корреляционные связи выявлены между численностью *D. polymorpha* и численностью Hirudinea, Viviparus, Sphaeriidae, Unio, Corophiidae, Gammaridae и моллюска *L. naticoides*. Подобные связи ($p < 0.01$) между численностью *D. bugensis* обнаружены лишь для Hirudinea, Viviparus и Gammaridae. Отрицательные

коэффициенты корреляции между численностью Oligochaeta, Chironomidae были наибольшими с численностью *D. bugensis*.

За исключением *H. invalida*, *L. hoffmeisteri*, личинок родов *Chironomus* и *Procladius*, средняя численность и биомасса ряда обычных в консорциях таксонов больше, чем в сообществах без дрейссенид (0%). Например, средняя

численность *Ch. sowinskyi*, *Isochaetides newaensis* и *V. viviparus* в консорциях

дрейссенид выше в 33, 11 и 9 раз соответственно (табл. 6).

Таблица 6. Средняя численность (N) и биомасса (B) некоторых таксонов беспозвоночных в консорциях дрейссенид и без них

| Таксон | Консорции дрейссенид | | Без дрейссенид | |
|------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------------|------------------------|
| | N , экз/м ² | B , г/м ² | N , экз/м ² | B , г/м ² |
| <i>H. invalida</i> | 49±12 | 0.7±0.4 | 64±14 | 0.1±0.07 |
| <i>I. newaensis</i> | 45±17 | 0.09±0.04 | 4±2 | 0.04±0.02 |
| <i>L. hoffmeisteri</i> | 104±27 | 0.6±0.2 | 179±48 | 3.1±2.2 |
| <i>L. naticoides</i> | 242±41 | 14.4±5.3 | 73±22 | 6.8±3.7 |
| <i>V. viviparus</i> | 44±10 | 107.9±44.3 | 5±3 | 9.5±6.9 |
| <i>Pisidium</i> spp. | 109±57 | 0.8±0.4 | 58±30 | 0.7±0.4 |
| <i>Ch. curvispinum</i> | 61±14 | 0.2±0.04 | 27±16 | 0.1±0.1 |
| <i>Ch. sowinskyi</i> | 67±35 | 0.1±0.08 | 2±1 | 0.01±0.003 |
| <i>D. haemobaphes</i> | 82±29 | 1.4±0.5 | 7±4 | 0.1±0.07 |
| <i>Chironomus</i> spp. | 38±17 | 1.5±1.0 | 199±96 | 8.0±4.0 |
| <i>Procladius</i> spp. | 48±16 | 0.08±0.02 | 85±31 | 0.3±0.1 |

Суммарная численность вселенцев возрастает с ростом вклада дрейссенид, в общую биомассу сообществ. Однако

биомасса вселенцев минимальна в консорциях дрейссенид, когда их вклад в суммарную биомассу превышает 50%.

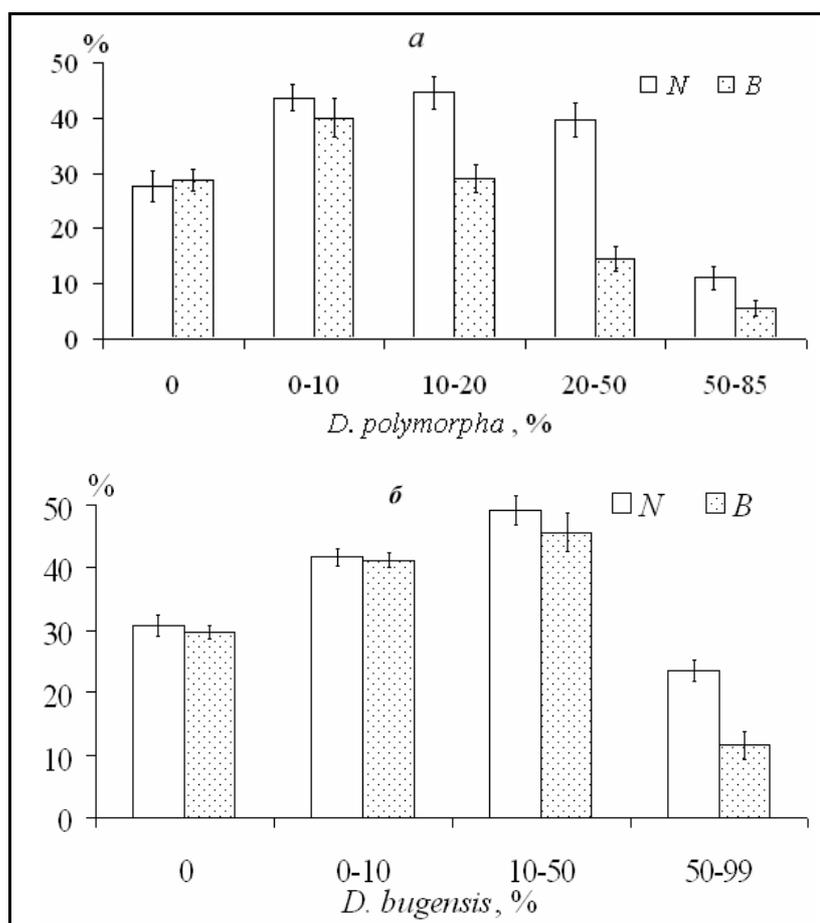


Рис. 2. Средняя относительная (%) численность (N) и биомасса (B) бентосных вселенцев (без учета дрейссенид) в сообществах с различным вкладом *D. polymorpha* (а) и *D. bugensis* (б) в суммарную численность зообентоса.

Дрейссениды формируют основу трофической группы фитодетритофагов-фильтраторов. В сообществах, где дрейссениды отсутствуют, возрастают

показатели других представителей этой группы, в основном за счет аборигенных видов (табл. 7).

Таблица 7. Трофическая структура зообентоса в верхних плесах Куйбышевского водохранилища (биомасса, %)

| Группа | <i>D. polymorpha</i> | <i>D. bugensis</i> | Дрейссениды отсутствуют |
|-------------------------------|----------------------|--------------------|-------------------------|
| Фитодетритофаги-собиратели | 0.1 | 0.08 | 13.7 |
| Фитодетритофаги-фильтраторы | 99.9 | 99.9 | 78.2 |
| Детритофаги-глотатели | 0.01 | < 0.01 | 6.3 |
| Всеядные собиратели-хвататели | < 0.01 | < 0.001 | 0.3 |
| Хищники активные хвататели | 0.01 | < 0.01 | 1.5 |
| Паразиты | 0 | < 0.01 | < 0.01 |

Обсуждение результатов

Основу зообентоса русловых участков Куйбышевского водохранилища в первые годы его существования образовывали личинки хирономид, на долю которых приходилось тогда до 50% суммарной биомассы, не превышавшей тогда 18 г/м² [Куйбышевское ..., 1983]. Затем наблюдался рост показателей олигохет семейства Tubificidae. Местами обнаруживались колонии *D. polymorpha* [Курбангалиева, 1966]. В середине 1970-х гг. половина биомассы в Волжском плесе приходилась также на тубифицид, около 40% – на моллюсков семейства Sphaeridae [Куйбышевское ..., 1983]. В последующие годы дрейссена продолжала активно заселять подходящие субстраты и образовывать колонии. Например, в Свяжском заливе Волжского плеса ее плотность достигала 4900 экз/м² [Зиганшина, 1989]. С появлением *D. bugensis* наметилось убывание количественных показателей первого вида. Как показано [Яковлева, 2010], с 2000 по 2008 г. численность моллюска в верхних плесах водохранилища сократилась на 10%, а биомасса – на 40%. Напротив, эти показатели у *D. bugensis* возросли в 5.5 и 2.5 раза соответственно. Дрейссениды стали наиболее массовыми видами в донных сообществах водохранилища.

Оба вида дрейссенид могут обитать раздельно, на что указывает их совместная встреча лишь в четверти всех дночерпательных проб. В то же время лишь в совместных колониях достигается их массовое развитие. Из этого можно заключить, что, по-видимому, оба вида требовательны к одинаковым условиям среды обитания и, несмотря на возможную конкуренцию как фильтраторов между собой, они находят благоприятные условия при их сосуществовании. Возможность этого показана и для других водоемов. Например, в водоемоохладителе Чернобыльской АЭС из 16 отобранных из совместных колоний проб, лишь в одной не была обнаружена *D. polymorpha* [Протасов, 2008]. Численность и биомасса *D. bugensis* в них превышали показатели *D. polymorpha* примерно в 3 раза. По данным за 2000 и 2003 гг. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на долю *D. bugensis* приходилось более 95% общей численности и биомассы дрейссенид, а в Угличском их количество было почти сопоставимо [Щербина, 2009].

В целом в присутствии дрейссенид разнообразие и количественные показатели беспозвоночных в целом растут. В колониях *D. polymorpha* обнаружено примерно в 3 раза больше

видов беспозвоночных, чем на беззубках *Anadonta cygnea* [Dombrovskii, 2009]. Полученные нами результаты также позволяют заключить, что в целом в консорциях дрейссенид рассматриваемого участка Куйбышевского водохранилища создаются более благоприятные условия для других обитателей. Об этом свидетельствуют более высокие значения показателей разнообразия, такие как число таксонов на одну пробу, индекс Шеннона, а также более высокие величины биомассы и средней массы тела беспозвоночных при совместном обитании двух видов дрейссенид. Как показано для 1985 г. [Зиганшина, 1989], в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища среди пустых и живых раковин *D. polymorpha* было выявлено 20 видов и форм (личинок хирономид – 9, моллюсков – 4, пиявок и гаммарид – по 2). На долю доминировавшей пиявки *Helobdella stagnalis* приходилось 48% суммарной биомассы сообществ (без учета дрейссены). Этот показатель у гаммарид достигал 18%. Очень высокая численность и биомасса также были отмечены для хирономиды *Dicrotendipes* гр. *nervosus*. Судя по нашим результатам, лишь моллюски рода *Pisidium*, *L. naticoides*, *V. viviparus*, олигохета *I. newaensis*, амфиподы *Ch. sowinskyi*, *D. haetobaphes* и *Ch. curvispinum* характеризуются более высокими значениями численности и биомассы в консорциях дрейссенид. Доказано [Kobak, Zytkowicz, 2007], что бокоплав *D. haetobaphes* предпочитает живые раковины *D. polymorpha*, чем другие типы субстратов.

Однако, когда биомасса дрейссенид превышает 50% суммарной биомассы всех обитателей, то есть в консорциях дрейссенид, показатели всех систематических групп (за исключением ракообразных) сокращаются. Численность вселенцев возрастает с ростом вклада дрейссенид в общую биомассу сообществ. Однако биомасса вселенцев максимальна лишь в сообществах, где доля дрейссенид незначительна (0–10%

суммарной биомассы). Этот факт можно объяснить, как уже отмечалось выше, увеличением в консорциях дрейссенид численности ракообразных, отличающихся более мелкими размерами тела по сравнению с моллюсками-вселенцами.

Известно, что фильтраторы, такие как перловицы и дрейссениды находятся в конкурентных отношениях. В рассматриваемой нами части водохранилища численность и биомасса перловицы *U. pictorum* больше в консорциях дрейссенид, чем без них. Показано [Shloesser et al., 1998], что повышенная гибель перловиц в р. Дейтройт (США) наблюдалась через 4–6 лет после вселения двух видов дрейссенид. С учетом того, что *D. polymorpha* обитала еще в р. Волге, а второй вид проник в верхнюю часть Куйбышевского водохранилища вероятно в конце 1990-х гг., можно предположить, что сформировался определенный баланс между численностью популяций дрейссенид и перловиц.

Таким образом, специфические сообщества, формируемые совместно с дрейссенидами, явно отличаются от сообществ, где дрейссениды отсутствуют. Основные признаки сообществ с дрейссенидами – высокая численность и биомасса их обитателей, доминирование чужеродных видов (ракообразных и ряда моллюсков), резкое уменьшение роли аборигенных видов, за исключением пиявок, ряда видов двустворчатых моллюсков и личинок хирономид и т. д. В то же время в консорциях дрейссенид разнообразие, численность и биомасса других видов уменьшаются. Судя по большему числу выявленных таксонов и по специфике распределения количественных показателей таксономических групп, консорции *D. polymorpha* более благоприятны для остальных их обитателей.

На примере *D. polymorpha* показано [Дрейссена ..., 1994], что этот вид способен формировать

специфические по составу сообщества макробеспозвоночных, в которых присутствуют представители олигохет, полихет, моллюсков и некоторые виды хирономид. Все же особую избирательность друз дрейссены как среды обитания показывают ракообразные вселенцы, среди которых в наибольшей степени выделяются *D. haemobaphes*, *Ch. curvispinum*, и *P. pectinata*.

В то же время, обнаружилось, что в целом друзы *D. bugensis* сравнительно менее благоприятный биотоп по сравнению с таковым *D. polymorpha*. В основе этого, скорее всего, лежит большое число факторов. Возможно, наиболее существенными являются трофические условия, а именно, количество и питательная ценность продуктов выделения моллюсков. Так, по результатам экспериментальных исследований с различной концентрацией хлореллы показано [Щербина, 2009], что при низкой концентрации водоросли скорость фильтрации *D.*

bugensis достоверно превышает таковую *D. polymorpha*. Показано [Соколова, 1973; Спиридонова, 1976; Львова и др., 1980; по: Алексеевнина, Гореликова, 1988; Львова, 1977], что агглютинаты *D. polymorpha* имеют довольно высокую калорийность (0.6 ккал/г) и активно используются личинками хирономид, остракодами и дафниями. Это позволяет предположить, что по сравнению с *D. bugensis* продукты жизнедеятельности *D. polymorpha* могут быть качественно более ценными пищевыми ресурсами для других обитателей колоний.

Во-вторых, в консорциях *D. bugensis* относительно часто (61.5%) встречается бокоплав *D. haemobaphes*. В консорциях *D. polymorpha* он редок (12.5%), а без дрейссенид он единичен. Возможно, причина заключается в том, что этот бокоплав, отличающийся от других бокоплавов более крупными размерами раковины (длина тела – 7.3 ± 0.2 мм; 2–17 мм), предпочитает консорции *D. bugensis* – более крупного по сравнению с другим видом, как это видно в табл. 8.

Таблица 8. Средняя, минимальная и максимальная длина (*L*), высота (*H*), ширина (*B*) раковины и масса тела (*W*) дрейссенид в верхних плесах Куйбышевского водохранилища (в скобках – мин. и макс. значения)

| Вид | <i>L</i> , мм | <i>H</i> , мм | <i>B</i> , мм | <i>W</i> , мг |
|----------------------|----------------------------|-------------------------|---------------------------|------------------------------|
| <i>D. polymorpha</i> | 8.1 ± 0.2 (1–30) | 4.2 ± 0.1 (1–13) | 3.6 ± 0.1 (0.5–16) | 156.4 ± 11.9 (1–3060) |
| <i>D. bugensis</i> | 12.7 ± 0.2 (1.5–31) | 8.2 ± 0.2 (1–19) | 5.9 ± 0.2 (0.5–18) | 425.4 ± 17.9 (1–5080) |

Раковины живых *D. bugensis*, а также пустые раковины моллюска, вероятно, более благоприятны для крупного бокоплава в качестве убежища. Для других видов ракообразных со сравнительно меньшими размерами тела, этот фактор может не иметь такого значения; они встречаются часто и в консорциях *D. polymorpha*. Предпочтение бокоплавом *D. haemobaphes* раковин живых моллюсков по сравнению с другими типами субстратов (пустые раковины дрейссенид, камни и пластинка) также доказано в

лабораторных экспериментах [Kobak, Żytkowicz, 2007].

Показано [Devin et al., 2003; Алексеевнина, Истомина, 2008; и др.], что *Ch. curvispinum* часто встречается в консорциях *D. polymorpha*. Раковины моллюска представляют собой удобный субстрат для строительства трубок корофиума. На примере одной из рек США показано, что в консорциях дрейссенид биомасса бокоплавов возросла в 3 раза [Greenwood et al., 2001].

Воздействие дрейссенид на трофическую структуру сообществ макробеспозвоночных изучено хорошо. Так, на примере Белорусского оз. Богинское показано [Burlakova et al., 2005], что после массового развития *D. polymorpha* доля собирателей в суммарной биомассе зообентоса повысилась до 83.3%, а показатели большинства других трофических групп уменьшились. Наряду с этим наблюдалось значительное сокращение роли аборигенных видов. Возрастание количества собирателей обусловлено обилием их комовых ресурсов за счет осаждаемого дрейссенидами ОВ из толщи воды. Усиление роли собирателей и уменьшение таковой аборигенных фильтраторов показано для ряда озер Белоруссии [Дрейссена..., 1994; Burlakova et al., 2005]. Уменьшение биомассы аборигенных фильтраторов объясняют вытеснением их *D. polymorpha* – одним из наиболее эффективных фильтраторов. После вселения *D. polymorpha* количество личинок хирономид, питающихся фильтрационным способом, обычно сокращается [Дрейссена..., 1994].

Выводы

1. Заселив обширные площади дна верховий Куйбышевского водохранилища, дрейссениды – наиболее массовые виды макрозообентоса, – стали мощным средообразующим фактором, определяющим структуру специфических сообществ – консорциев, в которых представлены как аборигенные, так и инвазионные виды.

2. Количество таксонов беспозвоночных в сообществах последовательно уменьшается в ряду: дрейссениды отсутствуют, доля дрейссенид < 50% суммарной биомассы зообентоса, в консорциях, формируемых *D. bugensis* (> 50% биомассы).

3. Из аборигенных видов чаще других в консорциях дрейссенид встречаются моллюски рода *Pisidium*, реже малощетинковый червь *Limnodrilus hoffmeisteri*, пиявка

Erpobdella octoculata и моллюск *Viviparus viviparus*; из инвазионных видов – моллюск *Lithoglyphus naticoides*, многощетинковый червь *Hypania invalida*, ракообразные *Cheliocorophium curvispinum*, *Dikerogammarus haemobaphes* и *Obesogammarus obesus*.

4. За исключением ракообразных, количественные показатели большинства систематических групп беспозвоночных возрастают до достижения доли дрейссенид 50% общей биомассы; в консорциях они минимальны.

5. По сравнению с консорциями *Dreissena bugensis* таковые *Dreissena polymorpha*, возможно, более благоприятны для других беспозвоночных.

Литература

Алексеевнина М.А., Гореликова Н.М. Зообентос // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Изд-во Иркутск. Гос. ун-та, 1988. С. 65–97.

Алексеевнина М.С., Истомина А.М. Роль дрейссены в бентофауне Среднекамских водохранилищ // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы I-й Междунар. школы-конф. Борок: ООО Ярославский печатный двор, 2008. С. 52–54.

Антонов П.И. О вселении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. докл. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.

Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Саратов, 1924. 398 с.

Державин А. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги. 1910. 26 с.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*): Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 239 с.

Зиганшина Р.К. Макрозообентос // Изучение основных компонентов водной экосистемы верхней части Куйбышевского водохранилища. Казань: 1989. С. 53–66.

- Калайда М.Л. Современная роль видов-вселенцев Понто-Каспийского комплекса в экосистеме Куйбышевского водохранилища // *Материалы российско-американского симп. по инвазийным видам*. Борок: ИБВВ РАН, 2003. С. 165–173.
- Каратаев А.Ю. Экология *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в макрозообентосе водоема-охладителя тепловой электростанции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1983. 19 с.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
- Курбангалиева Х.М. Бентос Аракчинского затона // *Ученые записки Казанского гос. ун-та*. Казань: Татполиграф, 1938. Т. 98, кн. 8. С. 1–94.
- Курбангалиева Х.М. Данные по зообентосу Куйбышевского водохранилища // *Наблюдения над формированием фауны Куйбышевского водохранилища: Ученые записки Казанского гос. ун-та*. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1966. Т. 123, кн. 7. С. 34–53.
- Львова А.А. Экология *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 22 с.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоемов // *Бентос Учинского водохранилища*. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Ляшенко А.В., Харченко Т.А. Структурно-функциональная характеристика поселений дрейссены в связи с участием в формировании качества воды в канале // *Гидробиол. журн.* 1988. 24. 2. С. 44–51.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Науков. думка, 1994. 308 с.
- Протасов А.А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // *Сибирский экологический журнал*. 2006. Т. 13, № 1. С. 97–103.
- Протасов А.А. Из опыта исследований популяций и сообществ дрейссены // *Дрейссениды: эволюция, систематика, экология*. Ярославль: ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 9–23.
- Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос, бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во АН РТ, 2004. 228 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
- Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах // *Гидробиол. журн.* 1981. Т. 17, № 14. С. 15–20.
- Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо-Запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // *Дрейссениды: эволюция, систематика, экология*. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008а. С. 23–43.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) // *Биол. внутр. вод*. 2008б. 4. С. 72–80.
- Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2009. 468 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // *Российский журнал биол. инвазий*. 2010. № 2. С. 97–111.
- Яковлева А.В. Фауна, особенности распространения и размерно-весовые характеристики бентосных вселенцев в верхней части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 22 с.

- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Functional changes in benthic freshwater communities after *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion and consequences for filtration // The Comparative Roles of Suspension Feeders in Ecosystems. 2005. Springer. P. 263–275.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N., Moreteau J.C. Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale // Archiv für Hydrobiologie. 2003. Vol. 158, № 1. P. 43–56.
- Dombrovskii K.O. Role of Bivalve Mollusks in Formation of Aquatic Invertebrate Consortia in the Littoral Zone of an Artificial Eutrophic Lake (Домбровский К.О. Роль двустворчатых моллюсков). 2009. 40.2. P. 116–120.
- Greenwood K.S., Thorp J.H., Summers R.B., Guelda D.L. Effects of an exotic bivalve mollusc on benthic invertebrates and food quality in the Ohio River // Hydrobiologia. 2001. Vol. 462. P. 169–172.
- Kobak J., Żytkowicz J. Preferences of invasive Ponto-Caspian European gammarids for zebra mussel (*Dreissena polymorpha*, Bivalvia) shell habit // Hydrobiologia. 2007. Vol. 589. P. 43–54.
- Shloesser D.W., Kovalak W. P., Longton G. D. et al. Impact of Zebra and Quagga Mussels (*Dreissena* spp.) on Freshwater Unionids (Bivalvia: Unionidae) in the Detroit River of the Great Lakes // Am. Midl. Nat. 1998. Vol. 140. P. 299–313.

IMPACT OF *DREISSENA POLYMORPHA* AND *DREISSENA BUGENSIS* ON ZOOBENTHOS STRUCTURE IN THE UPPER REACHES OF THE KUYBYSHEV WATER RESERVOIR, RUSSIA

© 2011 Yakovleva A.V., Yakovlev V.A.

Kazan State University, Kremlevskaya St., 18, 420008, Kazan, Russia,
d.bugensis@mail.ru

Two dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) are the most mass benthic species in the Kuybyshev Water Reservoir. Based on results of research (1998–2008) of zoobenthos of the upper reaches of the reservoir, the comparative analysis of the structure and quantity indices of benthic communities depending on their contribution to the total biomass is given. It is shown that the total number of invertebrate taxa decreases following the increase of dreissenid mussel biomass, especially in consortiums of *D. bugensis*. However, the maximal value of the species average number per one grab sample, and Schannon's diversity index were revealed in communities where the both species of dreissenids were present. The species preferring or avoiding these consortiums are specified. Compared to *D. bugensis* consortiums of *D. polymorpha* are more favorable for other invertebrates.

Key words: dreissenids, zoobenthos, consortiums, structure, Kuybishev Water Reservoir.