

ОСОБЕННОСТИ ИНВАЗИЙ МАКРОФИТОВ В ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ СРЕДНЕГО ПРИДНЕПРОВЬЯ (УКРАИНА)

© 2020 Зуб Л.Н.*, Прокопук М.С.**

Институт эволюционной экологии Национальной академии наук Украины, Киев, 03143, Украина
e-mail: *lesyazub2@gmail.com; **maryanaprokopuk406@gmail.com

Поступила в редакцию 01.08.2019. После доработки 18.02.2020. Принята к публикации 25.02.2020.

Представлены результаты исследований особенностей инвазий чужеродных видов макрофитов в гидросеть среднего течения р. Днепр, которые в настоящее время стали заметной составляющей зарослевой зоны этих водных экосистем. Установлены региональные особенности экологии, биотопической приуроченности и эколого-ценотической стратегии чужеродных видов.

Ключевые слова: чужеродные виды, макрофиты, Среднее Приднестровье.

Введение

Водные пути, благодаря сетевой структуре коммуникаций, азональности, определённой однородности экологических условий и повсеместной трансформации, являются удобными инвазионными коридорами. Основным путём проникновения чужеродных гидробионтов из Черноморско-Каспийского региона в Западную Европу и Балтийское море и наоборот служит Центральноевропейский миграционный коридор [Vij de Vaate et al., 2002; Ketelaars, 2004; Panov et al., 2009], проходящий по бассейнам рек Днепр, Припять и Висла. Этот путь в составе меридионального Днепроовского и широтного Полесского экокоридоров полностью пересекает Украину с запада на восток и с севера на юг. Вследствие этого только за последние 20–30 лет в водные экосистемы страны проникло более 100 чужеродных видов гидробионтов [Жукинский и др., 2008]. И если инвазиям беспозвоночных и рыб посвящён целый ряд научных публикаций, то вопросы исследования видов-вселенцев высших водных растений, путей их расселения и региональных особенностей стратегии поведения остаются недостаточно изученными.

В центральной части Днепроовского миграционного коридора находится Среднее Приднестровье – историко-географический регион, объединяющий долину р. Днепр в админи-

стративных границах Киевской и Черкасской областей (по: [Чопик и др., 1998]). Регион характеризуется длительным хозяйственным освоением территории, что вызвало существенную антропогенную трансформацию биоты. Её проявлениями являются процессы синантропизации и адвентизации растительного покрова [Протопопова и др., 2014]. В регионе расположен ряд крупных городских агломераций (города Киев, Черкассы, Кременчуг), которые также можно рассматривать как источники фитоинвазий [Протопопова и др., 2014]. Все водные биотопы Среднего Приднестровья на современном этапе характеризуются определённой степенью трансформации и гемеробности (например, р. Днепр здесь представлена каскадом из трёх водохранилищ: Киевского, Каневского и Кременчугского, а многочисленные малые реки также зарегулированы). Именно эти факторы и определяют биотическое многообразие высших водных растений, заселяющих мелководья, вызывая превалирование эвритопных видов, выпадение целого ряда стенотопных и появление нового, чужеродного компонента.

Материалы и методика

В основу работы положены результаты полевых исследований, выполненных в течение 2013–2018 гг. на водных объектах гидросети

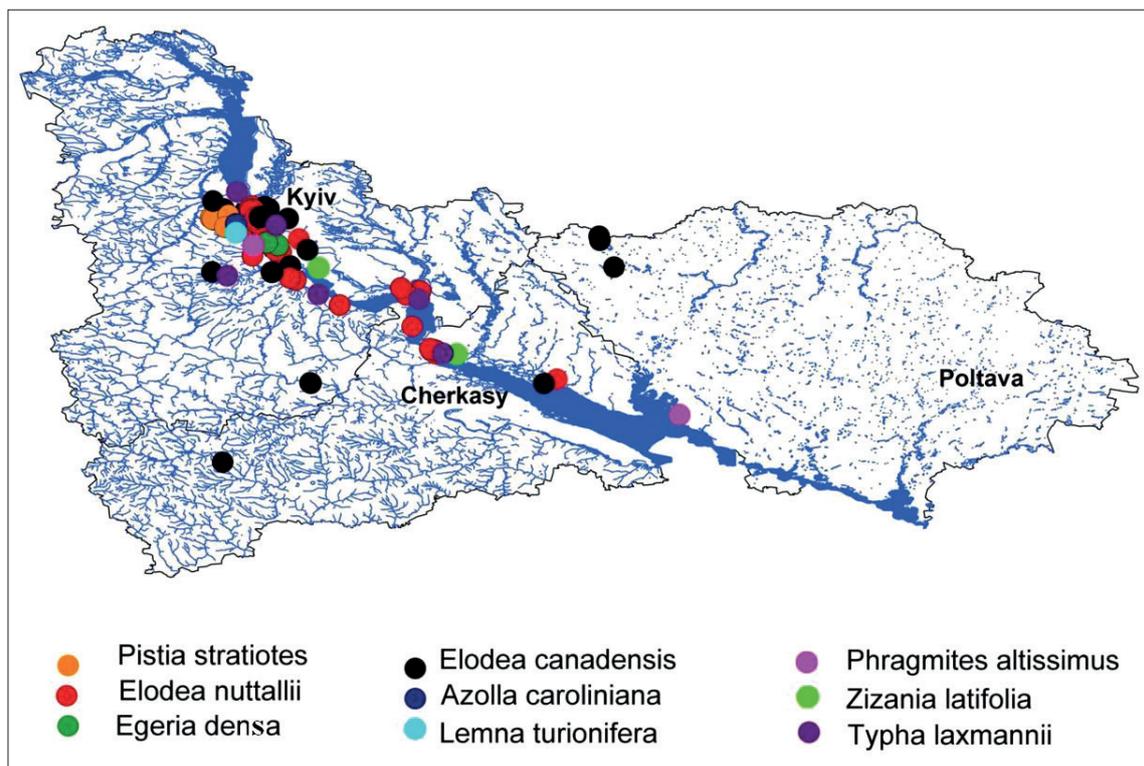


Рис. 1. Распространение чужеродных видов макрофитов в водоёмах Среднего Приднепровья.

Среднего Днепра. Исследованиями были охвачены 70 водоёмов в черте г. Киева и его окрестностях, два водохранилища на р. Днепр (Каневское и Кременчугское), 4 водохранилища на р. Рось (Белоцерковское верхнее, Богуславское, Стеблевское и Корсунь-Шевченковское), а также 20 малых рек. В 68 водоёмах были обнаружены локалитеты чужеродных видов макрофитов (рис. 1).

Исследования проведены по общепринятым в гидробиологии методикам [Катанская, 1981; Щербаков, 2003]. Растительность описывалась с указанием процента общего проективного покрытия водоёма, а также проективного покрытия почвы (ПП) каждого вида. Флора макрофитов рассматривалась в объёме, принятом В.М. Катанской: изучались гидрофиты (собственно настоящие водные растения) и гелофиты (прибрежно-водные или воздушно-водные растения). Виды гидрофиты и гидро-мезофиты, произрастающие в зоне уреза воды или временного затопления, не рассматривались. Изучение чужеродных видов базировалось на общей методике полевых исследований видов-антропофитов [Бурда, 2011]. С целью анализа некоторых показателей экологиче-

ских условий биотопов колориметрическим методом (DR/890 Colorimeter) определялось содержание биогенных элементов (NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-}) в приповерхностном горизонте воды, поскольку все изученные биотопы были мелководны. Пробы воды отбирались в период максимального развития высшей водной растительности (июль-август).

Результаты исследований и их обсуждение

В настоящее время в пресноводных водоёмах и водотоках Украины зарегистрировано 19 видов чужеродных макрофитов (табл. 1) [Протопопова и др., 2014; Дубина и др., 2017], что составляет около 12% общего флористического списка высших водных растений Украины. Из них 7 видов макрофитов – совсем недавние вселенцы – со времени их первых находок прошло не более 10–15 лет [Бялт, Орлова, 2003; Чорна и др., 2006; Багацька, 2007; Єна, 2008; Лушпа, 2009; Борсукевич, 2010; Карпова, Клепеч, 2013; Орлов, Якушенко, 2013].

Чужеродные виды макрофитов сегодня являются заметной частью флоры высших водных растений Среднего Днепра, составляя почти 15% общего флористического списка.

Таблица 1. Чужеродные макрофиты Украины

Вид	Распространение			
	Украина		Среднее Приднeпровье	
	XX в.	XXI в.	XX в.	XXI в.
1. <i>Acorus calamus</i> L.	+	+	+	+
2. <i>Azolla caroliniana</i> Willd.	+	+	–	+
3. <i>Azolla filiculoides</i> Lam.	+	+	–	–
4. <i>Caulinia graminea</i> (Delile) Tzvelev	–	+	–	–
5. <i>Egeria densa</i> Planch.	–	+	–	+
6. <i>Elatine hungarica</i> Moesz	+	+	–	–
7. <i>Elodea canadensis</i> Michx.	+	+	+	+
8. <i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) H. St. John.	–	+	–	+
9. <i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr	–	+	–	–
10. <i>Lemna minuscula</i> Hertner	+	+	–	–
11. <i>Lemna turionifera</i> Landolt.	–	+	–	+
12. <i>Monochoria korsakowii</i> Regel et Maak	+	+	–	–
13. <i>Phragmites altissimus</i> (Benth.) Nabile	–	+	–	+
14. <i>Pistia stratiotes</i> L.	–	+	–	+
15. <i>Sagittaria latifolia</i> (Engelm.) J.G.Smith	+	+	–	–
16. <i>Sagittaria platyphylla</i> (Engelm.) J.G.Smith	+	+	–	–
17. <i>Typha laxmannii</i> Lepech.	+	+	–	+
18. <i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf	+	+	+	+
19. <i>Vallisneria spiralis</i> L.	+	+	+	+

За последние 15–20 лет их видовое разнообразие выросло почти втрое (с 4 видов, которые отмечались для региональных флористических списков [Зеров, 1949; Корелякова, 1977; Корелякова, Горбик, 1989; Чопик и др., 1998] для середины-конца прошлого века, до 11 – на современном этапе [Прокопук, 2015]. Это такие

виды, как *Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, *Egeria densa*, *Vallisneria spiralis*, *Pistia stratiotes*, *Lemna turionifera*, *Azolla caroliniana*, *Phragmites altissimus*, *Zizania latifolia*, *Typha laxmannii*, *Acorus calamus*. Все виды (за исключением *Acorus calamus*) являются неофитами (табл. 2). Только один вид *Zizania latifolia* был специально

Таблица 2. Основные характеристики чужеродных видов макрофитов Среднего Приднeпровья

Вид	Время занесения	Способ занесения	Степень распространения, баллы*
<i>Acorus calamus</i>	археофит (XVI в.)	эргазиофит	2
<i>Azolla caroliniana</i>	эунеофит (2015)	ксенофит	1
<i>Egeria densa</i>	эунеофит (2004)	ксенофит	2
<i>Elodea canadensis</i>	неофит (1898)	ксенофит	3
<i>Elodea nuttallii</i>	эунеофит (2004)	ксенофит	3
<i>Lemna turionifera</i>	эунеофит (2014)	ксенофит	1
<i>Phragmites altissimus</i>	эунеофит (2011)	ксенофит	2
<i>Pistia stratiotes</i>	эунеофит (2006)	ксенофит	2
<i>Typha laxmannii</i>	эунеофит (1980-е)	ксенофит	3
<i>Vallisneria spiralis</i>	эунеофит (1970-е)	ксенофит	2
<i>Zizania latifolia</i>	эунеофит (1970-е)	эргазиофит	2

* Баллы: 1 – единичные находки, 2 – вид редкий, 3 – вид распространённый спорадически (локально), 4 – обычный вид, 5 – массовый вид.

интродуцирован с фитомелиоративной целью, остальные – появились в результате случайной интродукции. Семь видов – настоящие водные растения (гидрофиты). И если до недавнего времени большинство макрофитов-неофитов региона составляли североамериканские виды (*Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, *Azolla caroliniana*), то на современном этапе наблюдается активное проникновение видов более южных ареалов (*Egeria densa*, *Pistia stratiotes*).

Elodea canadensis, *Elodea nuttallii*, *Egeria densa* и *Pistia stratiotes* – виды, которые, по мнению ряда исследователей [Дубина и др., 2017], в Украине преодолели природный фитоценотический барьер и начали активную экспансию.

В условиях биотопов Среднего Приднестровья чужеродные макрофиты проявляют определённые региональные популяционные и фитоценотические особенности. К видам, которые натурализовались в условиях Среднего Приднестровья (Naturalized plants), мы относим *Vallisneria spiralis*, *Acorus calamus*, *Zizania latifolia*. Для них не отмечается современных инвазий (виды в течение последних 50 лет не увеличивают своих количественных показателей и не появляются в новых биотопах); они хорошо натурализовались в аборигенных фитоценозах, в регионе встречаются спорадически и проявляют себя как С- и S-стратеги, колонофиты и эпекофиты (табл. 3).

К этой группе для территории Среднего Приднестровья также следует отнести *Elodea*

canadensis – вид, который здесь отмечается уже более 130 лет. С момента первых находок он широко распространился по разнообразным биотопам днепровской гидросети, становясь обычным элементом сообществ макрофитов. Однако исследования последних лет показали значительное уменьшение ценоценотической активности вида. В частности, в ряде водоёмов г. Киева элодея канадская из ценозообразователя перешла к роли спорадически встречающегося вида в сообществах макрофитов (озёра Редькино, Вербное) [Прокопук, 2014; Zub et al., 2018] или полностью исчезла (Дидоровские пруды) [Зуб, Карпова, 2013], хотя ещё 20–25 лет назад формировала в этих водоёмах значительные по площади заросли. И хотя по эколого-фитоценоценотической стратегии вид можно отнести к С-стратегам, однако он чувствителен к антропогенной эвтрофикации воды [Макрофиты..., 1993], и при усилении последней, начинает выпадать из привычных фитоценозов. Это позволяет нам сделать вывод, что *Elodea canadensis* в условиях Среднего Приднестровья находится на этапе регрессивных изменений вторичного ареала.

Как «инвазионные вселенцы» (Invasive plants) в Среднем Приднестровье следует рассматривать *Typha laxmannii*, *Phragmites altissimus*, *Elodea nuttallii*, *Egeria densa* – виды, которые здесь не только поддерживают свои популяции, но и постепенно увеличивают как свою численность, так и количество локалитетов. Все они ведут себя как С- и RS-стратеги.

Таблица 3. Региональные особенности чужеродных видов макрофитов в условиях Среднего Приднестровья

Вид	Степень натурализации	Эколого-ценоценотическая стратегия	Инвазионный статус
<i>Acorus calamus</i>	агриофит	С-стратег	Naturalized plants
<i>Azolla caroliniana</i>	эфемерофит	CR-стратег	Casual alien plants
<i>Egeria densa</i>	колонофит	CR-стратег	Invasive plants
<i>Elodea canadensis</i>	агриофит	С-стратег	Naturalized plants
<i>Elodea nuttallii</i>	агриофит	CR-стратег	Invasive plants
<i>Lemna turionifera</i>	эфемерофит	CR-стратег	Casual alien plants
<i>Phragmites altissimus</i>	агриофит	С-стратег	Invasive plants
<i>Pistia stratiotes</i>	эфемерофит	CR-стратег	Casual alien plants
<i>Typha laxmannii</i>	эпекофит	RS-стратег	Invasive plants
<i>Vallisneria spiralis</i>	эпекофит	S-стратег	Naturalized plants
<i>Zizania latifolia</i>	колонофит	С-стратег	Naturalized plants

Распространение *Phragmites altissimus* и *Typha laxmannii* в Среднем Приднепровье – пример естественного проникновения видов южного флористического комплекса в более северные регионы, вызванного строительством каскада днепровских водохранилищ. Этот процесс аналогичен вселению в более верхние участки Днепра понто-каспийских элементов водной биоты, активизацию которого наблюдали в конце прошлого века [Плигин, Емельянова, 1989; Балашов и др., 2000]. Биотопической особенностью данных видов является их приуроченность к антропогенно-нарушенным и искусственным экотопам. К примеру, *Phragmites altissimus* отдаёт предпочтение водоёмам с усиленной рекреационной или техногенной нагрузкой [Карпова, Клепец, 2013], где способен конкурировать даже с сообществами *Phragmites australis*. *Typha laxmannii* обычен в зоне подтопления дренажных каналов, на обочинах строящихся дорог, берегозащитных мелководьях водохранилищ.

Инвазионные гидрофиты (*Elodea nuttallii* и *Egeria densa*) в условиях региона характеризуются CR-стратегией и активно расширяют границы своего вторичного ареала: от нескольких локалитетов первых находок видов, начиная с 2004 г. в Среднем Приднепровье [Чорна и др., 2006; Багацька, 2007; Старовойтова, 2012], мы в последние годы зафиксировали их распространение на 42 водных объектах (рис. 2).

Egeria densa, вероятнее всего, свой путь по Среднему Приднепровью начала в районе г.

Киева с мелиоративного канала Бортнической очистительной системы, где и была обнаружена в месте его соединения с р. Днепр в 2004 г. [Багацька, 2007]. За год вид был отмечен в 3 км ниже по течению р. Днепр, где его сообщества фиксировались в течение 2005–2006 гг. Большое расстояние между первой находкой вида (каскад прудов урочища «Максимова дача», окрестности г. Севастополя [Бялт, Орлова, 2003]) и водоёмами Киева свидетельствует о независимых очагах инвазий. Следует отметить, что *Egeria densa* пока так и «не перебралась» на правый берег Днепра. Все находки, как собственные [Прокопук, 2015, 2017a], так и других исследователей [Багацька, 2007; Старовойтова, 2012], были отмечены для водоёмов Левобережного Приднепровья (табл. 4). Нашими исследованиями не подтверждено наличие *Egeria densa* в верховьях Сульского залива Кременчугского водохранилища, где вид приводился М.С. Старовойтовой [Старовойтова, 2012].

Мы наблюдали ценозы с доминированием *Egeria densa* в мелиоративных каналах и пойменных водоёмах юго-восточных окраин города (формировались плотные монодоминантные заросли (ПП 80–90%) на песчаных прибрежных мелководьях глубиной до 1.0 м). Изредка в этих сообществах с ПП 20–30% развивался *Ceratophyllum demersum* L., в целом отмечалось от 3 до 18 видов макрофитов. Вид характеризовался флуктуационным характером ценозообразования (наблюдались

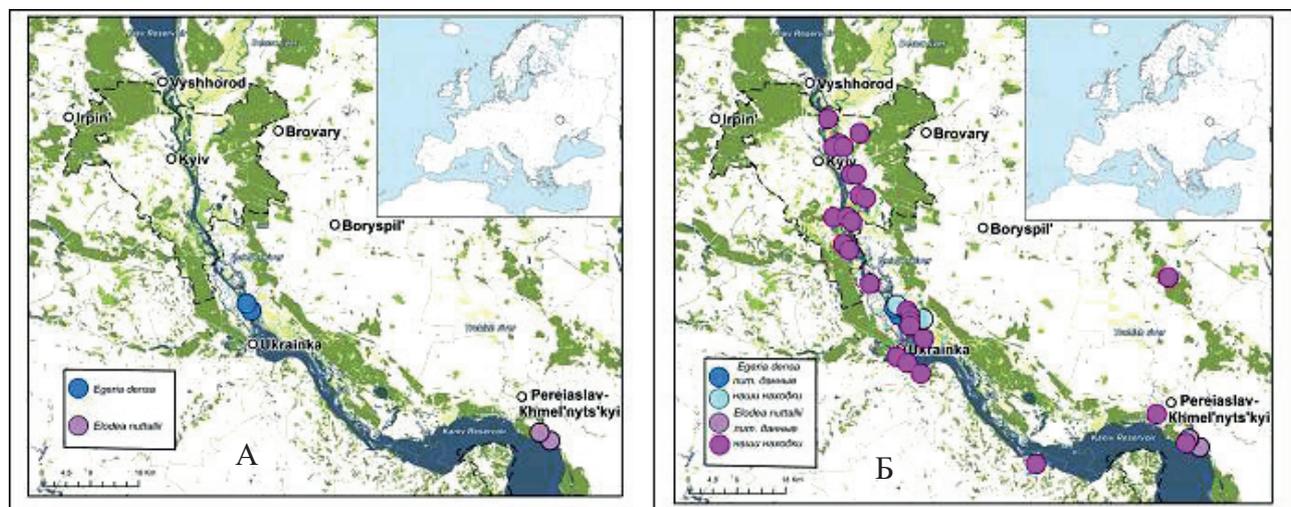


Рис. 2. Карты-схемы распространения *E. nuttallii*, *E. densa*: А) по литературным данным [Чорна, 2006; Багацька, 2007]; Б) по нашим исследованиям в Киевской обл. и г. Киеве.

Таблица 4. Исследованные локалитеты чужеродных видов макрофитов

Водные экосистемы	Присутствие, баллы*		
	<i>Egeria densa</i>	<i>Elodea canadensis</i>	<i>Elodea nuttallii</i>
Природные водотоки			
Каневское вдхр., Кийловские мелководья		1, +, 3, 4	1
р. Днепр, залив Галерный, г. Киев			r, +, 5
р. Днепр, о. Шелестов (Кременчугское вдхр.)			1, 3–5
устье р. Вита, г. Киев			1
р. Красная, Киевская обл., Обуховский р-н, с. Триполье			1, 3
р. Бобрлица, Киевская обл., Обуховский р-н, с. Халепья (урочище Коломыйщина)			2
р. Удай, Полтавская обл., сёла Леляки, Гурбинцы, Кроты, Великая Круча		1–3	
р. Рось, г. Богуслав			
р. Недра, г. Березань		3–5	4, 5
р. Бобровня			3, 5
р. Трубиж, устье, г. Переяслав-Хмельницкий			1–4
Венецианский пролив, г. Киев		3, 5	
устье р. Десенка г. Киев			r, 2, 3, 5
Каналы			
канал Бортничецкой станции аэрации, шлюз № 1	r, 4		
->- , шлюз № 2			r, +, 3, 4
->- , шлюз № 3			4, 5
->- , шлюз № 4			1, +
->- , шлюз № 5			r
канал по ул. Закревского, г. Киев		r, 2, 3	
канал вдоль Русановской набережной, г. Киев			r
декоративный канал на р. Стугна, г. Васильков		5	
Пойменные водоёмы			
оз. Вербное, г. Киев		r, 5	
оз. Редькино, г. Киев		1, 3	
оз. Минское, г. Киев		1, 4	
оз. Ярёмино, г. Киев			4
оз. Небреж, г. Киев		r	r
оз. Мартишив, г. Киев			2, 4
оз. Алмазное, г. Киев		r–3, 5	
оз. по ул. Пуховской		3, 5	
оз. Сребний Кол, г. Киев			r, 3–5
оз. Доманя, г. Киев		+	3–5
оз. Радунка, г. Киев		+	
оз. № 1, о. Труханов, р. Днепр, г. Киев		+	
оз. № 2, о. Труханов, р. Днепр, г. Киев			+
оз. Бабино, г. Киев		r	3, 4
оз. № 1 ЛЗ «Жуков остров», г. Киев		3–5	r
оз. Верхнее Выгуровское, г. Киев		3–5	r, 1–3
оз. Берёзка, окрестности г. Киева		r, 1, 5	r, 2–5
оз. Синее, г. Киев		+, 1, 2	
Пруды			
пруд в парке «Победы», г. Киев		r–3, 5	
Городской пруд, р. Коротунка, г. Киев		r	
Сапсаив пруд, р. Горенка		2	
пруд № 2, парк «Сырецкий гай», г. Киев		+, 1–3, 5	
пруд № 14, р. Нивка, г. Киев		1	
пруд в с. Буги, р. Горный Тикич		r	

* Баллы (по шкале Браун-Бланке): r – единичные экземпляры; «+» – ПП вида в ценозе <5%; 1 – 5–10%; 2 – 10–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%; 5 – >75%.

вспышки массового развития и затухания, вплоть до полного временного исчезновения из гидрофитоценоза) [Прокопук, 2017б]. В условиях региона исследований вегетация вида начинается довольно поздно: массовое развитие сообществ наблюдается в конце августа – начале сентября, когда вода прогревается выше +20 °С.

Elodea nuttallii в Среднем Приднестровье была зафиксирована в разнотипных водоёмах и водотоках придаточной системы Среднего Днестра (см. табл. 4) – в реках, заливах, пойменных водоёмах на мелководьях с глубинами 0.2–1.5 м, песчаными, илисто-песчаными донными отложениями. Наблюдались как единичные экземпляры в прибрежных наносах (р. Днестр, набережная г. Киева, побережье Каневского вдхр. в районе с. Бучак и др.), так и в виде плотных монодоминантных зарослей с ПП до 100% (реки Бобрлица, Карань, Десенка и др.). Вид предпочитает мезо-эвтрофные и эвтрофные, мало проточные биотопы. Формирует совместные ценозы (нередко – сменнодоминантные) с другими макрофитами (*Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleiden, *Lemna minor* L., *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum* L., реже – *Potamogeton perfoliatus* L.). Общее количество видов в ценозе варьирует от 3 до 16.

Обследуя локалитеты первых находок *Elodea nuttallii* в регионе (2001–2012 гг.), описанных Г.А. Чорной [Чорна и др., 2006] (залив «Куриное горло» Каневское вдхр.), мы подтвердили современное распространение вида. Для 4 точек, указанных М.С. Старовойтовой [Старовойтова, 2012] для Сульского залива Кременчугского вдхр., современное произрастание нами не подтверждено.

Для 29 водоёмов такие находки сделаны впервые. Мы видим чёткую тенденцию продвижения *Elodea nuttallii* вверх по Днестру (см. рис. 1), самые «высокие» точки распространения вида зафиксированы нами в устье р. Десны. Ожидаем в ближайшие годы его продвижения в деснянскую гидрологическую сеть, а также в верховья Киевского вдхр. Эвриотопность вида, его происхождение из региона с умеренным климатом, скорость современного распространения по водным объектам Среднего Приднестровья дают нам основание

рассматривать *Elodea nuttallii* как вид виолентно-эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии (CR-стратег), проявляющий себя как инвазийный.

Благодаря особенностям эколого-ценотической стратегии к натурализации в природные экосистемы Среднего Приднестровья способны все виды элодей. *Egeria densa*, которая пока проявляет себя как колонофит (популяция вида не вышла за пределы места своего вселения, однако возобновляется), в условиях современных изменений климата также имеет довольно значительные инвазионные возможности.

В Среднем Приднестровье биотопические предпочтения *Elodea nuttallii*, как и *Elodea canadensis*, находятся в пределах мезотрофных и мезо-эвтрофных вод. Как высокая концентрация соединений азота, так и избыток фосфора фосфатов выступали лимитирующим фактором для развития ценопопуляций данных видов (рис. 3). Для *Egeria densa* как условия пессимума можно рассматривать уменьшение содержания биогенов (в первую очередь, азотсодержащих). Но и *Egeria densa*, и *Elodea nuttallii*, экспансия которых по гидросети Украины началась совсем недавно, отличаются, в сравнении с *Elodea canadensis*, более широкой экологической валентностью относительно содержания в воде биогенов.

Как уже отмечалось, *Elodea nuttallii*, как и *Elodea canadensis*, в Среднем Приднестровье распространены в водных экосистемах всех гидрологических типов (природные водотоки, каналы, пойменные водоёмы) и трофических групп. Но, если наиболее продуктивные ценозы *Elodea canadensis* формировались в условиях лотических биотопов (каналы, реже – реки) и пойменных водоёмов, сохранивших естественный гидрологический режим (до 0.50 кг/м² сухой фитомассы), формирование высокопродуктивных ценопопуляций *Elodea nuttallii* (до 1.0 кг/м²) отмечено в изолированных эвтрофных водоёмах, утративших гидрологическую связь с основной рекой. В Европе ценопопуляции вида с самой стабильной фитомассой (достигает 0.3 кг/м²) отмечены в реках и заливах [Pot, Heerdt, 2009]. Подтвердился известный факт о том, что рост *Elodea nuttallii* стимулируется избытком азота [Dendene et al., 1993], однако при условии значительного

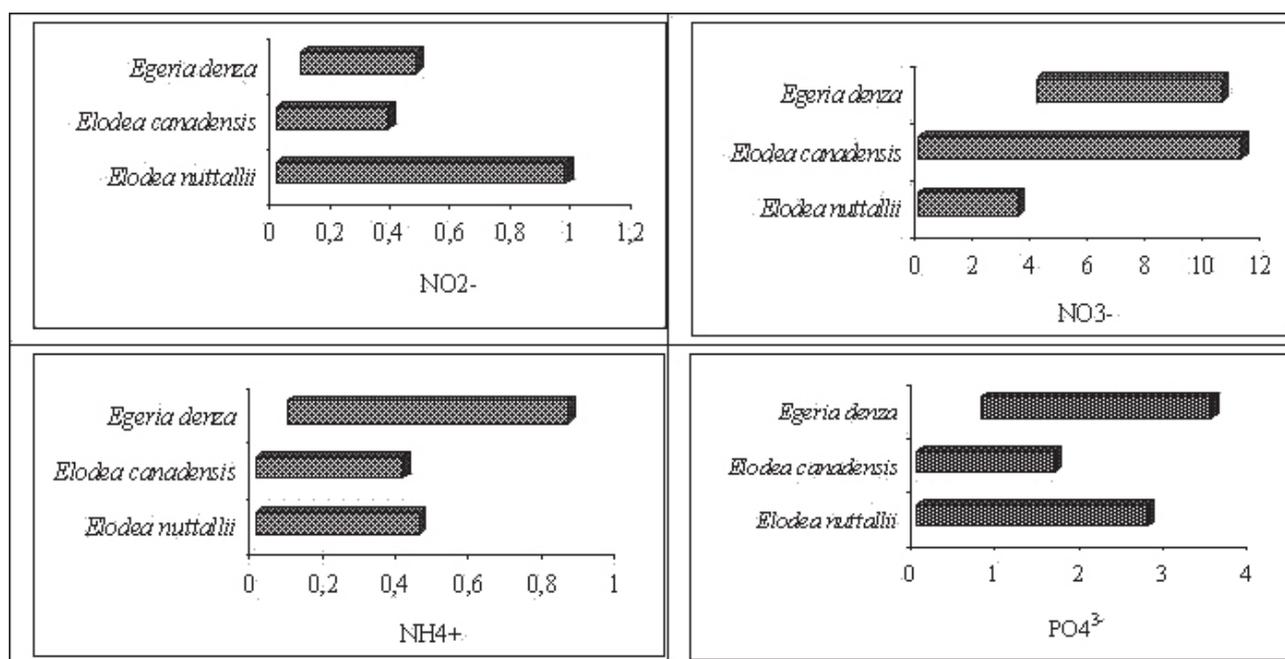


Рис. 3. Диапазоны распространения чужеродных видов гидрофитов по градиентам содержания в воде биогенов.

антропогенного эвтрофирования (до уровней гипертрофных, полисапробных вод), её сообщества разреживались до ПП 5% и, соответственно, падали продукционные показатели ценопопуляции. Самые низкие показатели фитомассы *Elodea canadensis* отмечены для небольших парковых прудов и городских мелиоративных каналов (0.17 кг/м²).

Корреляционный анализ зависимости фитомассы ценопопуляций, от содержания биогенных элементов в воде с применением коэффициента корреляции Пирсона (r) (табл. 5) показал:

– для *Elodea nuttallii*: слабую достоверную обратную корреляцию между фитомассой и

содержанием азота нитритного ($r = -0.39$) и общего ($r = -0.38$);

– для *Elodea canadensis*: среднюю достоверную обратную корреляцию между фитомассой и содержанием азота аммонийного ($r = -0.47$) и прямую корреляцию с содержанием фосфора фосфатов ($r = 0.53$);

– для совместных сообществ *Elodea nuttallii* + *Elodea canadensis*: значительную достоверную обратную связь с содержанием азота нитратного ($r = -0.82$) и общего минерального азота ($r = -0.87$).

Egeria densa в условиях Среднего Приднпровья формировала ценопопуляции с показателями фитомассы 0.20–0.45 кг/м². Как и *Elodea nuttallii*, *Egeria densa* характеризуется

Таблица 5. Корреляция показателей фитомассы в ценопопуляциях *Elodea nuttallii* и *Elodea canadensis* Среднего Приднпровья (воздушно-сухая, кг/м²) и содержанием биогенов (мгN/дм³ и мгP/дм³)

№п/п	Показатель	<i>Elodea nuttallii</i>		<i>Elodea canadensis</i>		<i>Elodea nuttallii</i> + <i>Elodea canadensis</i>	
		КП*	p	КП	p	КП	p
1.	NO ₂ ⁻ ,	-0.3877	0.0512	0.1676	0.5646	-0.7556	0.1037
2.	NO ₃ ⁻ ,	-0.3152	0.1178	0.19833	0.4777	-0.8196	0.0438
3.	NH ₄ ⁺	-0.2815	0.1592	-0.4681	0.079	-0.1345	0.8029
4.	PO ₄ ³⁻	-0.0391	0.8458	0.5329	0.0359	0.6631	0.15

* КП – коэффициент Пирсона, корреляция достоверна при $p < 0.05$.

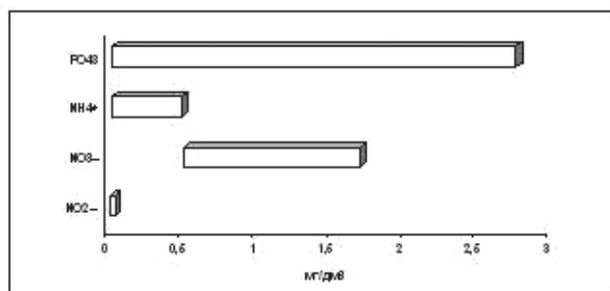
способностью выдерживать антропогенное загрязнение водоёмов: может расти в водоёмах с низким содержанием CO_2 , недостаточным освещением, выдерживать высокое содержание фосфора, но чувствительна к дефициту железа и не переносит высокую интенсивность света [Parsons, Cuthbertson, 2001]. Высокую конкурентоспособность вида, способность к вегетативному размножению и возможность распространяться на значительные расстояния в течение короткого промежутка времени мы рассматриваем как основание для отнесения *Egeria densa* к CR-стратегам. Несмотря на то, что в условиях Среднего Приднепровья развитие популяций вида носит флуктуационный характер, его следует рассматривать как потенциальный «трансформер» (Transformers).

Ряд видов (*Azolla caroliniana*, *Lemna turionifera*, *Pistia stratiotes*) проявляют себя как «временные или случайные вселенцы» (Casual alien plants) – виды-эфемерофиты, появление которых в регионе связано с аквариумистикой. Представители этих видов периодически попадают в водоёмы г. Киева, в течение тёплого сезона успешно вегетируют и изредка воспроизводятся, однако, в дальнейшем пока не формируют самоподдерживающихся популяций и зависят от повторных вселений [Прокопук, 2016]. Все чужеродные виды-плейстофиты в условиях региона исследований проявляют себя как виды виолентно-эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии (CR-стратегии), отдавая предпочтение биотопам лимнического типа, защищённым мелководьям, хорошо прогреваемым и богатым питательными веществами водам.

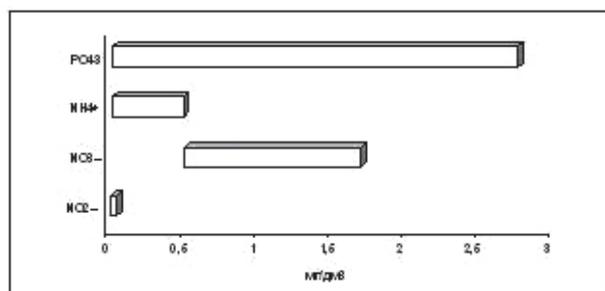
В условиях Среднего Приднепровья определённую склонность к натурализации проявляет *Pistia stratiotes*, которая в последние годы единичными экземплярами наблюдалась как в городской гидросети, так и на мелководьях р. Днепр вблизи г. Киева. Чёткая выраженность вариации морфометрических параметров в различных условиях, а также в пределах ценопопуляций свидетельствует о региональной пластичности вида [Прокопук, 2017а].

Экологические требования к эдафическим факторам *Lemna turionifera*, сходные с таковыми аборигенных видов рясок, дают основания ожидать дальнейших инвазий в биотопы гидросети Среднего Приднепровья и этого вида, более обычного для северных регионов Украины [Орлов, Якушенко, 2013].

Проведённые исследования показали, что *Pistia stratiotes* предпочитает богатые соединениями минерального фосфора биотопы (развивалась при высоких значениях содержания фосфора фосфатов (0.90 мгP/дм^3) и исчезала при росте содержания азота минерального до 4.3 мгN/дм^3 , и падении фосфора фосфатов до 0.01 мгP/дм^3) (рис. 4). В качестве лимитирующего фактора для развития её ценопопуляций можно рассматривать как недостаток, так и избыток минерального азота. Экологические предпочтения вида по данному показателю находятся в пределах мезо-эвтрофных вод. Наличие фосфатного загрязнения водоёмов может быть лимитирующим фактором для развития *Azolla caroliniana*, в то время как аборигенные виды плейстофитов, способные выдерживать увеличение трофности за счёт роста концентрации фосфора фосфатов, оказались неспособными выдерживать значи-



Pistia stratiotes



Azolla caroliniana

Рис. 4. Диапазоны распространения чужеродных видов плейстофитов по градиентам содержания в воде биогенных элементов.

тельный рост содержания в воде соединений азота минерального, вызванного развитием популяции азоллы [Prokopyuk, 2016].

Учитывая низкую зимостойкость *Azolla caroliniana* в условиях региона, способность к флуктуационному расширению или сокращению площадей её ценопопуляций, особенности поведения, мы рассматриваем вид как эфемерофит (Casual alien plants), который способен трансформировать условия биотопа и подавлять развитие аборигенной биоты. *Pistia stratiotes* в условиях Среднего Приднепровья выступает чётко выраженным эдификатором, однако пока вид не способен проявлять себя как вид-трансформер. По степени натурализации ведёт себя как колонофит (Naturalized plants).

Заключение

В водных экосистемах Среднего Приднепровья распространены 11 видов чужеродных макрофитов, что составляет 15% флористического списка высших водных растений региона. За последние 10–15 лет количество чужеродных видов макрофитов здесь выросло втрое (с 3 до 11 видов), значительно увеличилось количество их локалитетов. На современном этапе наблюдается активное проникновение в гидросеть Среднего Днепра видов более южного происхождения (*Egeria densa*, *Pistia stratiotes*, *Typha laxmanni*, *Phragmites altissimus*). Половину видов чужеродных макрофитов можно рассматривать как проникшие в естественные фитоценозы (агриофиты).

Сообщества чужеродных макрофитов сегодня являются заметной составляющей зарослевой зоны водных экосистем: все указанные виды в условиях Среднего Приднепровья формируют монодоминантные, маловидовые сообщества, ряд из которых (в случае видов тропического происхождения) имеют эфемерный характер и развиваются лишь с наступлением соответствующих температурных условий. *Azolla caroliniana*, *Lemna turionifera* проявляют себя как эфемерофиты. *Pistia stratiotes*, *Egeria densa* ведут себя как колонофиты (ценопопуляции эгерии пока что не вышли за пределы места своего вселения, однако возобновляются, проявляя определённые черты эфемерности). *Elodea canadensis*, *Elodea nutalli*, *Typha laxmanni*,

Phragmites altissimus рассматриваются как виды, проникшие в естественные фитоценозы и на антропогенно трансформированные, реже – полуестественные участки (агриофиты и эпикофиты). *Vallisneria spiralis*, *Acorus calamus*, *Zizania latifolia* – виды, которые полностью натурализовались в условиях Среднего Приднепровья. *Elodea canadensis* в условиях Среднего Приднепровья находится на этапе регрессивных изменений вторичного ареала.

Все чужеродные виды-плейстофиты в условиях региона исследований проявляют себя как виды виолентно-эксплерентной эколого-фитоценологической стратегии (CR-стратегии). Прикреплённые гидрофиты характеризуются как C-стратегии, способные не только натурализоваться в условиях Среднего Приднепровья, но и проявить себя как трансформеры. Чужеродные гелофиты, как правило, ведут себя как C- и RS-стратегии, способны заселять сильно трансформированные биотопы.

Финансирование работы

Результаты исследований и подготовка рукописи выполнены в рамках выполнения научной тематики, финансируемого за счёт средств бюджетной программы НАН Украины «Поддержка развития приоритетных направлений научных исследований» (КПКВК 6541230).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Багацька Т.С. *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae) – новый вид для материковой части Украины // Укр. бот. журн. 2007. 64. № 6. С. 914–916.
- Балашов Л.С., Зуб Л.Н., Савицкий А.Л. Типы водоёмов Киева по флористическому составу высшей водной растительности // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 5–11.
- Борсукевич Л. М. *Groenlandia densa* (L.) Fourr. (Potamogetonaceae) – представитель нового для флоры Украины роду // Укр. бот. журн. 2010. Т. 67. № 1. С. 100–103.

- Бурда Р.І., Ігнатюк О.А. Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі. К.: Віпол, 2011. 112 с.
- Бялт В.В., Орлова Л.В. *Egeria densa* Planch. (Hydrocharitaceae) – новий адвентивний вид для флори України // Нов. системат. высш. раст. 2003. 35. С. 211–214.
- Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Дворецький Т.В., Золотарьова О.К., Таран Н.Ю., Мосякін А.С., Ємельянова С.М., Казарінова Г.О. Інвазійні водні макрофіти України // Укр. бот. журн. 2017. 74(3): 248–262.
- Єна А.В. *Caulinia graminea* (Delile) Tzvelev (Najadaceae) – новий вид флори України // Укр. бот. журн. 2008. Т. 65. № 1. С. 73–76.
- Жукинський В.Н., Марченко Т.А., Ляшенко А.В. Адвентивні види та змінення ареалів аборигенних гідробіонтів в поверхневих водних об'єктах України. Сообщение 3. Итоговое обсуждение // Гидробиол. журн. 2008. Т. 43. № 4. С. 3–24.
- Зеров К.К. Дослідження заростання р. Дніпра в середній його течії // Тр. ін-ту гідробіол. наук АН УРСР. 1949. 23. С. 43–60.
- Зуб Л.Н., Карпова Г.А. Трансформація флори макрофітов водоємів лесопарків г. Києва // У зб.: Роль ботанічних садів і дендропарків у збереженні та збагаченні біологічного різноманіття урбанізованих територій: Мат. Міжнародної наукової конференції (28–31 травня 2013 р.). Київ, 2013. С. 74–76.
- Карпова Г.О., Клепеч В.О. Особливості поширення очерету найвищого (*Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile) в умовах урболандшафту // В сб.: Рослини та урбанізація: Матеріали третьої міжнародної науково-практичної конференції Дніпропетровськ, 2013. С. 15–18.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Л.: Наука, 1981. 185 с.
- Корелякова И.Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 197 с.
- Корелякова И.Л., Горбик В.І. Вища водна рослинність Дніпра та його водосховищ // Рослинність та бактеріальне населення Дніпра та його водосховищ. Київ: Наукова думка, 1989. С. 5–47.
- Лушпа В.І. Водяний латук (*Pistia stratiotes* L.) у Голосіївському ставку м. Києва // Наук.вісник НУБІП України. 2009. Вип. 134, ч. 1. С. 147–152.
- Макрофіти – індикатори змін природної середовища. / Отв. ред. С. Гейны, К.М. Сытник. К.: Наук. думка, 1993. 434 с.
- Орлов О.О., Якушенко Д.М. *Lemna Turionifera* Landolt (*Araceae*) – новий вид для флори України // Укр. бот. журн. 2013. Т. 70. № 2. С. 224–231.
- Плигин Ю.В., Ємельянова Л.В. Итоги акклиматизации беспозвоночных каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах // Гидробиол. журн. 1989. 25. № 1. С. 3–11.
- Прокопук М.С. Інвазійні макрофіти в малих реках Середнього Придніпров'я // Екосистеми малих рек: біорізноманітність, екологія, охорона: Мат. лекцій II Всеросійської школи-конференції (п. Борок, 18–22 листопада 2014 г.) / Інститут біології внутрішніх вод ім. І.Д. Папанина. В 2 т. Ярославль: Філігрань, 2014. С. 328–331.
- Прокопук М.С. Інвазійні висшіє водні рослини міста Києва та його околиць // В сб.: Гидробиотика – 2015: Матеріали VIII Всеросійської конф. с міжнарод. участієм по водним макрофітам (г. Борок, 16–20 жовтня 2015 г.). Борок, 2015. С. 204–206.
- Прокопук М.С. Особливості поширення та екології чужорідного виду *Pistia stratiotes* L. у водоймах м. Києва // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. 2017а. Вип. 1 (35). С. 33–36.
- Прокопук М.С. *Egeria densa* Planch. – рідкісний неофіт Середнього Придніпров'я // В зб.: Проблеми екології та еволюції екосистем в умовах трансформованого середовища: Матеріали I Міжнародної науково-практичної конференції молодих вчених (Київ, 25–26 травня 2017 р.). К., 2017б. С. 134–138
- Протопопова В.В., Шевера М.В., Федорончук М.М., Шевчик В.Л. Види-трансформери у флорі Середнього Придніпров'я // Український ботанічний журнал. 2014. Т. 71. № 5. С. 563–572.
- Старовойтова М. Поширення та еколого-ценотична характеристика видів *Egeria densa* Planchon та *Elodea nuttallii* (Planch.) у водоймах басейну річки Сули // Вісник Київського нац. універ. ім. Тараса Шевченка. 2012. 30. С. 45–48.
- Чопик В.І., Борзняк М.М., Войтюк Ю.О., Погребенник В.П., Кучерява Л.Ф., Нечитайло В.А., Любченко В.М., Шевчик В.Л. Конспект флори Середнього Придніпров'я. Судинні рослини. Київ: Фітосоціоцентр, 1998 р. 140 с.
- Чорна Г.А., Протопопова В.В., Шевера М.В., Федорончук М.М. *Elodea nuttallii* (Planch.) Н. St. John (Hydrocharitaceae) – новий для флори України вид // Укр. бот. журн. 2006. Т. 63. № 3. С. 328–331.
- Щербаков А. В. Изучение и анализ региональных флор водоёмов // Гидробиотика: методология, методы: Матер. шк. по гидробиотике. Рыбинск: Дом печати, 2003. С. 56–69.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M, Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 59. 2002. P. 1159–1174.
- Dendene M.A., Rolland T., Remolieres M. & Carbiener R. Effect of ammonium ions on the net photosynthesis of three species of *Elodea* // Aquat. Bot. 1993. No. 46. P. 301–315.
- Ketelaars H.A.M. Range extensions of Ponto-Caspian aquatic invertebrates in continental Europe / In editors: Dumont H.J, Shiganova T.A, Niermann U. // Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean seas. Dordrecht (NL). Kluwer Academic. 2004. P. 209–236
- Panov V., Alexandrov B., Arbaciauskas K., Binimelis R., Copp G., Grabowski M., Lucy F., Leuven R., Nehring S., Paunovic M., Semenchenko V., and Son M. Assessing the Risks of Aquatic Species Invasions via European Inland Waterways // From Concepts to Environmental Indicators

- Integrated Environmental Assessment and Management. 2009. Vol. 5. P. 110–126.
- Parsons W.T., Cuthbertson E.G. Noxious weeds of Australia, 2nd Edition, CSIRO Publishing, Collingwood VIC, Australia. 2001. P. 61–63.
- Pot R., Heerd G. Recolonisation of submerged macrophytes in the shallow lake Loenderveen after restoration measures; the success of different life-traits // Proceedings of the 12th European Weed Research Society Symposium, 24–28 August 2009, Jyväskylä, Finland / by Pieterse A., Rytkönen A., Hellsten S. 2009. P. 143–144.
- Prokopuk M.S. New Record of *Azolla caroliniana* in Water Bodies of Kiev // Hydrobiological Journal. 2016. 52. No. 2. P. 54–58
- Zub L.N., Prokopuk M.S., Pohorelova Yu.V. Assessment of Rarity Category for Higher Aquatic Plants // Inland Water Biology. 2018. 11. No. 1. P. 29–33.

THE FEATURES OF MACROPHYTE INVASIONS IN THE AQUATIC ECOSYSTEMS OF MIDDLE DNIPRO REGION (UKRAINE)

© 2020 Zub L.M.*, Prokopuk M.S.**

Institute for Evolutionary Ecology of the National Academy of Sciences of Ukraine,
Kyiv, 03143, Ukraine

e-mail: *lesyazub2@gmail.com; **maryanaprokopuk406@gmail.com

The article presents the results of the studies of the features of alien macrophyte species invasions in the hydro-network of the Middle Dnipro Region. These alien species have become a significant component of the overgrown zone of these aquatic ecosystems at present. Regional peculiarities of ecology, biotopic affiliation and ecological coenotic strategy of alien species have been established.

Key words: alien species, macrophytes, Middle Dnipro Region.