

INSS 1996–1499

2012 №2



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С.</i> Относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных сообществах Западного Кавказа	2
<i>Вежновец В.В., Зайдыков И.Ю., Наумова Е.Ю., Сысова Е.А.</i> Особенности биологии двух видов копепод (Crustacea, Copepoda, Calanoida) как возможные причины изменения их ареалов	16
<i>Виноградова Ю.К., Ткачева Е.В., Майоров С.Р.</i> К биологии цветения чужеродных видов. 1. <i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.	30
<i>Грищенко А.В., Звягинцев А.Ю.</i> О состоянии инвентаризации фауны Врузоа залива Петра Великого Японского моря в свете обнаружения хейлостомных мшанок <i>Callopora sarae</i> и <i>Microporella trigonellata</i>	42
<i>Ескина Т.Г., Акатов В.В., Акатова Т.В.</i> Состав и видовое богатство фитоценозов залежей с доминированием чужеродных видов (бассейн р. Белая, Западный Кавказ)	55
<i>Зверева Л.Ю., Звягинцев А.Ю., Ивин В.В.</i> Микобиологическое исследование балластных вод и осадков коммерческих судов в порту Владивостока	67
<i>Курашов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Лаврова М.С.</i> Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера	87
<i>Панасенко Н.Н., Ивенкова И.М., Елисеенко Е.П.</i> Сообщества неофитов в Брянской области	105
<i>Рудинская Л.В., Гусев А.А.</i> Вселение североамериканского двустворчатого моллюска <i>Rangia cuneata</i> (G.B. Sowerby I., 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря	115
<i>Kotenkova E.V., Maltzev A.N.</i> The role of invasions in evolution of commensal taxa of <i>Mus musculus</i> Ssensu Lato species group	129

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТЬ АДВЕНТИВНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2012 Акатов В.В.¹, Акатова Т.В.², Ескина Т.Г.², Загурная Ю.С.²

¹ Майкопский государственный технологический университет,
Майкоп 385000, Первомайская, 191 akatovmgti@mail.ru

² Кавказский государственный природный биосферный заповедник,
Майкоп 385000, Советская, 187

Поступила в редакцию 29.08.2011

Анализируется относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных фитоценозах Западного Кавказа. Для этого использована простая математическая модель: $S_a = N_a(S/N)$, где N – число видов на участке сообщества площадью 15 м², S – число видов на участке сообщества 0.5 м², N_a – число адвентивных видов на 15 м², S_a – число адвентивных видов на 0.5 м². В ее основе лежат два предположения: 1) о стохастичности процессов иммиграции и вымирания видов на участках сообществ; 2) об экологической эквивалентности аборигенных и адвентивных видов. Если адвентивные виды в сообществах характеризуются более высокой или, напротив, более низкой конкурентоспособностью относительно аборигенных, то следует ожидать более высокое или более низкое их фактическое число на 0.5 м² по сравнению с рассчитанным на основе этой модели. В качестве объектов изучения использовали сообщества нижнегорных и среднегорных прирусловых отмелей рек, лесных полян, остепненных лугов, полей однолетних культур, залежей и травяного яруса нижнегорных лесов. Результаты свидетельствуют о разной конкурентоспособности адвентивных растений в разных травяных фитоценозах Западного Кавказа.

Ключевые слова: адвентивные виды, конкурентоспособность, травяные сообщества, Западный Кавказ.

Введение

В последние годы было предложено большое число объяснений, почему одни растительные сообщества менее устойчивы к инвазиям инородных видов (более инвазибельны), чем другие. Среди них наиболее известны гипотезы видового богатства [Elton, 1958], флуктуирующих ресурсов [Davis et al., 2000; 2005], видовой неполноценности сообществ [Работнов, 1983; Sax, Brown, 2000; Davis et al., 2005; Акатов и др., 2009 и др.]. При тестировании этих и других гипотез обычно предполагается, что аборигенные и адвентивные виды растений равноценны с точки зрения их способностей к расселению и выживанию в изученных ценозах.

Безусловно, данное предположение является упрощенным, однако, в какой степени, остается неясным. Так, с одной стороны, во многих работах обращается внимание на то, что энергичное расселение инородных видов в регионах обусловлено их конкурентными преимуществами перед аборигенными [Виноградова, 2003, 2008; Овчаренко, Золотухин, 2003; Васильева, Папченков, 2011, и др.]. Они могут заключаться в более высокой семенной продуктивности, темпах прорастания семян и роста, в более высокой экологической пластичности и эффективности использования ресурсов, в отсутствии в новой среде опасных для них фитофагов и паразитов и т. д.

[Миркин, Наумова, 2002; Виноградова, 2003, 2008]. С другой стороны, из-за больших возможностей для трансконтинентального переноса семян лидирующие позиции в адвентивизации растительного покрова многих регионов занимают однолетники, большинство из которых на своей родине являются видами начальных стадий восстановительных сукцессий. Соответственно, и в акцепторных регионах они произрастают преимущественно в часто нарушаемых ценозах [Réjmánek et al., 2005]. Поэтому более низкая степень адвентивизации других (сомкнутых) сообществ может быть связана не с их устойчивостью к инвазиям вообще, а с более высокой конкурентоспособностью составляющих их преимущественно многолетних видов растений по сравнению с однолетними инородными видами. Наконец, в соответствии с нейтралистской концепцией организации сообществ, распространение и долговременное присутствие в сообществах тех или иных видов, в том числе и адвентивных, не обязательно свидетельствует об их успешности как конкурентов по сравнению с другими видами, достаточно и экологического сходства [Гиляров, 2010].

Таким образом, вопрос об относительной конкурентной способности адвентивных видов растений в разных типах растительных сообществ, скорее всего, не имеет однозначного ответа. В данной работе мы предприняли попытку его количественного анализа на примере травяных фитоценозов Западного Кавказа.

Объекты и методы исследований

Объекты исследований

Объектами исследований явились травяные сообщества и травяной ярус лесных фитоценозов Западного Кавказа. Фактический материал был собран в период с 2005 по 2009 г. в бассейнах рек Малая Лаба, Белая, Киша, Пшиш, Псекупс (северный макросклон) и Шепси, Псецуапсе, Западный Дагомыс,

Сочи, Хоста, Мацеста, Мзымта (южный макросклон). Были описаны открытые растительные сообщества (группировки) низкогорных и среднегорных прирусловых отмелей рек южного и северного макросклонов, сообщества среднегорных полей и низкогорных остепненных лугов, используемых под сенокосение или выпас; сообщества полей однолетних культур (пшеницы, кукурузы, подсолнечника, сои) и залежей, травяной ярус предгорных и низкогорных прирусловых лесов северного и южного макросклонов.

Фитогруппировки прирусловых отмелей нижнегорного пояса были описаны вдоль рек Шепси, Псецуапсе, Западный Дагомыс и Белая в пределах высот 70–200 м над уровнем моря. Общее проективное покрытие на всех участках этих местообитаний не превышает 25%. Из константных видов отметим следующие: *Polygonum persicaria* L., *Setaria pumila* (Poiret) Schult. [= *S. glauca* P. Beauv.], *S. viridis* (L.) P. Beauv., *Medicago lupulina* L., *Ambrosia artemisiifolia* и др. Число видов на площади 15 м² варьирует от 7 до 33. Группировки прирусловых отмелей среднегорного пояса (450–900 м) были описаны вдоль рек Белая и Малая Лаба. Их общее покрытие на участках не превышает 25%. Из константных и наиболее обильных видов для этого типа местообитаний отметим следующие: *Calamagrostis pseudophragmites* (Hall. fil.) Koel., *Leontodon hispidus* L., *Pyrethrum parthenifolium* Willd., *Epilobium montanum* L., *Prunella vulgaris* L., подрост (0.1–0.5 м высотой) *Salix alba* L. и *S. purpurea* L. Число видов на площади 15 м² – 14–31.

Описания сообществ остепненных лугов были выполнены в бассейне реки Белая на высоте около 200 м над уровнем моря. Они характеризуются доминированием аборигенных видов *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng и *Festuca valesiaca* Gaudin и высоким постоянством как аборигенных

(*Agrimonia eupatoria* L., *Achillea millefolium* L., *Plantago lanceolata* L., *Trifolium arvense* L., *Convolvulus arvensis* L., *Centaurea micrantha* S.G. Gmelin, *Chondrilla juncea* L. и др.), так и некоторых адвентивных (*Erigeron annuus*) видов. Проективное покрытие этих сообществ составляет 50–100%. В описанных сообществах полян, расположенных в пределах широколиственных и смешанных лесов (600–680 м), хорошо выраженных доминантов нет. Относительно высоким постоянством характеризуются: *Agrostis stolonifera* L., *Prunella vulgaris* L., *Potentilla erecta* L., *Salvia verticillata* L., *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L., *Erigeron annuus*. Общее покрытие – 98–100%. Видовое богатство сообществ остепненных лугов и полян составило 19–46 видов на 15 м².

Сегетальные сообщества полей однолетних культур (пшеницы, кукурузы, подсолнечника, сои) были описаны в бассейне реки Белая на высоте около 200 м над уровнем моря. Общее видовое богатство группировок в среднем составило 20.2 вида на 15 м², что близко к значениям данного показателя на прирусловых отмелях; напротив, число видов на площадках 0.5 м² (7.9) на полях выше, чем на отмелях (4.4–4.9). Константными аборигенными видами являются: *Convolvulus arvensis*, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Chenopodium polyspermum* L., *Polygonum minus* Hudson. Сообщества залежей также были описаны в бассейне реки Белая на высоте около 200 м над уровнем моря. Их видовое богатство сходно с сообществами полян и остепненных лугов и выше, чем в сообществах отмелей и полей. Среди аборигенных видов явные доминанты практически отсутствуют, к константным видам относятся *Agrimonia eupatoria* L., *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Daucus carota* L., *Elytrigia repens*.

Описания травяного яруса пойменных лесов северного макросклона были выполнены в

бассейнах рек Белая, Пшиш и Псекупс в пределах высот от 100 до 300 м над уровнем моря. Исследованием были охвачены ивово-тополевые сообщества с доминированием *Salix alba* L., *Populus nigra* L. и *P. alba* L., ольховые с доминированием *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner и/или *Alnus incana* (L.) Moench и с участием некоторых адвентивных видов деревьев (*Morus alba*, *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*), дубово-ясеневые с доминированием *Quercus robur* L. и *Fraxinus excelsior* L., кленово-ясеневые с *Acer campestre* L. и *Fraxinus excelsior*. Сомкнутость древесного яруса на описанных участках варьировала от 0.2 до 0.8; проективное покрытие травяного покрова от 5 до 90%. Явные доминанты на пробных площадках отсутствовали, высокое обилие имела *Rubus caesius* L., высокую встречаемость: *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) P.Beauv., *Viola hirta* L., *Geum urbanum* L. и *Clematis vitalba* L., а также некоторые адвентивные виды – *Amorpha fruticosa*, *Erigeron annuus*, *Solidago canadensis*, *Bidens frondosa*, *Parthenocissus quinquefolia*. Общее число видов на учетных площадках варьировало от 5 до 45.

Описания травяного яруса прирусловых лесов южного макросклона с доминированием *Carpinus betulus* L., *Fraxinus excelsior*, *Acer campestre* и значительным участием *Buxus colchica* Pojark., а также с доминированием *Alnus glutinosa*, *Populus alba*, *Pterocarya pterocarpa* (Michaux) Kunth ex Dippels и *Ailanthus altissima* были выполнены вдоль берегов рек Мзымта, Хоста, Мацеста и Сочи в интервале высот от 50 до 300 м над уровнем моря. Сомкнутость древостоя в районе площадок варьировала от 0.4 до 0.8, проективное покрытие травяного яруса от 5 до 95%. Хорошо выраженные доминанты отсутствуют. Константные виды – *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) P. Beauv., *Aegopodium podagraria* L., *Galeobdolon luteum* Hudson, *Circaea lutetiana* L., *Glechoma hederacea* L., *Hedera colchica* C. Koch. Общее число

видов сосудистых растений на пробных площадках варьировало от 19 до 48; число адвентивных видов от 1 до 7.

Методы сбора фактического материала

Описания выполняли на площадках размером 15 м², в пределах которых регулярным способом закладывали 20 площадок по 0.5 м². На большой и маленьких площадках отмечали виды растений (травянистые и подрост деревьев и кустарников высотой до 25 см), глазомерно оценивали общее проективное покрытие растений (в долях, округляя до 0.05, 0.10, 0.15, 0.20 и так далее) и проективное покрытие конкретных видов с использованием балльной шкалы (1 балл – вид представлен 1–3 особями; 2 – покрытие 1–5%, 3 – 6–15%, 4 – 16–25%, 5 – 26–50%, 6 – 51–75%, 7 – 76–100%). Описания выполняли только на участках с присутствием адвентивных видов растений. Общее число описаний составило 187, из них на прирусловых отмелях низкогорного пояса – 38, прирусловых отмелях среднегорного пояса – 26, на полянах и остепненных лугах – 16, полях однолетних культур – 25, залежах – 35, в травяном ярусе прирусловых лесов северного макросклона – 28, южного – 19.

На основе выполненных описаний были определены значения следующих показателей: S – среднее число всех видов растений на площадках 0.5 м²; S_a и S_n – среднее число адвентивных и аборигенных видов растений на этих площадках; N , N_a и N_n – общее число, число адвентивных и аборигенных видов растений на площадках 15 м²; P_a – общее число адвентивных видов растений, встреченных на всех описанных площадках в пределах определенного типа местообитаний.

Методы анализа

Если предположить, что видовое богатство небольших участков растительных сообществ является результатом стохастических процессов

иммиграции и вымирания видов, а также, что аборигенные и адвентивные виды равноценны с точки зрения их способностей к расселению и выживанию (то есть экологически эквивалентны), то соотношение между числом видов этих групп на небольших участках сообществ и в их видовых фондах должно быть одинаковым [Fridley et al., 2004]. В соответствии с этим предположением, доля адвентивных видов от общего числа видов в видовых фондах сообществ (или на их значительных по площади участках) должна быть равна их доле на небольших участках. Тогда число адвентивных видов на этих (небольших) участках может быть определено по формуле: $S_a = N_a(S/N)$, где N – число видов в видовом фонде или на большом участке сообщества, S – число видов на малом участке сообщества, N_a – число адвентивных видов в видовом фонде (на большом участке), S_a – число адвентивных видов на малом участке.

Если локальная конкурентоспособность аборигенных и адвентивных видов в сообществах в среднем примерно равна, то рассчитанное на основе этой модели (то есть ожидаемое) число адвентивных видов на участках сообществ (ES_a) должно хорошо соответствовать фактическому (FS_a) или, по крайней мере, учитывая влияние случайных процессов, число случаев, когда значения ES_a будут выше FS_a , должно быть примерно равно числу случаев с обратным соотношением значений данных характеристик. Напротив, если адвентивные виды в сообществах характеризуются в среднем более высокой или, наоборот, более низкой конкурентоспособностью по сравнению с аборигенными, то следует ожидать преимущественно либо более высокого, либо более низкого фактического числа адвентивных видов на участках по сравнению с расчетным. Для тестирования правомерности предположения об экологической эквивалентности аборигенных и адвентивных видов мы использовали

метод χ^2 . Уровень относительной локальной конкурентоспособности адвентивных видов оценивался через FS_a/ES_a .

Относительная конкурентоспособность оценивалась в среднем для всех адвентивных видов растений, попавших в описания, а также для их групп, выделенных по способу заноса и жизненной форме растений: 1 – травянистые ксенофиты (непреднамеренно занесенные, преимущественно сорные травянистые растения),

2 – травянистые эргазиофиты (одичалые культурные травянистые растения и интродуценты), 3 – древесные эргазиофиты (одичалые культурные древесные растения и интродуценты) [по: Миркин, Наумова, 1998]. Характеристика изученных сообществ, а также значения показателей, отражающих относительную конкурентоспособность в них адвентивных видов растений разного происхождения и жизненной формы, представлены в таблицах 1–3.

Таблица 1. Общая характеристика травяных сообществ Западного Кавказа, использованных в качестве объектов анализа

Сообщества	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	16	38	26	25	23	28	19
Высота над ур. моря (м)	200–680	70–200	440–900	180–220	180–220	100–300	50–300
Проективное покрытие (среднее и предельные значения, %)	91 (50–100)	9 (5–15)	12 (5–25)	80 (40–100)	90 (70–100)	47.5 (5–90)	50 (5–95)
Число адвентивных видов	5	9	5	16	18	14	13
Ксенофиты (травянистые виды) (1)							
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	II (22)	V (29)	II (37)	V (88)	V (48)	I (5)	I (1)
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	V (59)	I (18)	IV (13)	III (48)	V (73)	V (12)	II (5)
<i>Erigeron canadensis</i> L.	I (22)	III (22)	V (63)	II (23)	II (44)	I (6)	
<i>Oxalis stricta</i> L.	III (46)			I (19)	III (33)		II (8)
<i>Bidens frondosa</i> L.		II (25)	I (5)	I (5)	I (50)	III (10)	II (2)
<i>Xanthium californicum</i> Greene		II (12)		I (15)	I (20)		
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.		I (8)		I (15)	I (100)		
<i>Euphorbia nutans</i> Lagasca		II (11)					
<i>Scrophularia peregrina</i> L.		I (9)					
<i>Oenothera biennis</i> L.			II (41)			II (3)	
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.				I (5)			
<i>Acalypha australis</i> L.				I (38)			II (10)
<i>Matricaria matricarioides</i> (Less.) Porter				III (34)	I (50)		
<i>Amaranthus albus</i> L.					I (37)		
<i>Paspalum thunbergii</i> Kunth ex Steudel					I (10)		

Эргазиофиты (травянистые виды) (2)							
<i>Asclepias syriaca</i> L.	I (3)			I (43)	II (57)		
<i>Helianthus annuus</i> L.				III (35)			
<i>Helianthus tuberosus</i> L.				I (10)	I (100)	I (9)	
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.				I (10)	I (30)		
<i>Solidago canadensis</i> L.				I (5)	II (80)	III (7)	
<i>Abutilon theophrasti</i> Medikus					I (38)		
<i>Silphium perfoliatum</i> L.					I (100)		
<i>Secale cereale</i> L.					I (5)		
<i>Echinocystis lobata</i> (Michaux) Torrey et Gray						I (1)	
<i>Duchesnea indica</i> (Andr.) Focke							V (15)
<i>Phytolacca americana</i> L.							II (4)
Эргазиофиты (древесные виды) (3)							
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.		I (6)		I (25)			
<i>Amorpha fruticosa</i> L.						II (13)	
<i>Morus nigra</i> L.					I (30)	I (6)	
<i>Acer negundo</i> L.						II (13)	
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.						I (2)	
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.						I (9)	I (1)
<i>Morus alba</i> L.						I (1)	II (5)
<i>Ailanthus altissima</i> (Miller) Swingle							I (5)
<i>Ficus carica</i> L.							I (2)
<i>Hydrangea macrophylla</i> (Thunb. ex Murr.) Ser.							I (1)
<i>Trachycarpus fortunei</i> H.Wendl.							I (3)

Примечание. Сообщества: 1 – остепненных лугов и среднегорных лесных полян; 2 – нижнегорных прирусловых отмелей рек; 3 – среднегорных прирусловых отмелей рек; 4 – полей однолетних культур; 5 – залежей; 6 – травяной ярус прирусловых лесов северного макросклона; 7 – травяной ярус прирусловых лесов южного макросклона.

Римские цифры в поле таблицы – постоянство видов на площадках 15 м², арабские в скобках – их средняя встречаемость на площадках 0.5 м² в пределах площадок 15 м², в %.

Таблица 2. Значения параметров, характеризующих изученные сообщества

Сообщества	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	16	38	26	25	35	28	19
N	29.9	18.1	20.9	20.2	27.7	27.6	29.7
N_n	27.9	14.9	18.7	16.4	23.8	23.9	26.6
N_a	2.0	3.2	2.2	4.2	3.9	3.7	3.2
N_{a1}	-	-	-	3.0	3.0	1.9	1.0
N_{a2}	-	-	-	1.2	0.9	0.75	1.4
N_{a3}	-	-	-	-	-	1.0	0.8
S	12.8	4.4	4.9	7.9	11.7	6.4	9.2
S_n	11.9	3.8	4.0	6.0	9.6	4.9	8.1
S_a	0.9	0.6	0.9	2.0	2.1	1.5	1.1
S_{a1}	-	-	-	1.7	1.5	0.8	0.3
S_{a2}	-	-	-	0.3	0.6	0.3	0.7
S_{a3}	-	-	-	-	-	0.5	0.1

Сообщества: 1 – остепненных лугов и среднегорных лесных полян; 2 – нижнегорных прирусловых отмелей рек; 3 – среднегорных прирусловых отмелей рек; 4 – полей однолетних культур; 5 – залежей; 6 – травяной ярус прирусловых лесов северного макросклона; 7 – травяной ярус прирусловых лесов южного макросклона.

Показатели: S и N – среднее число всех видов растений на площадках 0.5 и 15 м²; соответственно; S_n и N_n – среднее число аборигенных видов растений на 0.5 и 15 м²; S_a , S_{a1} , S_{a2} , S_{a3} и N_a , N_{a1} , N_{a2} , N_{a3} – среднее число адвентивных видов растений на этих площадках (а – в целом, а₁ – травянистых ксенофитов, а₂ – травянистых эргазиофитов, а₃ – древесных эргазиофитов).

Таблица 3. Результаты проверки предположения об экологической эквивалентности аборигенных и адвентивных видов травянистых растений

Сообщества:	Группы адвентиков	n	FS_a/ES_a	Варианты		χ^2
				$FS_a > ES_a$	$FS_a < ES_a$	
полян и остепненных лугов	a(a ₁)	20	1.0	7	13	0.90
нижнегорных отмелей	a(a ₁)	38	0.7	6	32	8.90 (<0.01)
среднегорных отмелей	a(a ₁)	26	1.9	20	6	3.77 (<0.05)
полей однолетних культур	a	25	1.3	17	8	3.24 (<0.1)
	a ₁	25	1.6	21	4	11.56 (<0.001)
	a ₂	17	0.7	5	12	2.88 (<0.1)
залежей	a	35	1.3	34	1	31.11 (<0.001)
	a ₁	35	1.2	24	11	4.83 (<0.05)
	a ₂	23	1.8	18	5	7.35 (<0.01)

травяной ярус лесов (северный макросклон)	a	28	2.1	25	3	17.29 (<0.001)
	a ₁	24	1.9	17	7	4.17 (<0.05)
	a ₂	18	1.4	11	7	0.89
	a ₃	15	2.5	13	2	8.07 (<0.01)
травяной ярус лесов (южный макросклон)	a	19	1.2	12	7	1.32
	a ₁	10	0.7	3	7	1.6
	a ₂	19	2.0	15	4	6.37 (<0.02)
	a ₃	14	0.4	1	11	10.29 (<0.01)

Обозначения: n – число описаний; S_a – среднее фактическое число адвентивных видов на площадках 0.5 м^2 ; ES_a – среднее ожидаемое число адвентивных видов на площадках 0.5 м^2 ; цифры в скобках – уровень достоверности критерия χ^2 ; группы адвентивных видов: a_1 – случайно занесенные травянистые виды, a_2 – «беженцы из культуры» (травянистые виды), a_3 – «беженцы из культуры» (древесные виды), a – в целом.

Относительную роль факторов N_a , S и N в варьировании числа адвентивных видов на площадках 0.5 м^2 в изученных растительных сообществах (S_a) определяли с использованием метода множественного регрессионного анализа [Елисеева, Юзбашев, 1996]. Вклад каждого из этих факторов в предсказание зависимой переменной оценивали на основе коэффициента раздельной детерминации (d^2 – равен произведению парного коэффициента корреляции определенного фактора на его $Beta$ -коэффициент), их суммарный вклад – на основе коэффициента множественной детерминации (R^2). Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Общее число адвентивных видов растений, попавших в описания, составило 37, в том числе ксенофитов – 15, травянистых эргазиофитов – 11, древесных эргазиофитов – 11 (табл. 1). Родиной большинства из непреднамеренно занесенных растений является Северная Америка (67%), 3 вида были занесены из тропической и Южной Америки, и по одному виду из Юго-Восточной Азии и районов Средиземноморья. Среди одичавших травянистых культурных растений также преобладают выходцы из Северной Америки (7 видов, 64%), 2 вида своим происхождением связаны

с Юго-Восточной Азией, и 2 вида имеют средиземноморско-малоазиатские корни. В составе древесных эргазиофитов 5 (45%) – североамериканские виды, 4 (36%) завезены из Японии и Китая и 2 (18%) – из Передней Азии. Относительную конкурентоспособность адвентивных видов растений разного происхождения и жизненной формы рассмотрим отдельно для каждого типа сообщества.

Сообщества остепненных лугов и полян. Всего в этих сообществах было выявлено 5 адвентивных видов: *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron annuus*, *Erigeron canadensis*, *Oxalis stricta*, *Asclepias syriaca*, среди которых большинство (кроме *Asclepias syriaca*) относятся к группе ксенофитов. Среднее число таких видов на площадках 0.5 и 15 м^2 также очень мало (табл. 2). Как следует из таблицы 2, ожидаемое число адвентивных видов на небольших участках сообществ полян и остепненных лугов не существенно (статистически не значимо) отличается от фактического, что может свидетельствовать о близкой в среднем конкурентной способности аборигенных и адвентивных видов на этих местообитаниях. При этом следует отметить, что число случаев, когда соотношение FS_a/ES_a оказалось менее единицы, превысило число случаев с $FS_a/ES_a > 1$, что свидетельствует не в пользу адвентивных видов.

Фитоагрегации прирусловых отмелей нижнегорного пояса. Общее число адвентивных видов, попавших в описания, составило 9. В основном это ксенофиты. Относительно часто на участках нижнегорных отмелей кроме *Ambrosia artemisiifolia*, встречались *Erigeron canadensis* и *Bidens frondosa*. Среднее число адвентивных видов на площадках 0.5 м² даже меньше, чем на участках луговых фитоценозов (табл. 2). Как следует из таблицы 3, населяющие низкогорные отмели аборигенные виды растений в среднем являются более адаптированными к таким местообитаниям, чем адвентивные.

Фитоагрегации прирусловых отмелей среднегорного пояса. Здесь было выявлено только 5 адвентивных видов растений (*Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron canadensis*, *Erigeron annuus*, *Bidens frondosa* и *Oenothera biennis*). Все они относятся к группе ксенофитов. Наиболее часто встречались *Erigeron canadensis* и *E. annuus*. Как следует из таблицы 3, в отличие от отмелей нижнегорного пояса, для данного типа местообитаний характерно существенное (статистически значимое) превышение FS_a над ES_a , что может свидетельствовать о росте средней конкурентоспособности адвентивных растений с увеличением высоты над уровнем моря на фоне снижения их числа.

Для выяснения причин данного явления мы сопоставили экологическую структуру пулов аборигенных растений фитоагрегаций, расположенных на разных высотах. Результаты показали, что с увеличением высоты над уровнем моря в них сокращается доля видов, характерных для открытых местообитаний (нарушенных участков, сельскохозяйственных угодий и собственно отмелей: *Polygonum persicaria*, *Setaria pumila*, *S. viridis*, *Convolvulus arvensis*, *Crepis setosa* Hall. fil., *Verbena officinalis* L. и др.) и, соответственно, возрастает доля видов, попавших на отмели из окружающих сомкнутых сообществ (лесов, лугов и

т. д., например: *Galega officinalis* L., *Leontodon hispidus*, *Alchemilla oxysepala* Juz.). Так, на южном макросклоне фитоагрегации, расположенные ниже 60 м над уровнем моря, включают в свой состав более 60% видов, характерных для открытых местообитаний, на высотах 60–125 м их доля составляет 43–53%, около 200 м – 36% [Акатов, Акатова, 2006; 2010]. На северном макросклоне на отмелях, расположенных на высоте около 200 м, доля видов, попавших сюда из открытых местообитаний, составила 63%, около 400 м – 46%, 800–900 м – только 20%, что, скорее всего, связано с разной степенью нарушенности растительных сообществ береговой зоны. Полученный результат позволяет предположить, что аборигенные виды открытых местообитаний имеют на отмелях более сильные позиции по отношению к инородным видам, чем виды лесных или луговых сообществ, что в значительной степени и определяет относительно высокую среднюю конкурентную способность немногочисленных инородных видов в фитоагрегациях отмелей среднегорного пояса.

Сегетальные сообщества полей однолетних культур. Общее число выявленных в этом типе сообществ адвентивных видов растений составило 16, что существенно выше, чем в уже рассмотренных сообществах. Среди них 10 видов – ксенофиты и 6 – эргазиофиты. Наиболее распространенными адвентивными видами первой группы являются *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron annuus* и *Matricaria matricarioides*; второй – *Helianthus annuus*. Как видно из таблицы 3, относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений, относящихся к разным группам не одинакова. Средняя конкурентоспособность ксенофитов (группа 1) существенно выше, чем аборигенных видов, а эргазиофитов (группа 2) менее существенно, но статистически значимо ниже. Следует также отметить, что

наиболее обильным видом на большинстве участков сегетальных ценозов являлся ксенофит – *Ambrosia artemisiifolia*.

Сообщества залежей. На большинстве участков доминируют адвентивные виды, причем, как ксенофиты, так и эргазиофиты. Наиболее часто – *Erigeron annuus*, реже – *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia* и *Asclepias syriaca*, остальные виды – на 1–2 площадках (*Helianthus tuberosus*, *Abutilon theophrasti*, *Silphium perfoliatum*). Наиболее высокое среднее обилие на участках было достигнуто *Solidago canadensis*. Общее число выявленных в этом типе сообществ адвентивных видов растений составило 18, что больше, чем в любых других типах сообществ. 17 из них относятся к двум группам: ксенофитам – 10 и травянистым эргазиофитам – 7. Еще один вид – *Morus nigra* – относится к древесным эргазиофитам. Среди видов первой группы наибольшую константность имеют *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron annuus* и *Oxalis stricta*, второй – *Asclepias syriaca* и *Solidago canadensis*; *Morus nigra* была встречена единично. На подавляющем большинстве участков залежей фактическое число адвентивных видов превысило ожидаемое, что может свидетельствовать об их существенно более высокой конкурентоспособности в таких ценозах по сравнению с аборигенными видами. Это касается обеих групп адвентивных видов, но следует обратить внимание, что относительная конкурентоспособность эргазиофитов на тех площадках, где они присутствовали, является более высокой, чем ксенофитов (табл. 3). В пользу высокой конкурентоспособности заносных видов растений на залежах свидетельствует также и тот факт, что на большинстве участков они являются доминантами.

Травяной ярус пойменных лесов северного макросклона. Общее число встреченных адвентивных видов

составило 14, среди которых 5 относятся к группе ксенофитов, 3 – к травянистым эргазиофитам и 6 – к древесным эргазиофитам. Число адвентивных видов на описанных площадках 15 м² варьирует от 1 до 9. Как видно из таблицы 3, относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений на этих местообитаниях, как в целом, так и отдельных групп, оказалась существенно более высокой, чем аборигенных видов. При этом конкурентоспособность адвентивных видов, относящихся к разным группам не одинакова. Наилучшие позиции имеет подрост адвентивных древесных видов, несколько хуже – травянистые ксенофиты. Самую низкую относительную конкурентоспособность среди адвентиков имеют травянистые эргазиофиты, но она все же выше, чем у аборигенных растений.

Травяной ярус прирусловых лесов южного макросклона. Общее число адвентивных видов, встреченных на всех площадках, составило 13, среди них преобладал подрост древесных растений (6 видов) и травянистые ксенофиты (5 видов). Однако наиболее высокую встречаемость и обилие (вплоть до доминирования) имел травянистый эргазиофит – *Duchesnea indica*. Как видно из таблицы 1, состав ксенофитов, выявленных в травяном ярусе прирусловых лесов северного и южного макросклонов, сходен, однако конкурентные позиции видов этой группы в лесах южного макросклона существенно ниже, чем северного (табл. 3). Еще ниже в травяном ярусе прирусловых лесов южного макросклона относительная конкурентоспособность подрост адвентивных древесных видов, но существенно выше – травянистых эргазиофитов, которые в лесах южного макросклона представлены иными видами, чем в лесах северного макросклона (*Duchesnea indica* и *Phytolacca americana*).

Как видно, представленные выше результаты не подтверждают

предположение, что адвентивные виды растений однозначно более конкурентоспособны, чем аборигенные – многое зависит от типа растительного сообщества, биоэкологических особенностей адвентивных и аборигенных видов и конкретных обстоятельств. Так, наиболее часто в травяные сообщества Западного Кавказа внедряются ксенофиты. В сообществах залежей, полей однолетних культур, фитоагрегациях прирусловых отмелей среднегорного пояса и на участках травяного яруса низкогорных лесов северного макросклона адвентивные растения этой группы характеризуются существенно более высокой конкурентоспособностью по сравнению с аборигенными. Однако в сообществах остепненных лугов и полей преимущества одной из этих групп растений выражены слабо. Что касается группировок низкогорных отмелей и травяного яруса прирусловых лесов южного макросклона то, как следует из наших данных, формирующие их аборигенные виды являются более конкурентоспособными по сравнению с ксенофитами.

Травянистые эргазиофиты наиболее сильные позиции имеют в сообществах залежей и в травяном ярусе прирусловых лесов южного макросклона, где они часто становятся доминантами. В травяном ярусе прирусловых лесов северного макросклона их конкурентное преимущество перед аборигенными видами менее очевидно. На полях однолетних культур они явно проигрывают местным сорным растениям, а в сообществах полей, остепненных лугов и на прирусловых отмелях рек практически не проникают. Подрост древесных эргазиофитов был обнаружен преимущественно под пологом прирусловых лесов района исследований. Причем в лесах северного макросклона виды данной группы были более конкурентоспособны по сравнению с аборигенными видами (как травянистыми, так и подростом древесных видов), тогда как

в лесах южного макросклона – наоборот. Определить причину данного явления весьма сложно, поскольку травяной и кустарниковый ярусы лесов разных макросклонов характеризуются в значительной мере разным составом как аборигенных, так и адвентивных растений. Для решения этой задачи необходимы исследования на популяционном уровне.

В завершение хотелось бы обсудить полученные результаты с точки зрения проблемы инвазивности сообществ. Хорошей основой для этого может служить представленная выше модель, поскольку она позволяет формализовать большинство известных представлений об этом свойстве сообществ. Во-первых, она показывает, что число адвентивных видов на небольших участках сообществ (S_a) может определяться числом таких видов в регионе (или на больших по размеру участках), способных произрастать в тех или иных условиях и поставлять диаспоры на небольшие участки (N_a) [Usher et al., 1988; Lonsdale, 1999; Meekins, McCarthy, 2001; Hierro et al., 2005; Richardson, Pysek, 2006]. В соответствии с данным предположением более высокая насыщенность адвентивными видами одних сообществ по сравнению с другими необязательно свидетельствует об их более высокой внутренней инвазивности [Richardson, Pysek, 2006]. Во-вторых, число адвентивных видов на небольших участках сообществ может определяться особенностями их ценотической структуры. В частности, их локальным видовым богатством (S) (предполагается, что факторы среды, обуславливающие высокое видовое богатство сообществ, чаще благоприятны и для инородных видов [Sax, Brown, 2000; Brown, Peet, 2003; Gilbert, Lechowicz, 2005; Richardson, Pysek, 2006; Davies et al., 2007]), размером видовой базы сообществ (N) – гипотеза Хербена [Herben, 2005], а также соотношением между S и N (S/N) [Акатов и др., 2009; Акатов, Акатова,

2010]. Наконец, число адвентивных видов на небольших участках ценозов может определяться конкурентной способностью составляющих их видов растений по отношению к адвентивным видам.

Используя данную модель и метод множественного регрессионного анализа можно попытаться оценить роль перечисленных факторов в определении степени насыщенности участков растительных сообществ Западного Кавказа адвентивными видами. Расчеты показали, что вклад N_a в варьирование S_a составляет 43% ($d^2 = 0.426$), совместный вклад S и N – 17%; соответственно, всех трех факторов – 60% ($R^2 = 0.592$, $n = 187$, $P < 0.001$). В этом случае роль относительной конкурентоспособности аборигенных и адвентивных видов в сообществах в сочетании, по-видимому, со случайными процессами определяют степень их адвентивизации примерно на 40%. Если рассмотреть только собственно травяные сообщества (то есть без травяного яруса лесных фитоценозов), то относительная роль N_a , S и N в определении S_a будет несколько иной: N_a – 24%, S и N (S/N) – 38%, однако роль конкурентных отношений останется примерно такой же – около 38%.

Таким образом, результаты нашего анализа свидетельствуют о разной относительной конкурентоспособности адвентивных видов по отношению к местным видам в разных травяных фитоценозах Западного Кавказа. Это в существенной степени определяет уровень устойчивости растительных сообществ к инвазиям таких видов, по крайней мере, в не меньшей, чем их ценотическая структура.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 07-04-00449).

Литература

Акатов В.В., Акатова Т.В. Состав и видовое богатство фитоагрегировок прирусловых отмелей Сочинского национального парка // Научные труды Сочинского национального парка. М.: «Престиж». 2006. Вып.2. С. 140–147.

Акатов В.В., Акатова Т.В. Полночленность и устойчивость к инвазивным видам растительных сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий // Экология. 2010. № 3. С. 191–198.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., Шадже А.Е. Уровень полночленности и потенциал инвазивности растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 4. С. 328–340.

Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.

Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.: Ботанический сад МГУ, 2003. С. 31–33.

Виноградова Ю.К. Инвазивность естественных фитоценозов и конкурентные отношения между аборигенными и инвазионными видами // Сб. Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы конференции. Пенза, 2008. С. 17–19.

Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 5. С. 386–401.

Елисеева И.И., Юзбашев М.М. Общая теория статистики. М.: Финансы и статистика, 1996. 368 с.

- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
- Овчаренко А.А., Золотухин А.И. О распространении *Acer negundo* L. и *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. в пойменных лесах степной зоны Балашовского района (Саратовская область) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.: Ботанический сад МГУ, 2003. С. 75–76.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Brown R.L., Peet R.K. Diversity and invasibility of Southern Appalachian plant communities // Ecology. 2003. V. 84. № 1. P. 32–39.
- Davies K.F., Harrison S., Safford H.D., Viers J.H. Productivity alters the scale dependence of the diversity-invasibility relationship // Ecology. 2007. V. 88. № 8. P. 1940–1947.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // J. of Ecology. 2000. V. 88. P. 528–536.
- Davis M.A., Thompson K., Grime J.P. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity // Ecography. 2005. V. 28. № 5. P. 696–704.
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958. 181 p.
- Fridley J.D., Brown R.L., Bruno J.E. Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness // Ecology. 2004. V. 85. № 12. P. 3215–3222.
- Gilbert B., Lechowicz M.J. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity // Ecology. 2005. V. 86. № 7. P. 1848–1855.
- Herben T. Species pool size and invasibility of island communities: a null model of sampling effects. Ecology Letters. 2005. Vol. 8. № 9. P. 909–917.
- Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // J. of Ecology. 2005. V. 93. P. 5–15.
- Lonsdale W.M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility // Ecology. 1999. V. 80. P. 1522–1536.
- Meekins J.F., McCarthy B.C. Effect of environmental variation on the invasive success of a nonindigenous forest herb // Ecological Applications. 2001. V. 11. № 5. P. 1336–1348.
- Réjmánek M., Richardson D.M., Pysek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // Vegetation ecology / Eds. van der Maarel. Oxford: Blackwell, 2005. P. 332–355.
- Richardson D.M., Pysek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // Progress in Physical Geography. 2006. V. 30. № 3. P. 409–431.
- Sax D.F., Brown J.H. The paradox of invasion // Global Ecology and Biogeography. 2000. V. 9. P. 363–371.
- Ucher M.B., Kruger F.J., Macdonald I.A.W., et al. The ecology of biological invasions into nature reserves: an introduction // Biological Conservation. 1988. V. 44. P. 1–8.

RELATIVE COMPETITIVE CAPACITY OF ADVENTIVE PLANTS IN HERBACEOUS PHYTOCENOSIS OF THE WESTERN CAUCASUS

© 2012 Akatov V.V.¹, Akatova T.V.², Eskina T.G.², Zagurnaja J.S.²

¹ Maikop State Technological University,
Maikop, 385000, Pervomaiskaya 191, e-mail: akatovmgti@mail.ru

² Caucasus State Reserve,
Maikop, 385000, Sovetskaya 187

Relative competitive capacity of adventive vascular plants in herbaceous phytocenosis of the Western Caucasus is analyzed. The simple mathematical model is used for this purpose: $S_a = N_a(S/N)$, where N is the number of species of vascular plants per site of 15 m²; S is the mean number of species of vascular plants per plot of 0.5 m² within the sites; N_a is the number of species of adventive plants per site of 15 m²; S_a is the mean number of adventive species per plot of 0.5 m². This model is based on the assumptions that (a) all species constituting the species pool have the same capacity for dispersal and survival in colonized areas and (b) both immigration and extinction of the species are stochastic. If adventive species in community are characterized at average by higher or, on the contrary, by lower competitive capacity, in contrast to aboriginal species, so it should expect the higher or lower actual number of adventive species per plot of 0.5 m² in contrast with accounted ones from the model. The objects of the study are open communities (groups) on shoals along low and mid mountain rivers; communities of mid mountain forest glades and low mountain steppified meadows; communities of annual crop fields (wheat, corn, sunflower and soybean) and fallow lands; herb layer of low mountain forest communities. The results show different relative competitive capacity of adventive plants in different herbaceous communities of the Western Caucasus.

Key words: adventive species, competitive capacity, herbaceous communities, the Western Caucasus.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ДВУХ ВИДОВ КОПЕПОД (CRUSTACEA, COPEPODA, CALANOIDA) КАК ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЕНИЯ ИХ АРЕАЛОВ

© 2012 Вежновец В.В.¹, Зайдыков И.Ю.², Наумова Е.Ю.², Сысова Е.А.¹

¹ ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»,
Беларусь, Минск, 220072, yvv@biobel.bas-net.by

² Учреждение Российской Академии Наук Лимнологический институт СО РАН,
Россия, Иркутск 664033, lena@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 08.09.2011

Проведен сравнительный анализ особенностей обитания, состава пищевого комка и элементного состава режущего края мандибул двух видов веслоногих ракообразных (Copepoda, Calanoida), встречающихся в пресноводных водоемах Беларуси: инвазийного *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) и аборигенного реликтового вида *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887). Установлены различия в степени окремнения мандибул этих видов, что может отражать разные стратегии питания и выбора местообитаний. Статья содержит обобщенные сведения о современных ареалах данных видов и тенденциях их изменения.

Ключевые слова: *Eurytemora*, ареал, строение мандибул, пресные водоемы, Беларусь.

Введение

В настоящее время наблюдаются изменения ареалов некоторых видов водных животных, в том числе и копепод. Основной причиной этого является изменение условий обитания в основном за счет естественных и ускоренных антропогенными факторами процессов эвтрофирования и загрязнения местообитаний. В конечном итоге эти воздействия ведут к снижению качества воды, и водоем переходит в другой трофический статус. При этом наблюдаются перестройки и в составе зоопланктона: виды, имеющие узкие границы толерантности к факторам среды, вытесняются более эврибионтными видами.

Как правило, исчезающие из состава биоты виды являются аборигенными. В большей степени риску вымирания подвержены стенобионтные виды. Особо чувствительны к изменению среды обитания реликтовые

ракообразные, к ним относится *Eurytemora lacustris* [Maier, Speth, Arp et al., 2011], которые проникли и адаптировались к обитанию в пресных водах во время последнего оледенения [Сушня, Семенченко, Вежновец, 1984]. На основании тенденций к снижению плотности и исчезновению из фауны мезотрофных озер этот вид включен в Красную книгу Республики Беларусь [2004].

С другой стороны, некоторые виды Calanoida, относящиеся к эвригалинным формам и заселяющие устья рек, активно осваивают пресные водоемы и водотоки [Lee C., 1999; Lee C., Bell M., 1999; Pandourski I., Evtimova V., 2006]. Примером такой экспансии может служить *Eurytemora velox*, к настоящему времени широко представленный вид в пресных водах Европы [Gaviria, Forgo, 2000] и заселивший в Беларуси водоемы и водотоки южных районов в бассейнах рек Днепр и Буг [Вежновец, 2004].

К роду *Eurytemora* принадлежит около 20 видов, обитающих в основном в солоноватоводных водоемах (морские лагуны, устья рек, лиманы) и редко – в пресных водах. Для бывшего СССР описано 16 видов. Род считается голарктическим [Боруцкий, Степанова, Кос, 1991]. В пресноводной фауне Европы указывается 4 вида [Limnofauna Europea, 1978]. В гидрофауне Беларуси найдено два вида этого рода: *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) и *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887), существенно различающиеся по своим экологическим характеристикам и распределению в водоемах [Вежновец, 2004; 2005]. Основной ареал обоих видов расположен вне пределов Республики Беларусь.

Данные по биологии этих видов многочисленны, но разрозненны и не объясняют современные изменения их ареалов. В представленной работе сопоставлены условия обитания видов с питанием и строением мандибулярных пластинок для уточнения роли этих видов в экосистеме. Новые сведения по элементному составу дополняют известные ранее морфологические данные и могут прояснить некоторые особенности адаптации видов к трофическим условиям в пресных водах и тенденции изменения состояния их популяций. Такой подход может оказаться результативным и для установления происхождения конкретных популяций, путей проникновения в пресные воды и предсказания дальнейшего изменения их ареалов.

Материалы и методы

Пробы *E. velox* собраны из пойменного оз. Волотовское, 30.10.2007 г. Водоем расположен в черте города Гомеля, на правом берегу р. Сож, левого притока р. Днепр, координаты – 52°27.016' с. ш. и 31°02.210' з. д. Озеро соединено с основным руслом протокой, водообмен между озером и рекой в основном происходит в полноводные годы весной и осенью, во

время летней межени и понижении уровня соединение прерывается. Водоем принимает поверхностные стоки из поселка Волотова, относится к гиперэвтрофным водоемам.

Пробы *E. lacustris* взяты из мезотрофного озера ледникового происхождения – Вечелье, расположенного в пригороде, южнее городского поселка Ушачи, 15.07.2009 г., координаты – 55°09.340' с. ш. и 28°38.132' з. д. Водоем относится к бассейну р. Западная Двина. Озеро Вечелье в летнее время термически стратифицировано, верхние слои воды прогреваются выше 20°C, в придонных слоях сохраняется температура не выше 6°C. Зона температурного скачка начинается с глубины 4–5 м, максимальный перепад температуры может достигать 7–8°C на 1 м глубины.

В оз. Волотовском пробы зоопланктона взяты на глубинах около 1 м процеживанием 50 л воды из приповерхностного слоя через планктонную сеть с диаметром отверстий сита 45 мк. В глубоководном оз. Вечелье зоопланктон отобран на станции с максимальной глубиной замыкающейся планктонной сетью по вертикальному профилю через 5 м от поверхности до дна. Диаметр входного отверстия сети 25 см, фильтрующий конус сети из сита с диаметром отверстий 100 мк. Фитопланктон в оз. Волотовском собран в поверхностных слоях воды прибрежья зачерпыванием, в оз. Вечелье собран батометром на 10 глубинах с охватом всей толщи воды от поверхности до дна: до гипolimниона через 2 м глубины, в гипolimнионе – через 5 м. Объем проб фитопланктона составил 1 л. Основные характеристики исследованных водоемов приведены в таблице 1.

Образцы животных для морфологического и элементного анализа были зафиксированы 4%-м формалином. По 12 экземпляров самок каждого вида отобрано и препарировано под бинокулярным микроскопом. Подготовка препаратов мандибул и

Таблица 1. Основные гидрологические характеристики исследованных озер

	Озеро Волотовское	Озеро Вечелье
Длина, км	1.1	3.68
Ширина, км	0.37	0.48
Площадь, км ²	около 0.3	1.36
Глубина, максимальная, м	1.9	35.9
Глубина, средняя, м	–	18.5
Прозрачность, летом, м	0.4	2.0
Максимальная температура, поверхность/дно °С	25.4/25.2	24.8/5.8
Генетический тип	Гиперэвтрофное	Мезотрофное

содержимого желудков для сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) проводилась по упрощенной методике: после отмывания от фиксатора, отделенные мандибулы и содержимое желудка переносили на фильтр и высушивали в термостате при 40°C в течение суток и после этого напыляли золотом. Фотографии и полуколичественный элементный анализ образцов были получены на СЭМ QUANTA 200 фирмы FEI с приставкой для волнового рентгеновского микроанализа фирмы EDAX. Для каждой мандибулы

определяли содержание элементов не менее чем в пяти точках на вентральном зубце и в центре мандибулярной пластинки для контроля (рис. 1). Процентное содержание кремния и брома определяли от доли всех элементов (от В до U), используя программные опции Genesis Spectrum EDAX-приставки.

При обозначении зубцов режущего края мандибулы использованы термины, предложенные К.В. Беклемишевым [1959], где он выделяет три группы зубов V – вентральные, С – центральные, D – дорзальные (рис. 1).

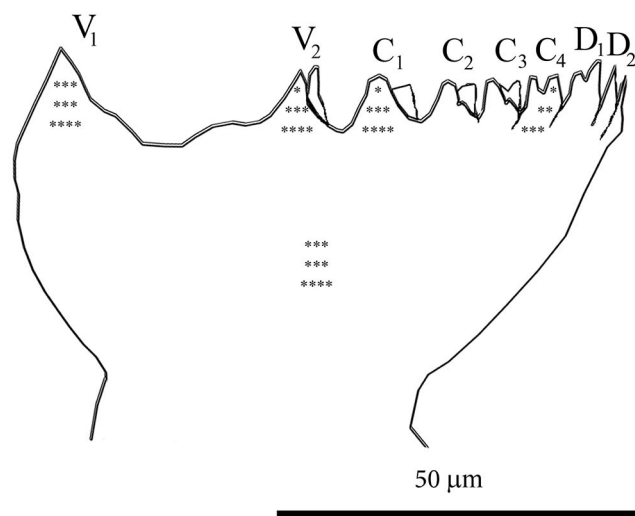


Рис. 1. Схема строения мандибулярной пластинки и режущего края мандибулы *Eurytemora*. Точками обозначены места проведения элементного анализа.

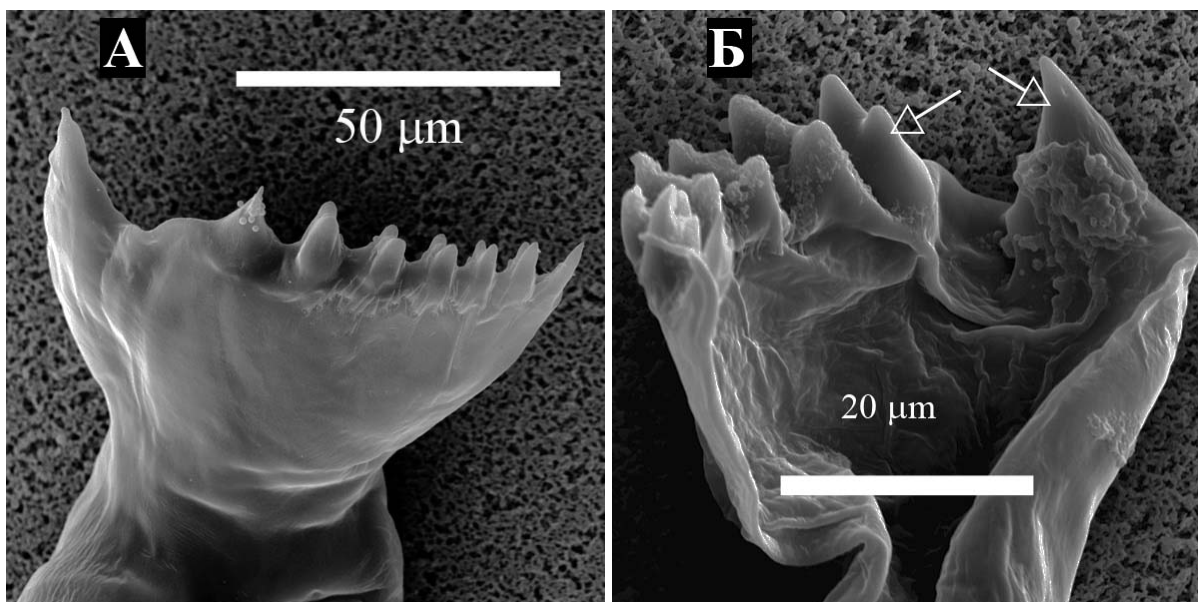


Рис. 2. Режущий край мандибулярных пластинок *Eurytemora velox* (А) и *E. lacustris* (Б). Стрелками обозначены зубы с высокой степенью окремнения.

Полученные результаты

Изучение морфологии мандибул с помощью СЭМ показало, что общее строение мандибулярных пластинок у самок *E. lacustris* и *E. velox* практически не отличается (рис. 2). Жующий край состоит из 8 основных зубов. Морфология режущего края мандибулы предполагает общий механизм питания не только для *E. velox* и *E. lacustris*, но и для других видов рода [Revis N., Castel J., Tackx M.L.M., 1991].

Однако, при проведении элементного анализа выявилась относительно большая прочность режущего края мандибул *E. lacustris*, при этом среднее содержание кремния в первом и втором вентральном зубце (V_1 , V_2) составило 20.9 и 26.1, при максимальных значениях до 30% общего элементного состава. У *E. velox* максимальное

количество кремния в этих же зубах не превышало 1.5 % (таблица 2). В значительном количестве у обоих видов обнаружен бром, относительное содержание которого выяснить нам не удалось. Из других элементов найдены углерод, кислород и азот – обычные органические составляющие хитинового скелета.

Несмотря на сходное строение мандибул, содержимое желудков исследованных видов, изученное на СЭМ, оказалось разным. У *E. lacustris* основу пищевого комка составляют пеннатные диатомовые (рис. 3Б). Водоросли повреждены и имеют в длину не более 40 мк. Желудок *E. velox* заполнен мало поврежденными центрическими диатомеями, с приближительными размерами от 15 до 25 мк (рис. 3А.).

Таблица 2. Среднее содержание (%) кремния (Si) и брома (Br) при элементном анализе поверхности зубцов и основания мандибулярной пластинки *E. velox* и *E. lacustris*

	Элемент	V_1	V_2	C_1	C_4	Центр мандибулярной пластинки
<i>E. lacustris</i>	Si	20.9	26.1	6.4	1.4	0.6
	Br	1.7	2.0	5.3	4.8	1.5
<i>E. velox</i>	Si	1.3	0.8	0.5	0.5	0.5
	Br	3.9	4.8	3.7	3.6	3.0

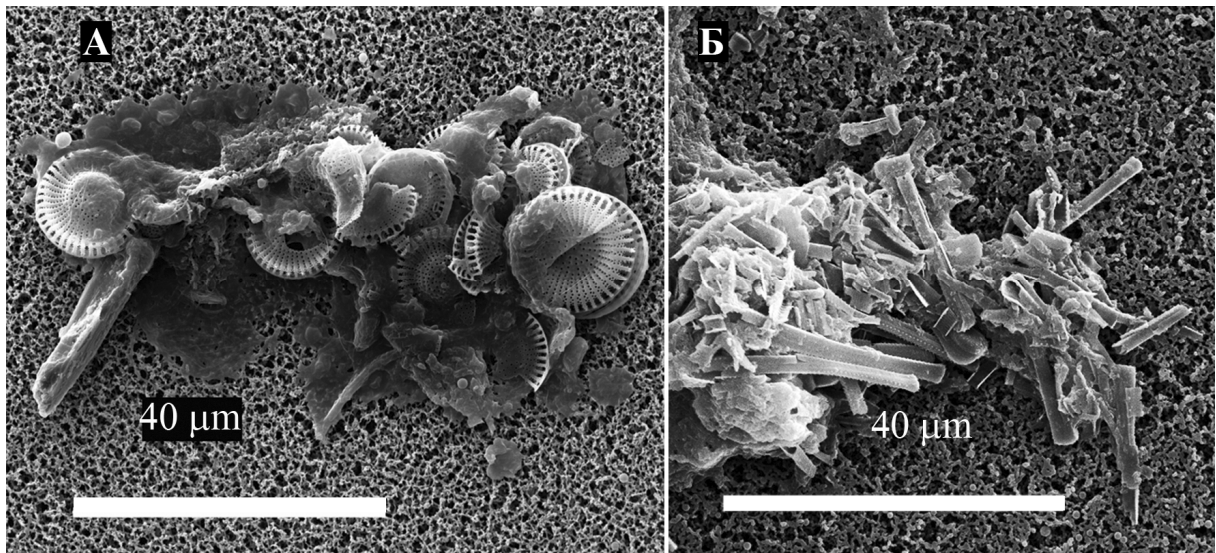


Рис. 3. Содержимое пищевого комка *Eurytemora velox* (А) и *E. lacustris* (Б).

Численность зоопланктона в мезотрофном оз. Вечелье – около 100 тыс. экз./м³. Плотность популяции озерной эвритеморы в изученном озере составляет в зависимости от года исследований от 0.2 до 2.7 тыс. экз./м³. Из «мирных» каланоидных копепод со сходным типом питания и потенциальных конкурентов за пищевые ресурсы в планктоне присутствует только один вид – *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888). До 80% популяции этого вида размещается в эпилимнионе.

В оз. Вечелье основная масса популяции *E. lacustris* держится в гиполимнионе, при температуре 5–10°C, с повышением температуры до 15°C и в приповерхностном слое 0–5 м встречаются только единичные особи (рис. 4). Максимум численности рачков в дневное время приурочен к нижней границе гиполимниона и расположен на глубинах 10–15 м. Содержание растворенного кислорода в гиполимнионе в исследуемый период составляло 4.8 мг/л.

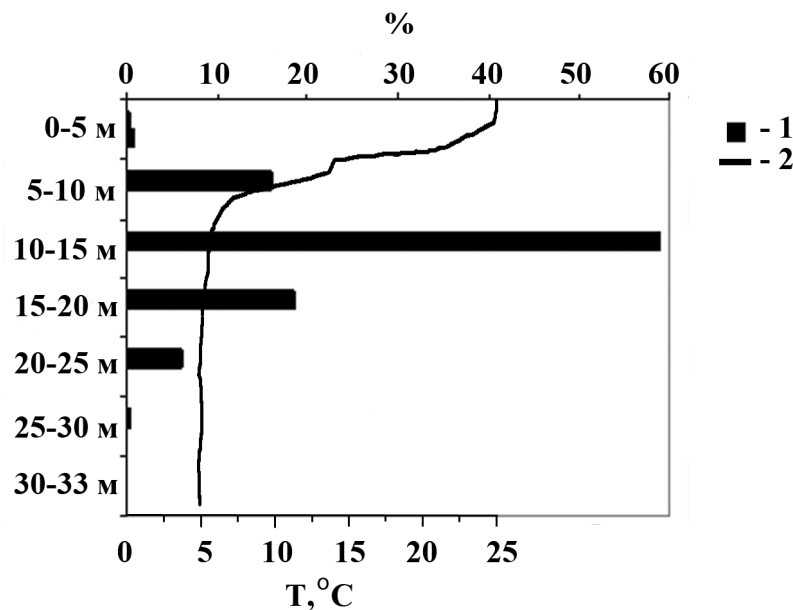


Рис. 4. Летняя температура воды и дневное распределение *E. lacustris* в озере Вечелье. 1 – доля (%) животных в слое облова, 2 – температура воды (°C).

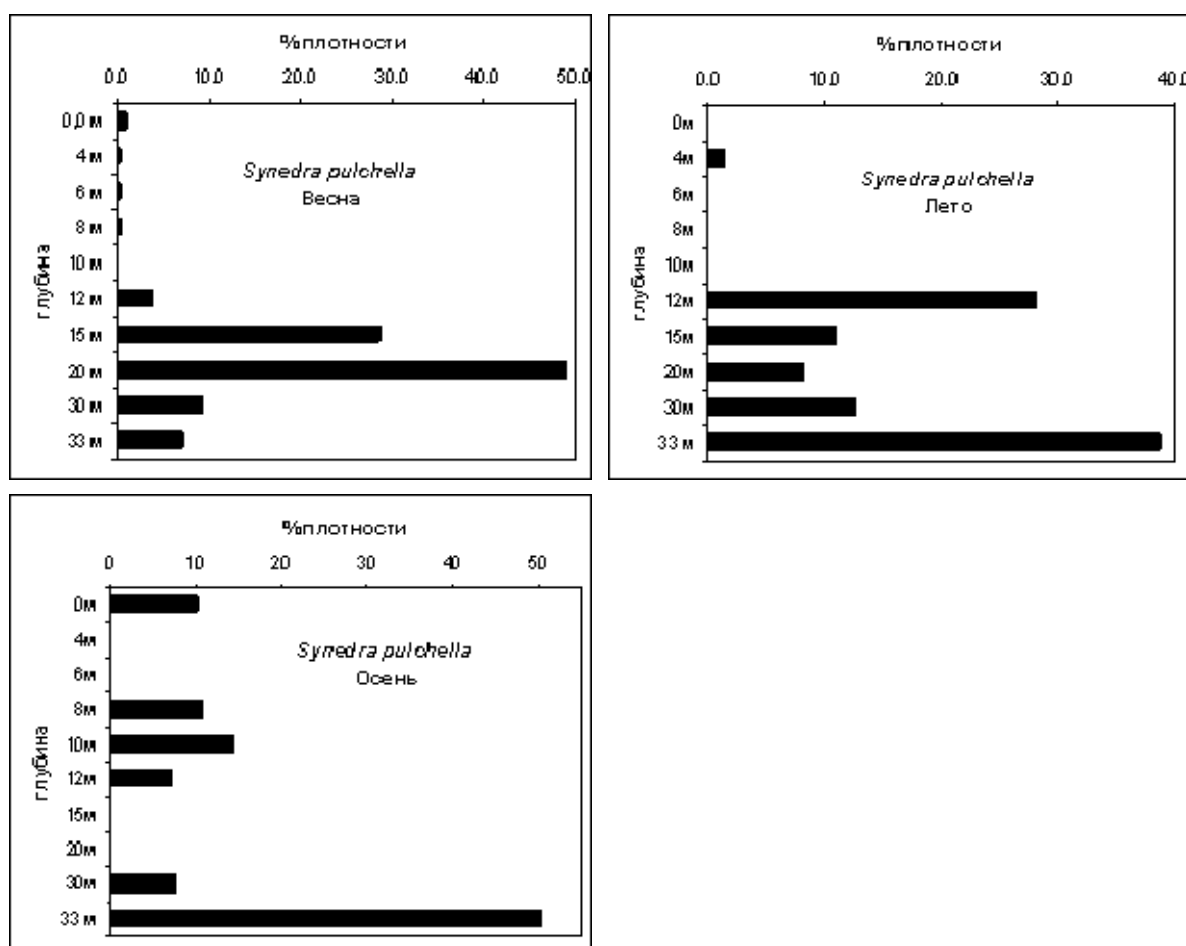


Рис. 5. Сезонное вертикальное распределение *Synedra pulchella*.

Основу численности фитопланктона в мезотрофном оз. Вечелье составляют диатомовые и криптофитовые при общей плотности от 2.5 весной до 1.4 млн кл./л. осенью. Биомасса не выходит за пределы, характерные для этого типа водоемов и меняется от 0.5 до 1.5 мг/л. Отдел диатомовых составляет от 45% весной, до 74 – летом и около 48% осенью общей численности фитопланктона. Биомасса диатомовых в летние месяцы может достигать 50% от общей биомассы фитопланктона. Определено 19 видов диатомей. В видовом составе пелагического фитопланктона только 4 вида принадлежат к центрическим, среди которых доминирует *Cyclotella sp.*, все остальные диатомовые относятся к пеннатным формам, с преобладанием *Synedra pulchella* (Ralfs) Kütz. В течение всего вегетационного сезона *Cyclotella sp.* занимает всю толщу воды с летним максимумом в

зоне термоклина, а *S. pulchella*, несмотря на различия в сезоне, в основном приурочена к гипolimниону, образуя максимумы плотности в зоне термоклина и в придонных слоях воды. Из других видов пеннатных сходное вертикальное распределение наблюдается только у колониальной *Fragilaria crotonensis* Kitt. осенью, при этом ее максимальная плотность была низкой и достигала 18.7 тыс. кл./мл.

Согласно нашим данным, *E. velox* в текучих водах приурочена к заросшему (защищенному) побережью, где ее плотность в 6 раз больше, чем в открытых участках. В пойменных озерах анализ биотопической приуроченности этого вида показал, что основная масса популяции также держится в прибрежье, а численность на порядок превышает таковую на пелагических станциях. Анализ возрастного состава вида в двух

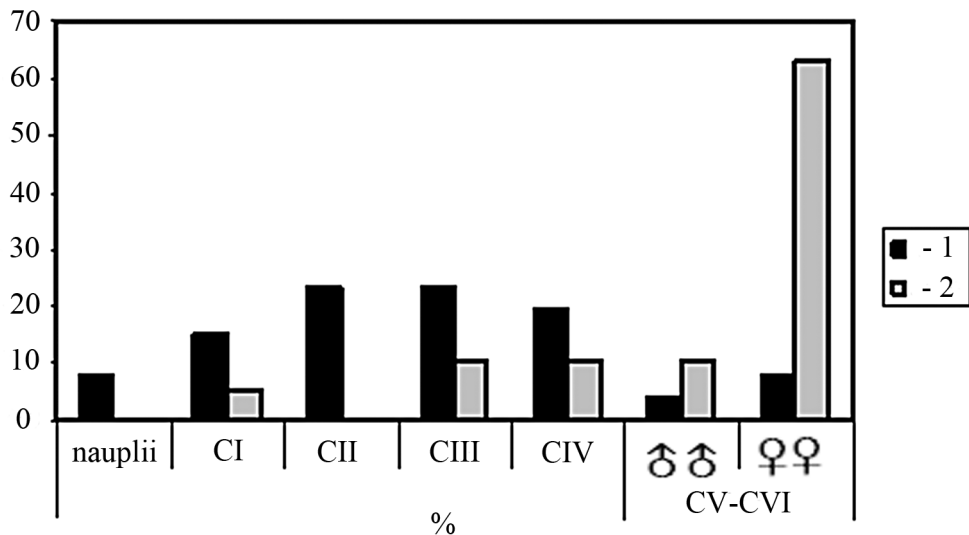


Рис. 6. Изменения возрастного состава *Eurytemora velox* в зависимости от качества биотопа в литоральной зоне. 1 – зона без растительности, 2 – заросли (по вертикальной оси % численности возрастных стадий).

основных типах литоральной зоны (свободной от высшей водной растительности и заросшей тростником) показал четкие различия в распределении рачков разных возрастов в этих двух биотопах (рис. 6). В чистой (не заросшей) литорали преобладали рачки младших копеподитных стадий (CI – CIV), заросли предпочитали более взрослые особи (CV и CVI).

В оз. Волотовское определено 37 видов фитопланктона [Рассашко, Савицкий, Ковалева, 2003]. Озеро подвержено сильному антропогенному воздействию и эвтрофированию, в нем основными продуцентами являются цианобактерии, составляющие до 80% численности и биомассы в летнее время. Во время отбора проб *E. velox* (октябрь) в составе флоры озера встречено достаточно много диатомей. Наряду с синезелеными, в достаточном количестве в планктоне развивались из пеннатных – *Asterionella formosa* Hass, *Navicula radiosa* Kütz., из центрических – диатомовых *Stephanodiscus Hantzschii* Grun. и *Cyclotella Meneghiniana* Kütz., часто встречались виды: *Melosira varians* Ag., *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun., *Amphora ovalis* Kütz., *Cocconeis placentula* Ehr., *Pinnularia major* (Kütz.),

Aulacoseira italica (Ehr.) Kütz. Кроме планктонных, некоторые из этих видов относятся к видам-обрастателям и донной флоре побережья [Водоросли. Справочник., 1989].

Обсуждение результатов

Eurytemora lacustris распространена на территории северной Европы и севера Западной Сибири. Основной район обитания – водоемы бассейна Балтийского моря: Швеция, Дания, Германия, Финляндия, Карелия и Прибалтика. В пресных водах обитает преимущественно в озерах. Е.В. Боруцкий и др. [1991] отмечают его единично в солоноватых водах. В Азии вид найден только в Обской губе [Семенова и др., 2000].

Также с конца прошлого столетия этот вид отмечается в водоемах бассейна Волги: в Новгородской, Саратовской и Астраханской областях России. В составе зоопланктона Куйбышевского водохранилища он регистрируется с 1980 г. [Романова, 2010]. Кроме того, известны находки и из водохранилищ бассейна Днепра: в сообществах зоопланктона Киевского, Кременчугского, Каховского водохранилищ и нижнего Днепра, а также в

мейобентосе Киевского водохранилища [Беспозвоночные и рыбы..., 1989]. На основании этих сведений создается впечатление о более широком распространении этого вида на территории Европейской части России и на Украине. Однако, еще В.М. Рылов [1930] считал подобные находки, например, в бассейне р. Днестр «сомнительными».

В Литве этот вид включен в Красную книгу [Red Date..., 1992], ранее был найден в 10 озерах, а в настоящее время встречается только в гиполимнионе 5 мезотрофных озер с максимальными глубинами от 38 до 60 м [Arbačiauskas, Kalytyté, 2010]. Сокращение числа озер с *E. lacustris* в связи с изменением климата и эвтрофированием наблюдается и в соседней Латвии [Paidere et al., 2011]. В Польше вид зарегистрирован только в оз. Вигри. Показано, что вследствие эвтрофикации и повышения температуры в глубоких озерах вид исчезает [Kasprzak, Reese, Koschel et al., 2005]. На территории Германии относится к редким и исчезающим видам [Maier, Speth, Arp et al., 2011].

В Беларуси этот вид известен только из двух мезотрофных озер – Волчын и Вечелье бассейна р. Западная Двина [Вежновец, 2005]. Многолетние наблюдения на этих озерах показывают постепенное снижение прозрачности, основного показателя трофности озер [Китаев, 2007]. Особенно резко это проявляется в оз. Вечелье, где по данным 1976 г., летом этот показатель составлял 4 м [Власов, Якушко, Гигевич и др., 2004]. По нашим наблюдениям, в 2005 г. прозрачность снизилась до 2, а в летний сезон 2011 г. составила только 1.2–1.5 м. Менее выражен процесс эвтрофирования в оз. Волчын, где снижение прозрачности за этот же период произошло только на 1 м – с 4.6 до 3.5, что находится в пределах межгодовых и сезонных колебаний этого показателя. На фоне снижения прозрачности воды наблюдается значительное падение численности

популяции: за последние 30 лет почти в 8 раз. Так, средняя плотность *E. lacustris* в столбе воды, учитывая все возрастные стадии развития, в 1977 г. [Митрахович, Ляхнович, 1979] достигала 7.92 тыс. экз./м³, в 2002 была 2.9, а в 2005 только 1.01 тыс. экз./м³. Наблюдения 2011 г. показали дальнейшее снижение плотности до 0.22 тыс. экз./м³, что создает угрозу полного исчезновения этого вида из фауны озера. Известно, что процессы эвтрофирования озер создают неблагоприятные условия для обитания этого холодолюбивого стенотермного вида, проявляющиеся, прежде всего, в снижении уровня растворенного кислорода в гиполимнионе, где располагается основная часть популяции [Kasprzak, Reese, Koschel et al., 2006]. Несмотря на падение прозрачности, по нашим наблюдениям, в течение 2002–2011 гг. уровень растворенного кислорода в гиполимнионе снизился незначительно с 5.6 до 4.8 мг/л и оставался благоприятным для развития популяции.

Вертикальное распределение *E. lacustris* может определяться многими факторами (обилием пищи, содержанием растворенного кислорода, наличием рыб-планктофагов и др.). Собственные многолетние наблюдения на озерах Беларуси показали, что популяция в летнее время постоянно располагается в гиполимнионе при температуре не выше 15°C, что свидетельствует о принадлежности озерной эуритеморы к холодолюбивой фауне, что подтверждается и литературными данными [Митрахович, Ляхнович, 1979; Arbačiauskas, Kalytyté, 2010].

Таким образом, *E. lacustris* для Беларуси – редкий вид, находящийся на южной границе ареала, и численность его популяций постепенно сокращается. Исходя из литературных и наших данных по распространению и биотопической приуроченности (гиполимнион мезотрофных озер), вертикальному распределению в толще воды, указанные находки *E. lacustris* в южной

части бассейнов рек Волга и Днепр, на наш взгляд, могут быть неверны и требуют дальнейшего уточнения.

Пищевой комок *E. lacustris* содержит пеннатные виды диатомых, имеющих достаточно высокую плотность в гиполимнионе озер. Большинство водорослей повреждены – это свидетельствует об использовании «кремниевых коронок» режущего края мандибулы для их дробления и лучшего переваривания содержимого. Определение их таксономической принадлежности по представленным останкам затруднительно. Однако, исходя из взаимного вертикального распределения ведущих видов диатомей и эуритеморы в таком типе озер, мы предполагаем, что эти водоросли принадлежат к виду *Synedra pulchella*, занимающему гиполимнион стратифицированных мезотрофных озер Беларуси.

Eurytemora velox – эвригалинный вид, широко распространенный в Европе, в основном, в соленых и солоноватых водах, обычен в планктоне Северного, Балтийского, Каспийского, Черного и Азовского морей. Основные места обитания сосредоточены вблизи устьев рек, где он создает достаточно большие плотности и является кормовым объектом для карповых рыб. Кроме того, встречается в различных пресных водоемах Европы – от Норвегии до устья Дуная [Gaviria, Foggo, 2000], от Англии на западе, до Урала – на востоке [Боруцкий, Степанова, Кос, 1991]. Аспекты пассивного и активного расселения этого вида вверх по течению р. Днепр на украинских водоемах и водотоках детально рассмотрела Л.В. Самчишина [2000, 2005]. Согласно ее данным, вид встречается за пределами древних морских трансгрессий и является каспийским иммигрантом.

В пределах Беларуси вид впервые найден В.И. Монченко [1967] в р. Припять и ее притоках на участке от города Пинска до устья (по материалам экспедиции июля 1956 г.). Ранее [Рылов, 1915] для данных территорий

не указывался. Позже его обнаружили и в реках Пина, Сколодинка и ее затоке, в пойме Припяти, выше впадения р. Уборть [Радзимовский, Полищук, 1970]. По нашим сборам за период с 1996 по 2011 г. подтверждено нахождение *E. velox* в реках Западный Буг, Припять и Сож и их придаточных водоемах [Вежновец, 2004; Рассашко, Вежновец, Ковалева, 1999].

Таким образом, *E. velox* в Беларуси найдена в нескольких реках, принадлежащих к бассейну Черного и Балтийского морей, и встречается как в основном русле рек, так и в пойменных водоемах. По имеющимся литературным данным, в континентальных водах вид встречается в различных водоемах: от временных до озер с повышенной соленостью [Рылов, 1930], переживая неблагоприятные условия на всех стадиях развития, включая стадию яйца [Elton, 1927]. Анализ встречаемости в соседней Украине и находок в Беларуси позволяет предположить, что этот вид относительно недавно проник в водоемы юга республики и его ареал постепенно расширяется. Этому процессу способствует эврибионтность и приспособленность вида к переживанию неблагоприятных условий (высыхание, промерзание) даже на поздних стадиях развития, что подчеркивала Л.В. Самчишина [2000]. Нестабильное гидрологическое состояние таких экосистем, как пойменные водоемы и реки, особенно в условиях зарегулирования, способствует обширному расселению чужеродных видов, в том числе и *E. velox*. Успеху этого процесса также способствует предпочтение *E. velox* прибрежных зон водоемов и водотоков, то есть участков с замедленным течением, в условиях которых возможно самостоятельное передвижение против течения, на что обращал внимание еще П.Л. Сабанев [1930]. Благодаря высокой степени адаптации к изменениям среды обитания, не исключается расселение и

пассивным способом – переносом другими животными.

Известно, что в зарослевом фитопланктоне озер Беларуси доля диатомей составляет около 55%, а в перифитоне – 85%, и в нем часто встречаются подвижные перифитонные формы, способные переходить к планктонному образу жизни [Сысова, 2008]. Высокое флористическое разнообразие диатомовых в эпифитоне литовских водоемов подчеркивают и другие исследователи [Kasperovičienė, Karosienė, 2009]. Таким образом, они могут являться обильным и доступным кормом для копепод. Примеры питания калянид с субстрата описаны ранее Н.В. Вышкварцевой [1977]. А.В. Монаков [1998] на основании типичного для фильтраторов строения вторых максилл относит род *Eurytemora* к калянидам-фильтраторам (с. 152), но по качественным характеристикам питания *Eurytemora velox* считает фильтратором-зоофагом (с. 161, табл. 62), ссылаясь на собственную работу [Монаков, Сорокин, 1971]. В тоже время, для уточнения рациона он подчеркивает важность получения фактических данных по питанию из природных популяций. Несмотря на преобладание в оз. Волотовском цианобактерий, судя по содержанию желудка, *E. velox* в этом водоеме питается центрическими диатомеями рода *Stephanodiscus sp.* (рис. 3А). Обращает на себя внимание тот факт, что содержащиеся в желудке водоросли практически не повреждены. Вероятно, это обусловлено отсутствием прочного кремниевого покрытия жующего края мандибулярной пластинки – кремниевой коронки, позволяющего дробить водоросли для их лучшего переваривания [Беклемишев, 1954]. В этом случае переваривание неповрежденных водорослей, по-видимому, происходит через пространство между двумя створками диатомей (эпитеки и гипотеки) и систему отверстий расположенных на створках (перфораций или пор). Через указанные

мельчайшие отверстия происходит сообщение протоплазмы водорослей с внешней средой [Водоросли. Справочник, 1989].

Исходя из этого и полученных данных по содержанию пищеварительного тракта, а также выбора местообитаний, мы считаем, что в условиях водоемов Беларуси *E. velox* относится к фильтраторам и специализируется на потреблении диатомовых водорослей прибрежья, предположительно с поверхности обрастаний и дна. В данном случае питание *E. velox* диатомеями в литорали помогло, очевидно, найти свою нишу в пресных водах и успешно избежать конкуренции с аборигенными растительноядными видами каланоидных копепод рода *Eudiaptomus* [Монаков 1998], обитающими в пелагической части подобных водоемов.

Заключение

Исходя из распространения, тенденций изменения ареалов, биотопической приуроченности, строения ротовых конечностей и содержимого желудков показаны разные стратегии выживания двух видов каланоидных копепод (аборигенного реликтового и инвазийного) морского происхождения в пресных водах. Оба вида сохранили преимущественное питание диатомовыми водорослями и заняли специфические ниши в пресноводных экосистемах.

В силу своего арктического происхождения *E. lacustris* является оксифильным холодолюбивым стенотермным животным и заселяет в условиях Беларуси гипolimнион мезотрофных среднеглубоких озер с термической стратификацией водной толщи. Сокращение ареала, наблюдаемое в настоящее время в соседних странах, и снижение количественного развития популяций этого вида в Беларуси происходит из-за антропогенного ускорения процессов

эвтрофирования и загрязнения водоемов. Находки этого вида в водоемах юга Европы требуют уточнения.

Для вида понто-каспийского происхождения *E. velox*, в связи с широкими адаптационными способностями – эвритерностью и эвригалинностью, а также возможностью занимать заросшее побережье и избегать конкуренции с аборигенными видами копепоид, создаются благоприятные условия для расширения ареала.

Таким образом, данные виды копепоид могут рассматриваться как объекты изучения адаптаций веслоногих к обитанию в пресных водах, а также как модельные виды для мониторинга популяций на границе их распространения.

Благодарности

Работа частично поддержана интеграционными грантами СО РАН № 95, Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (БРФФФИ) № Б09СО-006 и проектом enviroGRIDS (7-я Рамочная программа ЕС).

Отдельно выражаем признательность анонимному рецензенту за внимательное и творческое прочтение рукописи, благодаря замечаниям и вопросам которого пришлось не только переосмыслить и критически подойти к проделанной работе, но и наметить пути ее дальнейшего продолжения.

Литература

Беклемишев К.В. Обнаружение кремниевых образований в кожных покровах низших ракообразных // Доклады Академии наук СССР. 1954. Т. 97. № 3. С. 543–545.

Беклемишев К.В. К анатомии жевательного аппарата копепоид. Сообщение II. Жующий край мандибул у некоторых Calanida и Eucalanidae // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1959. Т. XXX. С. 148–156.

Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / Отв. ред. Г.И. Щербак. Киев: Наук. Думка, 1989. 248 с.

Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.

Вежновец В.В. Виды рода *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) в водоемах Беларуси // Динамика биологического разнообразия фауны, проблемы и перспективы устойчивого использования и охраны животного мира Беларуси. Тез. докл. IX зоологической науч. конф. Минск. 2004. С. 189–191.

Вежновец В.В. Ракообразные (Cladocera, Copepoda) в водных экосистемах Беларуси. Каталог. Определительные таблицы. Минск: Бел. наука, 2005. 150 с.

Власов Б.П., Якушко О.Ф., Гигевич Г.С., Рачевский А.Н., Логинова Е.В. Озера Беларуси: Справочник. Минск: БГУ, 2004. 284 с.

Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.

Вышкварцева Н.В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов рода *Calanus* s.l. (Copepoda, Calanoida). II. Функционирование ротового комплекса и питание калянусов // Иссл. фауны морей. Л., 1977. Т. 19(27). С. 5–28.

Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.

Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных. Минск: Бел. Эн., 2004. С. 279–281.

Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998. 318 с.

Монаков А.В., Сорокин Ю.И. Питание и пищевое поведение некоторых пресноводных Calanoida // Тр. ИБВВ. 1971. Вып. 21(24). С. 180–195.

- Монченко В.І. Веслоногі рокоподібні (Crustacea, Copepoda) р. Прип'яті та її приток // ДАН АН УРСР. 1967. № 3. С. 273–277.
- Митрахович П.А., Ляхнович В.П. Характеристика популяції *Eurytemora lacustris* (Pope) в оз. Вечелье Белорусской ССР // Вестник БГУ им. В.И. Ленина. Сер. хим., биол., геогр. Минск: БГУ, 1979. № 2. С. 39–44.
- Радзимовський Д.О., Поліщук В.В. Планктон річки Прип'ять. Київ: Наукова думка, 1970. 211 с.
- Рассашко И.Ф., Вежновец В.В., Ковалева О.В. Сравнительная характеристика сообщества зоопланктона на участке реки Сож с разной степенью антропогенной нагрузки // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси. Тез. докл VIII Зоол. конф. Минск. 1999. С. 256–257.
- Рассашко И.Ф., Савицкий Б.П., Ковалева О.В. Итоги гидроэкологических исследований озерных экосистем Белорусского Полесья // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы II Междун. науч.-практ. конф. Минск: БГУ, 2003. С. 61–64.
- Романова Е.П. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любичевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2010. С. 159–164.
- Рылов В.М. К планктону некоторых озер Витебской губернии. Фауна Copepoda и Cladocera // Тр. Петрогр. об-ва естествоиспытателей. 1915. Т. 44, вып. 4. С. 111–163.
- Рылов В.М. Определители организмов пресных вод СССР. А. Пресноводная фауна. Вып. 1. Пресноводные CALANOIDA СССР. Ленинград. 1930. 288 с.
- Сабанеев П.Л. *Eurytemora velox* (Lill.) у порожнистій частині Дніпра // Збір. Пр. Дніпр. біол. стан. 1930. 5.
- Самчишина Л.В. Рецентное вселение олигогалинного вида *Eurytemora velox* (Lill.) (Copepoda, Calanoida) в Днепр и его крупные притоки // Экология моря. 2000. 52. С. 52–55.
- Самчишина Л. В. Еколого-фауністичні і морфологічні аспекти вивчення прісноводних і солонуватоводних Calanoida (Crustacea, Copepoda) України. Дисс. ... канд. біол. наук. Київ, 2005. 246 с.
- Семенова Л.А., Алексюк В.А., Дергач С.М., Лелеко Т.И. Видовое разнообразие зоопланктона водоемов Обского севера // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2000. Вып. 1. С. 127–134.
- Сушня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Навука і тэхніка, 1984. 160 с.
- Сысова Е.А. Структура и динамика сообществ фитоперифитона в озерах разного трофического статуса. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Минск, 2008. 18 с.
- Arbačiauskas K., Kalytyté D. Occurrence and interannual abundance variation of Glacial Relict Calanoids *Limnocalanus macrurus* and *Eurytemora lacustris* in Lithuanian Lakes // Acta Zoologica Lituonica. 2010. V. 20. N. 1. P. 61–67.
- Elton C. The ecological relationships of certain fresh-water Copepoda // J. Ecol. 1927. 17. P. 383.
- Gaviria S., Forro L. Morphological characterization of new populations of the copepod *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) (Calanoida, Temoridae) found in Austria and Hungary // Hydrobiologia. 2000. 438. P. 205–216.

- Kasperovičienė J., Karosienė J. Floristic and ecological variability of epiphyton diatoms in Lithuanian lakes differing in ecological conditions // Диатомовые водоросли как биоиндикаторы современного состояния окружающей среды и их роль в палеонтологии и биостратиграфии (Морфология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия): Материалы XI Междунар. конф. диатомологов стран СНГ, г. Минск, 27 сентября – 2 октября 2009 г. Минск: Право и экономика, 2009. С. 56–58.
- Kasprzak P., Reese C., Koschel R., Schulz M., Hambaryan L., Mathes J. Habitat Characteristics of *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) (Copepoda, Calanoida): The Role of Lake Depth, Temperature, Oxygen Concentration and Light Intensity // International Review of Hydrobiology. 2005. V. 90. Issue 3. P. 292–309.
- Kasprzak, P., Reese C., Koschel R., Schulz M., Hambaryan I., Mathes J. Glacial relicts in NE-German lakes: Habitat characteristics of *Eurytemora lacustris* (Copepoda, Calanoida). IGB Report. 2006. P. 151–160.
- Lee C. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis* // Evolution. 1999. 53(5). P. 1423–1434.
- Lee C., Bell M. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals // Trends in ecology & evolution. 1999. V. 14. № 7. P. 284–288.
- Limnofauna Europaea. Stuttgart; N.Y. Amsterdam: Gustav Fischer Verlag, 1978. 532 p.
- Maier G., Speth B., Arp W., Bahnwart M., Kasprzak P. New records of the rare glacial relict *Eurytemora lacustris* (Poppe 1887) (Copepoda; Calanoida) in atypical lake habitats of northern Germany // J. Limnol. 2011. 70(1). P. 145–148.
- Paidere J., Brakovska A., Stepanova M., Bardačenko V. The occurrence of *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) in the Latvian salmonid water lakes of the East Latvia in 2010 // 6th International conference «Research and Conservation of biological Diversity in Baltic Region», Daugavpils, 28–29 April 2011. Daugavpils, 2011. P. 92.
- Pandourski I., Evtimova V. First record of *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) (Crustacea: Copepoda: Calanoida) in Iceland with morphological notes // Historia naturalis bulgarica. 2006. 39. 17. P. 39–42.
- Red Date Book of Lithuania. Vilnius, 1992. 366 p.
- Revis N., Castel J., Tackx M.L.M. Some Reflections on The Structure of the Mandible Plate of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) // Hydrobiol. Bull. 1991. 25(1). P. 45–50.

BIOLOGICAL PECULIARITIES OF TWO COPEPOD SPECIES (CRUSTACEA, COPEPODA, CALANOIDA) AS POSSIBLE CAUSES OF CHANGES OF THEIR RANGES

© 2012 Vezhnovets V.V.¹, Zaidykov I.Yu.², Naumova E.Yu.², Sysova E.A.¹

¹ SSIA “SIC NAS of Belarus on bioresources”,
Belarus, Minsk, 220072, vvv@biobel.bas-net.by

² Institute for Limnology SB RAS,
Russia, Irkutsk 664033, lena@lin.irk.ru

A comparative analysis of the habitat characteristics, the gut content and the elemental composition of the cutting edge of the mandibles has been provided for two species of crustaceans (Copepoda, Calanoida), *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) and *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887). These representatives of the brackish and marine fauna inhabit the Belarusian freshwaters. The paper represents the generalized data on recent state and changes of species' ranges. The differences in the silicification of mandibles of species may reflect the different nutrition strategies and habitat selection.

Key words: *Eurytemora*, areal, mandibles, freshwater, Belarus.

К БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ. 1. *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL.

© 2012 **Виноградова Ю.К.¹, Ткачева Е.В.², Майоров С.Р.³**

¹ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
127276 Москва, ул. Ботаническая, 4; gbsad@mail.ru

² Библиотека по естественным наукам РАН,
119991 Москва, ул. Знаменка, 11/11; katyusha_2009@mail.ru

³ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
119899 Москва, Ленинские горы; saxifraga@mail.ru

Поступила в редакцию 18.09.2011

Прослежены морфометрические признаки органов цветка люпина на разных стадиях развития. Выявлено, что цветок люпина пылит дважды. Садовая форма практически не отличается от инвазионных популяций, кроме чуть более крупных размеров. Размер и форма пыльцевых зерен коррелирует с окраской цветков, а фертильность пыльцы у экземпляров с розовыми цветками – с положением цветка в соцветии. *L. polyphyllus* имеет конкурентное превосходство над близкородственным *L. angustifolius* по большему числу цветков в соцветии и специфике развития андроеца, которая позволяет каждому цветку иметь два периода пыления.

Ключевые слова: *Lupinus polyphyllus*, строение цветка, пыльцевые зерна, фертильность, чужеродные виды.

Введение

Lupinus polyphyllus – травянистый двулетник или короткоживущий многолетник высотой 0.8–1.5 м. Цветки (до 80 шт.) синих оттенков, реже розовые или белые, собраны в терминальное прямостоячее соцветие. Естественный ареал *L. polyphyllus* находится на западе Северной Америки: в Британской Колумбии (Канада), в штате Аляска, на западе штата Орегон и Вашингтон и в северной части Калифорнии (США). Вид растет на берегах рек, на лугах и обочинах дорог и других нарушенных местообитаниях [Scoggan, 1978].

В 1826 г. известный шотландский «охотник за растениями» Дэвид Дуглас привез *L. polyphyllus* в Англию, и вскоре люпин стали культивировать в Европе как садовое растение. Уже в 1840-х гг. питомники и ботанические сады предлагали разнообразные цветковые формы этого вида. Распространение люпина возросло к началу XX в., когда его стали возделывать в Европе с целью

улучшения и закрепления почв, а также для получения фуража домашним и диким животным [New atlas..., 2002].

Первые сведения о дичании *L. polyphyllus* (Великобритания) относятся к 1900 г. [New atlas..., 2002]. В настоящее время люпин «сбежал» из культуры и широко натурализовался в Северной, Центральной и Восточной Европе [Ткачева, 2010; Ткачева, Виноградова, 2010].

В 1935–1937 гг. в Лондоне зарегистрирован садовый гибрид *L. × regalis* Bergmans = *L. arboreus* Sims. × *L. polyphyllus*, который характеризуется ветвистым стеблем с густыми соцветиями, окрашенными в синий, фиолетовый, розовый, белый и даже желтоватый или апельсиновый цвет. В некоторых работах дичающие в Европе популяции *L. polyphyllus* с разнообразной окраской цветков относят к этому гибриду. Однако наши исследования показали, что для этого нет оснований, поскольку боковые почки закладываются у всех

экземпляров *L. polyphyllus*, но в плотных сомкнутых посадках реализуются не всегда. К тому же, *L. arboreus* в Европе (г. Дублин) не завязывает плодов, по-видимому, в связи с низким качеством пыльцы. Что касается различно окрашенных соцветий, то инвазионные популяции с полиморфной окраской цветков отмечаются в Средней России, начиная с 1974 г. (находка В. Макарова в Калужской области, МНА). В окрестностях г. Хельсинки (Финляндия) мы в 2009 г. наблюдали обитающие на рудеральных местообитаниях популяции с синими, фиолетовыми, розовыми, белыми и светло-желтоватыми цветками; нередко парус и лодочка тоже были разной окраски (фиолетовая/синяя; фиолетовая/белая; темно-розовая/светло-розовая и т. д.). Для поиска дополнительных доказательств напрасного включения *L. × regalis* в список инвазионных видов Европы проведено целенаправленное сравнительное изучение биологии цветения *L. polyphyllus* в культивируемых и дичающих популяциях.

Помимо этого, ставилась задача тестирования гипотезы о конкурентном превосходстве инвазионных видов путем сравнения *L. polyphyllus* и близкородственного вида *L. angustifolius* L., который известен в культуре, но практически не дичает.

Методика

Изучены растения *L. polyphyllus* с полиморфной окраской венчика (синяя, розовая, белая) из популяции, дичающей в ГБС РАН около 10 лет, а также выращиваемые на партерной части ГБС РАН культурные декоративные формы с бордовой окраской венчика. Для анализа отбирали цветки на различных этапах развития, выделив впоследствии на основании изменения качественных признаков 6 фаз: 1) фаза начала бутонизации, 2) фаза бутонизации, 3) фаза окончания бутонизации,

4) фаза начала цветения, 5) фаза полного цветения, 6) фаза отцветания. Исследовано по 5 цветков с различной окраской венчика в первых трех фазах развития и по 8–10 в трех последующих фазах развития. Культивируемый *L. angustifolius* собран в агроценозах Смоленской области только в фазе полного цветения. Морфологические и биометрические признаки различных органов цветка определяли с помощью цифрового микроскопа Keyence – VHX1000 E. Полной статистической обработки результатов не проводили в связи с малым размером выборки; она будет осуществлена в дальнейшем в рамках совместной программы исследования с Академией наук Словакии, чем и диктовалась необходимость выявления фаз развития цветка и их характеристики.

Размер пыльцы вычисляли в фазе начала цветения на свежей пыльце без добавления воды на предметное стекло, для цветков разной окраски в трех повторностях, общая выборка для каждой цветовой формы составляла 30 пыльцевых зерен. Объемы выборок по пыльцевым зернам были достаточны для применения методов математической статистики. Поскольку распределение некоторых показателей отличалось от нормального (по критерию Шапиро-Уилка), то для оценки сходства выборок применяли критерий Манна-Уитни (Вилкоксона). Расчеты статистических показателей выполнены в программе PAST версии 2.14 [Hammer et al., 2001].

Фертильность пыльцы выявляли путем окрашивания пыльцевых зерен ацетокармином при небольшом нагревании с последующим просмотром препаратов не менее чем в 5 полях зрения микроскопа.

Результаты и обсуждение

L. polyphyllus начал формировать соцветия в середине мая, и уже к началу июня нижние цветки в кисти отцвели. Цветение всего соцветия длится, по меньшей мере, месяц.

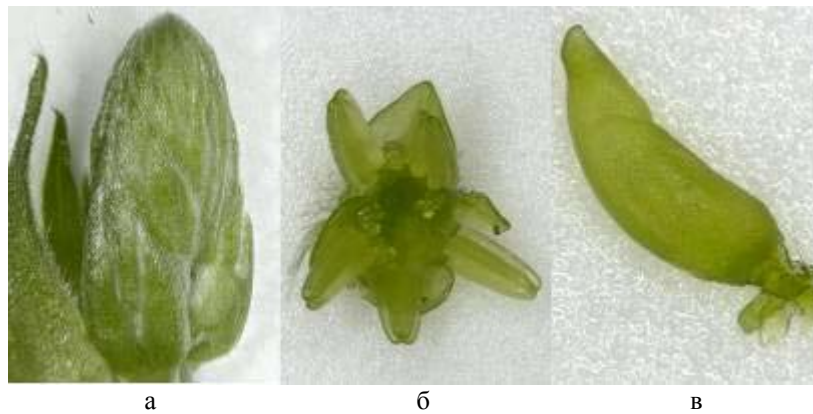


Рис. 1. Фаза начала бутонизации *L. polyphyllus*; а) соцветие, б) цветок, в) недифференцированный пестик.

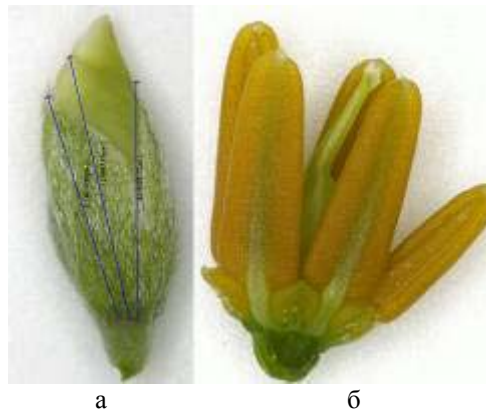


Рис. 2. Фаза бутонизации *L. polyphyllus*; а) бутон, б) андроцей и гинецей.

А) Дичающая популяция

1) Фаза начала бутонизации (рис. 1). Измерения проведены 19 мая, когда длина соцветия составляла всего 1.2–1.4 см, на самых нижних цветках в кисти. Прицветник длиной 2 мм, густо опушен серебристыми волосками. Длина бутона 1 мм, венчик не высовывается из чашечки. Лепестки не окрашены. Тычинок 10, неокрашенные. 5 из них имеют крупные вытянутые пыльники длиной от 560 до 772 μm (в среднем $648.8 \pm 21.0 \mu\text{m}$) и шириной 289–346 (в среднем 309.9 ± 8.3) μm на очень коротких тычиночных нитях длиной 99 μm , а пять – мелкие округлые пыльники диаметром 162–191 μm , тычиночные нити не просматриваются. Пестик недифференцированный, длиной 670–936 μm и диаметром 218–287 μm .

2) Фаза бутонизации (рис. 2). Длина неокрашенного венчика 4.7 мм, что превышает длину чашечки (4.1–4.2 мм). Чашечка густо опушена серебристыми волосками. Тычинки с крупными пыльниками желтого цвета на тычиночных нитях длиной 352–404 μm

имеют пыльники длиной 1374–1770 μm и шириной 547–588 μm . Между ними располагаются более мелкие тычинки светло-желтого цвета, которые имеют округлые пыльники диаметром 333–449 μm на тычиночных нитях длиной 146–300 μm . Пестик дифференцирован на завязь, столбик и рыльце, длина его не превышает длину крупных тычинок и составляет 2.1 мм.

3) Фаза окончания бутонизации (рис. 3). Венчик слабо окрашен, его длина (1.0 см) вдвое превышает длину чашечки (0.58 см). Становится видна тычиночная трубка диаметром 1.7–1.8 мм. Крупные тычинки имеют пыльники длиной 3079–3963 (в среднем 3537.5 ± 110.8) μm на тычиночных нитях длиной (включая длину тычиночной трубки) 3.3–3.8 мм. Мелкие тычинки имеют пыльники диаметром 598–926 (в среднем 736.1 ± 47.4) μm на тычиночных нитях длиной 3.3–3.7 мм и диаметром 0.1 мм. Столбик вытягивается, и длина пестика заметно превышает длину тычинок, составляя 9–12 мм.

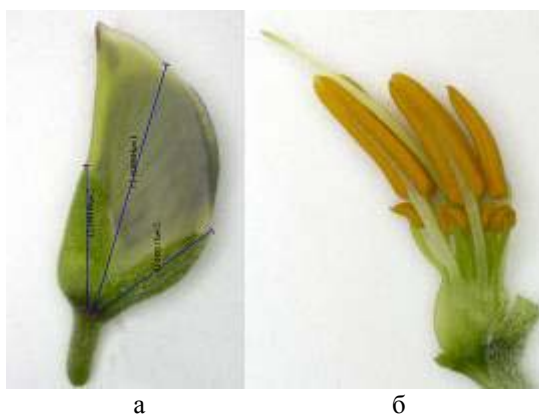


Рис. 3. Фаза окончания бутонизации *L. polyphyllus*; а) бутон, б) андроцей и гинецей.

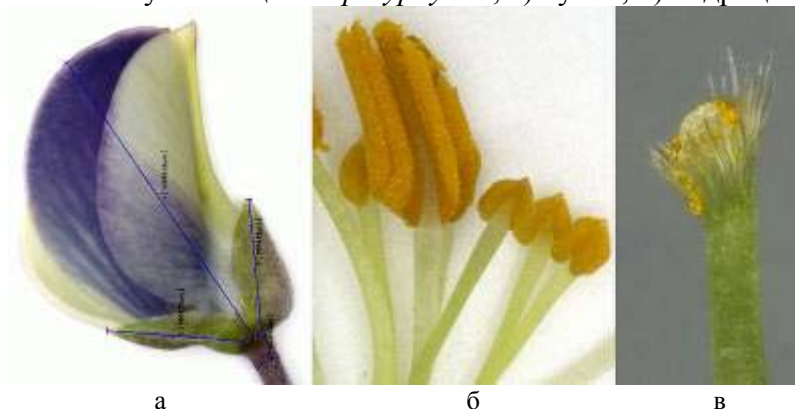


Рис. 4. Фаза начала цветения *L. polyphyllus*; а) цветок, б) андроцей; в) рыльце пестика.



Рис. 5. Фаза полного цветения *L. polyphyllus*; а) цветок; б) андроцей.

4) Фаза начала цветения (рис. 4). Размеры чашечки, по сравнению с предыдущей фазой, не увеличиваются, длина ее так и остается 5.8 мм, тогда как длина лепестков увеличивается и достигает 1.4 см, то есть более чем в два раза превышает длину чашечки. Лепестки окрашены и отчетливо видны все части венчика – парус, весла и лодочка. Крупные тычинки пылят, тычиночные трубки мелких тычинок вытягиваются и почти сравниваются с длиной крупных тычинок. Вокруг рыльца развивается пучок волосков, облегчающий захват пыльцы.

5) Фаза полного цветения (рис. 5). Венчик начинает раскрываться, парус несколько отодвигается от остальных лепестков венчика. Длина лепестков немного увеличивается (до 1.5 см), Пыльники крупных тычинок закончили пыление и приняли копьевидную форму, их размеры сокращаются, и длина составляет лишь 2.2–2.6 мм (в среднем $248.3 \pm 84.2 \mu\text{m}$). Мелкие тычинки пока не вскрылись, диаметр их пыльников составляет 779–907 (в среднем $859.4 \pm 25.3 \mu\text{m}$). Длина тычиночных нитей крупных и мелких тычинок становится одинаковой.



Рис. 6. Фаза отцветания *L. polyphyllus*; а) андроцей и гинецей; б) копьевидные пыльники, в) округлые пыльники.



Рис. 7. Фаза бутонизации культивара *L. polyphyllus*; а) бутон; б, в) андроцей и гинецей.

б) Фаза отцветания (рис. 6). Измерения проведены 31 мая. Парус занимает обособленное положение от остальных лепестков венчика. Диаметр тычиночной трубки 1.9 мм. У крупных тычинок скручиваются тычиночные нити (их длина, включая тычиночную трубку, не превышает 8.8 мм) и «сжеживаются» копьевидные пыльники, составляя в длину 1401–2346 (в среднем 1831.8 ± 243.8) μm . У мелких тычинок, начинающих пылить, напротив, тычиночные нити вытягиваются, а диаметр округлых пыльников составляет 565–693 μm . У десятой наиболее маленькой тычинки тычиночная нить не превышает длину таковых у копьевидных тычинок, а у четырех других превышает практически вдвое и составляет 15.07 мм. Между пылением двух типов тычинок проходит, в среднем, неделя. Получается, что цветок пылит дважды, что повышает возможность образования плодов при неблагоприятных погодных условиях. Длина пестика составляет

около 17 мм, на его завязи формируются многочисленные серебристые волоски.

Б) Садовая форма

Цветки с культивируемых экземпляров проходят те же фазы развития, но размеры всех частей цветка несколько выше. Фазу 1 не изучали.

2) Фаза бутонизации (рис. 7). В отличие от дичающих растений, венчик полностью скрыт в чашечке, поскольку ее размеры в 2 раза выше, чем у дичающих растений (длина бутона 8.2 мм, ширина 3.0 мм). Длина крупных продолговатых желтых пыльников от 1655 до 2448 (в среднем 1998.1 ± 106.9) μm , ширина – от 458 до 683 (в среднем 604.0 ± 41.2) μm на тычиночных нитях длиной от 461 до 864 μm . Диаметр мелких округлых желто-зеленых пыльников от 306 до 409 (в среднем 355.7 ± 14.2) μm на тычиночных нитях длиной от 141 до 451 μm . Длина пестика 1146 μm , диаметр завязи 682 μm , диаметр столбика 226 μm .



Рис. 8. Фаза окончания бутонизации культивара *L. polyphyllus*; а) бутон; б) андроцей и гинецей.

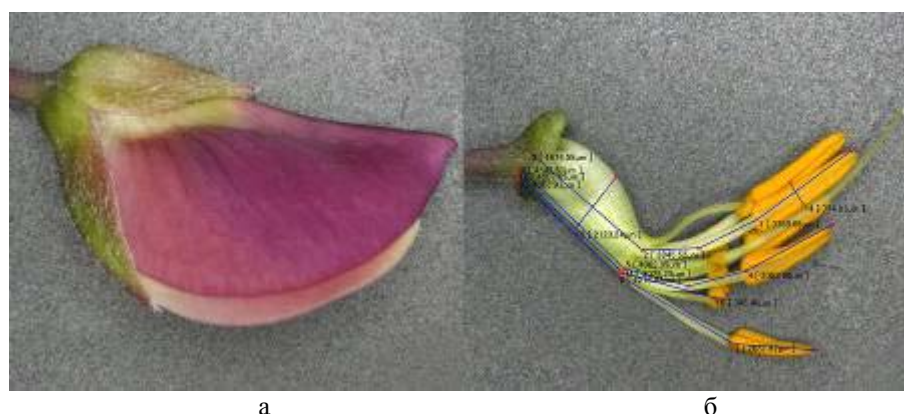


Рис. 9. Фаза начала цветения культивара *L. polyphyllus*; а) цветок (парус окрашен в бордовый цвет); б) андроцей и гинецей.



Рис. 10. Фаза полного цветения культивара *L. polyphyllus*; а) цветок; б) парус; в) лодочка; г) андроцей и гинецей.

3) Фаза окончания бутонизации (рис. 8). Длина верхнего чашелистика 6.7 мм, нижнего – 7.7 мм. Венчик длиной 8.8 мм, слабо окрашен, немного выступает из чашечки. И длинные, и короткие пыльники окрашены в желтый цвет. Средние размеры длинных пыльников $2439.8 \times 689.9 \mu\text{m}$ на тычиночных нитях длиной 1481.6 μm . Диаметр мелких округлых пыльников 400.1 μm на тычиночных нитях длиной 1138.2 μm .

4) Фаза начала цветения (рис. 9). Длина нижнего чашелистика 8.0 мм, верхнего – 6.7 мм. Парус окрашен в

интенсивный бордовый цвет, его длина 14.0 мм. Средняя длина длинных пыльников 3174.9 μm , ширина – 774.8 μm на тычиночных нитях (не включая длину тычиночной трубки) – 4022.4 μm . Диаметр мелких округлых тычинок 395 μm на тычиночной нити (не включая длину тычиночной трубки) 3029 μm . Тычиночная трубка длиной 4527.4 μm и диаметром 2123 μm . Длина завязи пестика 4418 μm , диаметр завязи 997 μm , длина столбика – 9706 μm .

5) Фаза полного цветения (рис. 10). Чашечка отгибается, ее размер не



11. Фаза отцветания культивара *L. polyphyllus* – андроцей и гинецей.

увеличивается. Венчик ярко окрашен. Длина паруса 16.4 мм, ширина – 13.7 мм, длина весла – 14.1 мм, ширина весла 7.6 мм. Длина лодочки 15.8 мм, ширина – 5.1 мм. Длина тычиночной трубки 7.6 мм, ее диаметр 2.3 мм. Длина крупных копьеобразных пыльников 2296.4 μm на тычиночных нитях (не включая длину тычиночной трубки) 3175.3 μm . У тычинок с округлыми пыльниками тычиночная нить сильно увеличивается, превышая тычинки внутреннего круга, и имеет среднюю длину (не включая длину тычиночной трубки) 9560.0 μm . Длина пестика 17.6 мм.

б) Фаза отцветания (рис. 11). Венчик опадает, тычиночные нити скручиваются. Завязь пестика превышает по длине тычиночную трубку.

Проведенные наблюдения позволили разработать характеристику фаз развития цветка *Lupinus polyphyllus*, опирающуюся, в основном, на качественные признаки (табл. 1), и определить амплитуду морфометрических параметров некоторых органов цветка в каждой фазе развития (табл. 2).

В) Морфометрические признаки пыльцевых зерен

Пыльца люпина трехбороздная, продолговатая, ее длина практически вдвое превышает ширину (рис. 12, 13). Наиболее крупными оказались пыльцевые зерна, собранные с цветков синей окраски. Они имеют среднюю длину 41.1 ± 0.3 (37.2–44.0) и ширину 21.3 ± 0.3 (17.8–25.0) μm (отношение длины к ширине 1.95).

Пыльцевые зерна, собранные с розовых цветков люпина, имели чуть меньшие размеры: средняя длина 39.3 ± 0.3 (35.6–42.3) μm и ширина 20.2 ± 0.4 (13.3–23.5) μm (отношение длины к ширине 1.98).

Пыльцевые зерна, собранные с цветков белой окраски немного более вытянутые, имеют среднюю длину 41.7 ± 0.3 (37.8–45.6) и ширину 19.3 ± 0.3 (15.2–21.3) μm (отношение длины к ширине 2.2).

Г) Фертильность пыльцы

Проверили фертильность пыльцы всех трех цветковых форм, отдельно для цветков с главной оси соцветия и для цветков с боковых осей соцветия. На последних, как показывали полевые наблюдения авторов, цветки образуют меньше плодов. У образцов с синими цветками, как на главной оси, так и на боковых осях соцветия, фертильность пыльцы наиболее высокая, количество нежизнеспособной пыльцы – 0.5%. У растений с розовыми цветками отмечено различие между фертильностью пыльцы на главной оси (2.7% нежизнеспособных пыльцевых зерен) и на боковых осях соцветия (около половины нежизнеспособной пыльцы – 50.4%). У культивируемой формы с бордовыми цветками количество стерильных пыльцевых зерен составляет 5.8%.

Д) *Lupinus angustifolius*

Для сравнения взято соцветие еще одного культивируемого люпина – *L. angustifolius*. К сожалению, материала по этому виду было недостаточно, и фазы бутонизации и начала цветения проследить не удалось.

Таблица 1. Характеристика фаз развития цветка *Lupinus polyphyllus*

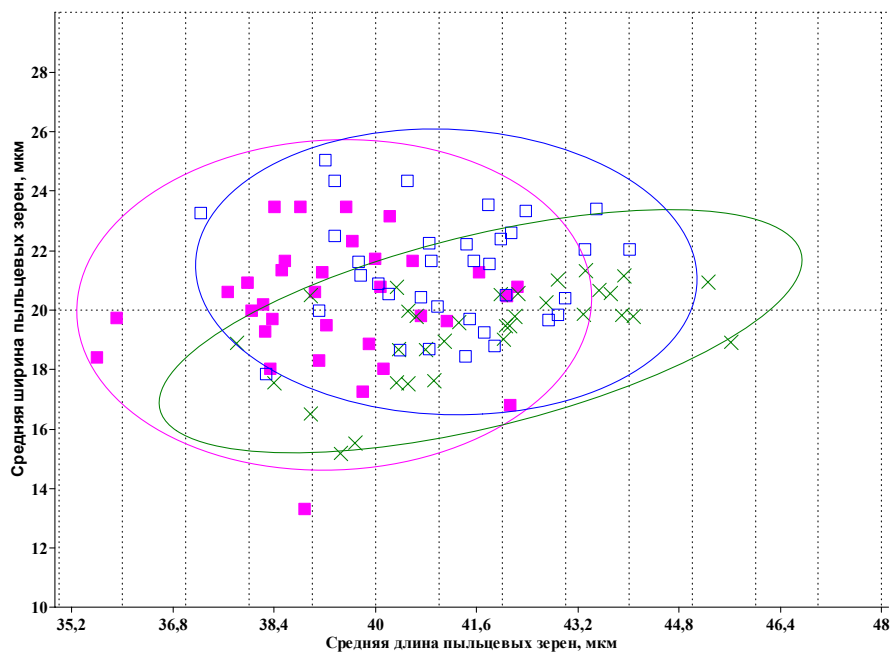
1 фаза – начало бутонизации	2 фаза – бутонизация	3 фаза – окончание бутонизации	4 фаза – начало цветения	5 фаза – полное цветение	6 фаза – отцветание
чашечка					
превышает венчик	немного меньше венчика	вдвое меньше венчика	более чем вдвое меньше венчика		
венчик					
неокрашенный		слабоокрашенный	окрашенный	яркоокрашенный, парус обособляется	тусклоокрашенный
тычиночная трубка					
несформирована		короче свободной части тычиночных нитей	равна по длине свободной части тычиночных нитей	длиннее свободной части тычиночных нитей	разрывается
тычинки с крупными продолговатыми пыльниками					
зеленые	желтые, не пылят		пылят	закончили пылить, копьевидные	тычиночные нити скручиваются
тычинки с мелкими округлыми пыльниками					
зеленые, без тычиночных нитей	желтовато-зеленые	желтые, не пылят; тычиночные нити короче тычиночных нитей тычинок с крупными продолговатыми пыльниками			пылят, тычиночные нити сильно вытягиваются
пестик					
недифференцированный	дифференцирован на завязь, столбик и рыльце				
	не длиннее тычинок	длиннее тычинок			

По сравнению с *L. polyphyllus*, соцветие насчитывает всего 5–9 цветков. В фазе полного цветения венчик светло-сиреневый (рис. 14). Сильно опушенная чашечка имеет длину 5.4 мм, а венчик вдвое длиннее – 10.3 мм. Ширина паруса 3.3 мм, весла сросшиеся длиной 8.4 мм и шириной 2.3 мм. Лодочка из двух лепестков длиной 9.9 мм и шириной 2.1 мм. Самая короткая тычинка имеет тычиночную нить длиной 6.3 мм. Длина тычиночной трубки

3.9 мм, ее диаметр – 1.3 мм. Тычиночные нити с округлыми пыльниками неравные – от 3.2 до 5.5 мм (не включая длину тычиночной трубки). Длина крупных вытянутых пыльников от 675 до 860 μm , диаметр мелких более округлых пыльников – 444 μm . Тычинки, в отличие от *L. polyphyllus*, пылят одновременно, хотя и имеют разную длину. Длина пестика 9.4 мм, диаметр завязи – 1.2 мм, завязь сильно опушена длинными серебристыми волосками.

Таблица 2. Некоторые морфометрические параметры органов цветка *L. polyphyllus*, мм

Признак	Характеристика популяции	1 фаза – начало бутонизации	2 фаза – бутонизация	3 фаза – Окончание бутонизации	4 фаза – начало цветения	5 фаза – полное цветение	6 фаза – отцветание
Длина чашечки	Дичающая популяция	1.0	4.1–4.2	5–6	5–6	5–6	5–6
	Культивар	нет данных	7–8	7–8	8	8	8
Длина венчика	Дичающая популяция	скрыт в чашечке	4.7	10	14	15	венчик опал
	Культивар	нет данных	скрыт в чашечке	8–9	14	16–16.5	венчик опал
Длина крупных пыльников	Дичающая популяция	0.6–0.8	1.4–1.8	3–4	3.5–4.5	2.2–2.6	1.4–2.3
	Культивар	нет данных	1.7–2.4	2–2.5	3–3.5	2–2.5	1.5–2.4
Диаметр мелких пыльников	Дичающая популяция	0.1–0.2	0.3–0.4	0.6–0.9	0.7–0.9	0.8–0.9	0.6–0.7
	Культивар	нет данных	0.3–0.4	0.4	0.4	0.4	0.4
Длина пестика	Дичающая популяция	0.7–0.9	2–2.5	9–12	11–13	12–15	17
	Культивар	нет данных	1.1	9–13	14.1	17–18	18–19

Рис. 12. Морфометрические параметры пыльцы *L. polyphyllus*.

■ у цветков розовой окраски; × у цветков белой окраски; □ у цветков синей окраски.



Рис. 13. Пыльцевые зерна: а) у *L. polyphyllus* с синими цветками; б) у *L. polyphyllus* с розовыми цветками; в, г) у *L. polyphyllus* с белыми цветками; д) у *L. angustifolius*.

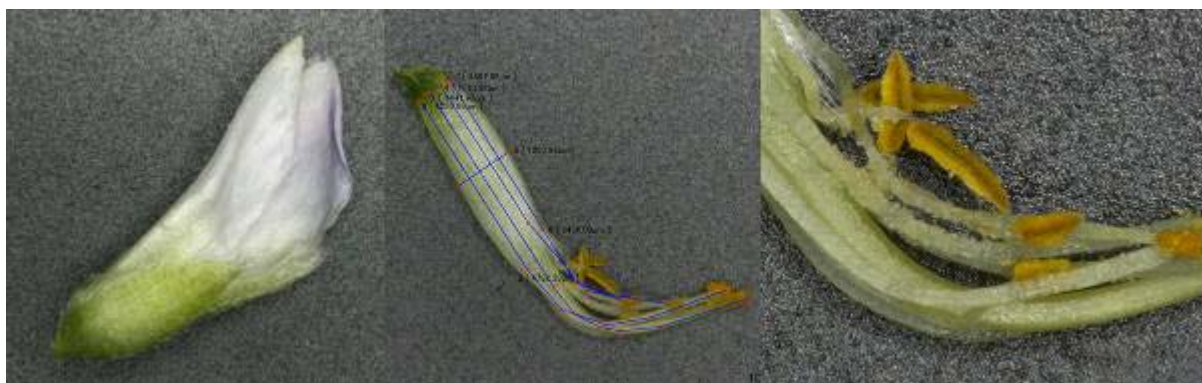


Рис. 14. Фаза полного цветения *L. angustifolius*; а) цветок; б) андроцей и гинецей; в) андроцей.

Пыльцевые зерна достоверно крупнее, чем у *L. polyphyllus*: их длина варьирует от 41.08 до 50.74 (в среднем 47.86 ± 0.30) μm , ширина – от 20.71 до 28.59 (в среднем 24.05 ± 0.30) μm , отношение длины к ширине – 2.0 (рис. 12). Согласно критерию Манна–Уитни (Вилкоксона), выборки *L. polyphyllus* и *L. angustifolius* по всем трем параметрам принадлежат к разным генеральным совокупностям.

Фертильность пыльцы высокая, нежизнеспособных пыльцевых зерен 4.5% (рис. 13).

Выводы

Цветки *Lupinus polyphyllus* имеют два типа тычинок, пыление которых происходит с разрывом в 7–10 дней. Когда заканчивается пыление тычинок с крупными продолговатыми пыльниками, начинают вытягиваться тычиночные трубки, несущие более мелкие округлые пыльники. Они

превышают длину «старых» тычинок в полтора раза, и цветок пылит вторично. Это повышает возможность опыления при неблагоприятных погодных условиях и увеличивает число завязавшихся плодов. У близкородственного вида *L. angustifolius* пыльники также различаются по размерам, но пылят одновременно.

Культивируемая форма, называемая иногда садовым гибридом *L. × regalis*, ни по одному признаку строения флоральной сферы не отличается от *L. polyphyllus*, кроме, разве что, чуть более крупных размеров.

Размер пыльцы *L. polyphyllus* в некоторой степени зависит от окраски цветков: в синих цветках пыльцевые зерна имеют среднюю величину 41.1×21.3 , в розовых цветках они более мелкие 39.3×20.2 , а в белых цветках – чуть более вытянутые 41.7×19.3 μm . Пыльцевые зерна *L. angustifolius* крупнее, чем у *L. polyphyllus*: $47.9 \times$

24.1. Согласно критерию Манна–Уитни (Вилкоксона), различия параметров пыльцевых зерен достоверны.

Фертильность пыльцы и у *L. polyphyllus*, и у *L. angustifolius* высокая – не менее 95%. У *L. polyphyllus* с розовыми цветками фертильность пыльцы зависит от расположения цветка в соцветии: цветок на главной оси вырабатывает пыльцу с высокой фертильностью – 97%, тогда как на боковых осях соцветия – 50%.

L. polyphyllus имеет конкурентное превосходство над близкородственным *L. angustifolius* по большему числу цветков в соцветии и специфике развития андроеца, которая позволяет отдельному цветку иметь два периода пыления.

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

Литература

Ткачева Е.В. Внимание: люпин. М: ГЕОС. 2010. 8 с.

Ткачева Е.В., Виноградова Ю.К. Сравнительный анализ семенной продуктивности таксонов рода Люпин – *Lupinus polyphyllus* и *L. x regalis* // Ботанические сады в 21 веке: сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения. Белгород. 2010. С. 100–103.

Hammer O., 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.

New atlas of the British and Irish flora / Eds. Ch.D. Preston, D.A. Pearman, T.D. Dines. Oxford: Univ. Press, 2002. 912 pp.

Scoggan H.J. The Flora of Canada. 3. Dicotyledonae (Saussuraceae to Violaceae). National Muséum of Natural Sciences, Publications in Botany 7–3. 1978. 1115 p.

ABOUT FLOWERING BIOLOGY OF ALIEN SPECIES. 1. *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL.

© 2012 Vinogradova Yu.K.¹, Tkacheva E.V.², Mayorov S.R.³

¹ Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences,
ul. Botanicheskaya 4, Moscow, 127276 Russia. e-mail: gbsad@mail.ru

² Library for Natural Sciences, Russian Academy of Sciences,
ul. Znamenka, 11/11, Moscow, 119991 Russia. e-mail: katyusha_2009@mail.ru

³ Moscow State University,
GSP-1, Moscow, 119991 Russia. e-mail: saxifraga@mail.ru

Morphological characters of floral element of *Lupinus polyphyllus* at different stages of development are retraced. It is revealed that a blossom dust is emitted twice. The garden form practically doesn't differ from invasive populations, except, unless, hardly larger size. The size and the form of pollen grains correlate with the color of florets. The pollen fertility of pink florets is depended of its position in an inflorescence – the main or lateral parts. *L. polyphyllus* has the competitive superiority over closely related *L. angustifolius* in more number of florets in an inflorescence and specificity of androecium which allows each flower emits a blossom dust twice.

Key words: *Lupinus polyphyllus*, flower, morphology, pollen, fertility, alien species.

О СОСТОЯНИИ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ФАУНЫ BRYOZOA ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ В СВЕТЕ ОБНАРУЖЕНИЯ ХЕЙЛОСТОМНЫХ МШАНОК *CALLOPORA SARAE* И *MICROPORELLA TRIGONELLATA*

© 2012 Грищенко А.В.¹, Звягинцев А.Ю.²

¹ Кафедра зоологии беспозвоночных и водной экологии, биологический факультет, Пермский государственный национальный исследовательский университет, ул. Букирева 15, ГСП, Пермь 614900; gat1971@mail.ru

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток 690041; ayzvyagin@gmail.com

Поступила в редакцию 24.01.2012

При идентификации элементов обрастания причальных сооружений в Амурском заливе (зал. Петра Великого Японского моря) обнаружено два вида мшанок, *Callopora sarae* Grischenko, Dick et Mawatari, 2007 и *Microporella trigonellata* Suwa et Mawatari, 1998, ранее не отмеченных в Японском море и дальневосточных морях России. Для того, чтобы выяснить, являются ли данные виды интродуцированными, либо они неверно определены в этом районе предыдущими исследователями, нами был проведен анализ степени инвентаризации фауны мшанок залива Петра Великого. Недостаточная изученность этой фауны позволяет предположить, что *C. sarae* и *M. trigonellata* являются аборигенными видами для этого района.

Ключевые слова: мшанки, *Callopora sarae*, *Microporella trigonellata*, инвентаризация, вселение.

Введение

Проблема непреднамеренного или целенаправленного расселения видов вследствие деятельности человечества входит в число важнейших экологических проблем современности [Carlton, Geller, 1993]. В том числе, в связи с возрастающим развитием судоходства, за последние десятилетия зафиксированы многочисленные случаи расселения гидробионтов с помощью судов в различные районы Мирового океана [Звягинцев, 2005]. Подобные непреднамеренные биоинвазии могут вызывать трудно прогнозируемые последствия, вплоть до перестройки структуры региональных таксоценов [Гонтарь, 1989].

Мшанки (Bryozoa) являются обычным компонентом обрастания судов и гидротехнических сооружений [Ryland, 1965; Gordon, Mawatari, 1992]. В дальневосточных морях в составе сообществ эпибионтов днищ судов и погруженных поверхностей искусственных сооружений обнаружено не менее 28 видов мшанок [Кубанин, 1984]. В заливе Петра Великого был выявлен ряд натурализовавшихся видов мшанок, интродуцированных в этот район с помощью судов [Зевина и др., 1975; Кубанин, 1977а, 1984; Багаваева и др., 1980; 1984].

В ходе идентификации материалов из состава сообществ многолетнего обрастания на стенках двух пирсов в районе нефтегавани ОАО «Альянс»

(Амурский залив, залив Петра Великого Японского моря) выявлены десять видов мшанок из отряда Cheilostomata. Среди них два вида, *Callopora sarae* Grischenko, Dick et Mawatari, 2007 (сем. Calloporidae) и *Microporella trigonellata* Suwa et Mawatari, 1998 (сем. Microporellidae) ранее не регистрировались в Японском море и дальневосточных морях России. Обнаружение новых для региона видов Bryozoa приурочено к месту расположения Владивостокской нефтегазавань, где происходит сброс балластных вод танкеров преимущественно на российско-китайской и российско-японской транспортных линиях. В балластных водах личинки мшанок обнаружены не были (очевидно вследствие кратковременности существования их планктонной стадии). Однако, в обрастании судов различных режимов плавания мшанки регистрируются в больших количествах [Кубанин, 1977а,б, 1979, 1980, 1981а,б, 1982; Горин и др., 1980]. Это указывает на

один из возможных способов их расселения в дальневосточном регионе.

Целью настоящей работы было выяснить, являются ли два рассматриваемых вида интродуцированными, или же они были неверно определены в ходе предыдущих исследований. Для этого нами была проведена оценка степени инвентаризации фауны мшанок залива Петра Великого.

Материалы и методы

Исследование обрастания причальных сооружений (рис. 1) было выполнено в летне-осенний период 2010 г. Сбор материала проводился с использованием легководолазного снаряжения в соответствии с методикой, разработанной Кашиным [1982]. Опробование проведено в трех повторностях, при помощи универсальной рамки площадью 0.01 м², оптимальной для количественного учета фауны и флоры из сообществ обрастания [Пропп, 1971].

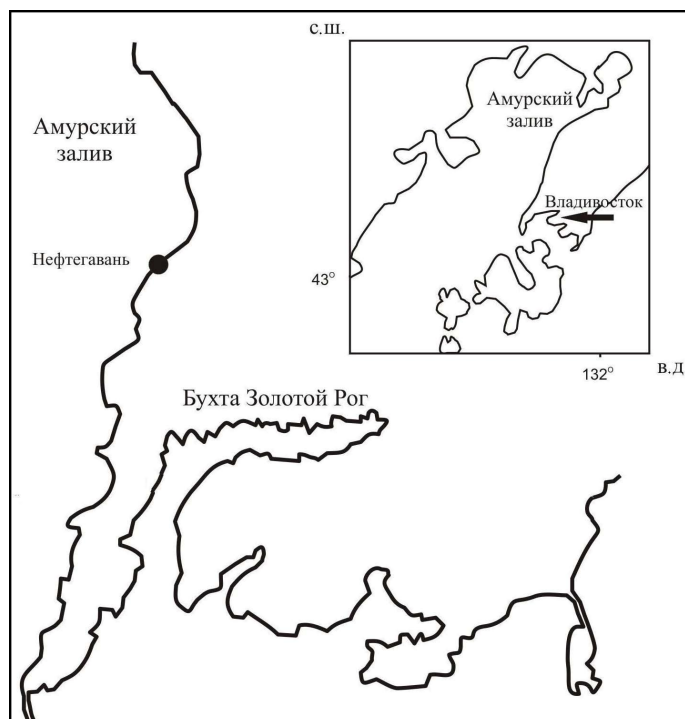


Рис. 1. Место отбора проб обрастания у причальных сооружений – нефтегавань ОАО «Альянс» в п. Владивосток.

Таблица 1. Видовой состав и количественное распределение мшанок в обрастаниях причальных сооружений нефтегавани ОАО «Альянс»

Виды Bryozoa	Пирс № 1		Пирс № 2	
	Кол-во колоний	Глубина, м	Кол-во колоний	Глубина, м
<i>Tegella aquilirostris</i> (O'Donoghue et O'Donoghue, 1923)	128	4–10	529	2.5–10
<i>Tricellaria occidentalis</i> (Trask, 1857)	15	1.5–2	44	1.5–7
<i>Schizoporella japonica</i> Ortmann, 1890	-	-	29	2–7
<i>Microporella trigonellata</i> Suwa et Mawatari, 1998	-	-	15	2–9
<i>Pacificincola perforata</i> (Okada et Mawatari, 1937)	-	-	2	6
<i>Celleporella hyalina</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	4	2
<i>Cribrilina annulata</i> (Fabricius, 1780)	-	-	1	1.5
<i>Conopeum seurati</i> (Canu, 1928)	-	-	1	1.5
<i>Bugula pacifica</i> Robertson, 1905	8	3	-	-
<i>Callopora sarae</i> Grischenko, Dick et Mawatari, 2007	1	5	-	-

С причальных сооружений отбор колоний мшанок производился скребком, с последующей фиксацией в 70% спирте. Для предотвращения дальнейшего разрушения дефрагментированных колоний исследовались неочищенные образцы, без напыления, при помощи сканирующего электронного микроскопа Hitachi S-3400 N, в режиме обратно рассеянных электронов (BSE), при ускоряющем напряжении 15 кВ.

Результаты

В обрастании причальных сооружений нефтегавани ОАО «Альянс» (рис. 1) нами обнаружены десять видов хейлостомных мшанок (табл. 1).

Среди них два вида – *Callopora sarae* Grischenko, Dick et Mawatari, 2007 и *Microporella trigonellata* Suwa et Mawatari, 1998 – новые для фауны залива Петра Великого и морей России. В связи с отсутствием сведений о данных видах в отечественной

литературе, здесь мы приводим их описания.

Семейство Calloporidae Norman, 1903

Род *Callopora* Gray, 1848

Callopora sarae Grischenko, Dick et Mawatari, 2007

(рис. 2А)

Callopora sarae: Grischenko, Dick et Mawatari, 2007: 1072, fig. 8.

Материал. Фрагмент колонии, собранный на северной стороне пирса № 1 на гл. 5 м.

Описание. Колония инкрустирующая, мультисериальная, размером 6 × 8 мм, бледно-желтого цвета. Зоиды удлиненно-овальной или гексагональной формы (0.44–0.58 × 0.29–0.37 мм), разграничены глубокими узкими желобками. Муральный край выдающийся, острый. Кристоциста редуцированная, узкая, негранулированная. Гимноциста узкая и сильно покатая дистально и латерально, увеличенная проксимально, покрытая овицеллами у зрелых зоидов. Опезия неправильной овальной формы

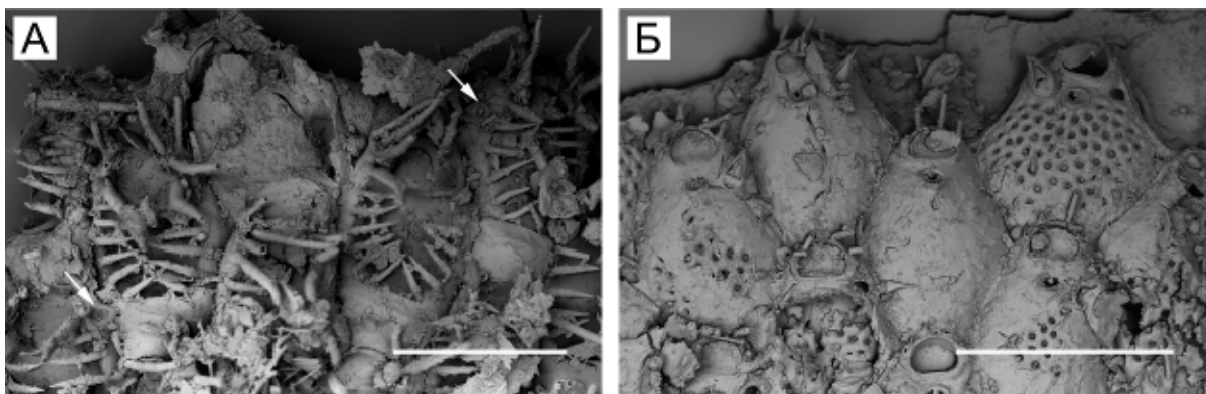


Рис. 2. Неочищенные фрагменты колоний хейлостомных мшанок из состава сообществ обрастания (СЭМ). (А) *Callopora sarae* Grischenko, Dick et Mawatari, 2007 (стрелками обозначены авикулярии на дистолатеральных склонах гимноцисты); (Б) *Microporella trigonellata* Suwa et Mawatari, 1998. Масштабная шкала: 0.5 мм.

(0.33–0.38 × 0.19–0.24 мм), расширенная в середине или ближе к проксимальному концу, составляет 60–80% длины зооида. Вокруг опезии расположены 17–19 шипов с увеличенными цилиндрическими основаниями. Три пары дистальных шипов прямые, утолщенные, пустотелые, направлены вертикально, либо слегка отогнуты наружу; 11–13 проксимальных шипов тонкие, заостренные, склоняющиеся над опезией в виде арки, укорачивающиеся к проксимальному концу зооида; 1–2 дополнительных тонких прямых шипа часто присутствуют на дистолатеральном склоне гимноцисты. Мелкие одиночные, реже парные авикулярии с выпуклой авикулярийной камерой и треугольной мандибулой расположены на латеральной и/или проксимальной гимноцисте. Овицеллы сферические, гиперстомиальные (0.16–0.18 × 0.23–0.28 мм). Ооций сформирован за счет дистального аутозооида и несет авикулярий. Эктооций с поперечной гантелевидной табулой (необыкновенным участком), дистально ограниченной широким поперечным гребнем, часто с центральной выпуклостью. Полностью сформированный ооций занимает всю проксимальную часть дистального зооида, касаясь латеральных стенок соседних зооидов и разрастаясь между основаниями муральных

шипов. Четыре поровых камеры в латеральной и две в дистальной стенке зооида. Анцеструла не обнаружена.

Замечания. По ряду признаков исследованный материал отличается от типового. Так, количество опезиальных шипов (11–13) меньше, чем на типовом материале (12–17). На поверхности овицелл авикулярии не обнаружены, в то время как на типовых образцах авикулярии, аналогичные по форме и размерам латеральным, ассоциированы с дистальной половиной овицеллы и подвержены вторичному обызвествлению. Данные отличия скорее всего обусловлены тем, что доступный для изучения фрагмент представляет собой лишь краевую часть колонии с зооидами на ранних стадиях астогенеза.

Распространение. До настоящего обнаружения, *C. sarae* был известен только по первоописанию (на основе семи обнаруженных образцов) из литоральной зоны мыса Мабино (42°58.57'N, 144°53.21'E) бухты Аккеша, расположенной на восточном (тихоокеанском) побережье о. Хоккайдо. Тихоокеанский приазиатский низкобореальный сублиторальный вид.

Семейство Microporellidae Hincks, 1879
Род *Microporella* Hincks, 1877
Microporella trigonellata Suwa et
Mawatari, 1998
(рис. 2Б)

Microporella trigonellata: Suwa et Mawatari, 1998: 913, fig. 7A–M; Grischenko, Dick et Mawatari, 2007: 1134, fig. 35.

Материал. Пятнадцать фрагментов колоний, собранные на восточной и западной сторонах пирса № 2 в интервале глубин 2–9 м.

Описание. Колонии инкрустирующие, мультисериальные, размером 8 × 11 мм, бежевой окраски. Зооиды гексагональные, закругленные дистально (0.43–0.55 × 0.35–0.43 мм), разграничены тонкими швами. Фронтальная стенка выпуклая, мелко гранулированная, равномерно покрыта круглыми порами, за исключением суборального участка. Орифиций полукруглый (0.07–0.09 × 0.11–0.13 мм), с прямым проксимальным краем и закругленными проксимолатеральными углами, обрамлен 4–6 короткими оральными шипами вокруг дистолатерального изгиба. Основания самой проксимальной пары шипов несколько увеличены. Аскопор серповидный, с мелкозубчатым краем, продолжающийся в овальный или круглый выступ; от проксимального края орифиция отделен расстоянием эквивалентным либо незначительно превышающим ширину аскопора. Латерально от аскопора находится одиночный авикулярий. Авикулярийная камера с гладкой поверхностью; рострум с узким терминальным каналом, обращен вертикально и направлен дистально или дистолатерально; мандибула удлинненно-треугольная. Зооиды взаимосвязаны посредством трех дистальных и двух дистолатеральных поровых камер.

Замечания. Исследованные стерильные колонии на ранних стадиях астогенеза не обнаруживают ряда признаков, характерных для зрелых колоний этого вида. У зооидов из фертильных колоний [см. Grischenko et al., 2007] проксимально от аскопора расположено коническое гладкое умбо. Овицеллы гиперстомиальные, выпуклые, широкие, часто с

центральным умбо, радиально расположенными ребрами и краевыми порами. Проксимальный край овицеллы с гладкой каймой.

Распространение. *M. trigonellata* описан из Деншин-Хама, Муроран (42°18.6'N, 140°58.2'E), южное (тихоокеанское) побережье о. Хоккайдо, и впоследствии отмечен в пяти точках литоральной зоны бухты Аккеши, где является одним из широко распространенных видов [см. Grischenko et al., 2007]. Тихоокеанский приазиатский низко-бореальный сублиторальный вид.

Обсуждение

Закономерно возникает вопрос – являются ли два данных вида вселенцами из района тихоокеанского побережья о. Хоккайдо, или же эти виды всегда обитали в заливе Петра Великого, однако выпали из поля зрения исследователей?

Согласно методике оценки вероятности статуса вселенца, разработанной Звягинцевым с соавт. [2009, табл. 9], одним из главных критериев выявления натурализации вида является «факт массового развития популяции данного вида, способного к размножению, в хорошо изученном районе, где этот вид никогда не был отмечен ранее». По мнению авторов, настолько же важны высокая степень изученности акватории высококвалифицированными специалистами в течение ряда лет, а также установление таксономической принадлежности вида-вселенца с использованием современных методик.

В этой связи мы посчитали необходимым в первую очередь выполнить следующее: 1) оценить степень инвентаризации фауны мшанок залива Петра Великого и определить – является ли фауна этого района «хорошо изученной», а также 2) выяснить, могли ли иметь место неправильные определения *C. sarae* и *M. trigonellata* в этом районе предыдущими исследователями.

Таблица 2. Показатели видового богатства фауны Bryozoa некоторых районов Японского моря

Районы Японского моря	Кол-во видов	Источник
Северо-западная часть моря	146	Тарасова [1983]
Район острова Монерон	44	Кубанин, Тарасова [1985]
Шельф Приморья	49	Тарасова [1983]
Залив Чихачева (Де-Кастри)	34	Гонтарь [1989]
Залив Петра Великого	59	Кубанин [1998]
Сангарский пролив	77	Андросова [1965]
Залив Тояма и бухта Майдзуру	49	Андросова [1965]
Прибрежье Южной Кореи	24	Seo [1996]
Корейский пролив	>80	Seo [2005]

По наиболее полным уточненным данным [Кубанин, 1998], в акватории залива Петра Великого зарегистрированы 59 видов Bryozoa, включая 8 видов из отр. Cyclostomata, 6 видов – Stenostomata, 45 видов – Cheilostomata. Насколько эти цифры соотносятся с истинным видовым богатством фауны региона?

Согласно литературным сведениям (табл. 2), в северной части Японского моря зарегистрировано высокое таксономическое разнообразие мшанок. По данным Андросовой [1958], в пределах контура пролив Невельского – м. Олимпиады – о. Ребун обнаружено 108 видов хейлостомных мшанок. С учетом этих данных, для северо-западной части Японского моря Клюге [1961] отметил 126 видов Bryozoa. Андросова [1965] приводит цифру в 143 вида. По неопубликованным данным Кубанина, приводимым в дипломной работе Тарасовой [1983], для северо-западной части Японского моря известно 146 видов.

Хотя оценки разнообразия отдельно для япономорского побережья о. Хоккайдо отсутствуют, вдоль всей шельфовой зоны острова отмечены 130 видов хейлостомных мшанок [Mawatari, Mawatari, 1981]. По более поздним оценкам [Scholz et al., 2003],

бриозоофауна прибрежных вод о. Хоккайдо насчитывает более 170 видов. Обширное мелководье северной части Японского моря, связывающее шельфы о. Хоккайдо, о. Сахалин и Приморья, создает условия, благоприятные для интенсивного обмена видами, в том числе мшанками. Связь фауны Bryozoa о. Хоккайдо и залива Петра Великого подтверждается тем, что из 59 видов, отмеченных Кубаниным [1998], не менее 23 видов (39%) распространены вокруг о. Хоккайдо. Ввиду запутанности синонимии видов, упоминаемых в публикациях отечественных и японских авторов, в рамках данной статьи не представляется возможным более точно определить степень сходства фаун различных районов северных побережий Японского моря.

Достоверно оценить разнообразие фауны мшанок в прилегающей юго-западной части Японского моря и интерпретировать ее влияние на район залива Петра Великого также затруднительно, поскольку данные по прибрежным водам Северной Кореи отсутствуют. Усилия же по инвентаризации мшанок южнокорейского побережья невозможно считать адекватными, поскольку там отмечено всего лишь 24 вида [Seo, 1996].

Тем не менее, богатая фауна Bryozoa Корейского пролива, насчитывающая более 80 видов [Seo, 2005], поддерживаемая теплым Цусимским течением, безусловно, должна рассматриваться как поставщик низко-бореальных и субтропическо-низко-бореальных элементов в район залива Петра Великого.

Таким образом, как на северо-востоке, так и юго-западе, залив Петра Великого соседствует с районами с высокими показателями таксономического разнообразия Bryozoa.

До середины 1970-х гг. среди зоологов традиционно господствовала концепция широкого, вплоть до космополитического, распространения видов Bryozoa в Мировом океане. Однако, последующие исследования [Soule, Soule, 1973; Tilbrook, 2006] показали наличие у мшанок выраженного регионализма и даже эндемизма. Внедрение в практику исследований Bryozoa сканирующей электронной микроскопии и молекулярных методов [Gomez et al., 2007; Hughes et al., 2008] привело к описанию многих новых видов у родов, прежде насчитывавших сравнительно небольшое число видов.

Так, например, за период с начала 1980-х гг. и до настоящего момента, известное для арктических морей и северной Пацифики число видов рода *Cauloramphus* последовательно возросло с 10 до 28 [Dick, Ross, 1988; Soule et al., 1995; Seo, 2001; Dick et al., 2005; Grischenko et al., 2007; Dick et al., 2011]. Недавнее описание пяти новых родов Bryozoa из района западнокамчатского шельфа Охотского моря [Grischenko et al., 1999, 2002; Taylor, Grischenko, 1999; Grischenko, Mawatari, 2002, 2005], а также находки из района Курильских островов [Гонтарь, 1982], указывают на то, что локальные фауны мшанок даже в азиатской высоко-бореальной подобласти содержат высокий процент эндемиков и являются более изолированными, чем считалось ранее.

Помимо того, интенсивные исследования как в высоко- так и в низко-бореальной подобластях азиатского сектора Пацифики обнаружили большое разнообразие фауны Bryozoa даже в сравнительно малых районах. Так, изучение циркумлиторальных сообществ (гл. 0–12 м) небольшого залива Чихачева (~ 8 × 10 км) выявило 34 вида хейлостомных мшанок [Гонтарь, 1989]. В пределах литоральной зоны бухты Аккеши (~ 9 × 13 км) найдено 39 видов отряда Cheilostomata (вместе с представителями отрядов Cyclostomata и Stenostomata – 49 видов), а во всей акватории бухты – не менее 106 видов мшанок [Grischenko et al., 2007].

В этой связи, видовое богатство фауны мшанок залива Петра Великого (59 видов) представляется существенно недооцененным и свидетельствует о том, что район до сих пор находится на раннем этапе инвентаризации. На наш взгляд, столь небольшое число известных здесь видов может быть вызвано тем, что основные усилия исследователей были сфокусированы на мелководной зоне. Большинство публикаций по фауне района [Андросова, 1971; Кубанин, 1975, 1987, 1992, 1997, 1998] охватывают литораль и верхнюю сублитораль, доступную для водолазных сборов. В то же время, данные по элиторали (интервал 50–200 м, на который приходится пик разнообразия фауны мшанок во всех широтных зонах [Gordon, 1999]), сильно ограничены [Клюге, 1961].

Принимая во внимание особенности географического положения залива Петра Великого, размер акватории, морфологию береговой линии, сложный гидрологический режим и характер донных осадков, мы в праве ожидать наличие в этом районе богатой фауны мшанок. Поскольку Тарасовой [1983] было установлено наличие 49 видов для шельфа Приморья, а, согласно упомянутым неопубликованным данным А.А. Кубанина, для всей северо-западной части Японского моря

(принимаемой здесь как сообщающиеся шельфы Приморья и залива Петра Великого) известны 146 видов, – 97 видов мшанок в праве рассматриваться как ориентир для фактического разнообразия фауны Bryozoa залива Петра Великого.

Зададимся вопросом – могут ли в число неучтенных видов входить *C. sarae* и *M. trigonellata*?

По ряду диагностических признаков вид *C. sarae* наиболее близок [см. Grischenko et al., 2007, p. 1074] к амфиокеанскому бореальному *C. corniculifera* (Hincks, 1882), описанному из Британской Колумбии и зарегистрированному в азиатской Пацифике лишь в районе близко расположенных бухт Аккеши и Куширо (тихоокеанское побережье о. Хоккайдо) [Mawatari, Mawatari, 1981], а также в заливе Чихачева Японского моря [Гонтарь, 1989]. Однако, поскольку последующими исследованиями [Grischenko et al., 2007] в бухте Аккеши *C. corniculifera* не был обнаружен, и вместо него описан *C. sarae*, – правомочно усомниться в том, что *C. corniculifera* обитает как возле о. Хоккайдо, так и в заливе Чихачева, а равно как и во всем азиатском секторе Пацифики. Вероятнее всего, данные локалитеты, также как и залив Петра Великого, указывают на границы ареала *C. sarae*, укладывающегося в тихоокеанскую азиатскую низкобореальную подобласть.

До настоящего момента для залива Петра Великого были известны два представителя рода *Microporella* – *M. ciliata* (Pallas, 1766) и *M. echinata* Androsova, 1958 [Кубанин, 1998]. В то время как ареал *M. echinata* ограничен азиатской низкобореальной подобластью [Андросова, 1958, 1971; Клюге и др., 1959; Кубанин, 1975, 1997, 1998; Гонтарь, 1980; Suwa, Mawatari 1998], данные по распространению для *M. ciliata* остаются противоречивыми. Долгое время принимавшийся за космополитический [Андросова, 1958], либо амфибореальный [Клюге, 1962],

M. ciliata многократно отмечался как в Арктической [Клюге, 1962], так и в Бореальной областях Атлантики и Пацифики. Вид зарегистрирован практически во всех исследованных районах дальневосточных морей России [Андросова, 1958, 1971; Клюге и др., 1959; Клюге, 1961; Андросова и др., 1974; Кубанин, 1975, 1997, 1998; Гонтарь, 1980, 1993; Грищенко, 1997, 2004, и др.], а также в Желтом [Андросова, 1959] и Южно-Китайском [Андросова, 1963] морях в интервале глубин от литоральной зоны [Кубанин, 1997] до батии [Гонтарь, 1993]. Помимо того, Кубанин [1984] нашел вид в составе сообществ обрастания судов в северной части Японского моря. В заливе Петра Великого распространен повсеместно. Андросова [1971, с. 148] и Кубанин [1975, с. 125] соответственно характеризуют *M. ciliata* как «один из наиболее распространенных видов в зал. Посъета» и «самый массовый вид залива Петра Великого».

Исследование арктических популяций *Microporella* [Kuklinski, Taylor, 2008] не подтвердило наличие там *M. ciliata*. Авторы рассматривают ареал этого вида ограниченным Средиземным морем и прилегающими районами восточной Атлантики, включительно до Великобритании. Наряду с этим, в результате недавних таксономических ревизий рода *Microporella*, а также фаунистических исследований в некоторых районах северо-западной [Suwa, Mawatari, 1998] и северо-восточной Пацифики [Dick, Ross, 1988; Soule et al., 1995; Dick et al., 2005], нахождение *M. ciliata* также не подтвердилось. Ранние находки *M. ciliata* в Северной Пацифике сведены в синонимы к нескольким новым видам этого рода, описанным из прибрежных вод о. Хоккайдо (5 видов), из залива Аляска (4 вида), из пролива Санта-Барбара (4 вида). Соответственно, все прежние находки *M. ciliata* в российских дальневосточных морях требуют пересмотра и таксономической ревизии. А за названием самого

массового вида залива Петра Великого – *M. ciliata* – вероятнее всего скрывается один, либо несколько видов данного рода, включая *M. trigonellata*.

Недостаточная изученность фауны Bryozoa залива Петра Великого, таким образом, позволяет предположить, что оба выявленных вида мшанок скорее всего являются аборигенными для этого района, но были неверно определены или упущены из внимания предыдущими исследователями. В то же время нельзя исключить и их недавнее проникновение в воды залива Петра Великого. Для своевременного выявления вселенцев необходимо продолжение тщательной инвентаризации бриозоофауны, а также приведение в соответствие с современной системой Bryozoa списка как ранее выявленных, так и вновь регистрируемых таксонов, поскольку не менее десяти видов из 59, указанных Кубаниным [1998], фигурируют под устаревшими названиями.

Благодарности

Авторы признательны сотруднику ИБМ ДВО РАН И.А. Кашину и водолазной службе ИБМ ДВО РАН за организацию и сбор материала. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ 11-04-00618-а «Мониторинг морских биоинвазий и роль судовых балластных вод в расселении видов» на 2011–2012 гг.; грантов ДВО-1 09-И-П15-03, 09-И-П16-04, 09-И-П23-01; целевой комплексной программы ДВО РАН «Биологическая безопасность дальневосточных морей Российской Федерации»; гранта фонда APN ARCP2006-FP14-Adrianov. Мы благодарим А.В. Ржавского (ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова), А.Н. Островского (СПбГУ) и А.В. Чернышева (ИБМ ДВО РАН) за критическое прочтение рукописи и замечания.

Литература

Андросова Е.И. Мшанки отряда Cheilostomata северной части Японского моря // Исслед. дальневосточных морей СССР. 1958. Т. 5. С. 90–205.

Андросова Е.И. Некоторые данные по фауне мшанок (Bryozoa) Желтого моря // Archiv Institute Oceanography Sinica. 1959. V. 1(4). P. 56–70.

Андросова Е.И. Мшанки (Bryozoa) Южно-Китайского моря // Studia Marina Sinica. 1963. V. 4. P. 21–45.

Андросова Е.И. Мшанки отрядов Stenostomata и Cyclostomata северной части Японского моря // Исслед. фауны морей. 1965. Т. 3 (11). С. 72–114.

Андросова Е.И. Мшанки залива Посёта Японского моря // Исслед. фауны морей. 1971. Т. 8 (16). С. 144–150.

Андросова Е.И., Гостиловская М.Г., Изюмова Е.А. Тип Podaxonia, Класс Bryozoa. Список животных литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука, 1974. С. 368–369.

Багаева Э.В., Кубанин А.А., Чаплыгина С.Ф. Вселение некоторых животных в северо-западную часть Японского моря с помощью судов // Проблемы морской биогеографии. Тезисы докладов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 8–9.

Багаева Э.В., Кубанин А.А., Чаплыгина С.Ф. Роль судов во вселении гидроидов, полихет и мшанок в Японское море // Биол. моря. 1984. №. 2. С. 19–26.

Гонтарь В.И. Фауна мшанок отряда Cheilostomata прибрежных вод Курильских островов // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1980. С. 1–24.

Гонтарь В.И. Новые виды мшанок отряда Cheilostomata из района Курильских островов // Зоол. журнал. 1982. Т. 61, вып. 4. С. 543–553.

Гонтарь В.И. Тип Bryozoa // Сиренко Б.И., Бужинская Г.Н., Гонтарь В.И., Потин В.В. К фауне залива Чихачева (Японское море). Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. Владивосток: АН СССР, Дальневост. отдел. Ин-т биол. моря, 1989. С. 31–48.

- Гонтарь В.И. Тип Bryozoa. Список видов фауны беспозвоночных материкового склона Курильской островной гряды // Фауна материкового склона Курильской островной гряды // Исслед. фауны морей. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1993. Т. 46 (54). С. 200–203.
- Горин А.Н., Звягинцев А.Ю., Кубанин А.А., Михайлов С.Р. Некоторые аспекты изучения обрастания дальневосточных морей // Экология обрастания в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 5–16.
- Грищенко А.В. Эвристомные мшанки (Bryozoa: Stenostomida, Cheilostomida) шельфа Командорских островов // Донная флора и фауна шельфа Командорских островов. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 153–192.
- Грищенко А.В. Мшанки литорали Командорских островов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы 5-й научн. конф. Камчатский филиал Тихоокеанского ин-та географии ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский, 2004. С. 38–43.
- Звягинцев А.Ю. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 2005. 432 с.
- 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.
- Зевина Г.Б., Каменская О.Е., Кубанин А.А. Вселенцы в обрастаниях Японского моря // Комплексные исследования природы океана. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 5. С. 240–249.
- Кашин И.А. Методика изучения обрастания гидротехнических сооружений с помощью легководолазной техники // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 42–47.
- Клюге Г.А. Список видов мшанок (Bryozoa) дальневосточных морей СССР // Исслед. дальневосточных морей СССР. 1961. Т. 7. С. 118–143.
- Клюге Г.А. Мшанки северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 1–584.
- Клюге Г.А., Андросова Е.И., Гостиловская М.Г. Тип Podaxonia, Класс Bryozoa. Список фауны морских вод Южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневосточных морей СССР. 1959. Т. 6. С. 209–213.
- Кубанин А.А. Мшанки отряда Cheilostomata залива Петра Великого Японского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. Т. 3. С. 108–136.
- Кубанин А.А. Новый вселенец в Японское море – мшанка *Conopreum tubigerum* (Bryozoa, Cheilostomata) // Зоол. журнал. 1977а. Т. 56, вып. 2. С. 313–315.
- Кубанин А.А. Видовой состав мшанок из обрастаний судов различного режима плавания // Биол. моря. 1977б. № 6. С. 64–69.
- Кубанин А.А. Мшанки обрастания судов в северо-западной части Тихого океана // Тезисы докладов XIV Тихоокеанского научн. конгресса. Хабаровск. Секция Морская биология. М., 1979. С. 84–85.
- Кубанин А.А. Географическое распространение мшанок, встречающихся в морском обрастании // Экология обрастания в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 109–140.
- Кубанин А.А. Видовой состав морских мшанок в обрастаниях // Обрастание и биокоррозия в водной среде. М.: Наука, 1981а. С. 18–39.
- Кубанин А.А. Тип Bryozoa. Предварительный список видов животных обрастания судов портового, прибрежного и дальнего плавания Дальневосточного бассейна //

- Организмы обрастания дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981б. С. 147–150.
- Кубанин А.А. Особенности видового состава мшанок обрастания судов в северо-западной части Японского моря // Тезисы докладов Второго Всесоюзного съезда океанологов. Севастополь, 1982. Вып. 6. С. 113–115.
- Кубанин А.А. Морские мшанки (Класс Gymnolaemata) и их участие в обрастании судов в северо-западной части Японского моря. // Дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 240 с.
- Кубанин А.А. Тип Bryozoa. Предварительный список беспозвоночных животных литорали Дальневосточного государственного морского заповедника // Исследования литорали Дальневосточного морского заповедника и сопредельных районов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 121–122.
- Кубанин А.А. Новые виды мшанок (Gymnolaemata, Stenostomata) Японского моря // Зоол. журнал. 1992. Т. 71, вып. 10. С. 19–31.
- Кубанин А.А. Phylum Tentaculata, subphylum Bryozoa. // Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 119–125.
- Кубанин А.А. Phylum Bryozoa // Адрианов А.В., Кусакин О.Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 300–306.
- Кубанин А.А., Тарасова Н.А. К фауне мшанок отряда Cheilostomida сублиторали острова Монерон // Бентос шельфа острова Монерон. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 102–113.
- Пропп М.В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. М.: Наука, 1971. 128 с.
- Тарасова Н.А. Фауна мшанок северо-западной части Японского моря. Дипломная работа. Дальневосточный государственный университет. Владивосток, 1983. 48 стр.
- Carlton J.T., Geller J.B. Ecological roulette: the global transport and invasion of nonindigenous marine organisms // Science. 1993. V. 261. P. 78–82.
- Dick M.H., Ross J.R.P. Intertidal Bryozoa (Cheilostomata) of the Kodiak vicinity, Alaska. Bellingham: Centre for Pacific Northwest Studies Occasional Paper 23, Western Washington University. 1988. 133 p.
- Dick M.H., Grischenko A.V., Mawatari S.F. Intertidal Bryozoa (Cheilostomata) of Ketchikan, Alaska // J. Nat. Hist. 2005. V. 39(43). P. 3687–3784.
- Dick M.H., Mawatari S.F., Sanner J.A., Grischenko A.V. Cribrimorph and other *Cauloramphus* Species (Bryozoa: Cheilostomata) from the Northwestern Pacific // Zool. Sci. 2011. V. 28. P. 134–147.
- Gomez A., Hughes R.N., Wright P.J., Carvalho G.R., Lunt D.H. Mitochondrial DNA phylogeography and mating compatibility reveal marked genetic structuring and speciation in the NE Atlantic bryozoan *Celleporella hyalina* // Molec. Ecol. 2007. P. 1–16.
- Gordon D.P. Bryozoan diversity in New Zealand and Australia // The Other 99%, The Conservation and Biodiversity of Invertebrates / Eds. W. Ponder, D. Lunney. Transactions of the Royal Zoological Society of New South Wales, Mosman 2088. 1999. P. 199–204.
- Gordon D.P., Mawatari S.F. Atlas of marine-fouling Bryozoa of New Zealand ports and harbours // Miscellaneous Publications, New Zealand Oceanographic Institute. 1992. V. 107. P. 1–52.
- Grischenko A.V., Gordon D.P., Taylor P.D. A unique new genus of Cheilostomate Bryozoan with reversed-polarity zooidal budding // Asian Mar. Biol. 1999. V. 15. P. 105–117.

- Grischenko A.V., Mawatari S.F. *Kubaninella*: a new genus of Adeonidae (Bryozoa: Cheilostomata) from the Western Kamchatka shelf of the Sea of Okhotsk // *Bryozoan Studies 2001: Proceedings of the 12th International Bryozoology Association conference*, Dublin. Balkema: Rotterdam, 2002. P. 125–130
- Grischenko A.V., Taylor P.D., Mawatari S.F. A new cheilostome bryozoan with gigantic zooids from the north-west Pacific // *Zool. Sci.* 2002. V. 19. P. 1279–1289.
- Grischenko A.V., Mawatari S.F. *Oshurkovia*: a new genus of Umbonulidae (Bryozoa: Cheilostomata) from the northwest Pacific // *Bryozoan Studies 2004: Proceedings of the 13th International Bryozoology Association conference*, Dublin. Balkema: Rotterdam, 2005. P. 99–106
- Grischenko A.V., Dick M.H., Mawatari S.F. Diversity and taxonomy of intertidal Bryozoa (Cheilostomata) at Akkeshi Bay, Hokkaido, Japan // *J. Nat. Hist.* 2007. V. 41. P. 1047–1161.
- Hughes R.N., Gomez A., Wright P.J., Moyano H.I., Cancino J.M., Carvalho G.R., Lunt D.H. Molecular phylogeny supports division of the ‘cosmopolitan’ taxon *Celleporella* (Bryozoa; Cheilostomata) into four major clades // *Molec. Phylog. Evol.* 2008. V. 46. P. 369–374
- Kuklinski P., Taylor P.D. Arctic species of the cheilostome bryozoan *Microporella*, with a redescription of the type species // *J. Nat. Hist.* 2008. V. 42. P. 1893–1906.
- Mawatari S., Mawatari S.F. A preliminary list of Cheilostomatous Bryozoans collected along the coast of Hokkaido // *Proc. Jap. Soc. Systematic Zool.* 1981. N. 21. P. 41–58.
- Ryland J.S. Catalogue of Main Marine Fouling Organisms (found on ships coming into European Waters). V. 2. Polyzoa. Organisation for Economic Co-operation and Development (O.E.C.D.). Paris. 1965. 83 p.
- Scholz J., Nakajima K., Nishikawa T., Kaselowsky J., Mawatari S.F. First discovery of *Bugula stolonifera* Ryland, 1960 (Phylum Bryozoa) in Japanese waters, as an alien species to the Port of Nagoya // *Bull. Nagoya Univ. Museum.* 2003. N. 19. P. 9–19.
- Seo J.E. On the geographical distribution of cheilostomate Bryozoa in Korean waters // *Bryozoans in Space and Time*. Wellington: NIWA, 1996. P. 299–304.
- Seo J.E. A new species of the genus *Cauloramphus* (Bryozoa, Cheilostomata) from Korea // *Korean Journal of Systematic Zoology.* 2001. 17. P. 223–228.
- Seo J.E. Illustrated Encyclopedia of Fauna and Flora of Korea. Volume 40. Bryozoa. Ministry of Education and Human Resources Development. Seoul: Daehan Printing and Publishing, 2005. 596 p.
- Soule D. F., Soule J. D. Morphology and Speciation of Hawaiian and eastern Pacific Smittinidae (Bryozoa, Ectoprocta) // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1973. V. 152(6). P. 365–440.
- Soule D.F., Soule J.D., Chaney H.W. The Bryozoa // *Taxonomic Atlas of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel*. Santa Barbara Museum of Natural History, California. 1995. V. 13. P. 1–344.
- Suwa T., Mawatari S.F. Revision of seven species of *Microporella* (Bryozoa, Cheilostomatida) from Hokkaido, Japan, using new taxonomic characters // *J. Nat. Hist.* 1998. V. 32. P. 895–922.
- Taylor P.D., Grischenko A.V. *Rodinopora* gen. nov. and the taxonomy of fungiform cyclostome bryozoans // *Species Diversity.* 1999. V. 4. P. 9–33.
- Tilbrook K. J. Cheilostomatous Bryozoa from the Solomon Islands. Santa Barbara Museum of Natural History Monographs 4. Studies in Biodiversity 3. Santa Barbara Museum of Natural History. 2006. 385 p.

**ON THE STATE OF INVENTORY OF THE
BRYOZOAN FAUNA OF PETER THE GREAT GULF
OF THE SEA OF JAPAN IN LIGHT OF DETECTION
OF THE CHEILOSTOME BRYOZOANS *CALLOPORA
SARAE* AND *MICROPORELLA TRIGONELLATA***

© 2012 Grischenko A.V.¹, Zvyagintsev A.Yu.²

¹ Department of Invertebrate Zoology and Aquatic Ecology, Biological Faculty,
Perm State University, Bukirev Street 15, GSP, Perm 614900, e-mail: gat1971@mail.ru

² Establishment of Russian Academy of Sciences A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology,
Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, e-mail: gat1971@mail.ru

In a course of taxonomic study of the fouling community collected from the petrol wharf in Amurskiy Bay (Peter the Geat Gulf, the Sea of Japan) two cheilostome bryozoan species (*Callopora sarae* Grischenko, Dick et Mawatari, 2007, and *Microporella trigonellata* Suwa et Mawatari, 1998) were encountered. These species were never reported from either the Sea of Japan or the Far Eastern seas before. We analyzed the extent and reliability of the previous inventory of the bryozoan fauna in the Peter the Great Gulf to clarify the status of these species as introduced elements and to exclude the possibility of their incorrect determination. We demonstrate that the degree of inventory of the bryozoan fauna in the Peter the Great Gulf to date is insufficient to exclude the autochthonic distribution of *C. sarae* and *M. trigonellata* in this region, and thus is insufficient to unequivocally interpret their status.

Key words: bryozoans, *Callopora sarae*, *Microporella trigonellata*, faunal inventory, invasion.

СОСТАВ И ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ФИТОЦЕНОЗОВ ЗАЛЕЖЕЙ С ДОМИНИРОВАНИЕМ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ (БАССЕЙН РЕКИ БЕЛАЯ, ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)

© 2012 Ескина Т.Г.¹, Акатов В.В.², Акатова Т.В.¹

¹ Кавказский государственный природный биосферный заповедник,
Майкоп 385000

² Майкопский государственный технологический университет,
Майкоп 385000, akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 16.06.2011

В работе анализируется влияние чужеродных (адвентивных) доминантов (*Erigeron annuus*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Asclepias syriaca* и др.) на состав и видовое богатство фитоценозов залежей, расположенных в бассейне реки Белая на Западном Кавказе. Результаты показывают, что 1) адвентивные доминанты не оказывают существенного специфического влияния на состав залежных сообществ; 2) сообщества с более обильными адвентивными доминантами характеризуются более низким видовым богатством на участках площадью 0.5 м² и 15 м² в целом, меньшим числом аборигенных видов и большим числом адвентивных; 3) сообщества с более обильными адвентивными доминантами характеризуются более низкой средней встречаемостью на площадках 0.5 м² как аборигенных, так и адвентивных видов растений. Однако связь между всеми этими характеристиками является слабой.

Ключевые слова: адвентивные виды, залежи, доминанты, видовое богатство, встречаемость, Западный Кавказ.

Введение

В результате адвентивизации растительного покрова нередко возникают ситуации, когда аборигенные доминанты сменяются адвентивными (чужеродными). Можно назвать как минимум две причины, по которым следствием данного процесса может стать снижение видового богатства растительных сообществ. Во-первых, чужеродные виды растений могут оказаться более сильными конкурентами по сравнению с аборигенными, обычно доминирующими на таких местообитаниях, и достигать более высокого обилия, а соответственно, и уровня доминирования [Meiners et al., 2001; Silliman, Bertness, 2004; Hejda et al., 2009]. Чем выше этот уровень, тем меньше ресурсов остается сопутствующим видам, тем ниже их

возможная численность и видовое богатство сообществ [Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 1998; McKane et al., 2002; Kunte, 2008]. Во-вторых, средообразующая деятельность некоторых чужеродных видов (путем избирательного использования минеральных ресурсов, изменения светового режима, физико-химических свойств почвы, аллелопатии и т. д.) может препятствовать произрастанию в ценозах определенных аборигенных видов растений, обычных для данных типов местообитаний [Callaway, Ridenour, 2004; Reinhart et al., 2005; Hulme, Bremner, 2006]. В результате сообщества с существенным преобладанием чужеродных растений могут включать меньшее число видов, чем исходные, даже если обилие аборигенных доминантов в этих

исходных сообществах было столь же значительным.

Следует отметить, что публикации по данной проблеме включают примеры как существенного влияния чужеродных доминантов на видовое богатство и состав ценозов [Meiners et al., 2001; Silliman, Bertness, 2004; Reinhart et al., 2005; Hejda et al., 2009], так и его отсутствия [Houlahan, Findlay, 2004; Sagoff, 2005; Hulme, Bremner, 2006]. Причем даже в тех случаях, когда рассматриваются инвазии одного и того же вида, но на разных участках сообществ [Hejda, Pyšek, 2006; Mills et al., 2009].

На Западном Кавказе чужеродные виды растений наиболее часто становятся преобладающими в сообществах залежей, которые в естественном состоянии в этом районе обычно не имеют хорошо выраженных доминантов. Поэтому представляло интерес выяснить, как чужеродные доминанты влияют на состав и видовое богатство залежных ценозов. В статье рассмотрены следующие вопросы: 1) оказывают ли они специфическое влияние на состав залежных сообществ; 2) какова связь между обилием адвентивных доминантов и видовым богатством аборигенных и адвентивных видов растений на участках залежей разной площади; 3) какова связь между обилием адвентивных доминантов и средней встречаемостью аборигенных и адвентивных видов.

Материал и методика

Сообщества залежей были описаны в 2008 и 2009 гг. в бассейне реки Белая на высоте около 200 м над уровнем моря (координаты центра района исследований: 44° 37.249' с. ш., 40° 00.059' в. д.). Описания выполняли на участках фитоценозов размером 15 м², в пределах которых регулярным способом закладывали 20 площадок по 0.5 м². На маленьких площадках отмечали виды растений (травянистые, а также подрост деревьев и кустарников), глазомерно оценивали

общее проективное покрытие сообществ (в долях, округляя до 0.05, 0.10, 0.15, 0.20 и так далее) и проективное покрытие конкретных видов с использованием балльной шкалы (1 балл – покрытие менее 1%, 2 – покрытие 1–5%, 3 – 6–15%, 4 – 16–25%, 5 – 26–50%, 6 – 51–75%, 7 – 76–100%). Всего было описано 35 участков залежей по 15 м². На всех участках адвентивные виды присутствовали и один из них являлся доминантом, то есть имел более высокое обилие, оцененное через средний балл покрытия на площадках 0.5 м², по сравнению с другими, как адвентивными, так и аборигенными растениями.

На основе выполненных описаний, кроме среднего балла покрытия, были определены значения следующих показателей: S – среднее число всех видов растений на площадках 0.5 м² (в пределах участка 15 м²); S_n и S_a – среднее число аборигенных и сопутствующих (т. е. кроме доминанта) адвентивных видов растений на этих площадках; N , N_n и N_a – общее число видов растений, число аборигенных и сопутствующих адвентивных видов на участках 15 м², соответственно; F , F_n и F_a – средняя встречаемость сопутствующих видов растений, в том числе аборигенных и адвентивных, на площадках 0.5 м² (в пределах 15 м²). Материал был обработан методами корреляционного и факторного анализов. Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2003 и Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Общая характеристика сообществ залежей с доминированием различных адвентивных видов растений представлена в таблицах 1 и 2. Как видно из таблицы 1, они включают значительное число общих (константных) видов, которые обычно произрастают на таких местообитаниях (*Elytrigia repens*, *Convolvulus arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Plantago major* и др.). Среди аборигенных видов явные

доминанты на обследованных участках отсутствовали. Суммарное число выявленных в этом типе сообществ адвентивных видов растений составило 18 (10% от общего числа видов, попавших в описания), что больше, чем на большинстве других типов местообитаний района исследований (остепненных лугах, лесных полянах, отмелях и т. д.). Данное обстоятельство связано не только с высокой инвазивностью залежных фитоценозов, но и с биоэкологическими особенностями большинства адвентивных видов растений, занесенных в район исследований [Акатов и др., 2010]. Следует отметить, что в данном случае мы не рассматриваем в качестве адвентивных виды-археофиты, нами анализируются лишь чужеродные растения, занесенные в регион

относительно недавно (после XVIII в.), так называемые неофиты. Большинство из них (72%) – выходцы из Северной Америки, остальные имеют азиатское происхождение. По способу заноса 50% рассматриваемых адвентивных видов – эргазиофиты (одичалые культурные растения и интродуценты), вторую половину составляют ксенофиты (непреднамеренно занесенные преимущественно сорные травянистые растения) [по: Миркин, Наумова, 1998]. В группе ксенофитов преобладают малолетники (одно-, двулетние растения) и, напротив, среди многолетних адвентиков большинство являются «беженцами из культуры». Из 7 адвентивных видов, выступавших в качестве доминантов в сообществах залежей, 5 являются одичалыми культурными растениями.

Таблица 1. Общая характеристика описанных участков залежей

№ вида	Группы описаний*	1	2	3	4	5
	Число площадок 15 м ² (0.5 м ²)	8 (160)	4 (80)	16 (320)	4 (80)	3 (60)
	Покрытие	100	100	100	100	100
	Высота травостоя, см	127.5	80	98.8	120	133.3
Средний балл покрытия на 15 м ² и встречаемость на 0.5 м ² (в скобках, %) адвентивных доминантов						
1	<i>Solidago canadensis</i> L.	6.2 (100)		0.1 (5.3)		
2	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	0.3 (24.4)	4.8 (100)	0.4 (39.1)	0.1 (7.5)	1.0 (33.0)
3	<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	0.5 (36.9)	0.2 (18.8)	2.2 (100)	0.9 (87.5)	1.5 (68.0)
4	<i>Asclepias syriaca</i> L.	0.2 (23.8)		0.1 (10.3)	2.9 (100)	
5	<i>Helianthus tuberosus</i> L.					1.4 (33.0)
6	<i>Abutilon theophrasti</i> Medikus	0.1 (1.3)	0.1 (1.3)			1.4 (33.0)
7	<i>Silphium perfoliatum</i> L.					2.0 (33.0)
Встречаемость адвентивных видов на 0.5 м ² , %						
8	<i>Oxalis stricta</i> L.	6.9		13.1	23.8	1.7
9	<i>Erigeron canadensis</i> L.	11.9	2.5	12.2		31.7
10	<i>Xanthium strumarium</i> L.		5.0	2.2		8.3
11	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	0.6		4.4		5.0
12	<i>Bidens frondosa</i> L.			9.4		1.7
13	<i>Amaranthus albus</i> L.	0.6	25.0			
14	<i>Paspalum thunbergii</i> Kunth ex Steudel		7.5			3.3
15	<i>Morus nigra</i> L.	3.7				
16	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.		50.0			

17	<i>Secale cereale</i> L.			0.3		
18	<i>Matricaria matricarioides</i> (Less.) Porter					33.3
Встречаемость наиболее обычных аборигенных видов на 0.5 м ² , %						
19	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	66.3	63.8	81.6	100	86.7
20	<i>Festuca pratensis</i> Hudson	67.5	22.5	76.3	95.0	20.0
21	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	32.5	33.8	48.1	16.3	38.3
22	<i>Setaria pumila</i> (Poiret) Schult.	12.5	70.0	2.2	1.3	38.3
23	<i>Trifolium repens</i> L.	35	26.3	30.6	33.8	20.0
24	<i>Trifolium medium</i> L.	3.1	1.3	26.9	3.8	55.0
25	<i>Cichorium intybus</i> L.	7.5	26.3	39.4	36.3	10.0
26	<i>Cirsium arvense</i> L. (Scop.)	6.3	17.5	16.6	40.0	11.7
27	<i>Daucus carota</i> L.	13.1	16.3	47.8	35.0	15.0
28	<i>Potentilla reptans</i> L.	23.1	10.0	13.1	18.8	28.3
30	<i>Plantago major</i> L.	1.3	16.3	18.1	1.3	31.7
Встречаемость видов, характерных для сообществ с определенными доминантами, на 0.5 м ² , %						
31	<i>Atriplex patula</i> L.		43.8			
32	<i>Chenopodium album</i> L.		61.3	0.9		
33	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.		33.8			2.0
34	<i>Polygonum minus</i> Hudson	1.3	47.5	0.3		
35	<i>Portulaca oleracea</i> L.		48.8			2.0
36	<i>Avena fatua</i> L.	3.8		22.5		
37	<i>Plantago lanceolata</i> L.	1.3	3.8	30.6	14.0	2.0
38	<i>Sonchus arvensis</i> L.		6.3	25.6		
Встречаемость видов, не выявленных в сообществах с определенным доминантом, на 0.5 м ² , %						
39	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	15.6		31.3	45.0	10.0
40	<i>Equisetum arvense</i> L.	26.3		15.6	5.0	33.3
41	<i>Rubus caesius</i> L.	13.9		8.8	35.0	41.7

* Примечание. Группы описаний участков залежей с доминированием определенных видов адвентивных растений: 1. *Solidago canadensis*; 2. *Ambrosia artemisiifolia*; 3. *Erigeron annuus*; 4. *Asclepias syriaca*; 5. *Helianthus tuberosus*, *Abutilon theophrasti*, *Silphium perfoliatum*.

Таблица 2. Значения параметров, характеризующих участки залежей с доминированием или содоминированием определенных адвентивных видов растений

Доминант	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>F</i>	<i>N_a</i>	<i>S_a</i>	<i>F_a</i>
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	16	28.3	12.8	0.43	2.3	1.0	0.47
<i>Solidago canadensis</i> L.	8	27.0	9.2	0.30	3.9	1.1	0.24
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	4	23.3	10.6	0.45	2.3	1.1	0.49
<i>Asclepias syriaca</i> L.	4	29.5	11.8	0.38	2.8	1.2	0.44
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	1	31	14.5	0.45	4	2.1	0.53
<i>Abutilon theophrasti</i> Medikus	1	26	8.7	0.31	7	2.8	0.40
<i>Silphium perfoliatum</i> L.	1	27	13.4	0.48	2	0.7	0.35

Как следует из таблицы 1, наиболее часто в качестве доминанта на участках залежей выступал *Erigeron annuus*, реже – *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia* и *Asclepias syriaca*, остальные виды – единично. Наиболее высокое обилие на отдельных участках было достигнуто *Solidago canadensis* (средний балл покрытия – 7.0), ниже – *Ambrosia artemisiifolia* (5.9), *Erigeron annuus* (5.9) и *Silphium perfoliatum* (5.9); еще ниже – *Asclepias syriaca* (4.7), *Helianthus tuberosus* (4.1) и *Abutilon theophrasti* (4.1). Характеристика среднего обилия этих видов для групп участков представлена в таблице 1. Оно наиболее высокое у *Solidago canadensis*, наиболее низкое у *Erigeron annuus*. Кроме того, необходимо отметить, что на одном из восьми участков с преобладанием *Solidago canadensis*, этот вид имел средний балл покрытия менее 4 (т. е. покрытие не более 15%). Для участков с относительно высоким обилием *Ambrosia artemisiifolia* такая ситуация имела место на одном участке из четырех, *Erigeron annuus* – на 15 из 16 участков, *Asclepias syriaca* – на трех из четырех. Таким образом, на 20 из 35 описанных нами участков указанные выше адвентивные виды, хотя и преобладали количественно над другими видами, но имели невысокое обилие.

С целью определения наличия или отсутствия специфического воздействия конкретных адвентивных доминантов на видовой состав залежных сообществ, мы предприняли попытку выделить группы аборигенных видов, которые имели бы относительно высокую или, напротив, относительно низкую среднюю встречаемость в сообществах с доминированием того или иного вида. Как следует из таблицы 1, первых оказалось всего 8. Пять из них встречались преимущественно в фитоценозах с доминированием *Ambrosia artemisiifolia* и три – с *Erigeron annuus*. В сообществах с другими адвентивными доминантами характерные для них виды обнаружены

не были. Кроме того, мы выявили три вида, которые не были встречены в сообществах с доминированием *Ambrosia artemisiifolia*, но имели относительно высокую встречаемость на других описанных участках (*Agrimonia eupatoria*, *Equisetum arvense* и *Rubus caesius*). Для сообществ с доминированием других адвентивных видов такие виды обнаружены не были.

Таким образом, полученный результат свидетельствует об относительно слабом специфическом влиянии конкретных адвентивных видов-доминантов на видовой состав изученных залежных сообществ. В пользу данного вывода свидетельствует и результат ординации описанных участков залежей методом факторного анализа (рис. 1). Он выполнен на основе только сопутствующих видов растений (как адвентивных, так и аборигенных), то есть ни один из семи адвентивных доминантов при этом не учитывался. Как видно из рисунка, участки залежей не образуют в факторном пространстве хорошо обособленных скоплений по признаку доминирующего вида.

Как следует из таблицы 2, на площадках 0.5 м² наименьшее среднее видовое богатство было выявлено для ценозов с доминированием *Solidago canadensis* и *Abutilon theophrasti*, наибольшее – с *Silphium perfoliatum* и *Helianthus tuberosus*. Наименьшее число видов на участках 15 м² было выявлено в ценозах с доминированием *Ambrosia artemisiifolia*, наибольшее – с *Helianthus tuberosus*. Соответственно, как видно из этой таблицы, участки залежей с наиболее высокими и низкими средними значениями покрытия не обязательно характеризуются наиболее высокими или низкими средними значениями видового богатства.

Наибольшее число адвентивных видов растений было выявлено на участке с доминированием *Abutilon theophrasti*, наименьшее – с *Silphium perfoliatum*. Наименьшая средняя встречаемость видов характерна для участков с доминированием

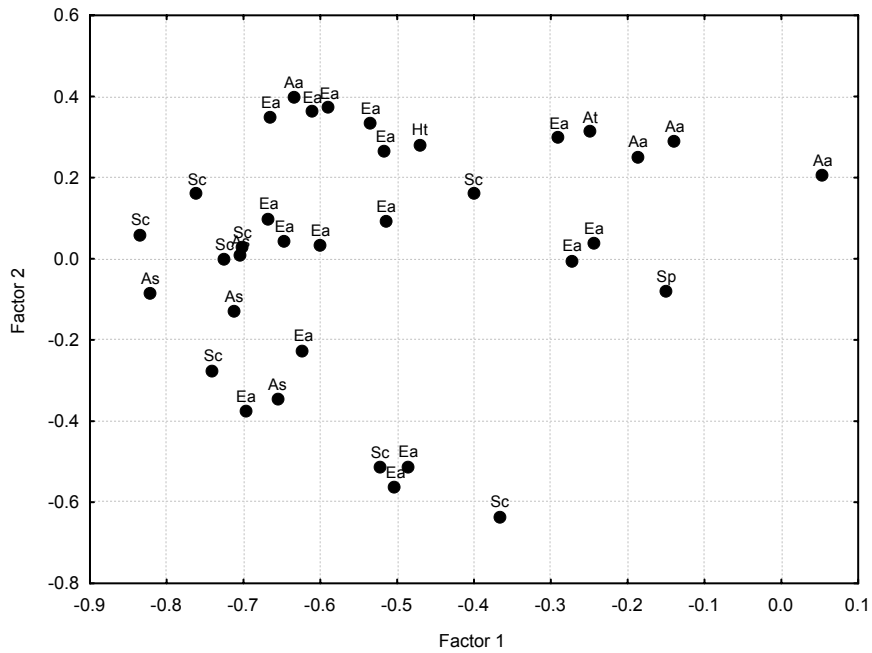


Рис. 1. Ординация фитоценозов залежей с доминированием разных адвентивных видов растений методом факторного анализа.

Доминирующие виды: Sc – *Solidago canadensis*, Aa – *Ambrosia artemisiifolia*, Ea – *Erigeron annuus*, As – *Asclepias syriaca*, Ht – *Helianthus tuberosus*, At – *Abutilon theophrasti*, Sp – *Silphium perfoliatum*.

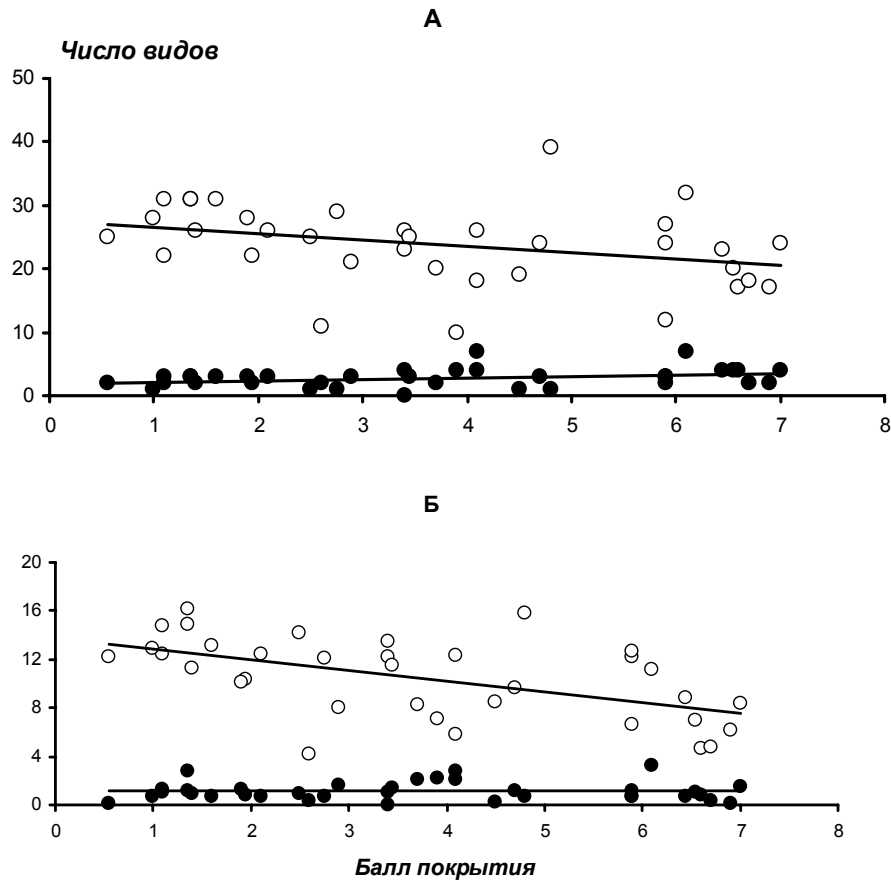


Рис. 2. Соотношение между обилием адвентивного доминанта и числом аборигенных и сопутствующих адвентивных видов растений на участках площадью 15 м² (А) и 0.5 м² (Б). Обилие доминирующего вида выражено через средний балл проективного покрытия. Белые кружки – число аборигенных видов растений, черные – сопутствующих адвентивных видов.

Таблица 3. Соотношение между покрытием доминирующих адвентивных видов растений, видовым богатством и средней частотой встречаемости видов на участках залежей

Зависимые параметры	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>r_s</i>	<i>R</i> ²
<i>N</i>	35	-0.251	-0.326*	0.063
<i>N_n</i>	35	-0.327*	-0.424**	0.107
<i>N_a</i>	35	0.313*	0.359**	0.098
<i>S</i>	35	-0.521***	-0.531***	0.271
<i>S_n</i>	35	-0.547***	-0.566***	0.299
<i>S_a</i>	35	0.032	-0.013	0.001
<i>F</i>	35	-0.507***	-0.509***	0.257
<i>F_n</i>	35	-0.427**	-0.480***	0.182
<i>F_a</i>	35	-0.319*	-0.320*	0.102

Примечание. *n* – число площадок; *r* – коэффициент корреляции Пирсона; *r_s* – коэффициент корреляции рангов (Спирмена); уровень достоверности: *** – <0.01, ** – <0.05, * – <0.1, отсутствие верхнего индекса свидетельствует об уровне достоверности выше 0.1; *R*² – коэффициент детерминации.

Solidago canadensis и *Abutilon theophrasti*, наиболее высокая – с *Silphium perfoliatum*. Средняя встречаемость аборигенных и сопутствующих адвентивных видов растений на площадках различается не существенно. Встречаемость аборигенных несколько выше, чем сопутствующих адвентивных на участках с доминированием *Solidago canadensis* и *Silphium perfoliatum*, на остальных – наоборот.

В таблице 3 и на рисунке 2 показаны результаты сопоставления среднего покрытия наиболее обильных адвентивных видов растений с различными компонентами видового богатства и частотой встречаемости видов на участках залежей. Как видно, сообщества с более высоким покрытием адвентивного доминанта характеризуются более низкими видовым богатством в целом, числом аборигенных видов и средней встречаемостью как аборигенных, так и адвентивных видов. Сила связи во всех случаях невысокая (данный фактор определяет варьирование зависимых параметров на 10–30%), но при этом следует отметить, что отрицательное воздействие адвентивных доминантов на число аборигенных видов несколько сильнее проявляется на меньших по

площади участках. Данное наблюдение согласуется с результатами ранее выполненных исследований, которые свидетельствуют о том, что: 1) влияние адвентивных видов на разнообразие аборигенных сильнее проявляется на небольших участках сообществ [Brown, Peet, 2003; Fridley et al., 2004; Herben et al., 2004; Réjmánek et al., 2005]; 2) влияние уровня доминирования любых видов (не обязательно чужеродных) на видовое богатство растительных сообществ снижается по мере увеличения площади пробного участка [Акатов, 2010а]. Высказано предположение, что это может быть связано с изменением относительной роли локальных (конкурентное исключение) и региональных (иммиграция) процессов в определении видового богатства сообществ на градиенте площади [Brown, Peet, 2003; Акатов, 2010а].

Связь между обилием адвентивных доминантов и числом адвентивных видов на площадках также слабая, но положительная. Наличие отрицательной связи между обилием адвентивных доминантов и средней встречаемостью видов, по-видимому, свидетельствует о том, что снижение видового богатства сообществ не является следствием

средообразующей деятельности адвентивных растений, которая препятствует произрастанию рядом с ними одних аборигенных видов растений и, соответственно, способствует достижению более высокого обилия другими (эффект компенсации или экологического высвобождения [Soule, 1986; Чернов, 2005; Gonzalez, Loreau, 2009 и др.]). Об этом же говорит и относительно слабое специфическое влияние конкретных адвентивных видов-доминантов на видовой состав сообществ, что было показано выше.

В завершение кратко коснемся природоохранного значения полученных результатов. В публикациях, посвященных проблемам инвазивной экологии, большое внимание уделяется влиянию адвентивных видов организмов, в том числе и растений, на видовое богатство акцепторных сообществ. Однако представления относительно последствий внедрения чужеродных растений (в отличие от инвазий животных) в природные или полуприродные ценозы для аборигенных видов остаются неопределенными. Так, имеется информация, что почти половина из занесенных в список угрожаемых видов растений США (Endangered Species Act) оказались редкими в результате конкуренции со стороны адвентиков [Flather, Sieg, 2008]. В отечественных публикациях иногда приводятся конкретные примеры вытеснения адвентивными видами растений аборигенных, например, заносной североамериканской чередой *Bidens frondosa* популяций местных видов рода *Bidens* [Виноградова, 2003; 2008; Васильева, Папченков, 2011]. Но при этом в ряде работ было показано, что инвазии чужеродных видов в сообщества растений в основном происходят без вытеснения аборигенных видов [Sax, Gaines, 2003; Sax et al., 2005; Кравцова и др., 2010]. Необходимо также обратить внимание, что частота упоминаний конкуренции со стороны инвазивных растений среди факторов, лимитирующих численность

видов сосудистых растений, включенных в Красные книги РСФСР [1988] и РФ [2008], составляет менее одного процента [Акатов, 2010б].

Сообщества залежей обычно не относятся к созологически значимым, поскольку чаще всего не содержат эндемичные, редкие или исчезающие виды растений. Однако, как отмечалось выше, это тот тип сообществ Западного Кавказа, где адвентивные виды достигают наибольшего числа и обилия и, более того, на многих их участках такие виды являются доминантами. Поэтому фитоценозы залежей можно рассматривать в качестве модели для ситуации, когда в результате расширения эколого-ценотического спектра чужеродных видов в регионе они начнут доминировать в других, созологически более ценных типах сообществ. На их примере можно рассматривать последствия достижения адвентивными видами высокого обилия для аборигенных видов.

Как показали результаты наших исследований, адвентивные виды растений, достигая высокого обилия, действительно оказывают отрицательное воздействие на разнообразие и встречаемость аборигенных видов, однако это влияние мало специфично, в целом не очень велико и снижается при увеличении размера пробных участков от 0.5 до 15 м². Поэтому можно предположить, что на участках еще большего размера оно будет мало заметным. Интересно сопоставить полученные данные с результатами анализа смены аборигенных доминантов в древесном и кустарниковом ярусах прирусловых лесов Западного Кавказа (*Populus nigra* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Salix alba* L., *Swida australis* (C.A.Mey.) Pojark. ex Grossh., *Euonymus europaea* L. и др.) чужеродными (*Ailanthus altissima* (Miller) Swingle, *Ficus carica* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Acer negundo* L. и *Amorpha fruticosa* L.) [Акатов и др., в печати]. Связь между уровнем доминирования и видовым богатством на участках сообществ

деревьев площадью 300 м² и кустарников площадью 15 м² была более значительна, чем между обилием адвентивных растений, выраженным через средний балл покрытия, и видовым богатством на участках залежей площадью 0.5 и 15 м² (коэффициент корреляции Пирсона варьировал от 0.662 до 0.777, $P < 0.001$). Однако средняя численность адвентивных доминантов (*Ailanthus altissima*, *Ficus carica* и *Robinia pseudoacacia*) оказалась не выше, чем аборигенных на аналогичных местообитаниях, а видовое богатство сообществ на участках площадью 300 м² не ниже. Напротив, смена аборигенных доминантов кленом ясенелистным (*Acer negundo*) привела к снижению, а аморфой кустарниковой (*Amorpha fruticosa*) к существенному снижению числа и средней численности местных видов древесных растений. Причем, по-видимому, не только в результате перехвата адвентивными доминантами большей доли ресурсов по сравнению с аборигенными, но и потому, что они спровоцировали более «жесткое» разделение другими (сопутствующими) видами оставшихся ресурсов [Акатов и др., в печати]. Однако и в этом случае необходимо учитывать фактор пространственного масштаба, поскольку при увеличении размера пробных участков в 10 раз (от 300 м² до 0.3 га) роль уровня доминирования в варьировании видового богатства древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа падает примерно в три раза [Акатов, 2010а].

Выводы

Полученные нами результаты позволяют сделать следующие выводы и предположения:

1. Адвентивные доминанты не оказывают значительного специфического влияния на видовой состав залежных сообществ района исследований.
2. Сообщества залежей с более обильными адвентивными доминантами включают преимущественно меньшее

число аборигенных видов растений и большее – адвентивных. При этом влияние данного фактора на видовое богатство сообществ относительно невелико и снижается с увеличением размера пробного участка.

3. Обилие адвентивных доминантов оказывает отрицательное влияние на среднюю встречаемость видов, как аборигенных, так и адвентивных. Данное обстоятельство позволяет предположить, что снижение видового богатства залежных сообществ на градиенте роста значений этого фактора не является следствием средообразующей деятельности адвентивных доминантов, скорее это результат конкуренции за ресурсы.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 07-04-00449).

Литература

Акатов В.В. Роль локальных и региональных процессов в формировании видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа на участках разной площади // Электронный журнал «Исследовано в России». 2010а. №040. С. 479–486 // (<http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2010/040.pdf>).

Акатов В.В. Редкие и исчезающие виды растений России, Краснодарского края и Республики Адыгея: лимитирующие факторы и угрозы глазами экспертов // Мат. XXI Недели науки МГТУ: XVI Межд. науч.-практ. Конф. «Экологические проблемы современности. Рациональное природопользование и сохранение биоразнообразия». Майкоп: Изд-во МГТУ, 2010б. Т. III. С.105–115.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы варьирования числа адвентивных видов в травяных сообществах Западного Кавказа // Экология. 2010. № 5. С. 344–351.

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Видовое богатство древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием иноземных видов // Экология (в печати).
- Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.
- Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.: Ботанический сад МГУ, 2003. С. 31–33.
- Виноградова Ю.К. Инвазибельность естественных фитоценозов и конкурентные отношения между аборигенными и инвазионными видами // Сб.: Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы конференции. Пенза, 2008. С. 17–19.
- Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В., Помазкина Г.В., Белых О.И. Натурализация *Elodea canadensis* Mich. в озере Байкал // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 2. С. 2–18.
- Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2008. 855 с.
- Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Brown R.L., Peet R.K. Diversity and invisibility of Southern Appalachian plant communities // Ecology. 2003. V. 84. № 1. P. 32–39.
- Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: a biochemically used hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers Ecol. Environ. 2004. № 2. P. 433–436.
- Flather C.H., Sieg C.H. Species Rarity: Definition, Causes, and Classification // Conservation of rare or little-known species: biological, social, and economic considerations / Eds. M.G. Raphael, R. Molina. Washington, 2008. P. 40–66.
- Fridley J.D., Brown R.L., Bruno J.E. Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness // Ecology. 2004. V. 85. № 12. P. 3215–3222.
- Gonzalez A., Loreau M. The Causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2009. V. 40. P. 393–414.
- Hejda M., Pyšek P. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? // Biological Conservation. 2006. V. 132. P. 143–152.
- Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // Journal of Ecology. 2009. V. 97. P. 393–403.
- Herben T., Mandak B., Bimova K., Munzbergova Z. Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data // Ecology. 2004. V. 85. P. 3223–3233.
- Houlihan J.E., Findlay C.S. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // Conservation Biology. 2004. V. 18. № 4. P. 1132–1138.
- Hulme P.E., Bremner E.T. Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal //

- Journal of Applied Ecology. 2006. V. 43. P. 43–50.
- Kunte K. Competition and species diversity: removal of dominant species: increases diversity in Costa Rican butterfly communities // *Oikos*. 2008. V. 117. P. 69–76.
- McKane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R., Nadelhoffer K.J., Rastetter E.B., Fry B., Giblin A.E., Kielland K., Kwiatkowski B.L., Laundre J.A., Murray G. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra // *Nature*. 2002. V. 415. P. 68–71.
- Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land // *Ecography*. 2001. V. 24. P. 633–644.
- Mills J.E., Reinartz J.A., Meyer G.A., Young E.B. Exotic shrub invasion in an undisturbed wetland has little community-level effect over a 15-year period // *Biol. Invasions*. 2009. V. 11. P. 1803–1820.
- Réjmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // *Vegetation ecology* / Eds. E. van der Maarel. Oxford: Blackwell, 2005. P. 332–355.
- Reinhart K.O., Greene E., Callaway R.M. Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the Rocky Mountains // *Ecography*. 2005. V. 28. P. 573–582.
- Sagoff M. Do non-native species threaten the natural environment? // *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*. 2005. V.18. P. 215–236.
- Sax D.F., Brown J.H., White E., Gaines S.D. The dynamics of species invasions: insights into the mechanisms that limit species diversity. Chapter 17 // *Species invasions: insights into Ecology, Evolution and Biogeography* / Eds. D.F. Sax, S.D. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2005. P. 447–465.
- Sax D.F., Gaines S.D. Species diversity: from global decreases to local increases // *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. V. 18. № 11. P. 561–566.
- Silliman B.R., Bertness M.D. Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes // *Conservation Biology*. 2004. V. 18. P. 1424–1434.
- Soule M.E. Community processes // *Conservation biology: the Science of Scarcity and Diversity* / Eds M.E. Soule. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 1986. P. 304–308.

COMPOSITION AND SPECIES RICHNESS OF FALLOW PLANT COMMUNITIES WITH PREDOMINANCE OF ADVENTIVE SPECIES (THE BELAYA RIVER BASIN, WESTERN CAUCASUS)

© 2012 Eskina T.G.¹, Akatov V.V.², Akatova T.V.¹

¹Caucasus State Reserve, Maikop, 385000

²Maikop State Technological University, Maikop, 385000, e-mail: akatovmgti@mail.ru

The influence of adventive dominants (*Erigeron annuus*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Asclepias syriaca* etc.) on composition and species richness of fallow plant communities (the Belaya River basin, the Western Caucasus) are analyzed. The results show that 1) adventive dominants influence poorly on composition of fallow communities; 2) communities with more abundant adventive dominants are characterized by the lower community species richness on the plots of 0.5 m² and 16 m² as a whole, and lesser number of native species and the higher number of adventive ones; 3) communities with the more abundant adventive dominants are characterized by the lower average frequency of native and adventive species on the plots of 0.5 m². However, relations between all these characteristics are poor.

Key words: adventive species, fallow lands, dominants, species composition. species richness, frequency, Western Caucasus.

МИКОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ БАЛЛАСТНЫХ ВОД И ОСАДКОВ КОММЕРЧЕСКИХ СУДОВ В ПОРТУ ВЛАДИВОСТОКА

© 2012 Зверева Л.В., Звягинцев А.Ю., Ивин В.В.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток 690059; ayzvyagin@gmail.com

Поступила в редакцию 20.02.2012

В порту Владивостока впервые проведено микологическое исследование балластных вод и осадков коммерческих судов, курсирующих на Российско-Японской и Российско-Китайской линиях. В балластных водах и в осадках обнаружено 43 таксономические формы мицелиальных грибов из 11 родов анаморфных грибов и зигомицетов, среди которых доминируют виды из родов *Aspergillus* (14 таксономических форм) и *Penicillium* (9 таксономических форм). Обнаруженные в балластных водах мицелиальные грибы *Aspergillus japonicus* и *Aspergillus sclerotiorum* в морских местообитаниях (морская вода, донные осадки) в прибрежной зоне залива Петра Великого Японского моря не отмечены. Таксономический состав и эколого-биологическая характеристика обнаруженных мицелиальных грибов в балластных водах и осадках свидетельствуют о значительном антропогенном загрязнении портовых экосистем Китая (Бохайский залив Желтого моря и река Янцзы) и определяют характер экологического риска при биоинвазии данных грибов в дальневосточные моря России.

Ключевые слова: балластные воды и осадки коммерческих судов, мицелиальные грибы, биоинвазии, экологический риск.

Введение

Одной из важнейших экологических проблем настоящего времени является проблема расселения видов. С момента выхода в свет монографии Чарльза Элтона «The ecology of invasion by animals and plants» [Elton, 1958] стало очевидным, что серьезной угрозой существования естественных сообществ биосферы могут являться организмы-вселенцы. По данным международной морской организации (ИМО), ежегодно в мире перевозится около 10 млрд т балластных вод, в которых зарегистрировано около 7000 организмов [ИМО Bulletin, 1998]. Многие из перевозимых организмов успешно вселяются в реки, моря и океаны, где раньше никогда не встречались, и становятся причиной серьезных экологических и экономиче-

ских катастроф [Working Group, 2006]. В последнее время под биологическими инвазиями понимают натурализовавшиеся виды, которые нанесли ущерб аборигенным видам и экосистемам [Дгебуадзе, 2002]. Особое место занимают инвазии морских организмов, которые расселяются с судовыми балластными водами и обрастанием. Для предотвращения попадания нежелательных чужеродных организмов в водные экосистемы морей России необходимо проводить регулярную оценку экологического риска биоинвазий.

Микроскопические мицелиальные грибы – один из компонентов таких объектов морских биоинвазий. Микроскопические грибы входят в состав сообществ обрастания поверхности корпусов судов, а также

заселяют внутренние поверхности судовых танков, заполненных балластными водами. Эти организмы известны как условно-патогенные и токсинообразующие, способные вызывать микозы и микотоксикозы беспозвоночных и рыб. Между тем, в литературе сведения о микроскопических грибах в составе населения судовых балластных вод отсутствуют либо ограничиваются упоминанием лишь одного вида, отнесенного к группе «other taxa» со сложной таксономической идентификацией [Gollasch et al., 2002].

Перенос возбудителей инфекций и инфицированных ими организмов осуществляется поверхностями кораблей, балластными водами и перевозимым грузом. Например, 367 различных видов организмов было обнаружено в балластной воде судна, курсирующего между Японией и Орегонем (США). Предполагается, что завоз холерного вибриона в Южную Америку также был осуществлен судами. Возбудителя опасного инфекционного заболевания обнаружили в пробах, взятых из балластной воды, обрастания и сточных вод грузовых судов, направлявшихся из порта Мехико в Бразилию, Колумбию, Чили [Gollasch et al., 2002].

При исследовании микроскопических мицелиальных грибов в балластных водах и осадках, учитывая их физиолого-биохимические и штаммовые различия, все обнаруженные виды микроорганизмов следует рассматривать как объекты потенциальных биоинвазий. В связи с вышеизложенным остро встает проблема микологической инвазии – проникновения и внедрения в трофические цепи морских экосистем дальневосточных морей России чужеродных грибов-вселенцев. Ранее нами опубликованы предварительные данные о микроскопических грибах в балластных водах теплохода «Timber Star», который курсирует на Российско-Японской линии [Звягинцев и др., 2009].

Для полноты информации о населении балластных вод судов, прибывающих в порт Владивостока, мы посчитали целесообразным включить результаты этих исследований в настоящую статью.

Цель настоящей работы – микологическое исследование балластных вод и осадков коммерческих судов, поступающих в порт Владивостока из прибрежных вод Китая и Японии. В задачи исследования входило следующее.

1. Таксономическая идентификация микологического населения балластных вод.

2. Эколого-биологическая оценка микроскопических мицелиальных грибов, выявленных в балластных водах и осадках.

Материал и методы

Векторы перемещения балластных вод коммерческих судов связывают порт Владивостока с различными по географическому положению и гидрологическим характеристикам регионами Восточной Азии (рис. 1, табл. 1, 2). Микологическое исследование в балластных водах проводили на судне «Timber Star», которое прибывает в порт Владивостока под погрузку лесоматериалами из Японских островов (Майдзуру, Тояма, Саката) (рис. 1, табл. 1). Балластные воды и осадки из портов Китая (порты Лайчжоу, Лункоу в Бохайском заливе Желтого моря и порты Янчжоу, Наньтун, Чжанцзяган на реке Янцзы) анализировали на танкере «Minotaur» (рис. 1, табл. 2).

Для отбора проб балластных вод использовали батометр Молчанова. Пробы балластных осадков отбирали лотом Наумова для мягких грунтов и грунтовой трубкой в почти полностью осушенном танке. В лабораторных условиях производили обработку проб в соответствии со стандартными методиками [Зверева, Высоцкая, 2005]. Для микологического исследования использовали только живой биологический материал. Материал

Таблица 1. Характеристика проб балластных вод на судне «Timber Star», прибывшем в порт Владивостока из портов Японии

Порт-донор	Дата забора балластной воды в порту-доноре	Дата отбора пробы в порту-реципиенте	Соленость воды, ‰	Объем пробы, л
Майдзуру	22.05.2007	19.07.2007	29.0	4
Тояма	23.07.2007	04.08.2007	30.0	4.5
Тояма	23.07.2007	15.08.2007	30.0	4.5
Саката	21.08.2007	01.09.2007	29.0	4.5
Саката	21.08.2007	14.09.2007	30.0	4.5

Таблица 2. Характеристика проб балластных вод на танкере «Minotaur», прибывшем в порт Владивостока из портов Китая

Порт-донор	Дата забора балластной воды в порту-доноре	Дата отбора пробы в порту-реципиенте	Соленость воды, ‰	Объем пробы, л
Лайчжоу	01.10.2007	03.10.2007	30.0	4.5
Лункоу	27.05.2008	29.05.2008	31.0	4.5
Лункоу	05.06.2008	10.06.2008	29.6	4.5
Лункоу	16.06.2008	22.06.2008	30.4	4.5
Янчжоу	30.06.2008	04.07.2008	31.5	4.5
Лункоу	12.07.2008	19.07.2008	29.2	4.5
Лункоу	24.07.2008	29.07.2008	28.2	4.5
Наньтун	07.08.2008	11.08.2008	12.3	4.5
Лункоу	18.08.2008	23.08.2008	29.2	4.5
Янчжоу	31.08.2008	05.09.2008	23.7	4.5
Наньтун	23.11.2008	02.12.2008	12.0	3
Янчжоу	11.12.2008	19.12.2008	15.5	4.5
Лункоу	27.12.2008	12.01.2009	28.3	3
Лункоу	11.02.2009	22.02.2009	26.4	3
Лайчжоу	01.03.2009	08.03.2009	27.8	3
Наньтун	11.04.2009	12.04.2009	1.2	3
Лункоу	19.04.2009	24.04.2009	28.5	3
Лайчжоу	01.05.2009	06.05.2009	27.6	3
Чжанцзяган	15.05.2009	20.05.2009	1.0	3
Лункоу	27.05.2009	02.06.2009	27.0	3
Лайчжоу	24.08.2009	29.08.2009	30.5	3

отбирали с соблюдением стерильности. При обработке материала использовали следующие методы микологического исследования балластных вод:

1. Метод сгущения, или фильтрации балластных вод с последующим посевом фильтра с осадком на твердые агаризованные питательные среды.

2. Метод приманок для выявления и изоляции микроскопических мицелиальных грибов из проб балластных вод.

2.1. Субстраты-приманки для выявления и изоляции микроскопических мицелиальных грибов (вата, целлофан,

бумажные фильтры, пластины агаровой питательной среды).

2.2. Инкубация субстратов-приманок в пробах балластных вод для выявления и изоляции микроскопических мицелиальных грибов.

2.3. Посевы инкубированных микроскопическими грибами субстратов-приманок на твердые агаризованные питательные среды.

3. Метод прямого посева поверхностного слоя пробы балластных вод на твердые агаризованные питательные среды.

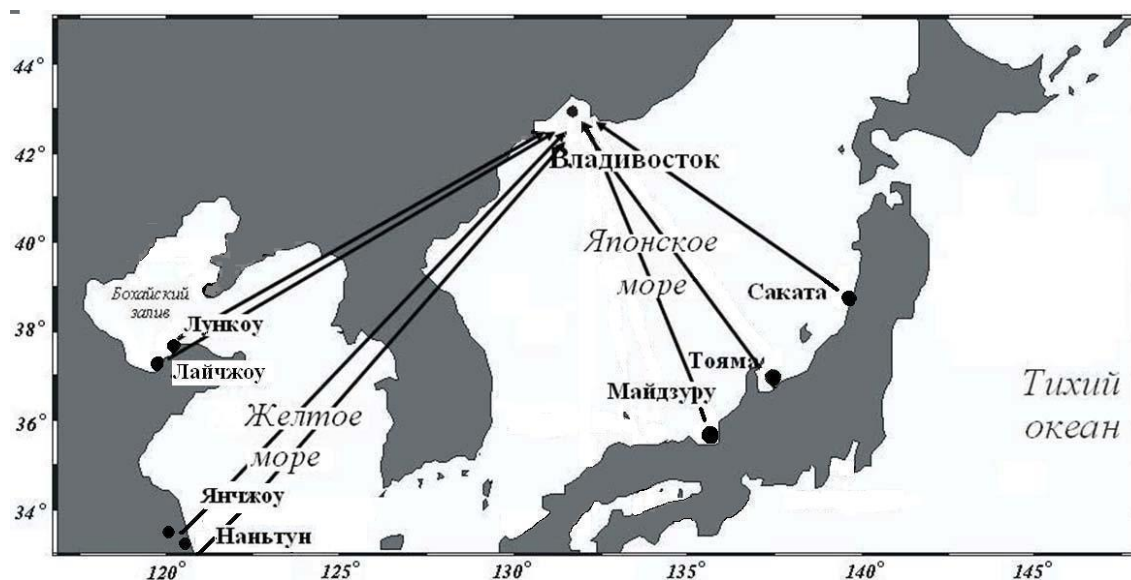


Рис. 1. Основные маршруты судов, прибывающих в порт Владивостока из портов Китая и Японии.

4. Метод прямого посева осадка из пробы балластных вод на твердые агаризованные питательные среды.

5. Метод прямого посева осадка из балластного танка на агаризованную питательную среду.

Использовали универсальную агаризованную питательную среду Сабура для выявления микроскопических мицелиальных грибов. С целью подавления сопутствующей бактериальной флоры в среду добавляли антибиотики: пенициллин (500 тыс. ед./л) и стрептомицин (0.5 г/л) [Зверева, Высоцкая, 2005].

Результаты и обсуждение

Таксономический состав микроскопических мицелиальных грибов в балластных водах судов, поступающих из портов Японии

В балластных водах лесовоза «Timber Star» обнаружено и идентифицировано 24 таксономические формы из 10 родов микроскопических мицелиальных грибов (табл. 3). Внешний вид некоторых штаммов и микрофотографии мицелиальных грибов из балластных вод и осадков судов приведен на цветных фото 1–7 в Приложении. Таксономический состав балластных вод представлен анаморф-

ными грибами (Anamorphic fungi) – 22 таксономические формы (91.7%) и зигомицетами (Zygomycota) – 2 таксономические формы (8.3%). В балластных водах доминировали представители родов *Aspergillus* – 7 таксономических форм (29.2%), *Penicillium* – 6 таксономических форм (25%), *Acremonium* – 3 таксономические формы (12.5%), *Cladosporium* – 2 таксономические формы (8.3%). По 1 таксономической форме ($\approx 4.2\%$) обнаружено из родов *Mucor*, *Rhizopus*, *Alternaria*, *Fusarium*, *Geomyces*, *Trichoderma*.

Биологическое разнообразие микобиоты балластных вод невелико, поскольку мицелиальные грибы являются гетеротрофными организмами и для жизнедеятельности (прикрепления, роста и развития) им необходим субстрат. На субстрате развивается вегетативная стадия гриба – мицелий, и формируются органы бесполого и полового спороношения. В водную толщу балласта попадают лишь споры, которые служат для распространения грибов в окружающей среде. Данная закономерность характерна для природных морских биотопов, микобиота морской воды по сравнению с таковой морских донных осадков и макрофитов является наиболее обедненной [Артемчук, 1981].

Таблица 3. Таксономический состав мицелиальных грибов в балластных водах лесовоза «Timber Star»

Таксон	Порты-доноры		
	Майдзуру	Тояма	Саката
<i>Zygomycota</i>			
<i>Mucor racemosus</i> Fres.	+	–	+
<i>Rhizopus nigricans</i> Ehrenb.	–	+	+
Anamorphic Fungi	–	–	–
<i>Acremonium butyri</i> (van Beyma) W.Gams	+	–	–
<i>Acremonium fusidioides</i> (Nicot) W.Gams	+	–	–
<i>Acremonium roseum</i> (Oud.) W.Gams	+	–	–
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keisler	+	–	+
<i>Aspergillus candidus</i> Link	–	–	+
<i>Aspergillus niger</i> van Tieghem	+	+	+
<i>Aspergillus flavus</i> Link	+	–	–
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fres.	–	+	–
<i>Aspergillus melleus</i> Yukawa	+	–	–
<i>Aspergillus ochraceus</i> Wilhelm.	–	–	+
<i>Aspergillus versicolor</i> (Vuill.) Tiraboschi	–	+	–
<i>Cladosporium sphaerospermum</i> Penz.	+	–	+
<i>Cladosporium brevicompactum</i> Pidopl. et Deniak	+	+	–
<i>Fusarium oxysporum</i> var. <i>orthoceras</i> (App. et Wr.) Bilai	+	–	+
<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Singler et Carmichl.	+	–	–
<i>Penicillium dierckxii</i> Biourge	+	–	–
<i>Penicillium cyaneum</i> (Bainier et Sartory) Biourge	–	+	+
<i>Penicillium griseofulvum</i> Dierckx	+	–	–
<i>Penicillium steckii</i> Zal.	–	+	+
<i>Penicillium waksmanii</i> Zal.	–	+	–
<i>Penicillium</i> sp.		+	+
<i>Trichoderma polysporum</i> (Link) Rifai	+	–	–

Примечание. «+» – присутствие вида, «–» – отсутствие вида

**Таксономический состав
мицелиальных грибов в балластных
водах и в осадках судов,
поступающих из китайских портов
(Бохайский залив Желтого моря)**

Бохайский залив Желтого моря – регион-донор чужеродных видов микроскопических мицелиальных грибов, фито- и зоопланктона,

поступающих в залив Петра Великого с балластными водами судов. В связи с существованием такого инвазионного коридора между портами Китая и России мы приводим краткое описание залива. Бохайский залив – «внутреннее море» на побережье материковой части Китая, которое расположено на границе умеренного и субтропического поясов

[Teng et al., б. г.]. Его площадь составляет 80 000 км², максимальная глубина 70 м, средняя глубина 18 м. В Бохайском заливе зарегистрировано 120 видов фитопланктона, среди которых доминируют эвритермные диатомовые водоросли, живущие в распресненных водах при низкой солености. Кроме них, отмечено около 100 видов зоопланктона, более 100 видов макрофитов (бурых, красных и зеленых водорослей), около 140 видов бентосных животных (доминирующие промысловые виды *Scapharca subcrenata*, *Ruditapes philippinarum*, *Meretrix meretrix*, *Ostrea plicatula*, *Penaeus chinaensis*, *Exopalaemon carinicauda*) и 120 видов нектона (рыбы, креветки, крабы, кальмары, морские млекопитающие). Таксономические списки микроскопических мицелиальных грибов морей Китая в литературе отсутствуют, однако отмечено их количество – 57 видов для Желтого моря (вместе с Бохайским заливом) и 127 видов мицелиальных грибов, 61 вид дрожжей для морей Китая в целом [Wang Shu-jin et al., 2001; Teng et al., б. г.].

В порту Владивостока в балластных водах нами обнаружено 23 таксономические формы мицелиальных грибов из 8 родов анаморфных грибов, среди которых доминируют виды из родов *Aspergillus* (10 таксономических форм) и *Penicillium* (7 таксономических форм). Выявлено по 1 представителю из родов *Acremonium*, *Cladosporium*, *Geomyces*, *Trichoderma*, *Wardomyces*, *Mycelia Sterilia* (табл. 4). В осадках балластных танков обнаружена 21 таксономическая форма мицелиальных грибов из 9 родов, также доминируют виды из родов *Aspergillus* (11 таксономических форм) и *Penicillium* (3 таксономические формы). По 1 таксономической единице отмечено среди представителей родов *Acremonium*, *Cladosporium*, *Scopulariopsis*, *Trichoderma*, *Wardomyces*, *Eurotium*, *Absidia*. (табл. 4). Всего обнаружено 32 таксономические формы микроскопических мицелиальных грибов, в

основном анаморфных микромицетов (табл. 4). Количественные характеристики мицелиальных грибов в балластных водах и осадках танкера «Minotaur» приведены на рисунках 2–3 и в таблице 5.

Среди них, *Aspergillus japonicus* описанный из Восточной Азии, обнаружен в дальневосточном регионе в наземных местообитаниях [Егорова, 1986], но в морских биотопах не отмечен. *Aspergillus sclerotiorum* в морской воде и донных осадках прибрежных вод залива Петра Великого Японского моря также не отмечен [Пивкин и др., 2005].

Таким образом, в балластных водах, поступающих из Бохайского залива Желтого моря, обнаружено 23 таксономические формы мицелиальных грибов из 8 родов анаморфных грибов, среди которых доминируют виды из родов *Aspergillus* (10 таксономических форм) и *Penicillium* (7 таксономических форм). В балластных осадках обнаружена 21 таксономическая форма мицелиальных грибов из 9 родов, также доминируют виды из родов *Aspergillus* (11 таксономических форм) и *Penicillium* (3 таксономические формы). Всего выявлено 32 таксономические формы микроскопических мицелиальных грибов, в основном анаморфных микромицетов. Обнаруженные в балластных танках мицелиальные грибы *Aspergillus japonicus* и *Aspergillus sclerotiorum* в морской воде и донных осадках прибрежных районов залива Петра Великого Японского моря не отмечены.

Таксономический состав мицелиальных грибов в балластных водах судов, поступающих из китайских портов (река Янцзы)

Порты, расположенные на реке Янцзы, также являются регионами-донорами патогенных и токсикогенных микроскопических мицелиальных грибов, что определяет характер экологического риска при биоинвазии их в дальневосточные моря России (табл. 6).

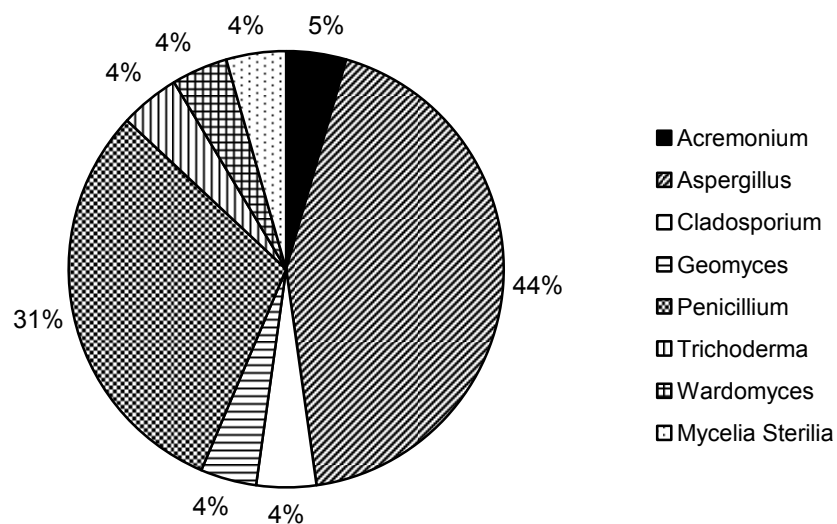
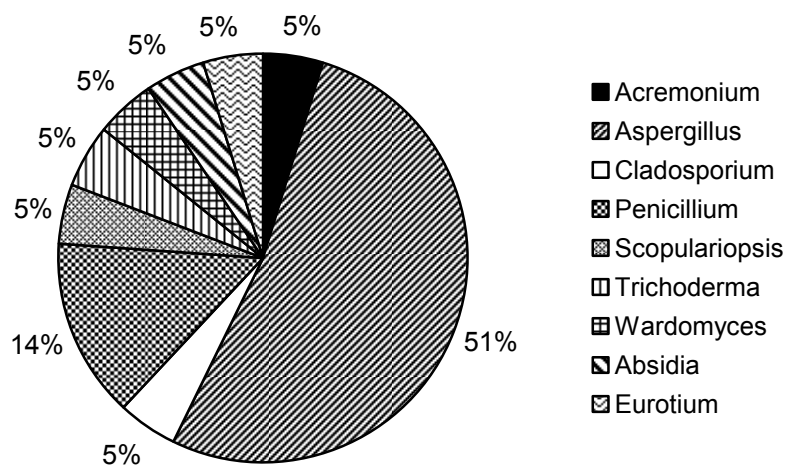
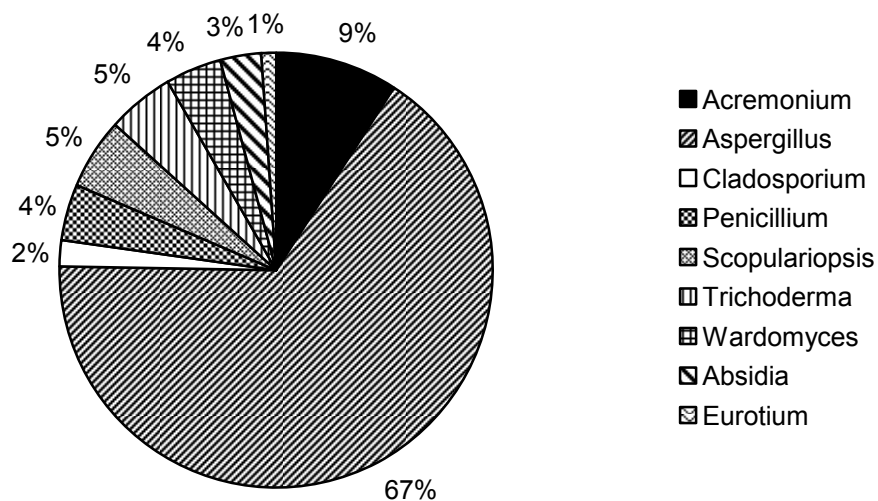


Рис. 2. Соотношение числа таксономических форм мицелиальных грибов (%), обнаруженных в балластных водах танкера «Minotaur».



A



Б

Рис. 3. Соотношение числа таксономических форм (А) и колоний (Б) мицелиальных грибов (%), обнаруженных в балластных осадках танкера «Minotaur».

Таблица 4. Таксономический состав мицелиальных грибов в балластных водах и осадках танкера «Minotaur»

Таксон	Осадок	Балластные воды
Anamorphic fungi		
<i>Acremonium roseum</i> (Oud.) W. Gams.	+	+
<i>Aspergillus candidus</i> Link	+	+
<i>A. flavus</i> Link	+	+
<i>A. fumigatus</i> Fresen.	–	+
<i>A. glaucus</i> Raper et Fennell	+	–
<i>A. halophilicus</i> C.M. Chr., Pavar. et C.R. Benj.	+	+
<i>A. japonicus</i> Saito	+	–
<i>A. mangini</i> (Mangin.) Thom et Raper	+	–
<i>A. melleus</i> Yukawa	–	+
<i>A. niger</i> van Tieghem	+	+
<i>A. restrictus</i> G.Sm.	–	+
<i>A. sclerotiorum</i> Huber	+	–
<i>A. sydowii</i> (Bainier et Sartory) Thom et Church.	+	+
<i>A. varians</i> (Wehmer) Raper et Fennell	+	+
<i>A. ustus</i> (Bainier et Sartory) Thom et Church.	+	+
<i>Cladosporium sphaerospermum</i> Penz.	+	+
<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Singler et Carmichl.	–	+
<i>P. abeanum</i> G.Sm.	–	+
<i>P. chrysogenum</i> Thom.	+	+
<i>P. citrinum</i> Thom.	–	+
<i>Penicillium steckii</i> Zaleski	+	+
<i>P. griseofulvum</i> Dierckx	+	–
<i>P. spinulosum</i> Thom.	–	+
<i>P. verrucosum</i> Dierckx var. <i>cyclopium</i>	–	+
<i>P. waksmanii</i> Zaleski.	–	+
<i>Scopulariopsis brevicaulis</i>	+	–
<i>Trichoderma koningii</i> Rifai	+	–
<i>Trichoderma viride</i> Rifai	–	+
<i>Wardomyces inflatus</i> (A. Marchall.) Hennebert	+	+
Ascomycota	–	–
<i>Eurotium herbariorum</i> (anamorpha <i>Aspergillus mangini</i>)	+	–
Zygomycota	+	–
<i>Absidia</i> sp.	+	–
Mycelia Sterilia	–	+

Примечание. «+» – присутствие вида, «–» – отсутствие вида

Таблица 5. Количество мицелиальных грибов в осадках балластных танков танкера «Minotaur»

Род	таксономические формы	колонии
<i>Absidia</i>	1	3
<i>Acremonium</i>	1	9
<i>Aspergillus</i>	11	64
<i>Cladosporium</i>	1	2
<i>Eurotium</i>	1	1
<i>Penicillium</i>	3	4
<i>Scopulariopsis</i>	1	5
<i>Trichoderma</i>	1	5
<i>Wardomyces</i>	1	4

Таблица 6. Таксономический состав мицелиальных грибов в балластных водах танкера «Minotaur»

Таксон	Патогенные свойства
<i>Zygomycota</i>	
<i>Mucor luteus</i> Linnemann	Нет данных
<i>Rhizopus nigricans</i> Ehrenb.	Системные поражения внутренних органов
Anamorphic Fungi	Нет данных
<i>Acremonium fusidioides</i> (Nicot) W.Gams	Поражения ногтей (онихомикоз), роговицы глаза, эндокардит, эндофтальмит и др.
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keisler	Кератомикозы, онихомикозы, феогифомикозы, и др.
<i>Aspergillus candidus</i> Link	Онихомикоз, отомироз, инвазивный аспергиллез
<i>Aspergillus niger</i> van Tieghem	Системные поражения внутренних органов человека и животных
<i>Aspergillus melleus</i> Yukawa	Нет данных
<i>Aspergillus ochraceus</i> Wilhelm.	Вызывает бронхо-легочные заболевания, аспергиллезы, продуцент охратоксинов
<i>Aspergillus flavus</i> Link	Микозы, микотоксикозы, аллергии, продуцент афлатоксинов. Вызывает афлатоксикозы радужной форели, ракообразных.
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresen.	Системные поражения внутренних органов человека и животных, продуцент микотоксина (глиотоксина)
<i>Aspergillus phoenicis</i> (Cda) Thom	Нет данных
<i>Aspergillus niveus</i> Blochwitz	Нет данных
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arnaud	Феогифомикозы человека и животных.
<i>Botrytis cinerea</i> Pers.ex Fries	Вызывает гнили плодовых с/х растений.
<i>Cladosporium sphaerospermum</i> Penz.	Вызывает микозы рыб (<i>Lutjanus campechanus</i>)
<i>Fusarium oxysporum</i> var. <i>orthoceras</i> (App. et Wr.) Bilai	Возбудитель кератита, перитонита, кожных инфекций. Вызывает патологии внутренних органов ракообразных. Представители рода <i>Fusarium</i> – продуценты микотоксина зеараленона.
<i>Penicillium chrysogenum</i> Thom	Системные поражения внутренних органов человека и животных
<i>Penicillium corylophyllum</i> Dierckx	Системные поражения рыб (<i>Lutjanus campechanus</i>)

<i>P.citrinum</i> Thom.	Нет данных
<i>Penicillium steckii</i> Zaleski	—"
<i>P.griseofulvum</i> Dierckx	—"
<i>P.spinulosum</i> Thom.	—"
<i>Penicillium</i> sp.1	—"
<i>Penicillium</i> sp.2	—"
<i>Penicillium</i> sp.3	—"
<i>Trichoderma viride</i> Rifai	—"

**Эколого-биологическая оценка
мицелиальных грибов,
обнаруженных в балластных водах и
осадках судов**

Выявленные в балластных водах и осадках виды грибов являются эврибионтными, факультативно морскими, широко распространенными как в наземных, так и в морских местообитаниях. Облигатные морские грибы в балластных водах и осадках не обнаружены. Представители родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Acremonium*, *Trichoderma* характеризуются широкой экологической валентностью, высокой скоростью роста и обильным образованием спор (г – стратеги), а также высокой адаптационной способностью к неблагоприятным условиям среды [Великанов, Сидорова, 1983]. Указанные свойства позволяют им выживать в биотопах, подверженных значительному антропогенному воздействию. Так, представители родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium* и др. обнаружены в загрязненных промышленных и бытовыми стоками морских грунтах в Амурском заливе [Худякова и др., 2000] и в бухтах Гайдамак [Зверева, 2002].

Балластные воды следует рассматривать как техногенный резервуар микроорганизмов, многие из которых способны вызывать инфекции человека и животных [Супотницкий, 2000]. В данном техногенном резервуаре микроорганизмы существуют в условиях колебаний разнообразных факторов среды. Это определяет их эколого-биологические особенности: высокую экологическую пластичность и жизнеспособность в широком диапазоне

различных абиотических факторов (температура, рН, содержание растворенного кислорода, органические поллютанты и др.).

Физиолого-биохимические свойства грибов, а особенно способность образовывать биологически активные метаболиты, определяют характер экологического риска при биоинвазии данных видов грибов в дальневосточные моря России. Из балластных вод выделены условно-патогенные и токсинообразующие мицелиальные грибы, вызывающие микозы и микотоксикозы беспозвоночных и рыб (род *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Fusarium* и др.) [Sindermann, Lightner, 1988; Sallenave-Namont et al., 2000; Grovel et al., 2003]; продуценты протеолитических ферментов и гемолитических метаболитов (род *Cladosporium*), что обуславливает их патогенные свойства [Pivkin, 2000]; продуценты антибиотических веществ (род *Penicillium*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Mucor*), способные конкурировать с другими микроорганизмами [Pivkin, 2000]. Мицелиальные грибы – *Aspergillus niger*, *A. flavus*, *A. ochraceus*, *A. versicolor*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Alternaria alternata*, *Mucor racemosum*, *Rhizopus nigricans*, виды родов *Penicillium* и *Trichoderma*, обнаруженные в балластных водах, относятся к группе условно-патогенных грибов. Кроме того, виды родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Trichoderma*, *Rhizopus* известны как возбудители глубоких и оппортунистических микозов человека, наземных животных морских беспозвоночных и рыб. Так, выделенные из дальневосточного

трепанга и кукумари японской мицелиальные грибы *Cladosporium brevicompactum*, *C. sphaerospermum* обладают выраженной протеолитической активностью, что косвенно свидетельствует об их патогенности [Pivkin, 2000]. Грибы, принадлежащие к роду *Cladosporium*, выделили из гиперплазированного эпителия жабр у трески, *C. cladosporioides* был обнаружен на омарях, а *C. sphaerospermum* – на осьминоге [Strongman et al., 1997]. При исследовании эпизоотий у коралла *Gorgonia ventalina* изолирован гриб *Aspergillus sydowii* [Slattery, 1999]. Виды рода *Fusarium* вызывают инфекции молоди культивируемых ракообразных [Sindermann, Lightner, 1988]. Большинство из выделенных грибов являются продуцентами микотоксинов: афлатоксинов (*A. flavus*, *A. parasiticus*), охратоксинов (*A. ochraceus*), стеригматоцистинов (*Aspergillus versicolor*, *A. nidulans*), глиотоксинов (*A. fumigatus*), зеараленонов (*Fusarium* spp.) и др. и способны вызывать микотоксикозы как у человека, так и у животных наземных и морских местообитаний. Так, грибы рода *Aspergillus* (*A. flavus*, *A. parasiticus*) вызывают афлатоксикозы культивируемых ракообразных [Sindermann, Lightner, 1988], известны случаи хронического афлатоксикоза культивируемой в США, Великобритании, Италии радужной форели с опухолевидным поражением печени (гепатомами), *A. fumigatus* продуцирует глиотоксин, накапливающийся в мягких тканях культивируемого во Франции двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* [Grovel et al., 2003]. В балластных водах и осадках доминируют мицелиальные грибы рода *Aspergillus*, которые обладают высокой метаболической активностью и адаптивной способностью использовать множество разнообразных органических соединений, в том числе соединения, почти не метаболизируемые другими организмами. Аспергиллы способны осуществлять почти все реакции трансформации веществ: окисление и

восстановление, декарбоксилирование, дезаминирование, гидролиз, метилирование, этерификацию, дегидратацию, аминирование, ацетилирование и др. [Билай, Коваль, 1988]. Аспергиллы играют значительную роль в трансформации целлюлозосодержащих растительных остатков, особенно в зонах теплого климата (умеренного, субтропического, тропического). Наиболее активные продуценты целлюлаз – *Aspergillus fumigatus*, *A. niger*, *A. flavus* и др. У многих видов аспергиллов установлена способность усваивать углеводороды нефти и нефтепродуктов (*A. glaucus*, *A. fumigatus*, *A. melleus*, *A. sclerotiorum*, *A. niger*, *A. ustus*, *A. sydowii*) [Билай, Коваль, 1980; Артемчук, 1981]. *A. niger* устойчив к повышенной концентрации тяжелых металлов, пестицидов, ядохимикатов [Илялетдинов, 1966].

Таксономический состав мицелиальных грибов и эколого-биологическая характеристика обнаруженных видов свидетельствует о значительном загрязнении портовых экосистем Китая (Бохайский залив Желтого моря и река Янцзы) и определяют характер экологического риска при биоинвазии данных грибов в дальневосточные моря России. Степень экологического риска при биоинвазии выявленных видов грибов в дальневосточные моря России достаточно высока. Так, обнаруженные в балластных водах виды родов *Aspergillus* являются продуцентами микотоксинов: афлатоксинов (*A. flavus*), глиотоксинов (*A. fumigatus*) и др., которые вызывают микотоксикозы человека, наземных и морских животных: ракообразных [Sindermann, Lightner, 1988], моллюсков [Grovel et al., 2003]. Мицелиальные грибы родов *Aspergillus* (*A. fumigatus*, *A. flavus*, *A. niger*), *Penicillium*, *Cladosporium* (*C. sphaerospermum*), *Trichoderma* и др. относятся к группе условно-патогенных и токсинообразующих грибов, способных вызывать микозы и микотоксикозы морских беспозвоночных и рыб [Sindermann, Lightner, 1988; Sallenave-Namont et al., 2000; Grovel et al., 2003].

Микотоксины мицелиальных грибов накапливаются в тканях гидробионтов, в том числе съедобных двустворчатых моллюсков, и могут вызывать токсикоинфекции людей при употреблении в пищу зараженных морепродуктов [Grovel et al., 2003].

Таким образом, проблема биоинвазии микроскопических мицелиальных морских грибов с балластными водами судов дальнего плавания, заходящих в залив Петра Великого, достаточно актуальна. Отбор и анализ проб балластных вод является одним из методов, позволяющих как контролировать попадание потенциально опасных организмов в природную среду при сбросе балласта, так и оценить эффективность мероприятий по управлению балластными водами [Звягинцев, Селифонова, 2008]. Полученные нами результаты, естественно, следует считать предварительными. Однако даже на основании столь небольшого материала следует вывод о реальной возможности транспортировки экзотических и потенциально опасных видов в балластных водах судов, заходящих в порт Владивостока. В России до сих пор не ратифицированы положения Международной конвенции о контроле судовых балластных вод и осадков и управлении ими 2004 г. Инициативные работы по изучению населения судовых балластных вод проводятся лишь в портах Новороссийска и Владивостока [Звягинцев, Селифонова, 2008]. Однако в ближайшее время подобные работы могут потерять статус инициативных и стать обязательными. Объясняется это тем, что в настоящее время правительством России разрабатывается проект постановления о присоединении Российской Федерации к Международной конвенции о контроле судовых балластных вод и осадков и управлении ими 2004 г. [О присоединении..., 2011]. Исследования, проведенные Мурманским морским биологическим институтом КНЦ РАН, Государственным морским университетом имени адмирала Ф.Ф.Ушакова,

Институтом биологии моря ДВО РАН в портах Новороссийска и Владивостока в какой-то мере могли послужить научно-практической основой для законопроектной деятельности в сфере морского и речного транспорта. Исследования балластных вод коммерческих судов и разработка рекомендаций по контролю судовых балластных вод были выполнены учеными гидробиологами совместно с администрациями морских портов. В Новороссийском порту в 2004 г. разработана временная методика контроля балластных вод, с 2009 г. действует план управления судовыми балластными водами [Селифонова, 2010]. В 2008 г. создан консультационно-информационный центр мониторинга морских биоинвазий и судовых балластных вод при Институте биологии моря ДВО РАН.

Выводы

1. Впервые проведено микологическое исследование балластных вод и осадков коммерческих судов, прибывающих в порт Владивостока из китайских портов (Бохайский залив Желтого моря, река Янцзы) и Японских островов.

2. В балластных водах и в осадках обнаружено 43 таксономические формы мицелиальных грибов из 11 родов анаморфных грибов и зигомицетов, среди которых доминируют виды из родов *Aspergillus* (14 таксономических форм) и *Penicillium* (9 таксономических форм). Обнаруженные в балластных водах мицелиальные грибы *Aspergillus japonicus* и *A. sclerotiorum* в морских местообитаниях (морская вода и донные осадки) в прибрежных районах залива Петра Великого Японского моря ранее не отмечены.

3. Таксономический состав и эколого-биологическая характеристика обнаруженных мицелиальных грибов в балластных водах и осадках свидетельствуют о значительном антропогенном загрязнении портовых экосистем Китая (Бохайский залив Желтого моря и река Янцзы) и

определяют характер экологического риска при биоинвазии данных грибов в дальневосточные моря России.

4. При исследовании микроскопических мицелиальных грибов в балластных водах и осадках, учитывая их физиолого-биохимические и штаммовые различия, все обнаруженные виды микроорганизмов следует рассматривать как объекты потенциальных биоинвазий.

5. Микологический анализ, проведенный в порту Владивостока, позволит модифицировать и совершенствовать методы исследования микроскопических мицелиальных грибов в балластных водах и осадках, которые могут быть использованы для разработки методов экспресс-диагностики микобиоты.

Благодарности

Авторы признательны администрации морского порта Владивосток за содействие в организации исследования балластных вод и осадков коммерческих судов и Ж.П. Селифоновой за критический просмотр рукописи. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ 11-04-00618-а «Мониторинг морских биоинвазий и роль судовых балластных вод в расселении видов» на 2011–2012 гг.; грантов РФФИ 09-04-01235 и 11-04-98591; грантов ДВО-1 09-И-П15-03, 09-И-П16-04, 09-И-П23-01; целевой комплексной программы ДВО РАН «Биологическая безопасность дальневосточных морей Российской Федерации»; гранта фонда APN ARCP2006-FP14-Adrianov.

Литература

Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. М.: Наука, 1981. 192 с.

Билай В.И., Коваль Э.З. Рост грибов на углеводородах нефти. Киев: Наук. думка, 1980. 280 с.

Билай В.И., Коваль Э.З. Аспергиллы. К.: Наук. думка. 1988. 204 с.

Великанов Л.Л., Сидорова И.И. Некоторые биохимические аспекты в экологии грибов // Успехи микробиологии. Москва: Наука, 1983. Т. 18. С. 112–132.

Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М: МСОП, 2002. С. 11–21.

Егорова Л.Н. Почвенные грибы Дальнего Востока. Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 191 с.

Зверева Л.В. Микобиота загрязненных акваторий залива Петра Великого (Японское море). Международная научно-практическая конференция 16–18 окт. 2002 г. «Морская экология – 2002». Владивосток: Морск. Гос. Ун-т, 2002. С. 153–159.

Зверева Л.В., Высоцкая М.А. Мицелиальные грибы – ассоцианты двустворчатых моллюсков из загрязненных биотопов Уссурийского залива // Биол. моря. 2005. Т. 31. № 6. С. 443–446.

Звягинцев А.Ю., Селифонова Ж.П. Исследования балластных вод коммерческих судов в морских портах России // Рос. журн. биол. инвазий. 2008. № 2. С. 1–12.

Звягинцев А.Ю., Ивин В.В., Кашин И.А., Орлова Т.Ю., Селина М.С., Касьян В.В., Корн О.М., Корниенко Е.С., Куликова В.А., Безвербная И.П., Зверева Л.В., Радашевский В.И., Белогурова Л.С., Бегун А.А., Городков А.Н. Население балластных вод судов в порту Владивосток // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 1. С. 29–40.

Илялетдинов А.Н. Биологическая мобилизация минеральных соединений. Алма-Ата: Наука, 1966. 332 с.

О присоединении Российской Федерации к международной конвенции «О контроле судовых балластных вод и осадков и управлении ими 2004 года». Проект постановления правительства РФ от 08.09.11 г. //

- (http://www.mintrans.ru/documents/detail.php?ELEMENT_ID=16864). Проверено 14.02.2012.
- Пивкин М.В., Худякова Ю.В., Кузнецова Т.А., Сметанина О.Ф., Полохин О.В. Грибы аквапочв прибрежных акваторий Японского моря в южной части Приморского края // Микология и фитопатология. 2005. Т. 39, вып. 6. С. 50–61.
- Селифонова Ж.П. Контроль судовых балластных вод как метод предотвращения биологического загрязнения морской среды: Метод. пособие. Апатиты: Кольск. научн. центр РАН, 2010. 87 с.
- Супотницкий М.В. Микроорганизмы, токсины и эпидемии. 2000 // (<http://supotnitskiy.webspecialist.ru/book/book1.htm>). Проверено 20.02.2012.
- Худякова Ю.В., Пивкин М.В., Кузнецова Т.А., Светашев В.И. Грибы грунтов Японского моря (Российское побережье) и их биологически активные метаболиты // Микробиология. 2000. Т. 69. № 5. С. 722–726.
- Elton C.S. The ecology of invasion by animals and plants. London: Methuen, 1958. 181 pp.
- Gollasch S., Macdonald E., Belson S., Botnen H., Christensen J., Hamer J., Houvenaghel G., Jelmert A., Lucas I., Masson D., McCollin T., Olenin S., Persson A., Wallentinus I., Wetsteyn B., Wittling T. Life in Ballast Tanks // Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 217–231 (583 pp.).
- Grovel O., Pouchus Y.F., Verbist J.-F. Accumulation of gliotoxin, a cytotoxic mycotoxin from *Aspergillus fumigatus*, in blue mussel (*Mytilus edulis*) // Toxicon. 2003. № 42. P. 297–300.
- IMO Bulletin to put an end to invasion of alien organisms as a result of their transportation with ballast water. October 1998. 21 p.
- Pivkin M. V. Filamentous Fungi Associated with Holothurians from the Sea of Japan, off the Primorye Coast of Russia // Biol. Bull. 2000. V. 198. P. 101–109.
- Sallenave-Namont C., Pouchus Y.F., Du Pont T.R., Lassus P., Verbist J.F. Toxigenic saprophytic fungi in marine shellfish farming areas // Mycopathology. 2000. Vol. 149. P. 21–25.
- Sindermann C.J., Lightner D.V. Diseases diagnosis and control in North American marine aquaculture. Amsterdam; Oxford: Elsevier Science Publishers, 1988. 431 pp.
- Slattery M. Fungal pathogenesis of the sea fan *Gorgonia ventalina*: direct and indirect consequences // Chemoeology. 1999. Vol. 9. P. 97–104.
- Strongman D.B., Morrison C.M., McClelland G. Lesions in the musculature of captive American plaice *Hippoglossoides platessoides* caused by the fungus *Hormoconis resiniae* (Deuteromycetes) // Dis Aquat Org. 1997. V. 28. P. 107–113.
- Teng S.K., Yu H., Tong L., Choi C.I., Kang D., Liu H., Chun Y., Juliano R.O., Rautalahti-Miettinen E., Daler D. Yellow Sea // Global International Waters Assessment / GIWA Regional assessment 34 // (http://www.unep.org/dewa/areas/reports/r34/giwa_regional_assessment_34.pdf). Проверено 20.02.2012.
- Wang Shu-jin, Hu Jiang-chun, Xue De-lin, Ma Chen-xin, Xie Qiu-hong, Liu Quan-yong (Обследование морских микробных ресурсов близ г. Юньхэ, в проливе Бохай и в офшорной зоне провинции Ляонин (Китай) // Jinzhou shifan xueyuan xuebao. Ziran kexue ban J. Jinzhou Norm. Coll. Natur. Sci. Ed. 2001. V. 22. No 1. С. 1–5.
- Working Group on Introductions and Transfers of Marine Organisms (WGITMO). Oostende, Belgium. 16 – 17 March, 2006.

Внешний вид некоторых штаммов и микрофотографии мицелиальных грибов из балластных вод и осадков судов, поступающих в порт Владивостока из портов Японии и Китая



Фото 1. Конидии анаморфного гриба *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. (Leica DM 4500).

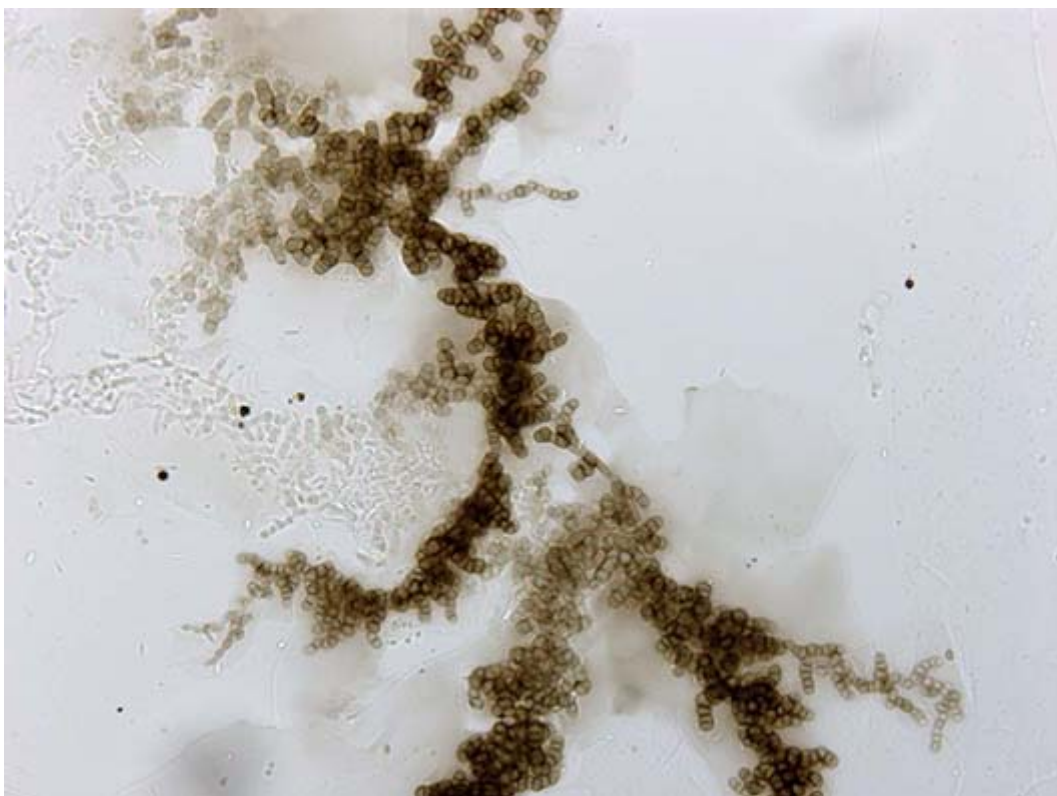


Фото 2. Анаморфный гриб *Aureobasidium pullulans* (de Bary) G. Arnaud (Leica DM 4500).

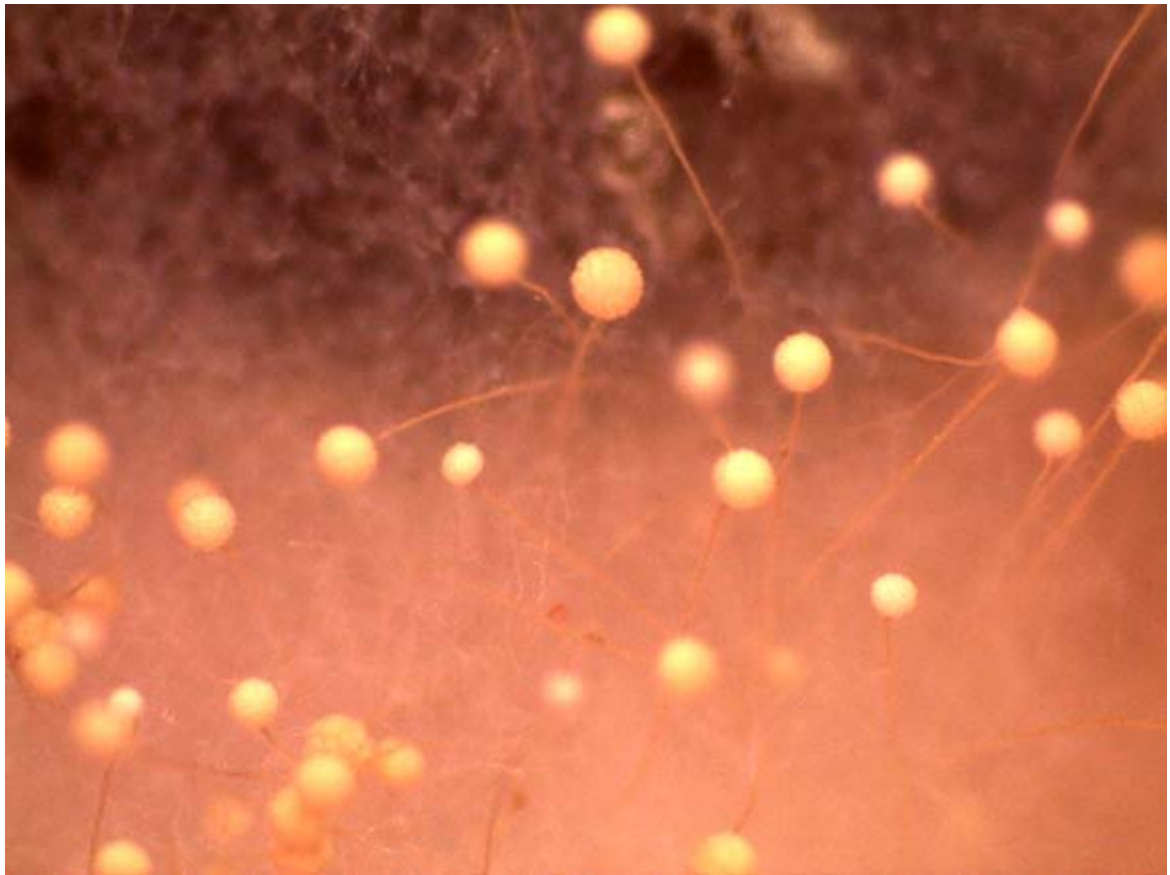


А



Б

Фото 3. Анаморфный гриб *Aspergillus candidus* Link: внешний вид штамма на агаризованной питательной среде (А), конидиальный аппарат (Б) (Leica DM 4500).



А



Б

Фото 4. Зигомицет *Mucor luteus* Linnemann: стереофотография (А) (Leica EZD 4), микрофотография (Б) Leica DM 4500).

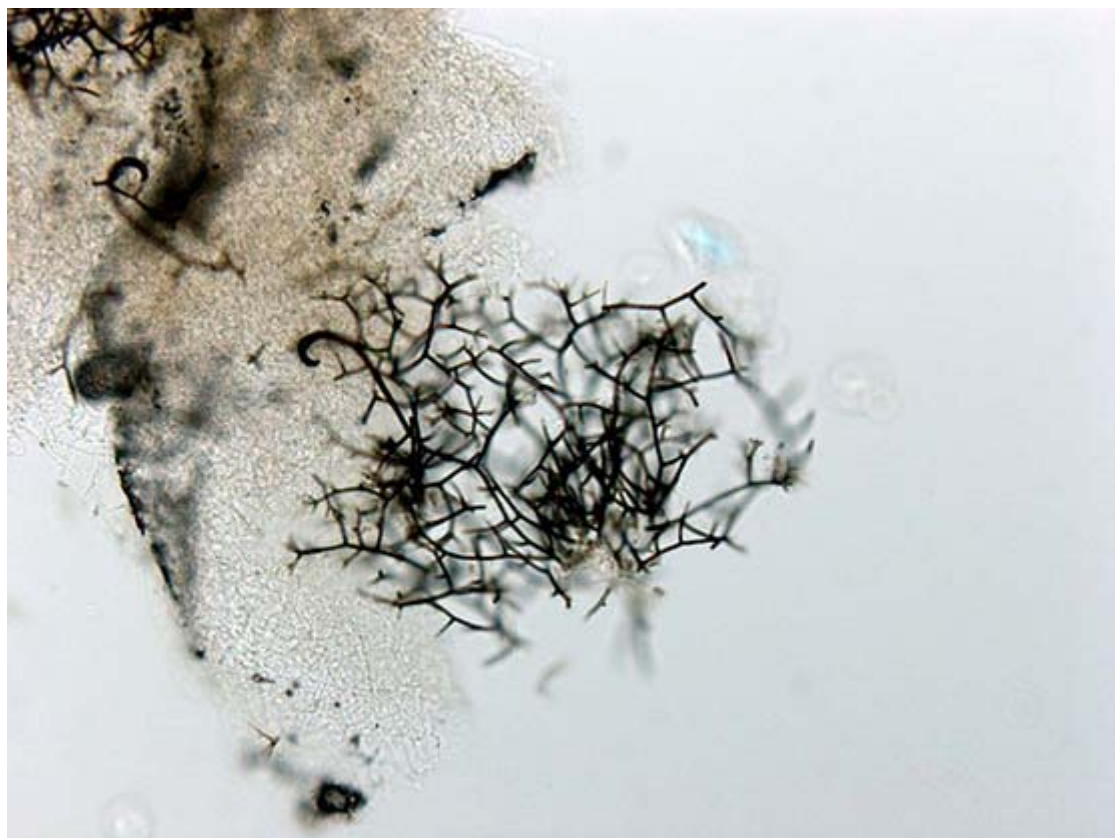


Фото 5. Сумчатый гриб *Myxotrichum chartarum* Kunze (Leica DM 4500).

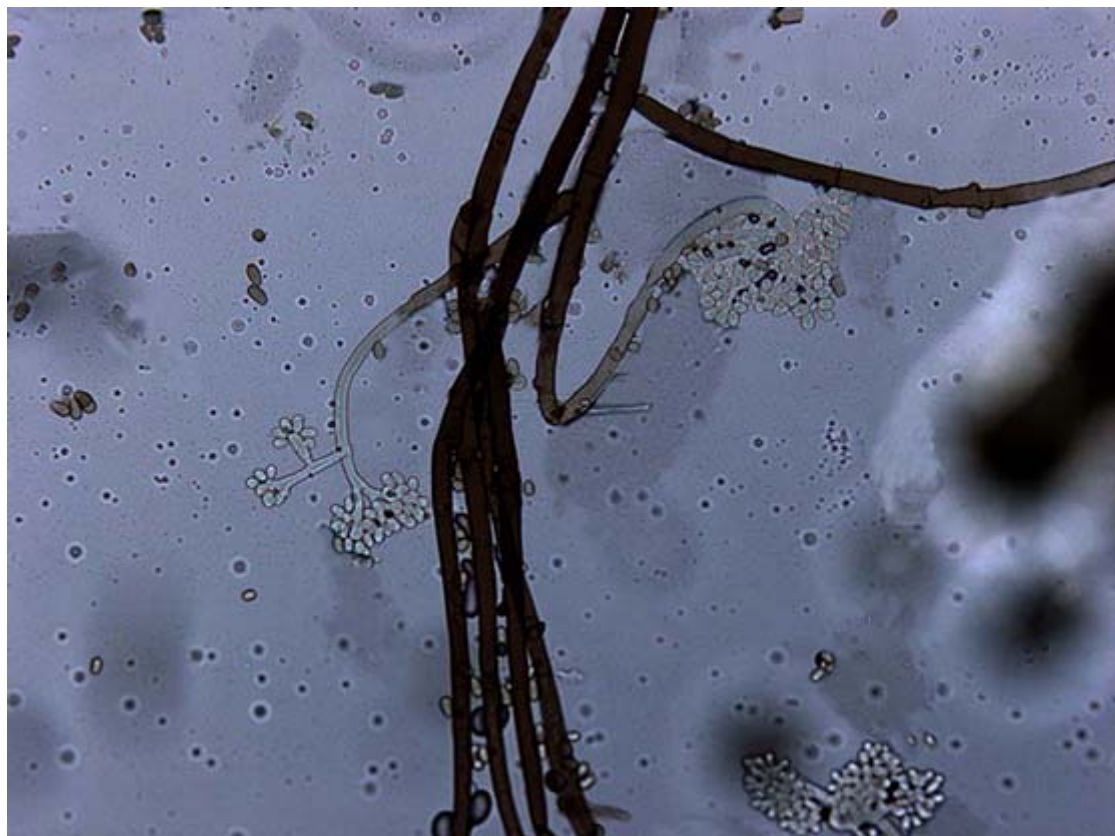


Фото 6. Анаморфный гриб *Botrytis cinerea* Pers.ex Fries (Leica DM 4500).



Фото 7. Штамм *Aspergillus melleus* Yukawa.

MYCOLOGICAL STUDY OF BALLAST WATERS AND SEDIMENTS OF COMMERCIAL SHIPS IN VLADIVOSTOK PORT

© 2012 Zvereva L.V., Zvyagintsev A.Yu., Ivin V.V.

A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 690059, Palchevskogo St. 17, e-mail: ayzvyagin@gmail.com

The mycological study of ballast waters and sediments of commercial ships, which ply in the Russian- Japanese and Russian-Chinese lines, is carried out in the port of Vladivostok for the first time. Forty three taxa of mycelial fungi of 11 genus of anamorphic fungi and zygomycetes are discovered in the ballast waters and in the sediments, among which the species from the genera *Aspergillus* (14) and *Penicillium* (9) prevail. The mycelial fungi *Aspergillus japonicus* and *A. sclerotiorum* from the ballast waters were not encountered in the marine localities (sea water, benthic sedimentations) in the coastal areas of Peter the Great Bay (the Sea of Japan). The taxonomic composition of mycelial fungi and the ecological-biological characteristic of the discovered species in the ballast waters and the sediments testify to the significant anthropogenic impact on the coastal ecosystems in the region of the Bohai Bay of the Yellow Sea and Yangtze River. These data determine the nature of ecological risk with bioinvasions of fungi into the Far-Eastern seas of Russia.

Keywords: ballast waters and sediments of commercial ships, mycelial fungi, bioinvasions, ecological risk.

ИНВАЗИВНЫЕ АМФИПОДЫ КАК ФАКТОР ТРАНСФОРМАЦИИ ЭКОСИСТЕМЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

© 2012 Курашов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В.,
Русанов А.Г., Лаврова М.С.

Учреждение Российской академии наук Институт озероведения РАН,
Санкт-Петербург, Россия; evgeny_kurashov@mail.ru

Поступила в редакцию 20.10.2011

Оценена роль инвазивных амфипод (байкальский вид *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и понто-каспийские *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 и *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895)) в трансформации экосистемы Ладожского озера. Показано, что в настоящее время основную роль играет *G. fasciatus*. Вселение *G. fasciatus* в Ладожское озеро привело к увеличению продуктивности литоральных бентосных сообществ и более эффективной утилизации энергии, поступающей в литоральную зону. Подтверждена натурализация в озере *P. robustoides* и *C. curvispinum*. Зона их обитания может расширяться, а роль в литоральных местообитаниях возрасти. Оценка экологического состояния озера при помощи новых индексов концепции оценки рисков инвазий водных организмов показала высокую степень трансформации экосистемы Ладоги.

Ключевые слова: *Chelicorophium curvispinum*, *Gmelinoides fasciatus*, *Pontogammarus robustoides*, Ладожское озеро, биологические инвазии, роль в экосистеме, трансформация экосистемы.

Введение

Амфиподы являются одними из самых активных видов, расселяющихся в современных условиях за пределы своих естественных ареалов, что приводит к существенным изменениям в экосистемах-реципиентах [Jazdzewski, Kopraczka, 2002; Arbačiauskas, 2002, 2008; Berezina, 2007; Grabowski et al., 2007].

После проникновения в первой половине 1980-х гг. в Ладожское озеро [Panov, 1996] байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) стала доминирующим компонентом бентоса во всех типах литоральных биотопов [Курашов и др., 2006]. Это привело к значительному изменению структуры бентосных сообществ литорали, и в настоящее время вселенец играет очень важную роль в формировании и функционировании

донных биоценозов прибрежной зоны водоема [Курашов и др., 2008].

Значительное опасение в отношении водоемов бассейна Финского залива вызывает расселение чужеродных амфипод Понто-Каспийского происхождения, поскольку за последние годы в Ладожском озере было обнаружено два таких вида: *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) [Kurashov, Barbashova, 2008] и *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) [Курашов и др., 2010].

Вселение и натурализация в Ладожском озере новых чужеродных видов-вселенцев из числа наиболее агрессивных инвазивных видов амфипод делает неизбежным этап новых серьезных экосистемных трансформаций в литоральной зоне крупнейшего европейского озера [Курашов и др., 2010].

Проблема оценки экологических последствий вселения чужеродных организмов в водные экосистемы имеет чрезвычайно большое значение. Не менее важна связанная проблема оценки рисков инвазий водных организмов. В духе развития стратегии Европейской Рамочной Водной Директивы и в соответствии с принципами Конвенции о Биологическом разнообразии [CBD COP6 Decision VI/23, 2002] была предложена новая система оценки рисков инвазий водных организмов для внутренних водных путей Европы [Arbačiauskas et al., 2008; Panov et al., 2009].

В рамках этой концепции предлагаются к использованию новые индексы, призванные с разных точек зрения оценить последствия вселения чужеродных организмов и экологический статус водного объекта/местообитания (т. е. степень его трансформации). Поскольку Ладожское озеро является одним из водоемов Европы, в котором наиболее выражено проявляются последствия биологического загрязнения, как одного из видов антропогенного воздействия, то целью настоящей работы является: показать роль инвазивных амфипод в трансформации экосистемы Ладожского озера и оценить степень этой трансформации, в том числе и при помощи новых индексов.

Материал и методы

Для оценки характера трансформации литоральной зоны Ладожского озера использовали материал, полученный для разнотипных литоральных биотопов о. Валаам в 2002–2004 гг. [Курашов и др., 2006], данные экспедиционных исследований состояния литоральной зоны Ладожского озера, проведенных в 2006 г. по всему периметру Ладожского озера (Приложение, табл. 1).

Привлечены также материалы, полученные при исследовании литоральной зоны южной Ладоги в 2010 г. Координаты, тип грунта,

преобладающая растительность, глубина и ряд лимнологических характеристик исследованных местообитаний, полученных при помощи многопараметрического зонда YSI 6600D, представлены в таблице 2 Приложения. Расположение точек показано на рисунке 1.

Продукционные характеристики байкальского вселенца *G. fasciatus* изучались с мая 2004 г. по июнь 2005 г. на станции, расположенной в литоральной зоне губы Петрокрепость (южная часть озера около пос. Морозовка) (59°58.89' с. ш., 31°04.77' в. д.) (рис. 1). В период открытой воды материал собирали 2–4 раза в месяц, в зимний период – 1 раз [Барков, Курашов, 2011а].

Пробы литоральных макробеспозвоночных отбирались при помощи трубчатого пробоотборника Панова-Павлова с площадью сечения 0.125 м² [Панов, Павлов, 1986], представляющего собой металлическую трубу, которая внедряется в грунт, и из которой тотально вычерпывается вся фауна, включая бентосные организмы и организмы, находящиеся на растениях, попадающих в сектор отбора. На каменистых и скальных грунтах использовали пластиковую модификацию прибора. Отобранные пробы промывались через капроновый газ с диаметром ячеек 0.125 мм и фиксировались 4%-м формальдегидом. В лаборатории пробы разбирались, выбранные организмы сортировались, подсчитывались и фиксировались 70%-м этиловым спиртом. Масса обнаруженных животных определялась на торсионных весах.

Для определения фитомассы водных растений проводили укусы макрофитов с помощью стандартной учетной рамки площадью 0.25 м². В лабораторных условиях выполнены определения фитомассы (воздушно-сухой вес). Расчет годовой продукции макрофитов проводили по двум формулам, предложенным И.М. Распоповым [1985], отдельно для воздушно-водных

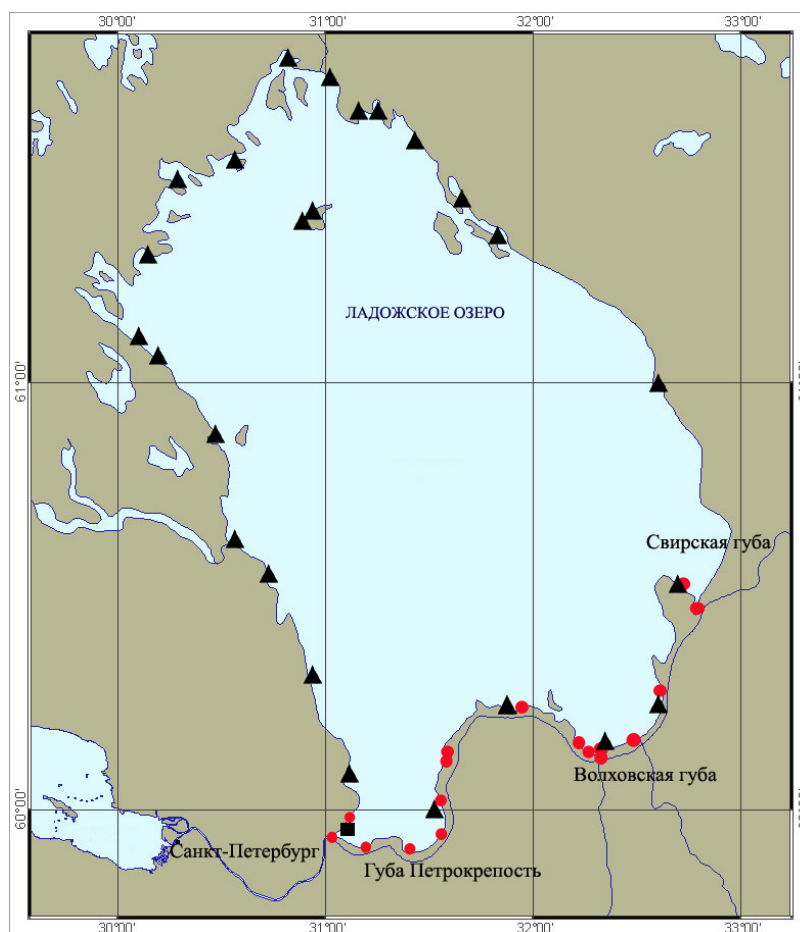


Рис. 1. Места расположения исследованных местообитаний в 2006 г. (треугольники) и в 2010 г. (кружки); прямоугольник – точка сезонных исследований популяции *G.fasciatus* в губе Петрокрепость.

и погруженных растений (1) и растений с плавающими листьями (2):

$$P = 1.2 V_{\max} \quad (1)$$

$$P = 1.2 V + w n \quad (2)$$

где P – годовая продукция, V – фитомасса растений, w – средняя масса листа, n – число мутовок, лишенных листьев.

Тестировались следующие индексы концепции оценки рисков инвазий водных организмов: 1) таксономический индекс биологического загрязнения «Taxonomic Contamination Index», представляющий собой соотношение числа таксонов нативных и чужеродных организмов (TCI, %); 2) индекс биологического загрязнения по численности «Abundance Contamination Index», вычисляемый как соотношение численности чужеродных видов и суммарной численности сообщества

(ACI, %); 3) ИВС (интегральный индекс биологического загрязнения «Integrated Biological Contamination index»), вычисляемый как среднее арифметическое между TCI и ACI; 4) SBCI (индекс биологического загрязнения для данного местообитания «Site-specific Biocontamination Index»). Градации данного индекса определяются на основании комбинации TCI и ACI по таблице 1. Данная таблица модифицирована нами, так как в оригинальной таблице [Arbačiauskas et al., 2008; Panov et al., 2009] не учитываются значения индексов менее 1%; 5) IBPR (интегральный индекс риска биологического загрязнения «Integrated Biological Pollution Risk Index»), который определяется по относительному обилию инвазивных видов, отнесенных к так называемым «белому», «серому» и «черному» спискам [Panov et al., 2009] и имеет

Таблица 1. Градации индексов SBCI и SBCI2 в соответствии со значениями индексов TCI и ACI (BCI): 0 (биозагрязнение отсутствует, «высокий» экологический статус), 1 (незначительное биозагрязнение, «хороший» экологический статус), 2 (умеренное биозагрязнение, «удовлетворительный» экологический статус), 3 (высокое биозагрязнение, «плохой» экологический статус), 4 (тяжелое биозагрязнение, «очень плохой» экологический статус).

TCI	ACI (BCI)				
	0	< 10%	11–20%	21–50%	> 50%
0	0	X	X	X	X
< 10%	X	1	2	3	4
11–20%	X	2	2	3	4
21–50%	X	3	3	3	4
> 50%	X	4	4	4	4

Таблица 2. Численность (N, экз м⁻²) и биомасса (B, мг м⁻²) групп макробентоса на станциях в Волховской губе Ладожского озера в августе 2010 г.

	Ст.9		Ст.10		Ст.11 (ст.4а-2009 г.)		Ст.12 (ст.5-2009 г.)	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	192	272	4720	1528	376	1240	3224	1524
Chironomidae	1424	1012	3048	3840	632	1552	3720	1556
Amphipoda:	8936	19464	24	80	24	200	160	392
<i>G. fasciatus</i>	8608	14216	16	40			160	392
<i>P. robustoides</i>	256	5152	8	40	24	200	–	–
<i>C. curvispinum</i>	72	96	–	–	–	–	–	–
Mollusca(Bivalvia)	304	1704	848	2084	32	96	32	816
Mollusca(Gastropoda)			456	5168			152	1760
Hirudinea	8	48	472	3672	472	4416	48	204
Trichoptera	96	344	64	848			40	96
Ephemeroptera	8	320	48	112			32	48
Coleoptera (larvae)					40	32	8	400
Isopoda			752	2568	24	72		
Turbellaria			24	96	8	64		
Diptera (прочие)	32	80						
Весь бентос	11000	23244	10456	19996	1608	7672	7416	6796

Примечание: «–» – не обнаружено

Таблица 3. Средние значения индексов, характеризующих уровень биологического загрязнения и экологический статус, в разнотипных литоральных местообитаниях о. Валаам (по материалам 2002–2004 гг.)

Тип литорали	TCI	ACI	BCI	IBC	IBC2	SBCI	SBCI2
Каменистая	17 ± 2	84 ± 6	74 ± 7	50 ± 3	58 ± 5	4 ± 0	4 ± 0
Песчаная	22 ± 3	90 ± 2	78 ± 9	56 ± 2	63 ± 4	4 ± 0	4 ± 0
Песчано-каменистая с макрофитами	21 ± 3	84 ± 10	75 ± 11	52 ± 6	60 ± 7	4 ± 0	4 ± 0
Скальная	38 ± 5	57 ± 15	75 ± 12	47 ± 8	57 ± 9	4 ± 0	4 ± 0

градации 0 (ненарушенные условия, «высокий» экологический статус); 1 («хороший» экологический статус); 2 («умеренный» экологический статус); 3 («плохой» экологический статус); 4 («очень плохой» экологический статус).

Помимо данных индексов мы предлагаем использовать дополнительные индексы: BCI (аналог ACI, рассчитанный по биомассе); IBC2 (среднее арифметическое между TCI, ACI и BCI) и SBCI2 (градации индекса определяются, исходя из комбинации TCI и BCI по таблице 1).

Связь между TCI и ACI анализировалась на видовом уровне, уровне семейств и отрядов [Arbačiauskas et al., 2008]. Для всех трех систематических рангов была получена достоверная положительная связь. Для оценки индекса TCI мы использовали смешанный таксономический уровень, учитывая те группы бентоса, которые обычно выделяются при стандартных исследованиях бентосных сообществ: Oligochaeta, Gastropoda, Bivalvia, Hirudinea (кл.), Turbellaria (п/кл.), Isopoda, Amphipoda, Trichoptera, Ephemeroptera, Coleoptera, Hemiptera, Megaloptera, Lepidoptera, Neuroptera, Odonata, Collembola, Diptera, Araneae (отр.), Hydracarina (п/отр.), Chironomidae, Ceratopogonidae, Mermithidae (сем).

Результаты исследования и обсуждение

Результаты исследований 2010 г. подтвердили ранее сделанный вывод о натурализации в озере видов Понто-Каспийских амфипод *P. robustoides* и *S. curvispinum* [Курашов и др., 2010]. Однако, довольно существенно изменилось распределение амфипод и показатели их количественного развития.

Так, можно говорить о распространении *P. robustoides* и *S. curvispinum* от устья р. Волхов, где они были обнаружены. Причем *P. robustoides* был найден и на наиболее удаленной к западу ст.10 (табл. 2) и на ст.13 в устье Свири. В то же время, *S. curvispinum* был найден только на

ст.9, причем в очень небольшом количестве (табл. 2). На станциях в устье Волхова, где его численность и биомасса в 2009 г. достигали значительных величин [Курашов и др., 2010], вид в 2010 г. обнаружен не был. При этом на ст.11 (ст.4а – 2009 г.) [Курашов и др., 2010] в 2010 г. остался только *P. robustoides*, полностью вытеснивший *G. fasciatus*, а на ст.12 (ст.5 – 2009 г.) только *G. fasciatus*. В целом отмечается существенное снижение количественного развития амфипод в устье р. Волхов в 2010 г. по сравнению с 2009 г. [Курашов и др., 2010]. Возможно, это связано, в том числе, с очень высоким уровнем воды в 2010 г., и свидетельствует о неустоявшихся еще взаимоотношениях между инвазивными видами амфипод в Волховской губе. Высокие количественные показатели развития амфипод в 2010 г. зафиксированы на ст.9 (2 км от впадения р. Волхов), где на долю амфипод приходилось около 81% суммарной численности и 84% суммарной биомассы макробентоса (табл. 2). На долю *G. fasciatus* приходилось 96% численности и 73% биомассы всех амфипод, а доля *S. curvispinum* составила лишь 0.8% и 0.5%. Примечательно, что *P. robustoides* обнаружен на этой станции при значениях минерализации около 74 мг/л, а на ст.10 – 78 мг/л (табл. 2 Приложения), что говорит о его способности адаптироваться в Ладожском озере к столь низким значениям этого показателя, что не отмечалось ранее в литературе. Это дает определенные основания пересмотреть перспективы его расселения в Ладоге и допустить со временем возможность его широкой экспансии по литорали озера. Но, в настоящее время ни *P. robustoides*, ни *S. curvispinum* за пределами Волховской губы не обнаружены.

Таким образом, среди инвазивных амфипод в Ладожском озере *G. fasciatus* продолжает оставаться наиболее широко распространенным (повсеместно) и играющим наибольшую роль в литоральных биотопах.

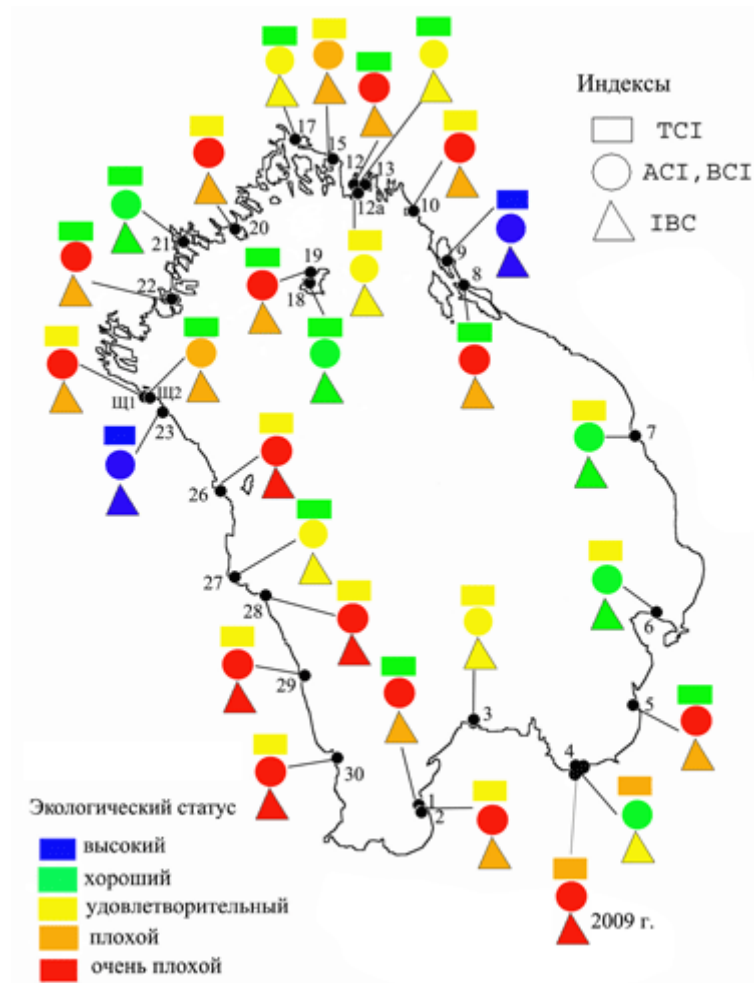


Рис. 2. Распределение оценок экологического статуса местообитаний в литорали Ладожского озера по значениям индексов TCI, ACI, BCI и IBC (цифрами обозначены номера станций 2006 г.).

Анализ состояния разнотипных литоральных биотопов о. Валаам с точки зрения их биологического загрязнения показывает, что практически по всем индексам, кроме TCI, эти местообитания могут быть охарактеризованы тяжелой степенью биозагрязнения (табл. 3). Наименьшие значения индекса TCI отмечены для валунной литорали, где наблюдалось наибольшее разнообразие бентосного сообщества [Курашов и др., 2006].

Большинство исследованных литоральных местообитаний по всему периметру Ладожского озера могут быть охарактеризованы высокой (или тяжелой) степенью биологического загрязнения по индексам ACI и IBC (рис. 2). Для Волховской губы приведены данные также за 2009 г., для остальных точек за 2006 г.

В то же время по индексу TCI многие местообитания могут быть охарактеризованы как незначительно или умеренно загрязненные. Это не удивительно, так как во всех биотопах кроме станций в Волховской губе присутствует один чужеродный вид *G. fasciatus*. На станциях в Волховской губе присутствуют также *P. robustoides* и *C. curvispinum*. В таблице 4 приведены статистические оценки числа нативных и инвазивных групп и индексов, характеризующих уровень биологического загрязнения и экологический статус в литоральных местообитаниях Ладожского озера. В среднем по индексам SBCI и SBCI2 степень биологического загрязнения литоральной зоны Ладожского озера может быть охарактеризована как высокая, и, соответственно, экологический статус

Таблица 4. Статистические оценки числа нативных (NNG) и инвазивных (NAG) групп бентосных беспозвоночных и индексов, характеризующих уровень биологического загрязнения и экологический статус в литоральных местообитаниях Ладожского озера (по материалам 2006 и 2009 гг.).

	NNG	NAG	TCI	ACI	BCI	IBC	IBC2	SBCI	SBCI2
Min-max	4–12	0–3	0–33	0–97	0–99	0–59	0–72	0–4	0–4
среднее арифмет.	8	1	12	43	51	28	35	3	3
станд.откл.	2.33	0.5	6.6	33.23	34.99	17.9	23.43	1.28	1.28
дисперсия	5.43	0.25	43.58	1104.28	1224.27	320.55	549.01	1.65	1.64
медиана	8	1	11	46	63	32	43	3	4

как «плохой». Что касается индекса IBPR, то поскольку инвазивные бокоплавы в Ладоге в соответствии с методикой определения этого индекса [Panov et al., 2009] относятся к «черному» списку, а относительное значение численности *G. fasciatus* в большинстве местообитаний превышает 20%, то экологический статус Ладоги следует считать как очень плохой, а степень трансформации экосистемы озера под влиянием бокоплавов-вселенцев очень высокой.

Таким образом, при формальном подходе к оценке трансформации экосистемы Ладоги при помощи предложенных в рамках концепции оценки рисков инвазий водных организмов для внутренних водных путей Европы индексов, мы приходим к выводу о крайне неблагоприятной ситуации в озере.

Однако, так ли это на самом деле? Если мы примем во внимание не только формально полученные значения индексов, но данные по биологии и экологии *G. fasciatus* в Ладожском озере, то вырисовывается несколько другая картина.

Показано, что вселение этого бокоплава в Ладогу не привело ни к уменьшению количественных показателей литорального бентоса, ни к уменьшению его видового разнообразия [Барков, 2006; Курашов и др., 2006]. Только в отношении одного вида, а именно *Gammarus lacustris* Sars, 1863, можно говорить о полном исчезновении

его из многих местообитаний и значительном сокращении его распространения в озере в результате вселения *G. fasciatus*.

Нами установлено, что в Ладожском озере байкальский вселенец обладает ярко выраженной эврифагией и способен потреблять широкий спектр растительной и животной пищи [Барков, 2006; Барков, Курашов, 2011а]. В результате анализа содержимого кишечника особей *G. fasciatus* выявлено, что спектр питания бокоплава представлен многими растительными и животными организмами литорали, однако значение их в питании неодинаково.

Из растений на первом месте по потреблению и частоте встречаемости в кишечниках стоят *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr) и *Fontinalis antipyretica* L. Из животных в кишечниках бокоплавов во всех типах литорали чаще всего встречаются личинки хирономид. Второе место по уровню встречаемости занимают олигохеты [Барков, 2006; Барков, Курашов, 2011б, 2011в].

Для определения количественных показателей питания *G. fasciatus* был проведен ряд экспериментов по определению суточных рационов при потреблении различных видов растительной и животной пищи [Барков, 2006; Барков, Курашов, 2011б]. Данные экспериментов во многом совпали с результатами, полученными на основе анализа содержимого кишечника бокоплава.

Таблица 5. Численность (N, экз./м²) и поток энергии через популяцию *G. fasciatus* в губе Петрокрепость Ладожского озера в 2004–2005 гг. (ккал/м²) (В – биомасса, Р – эквивалент продукции, включающий соматическую, генеративную и экзувиальную продукцию; R – траты энергии на обменные процессы; А – ассимиляция; F – энергетическое выражение неувоенной части рациона; С – рацион).

Месяц	N,	В	Р	R	А	F	С	Р/В	Р/R, %	K ₂	A/B
V	2259	11.22	6.46	37.47	43.93	26.36	70.29	0.575	17.2	0.15	3.91
VI	2536	8.93	6.59	32.32	38.91	23.34	62.25	0.738	20.4	0.17	4.36
VII	1615	6.02	4.65	21.51	26.17	15.70	41.87	0.772	21.6	0.18	4.34
VIII	1660	5.06	4.46	18.95	23.40	14.04	37.44	0.882	23.5	0.19	4.63
XI	1918	5.20	4.41	20.03	24.45	14.67	39.11	0.848	22.0	0.18	4.70
X	1385	6.89	4.15	22.99	27.14	16.29	43.43	0.602	18.0	0.15	3.94
XI	1201	8.10	3.49	25.15	28.65	17.19	45.83	0.431	13.9	0.12	3.54
XII	1086	7.75	–	23.76	23.76	14.26	38.02	–	–	–	3.06
II	1048	7.91	–	23.93	23.93	14.36	38.28	–	–	–	3.02
III	1038	8.16	–	24.44	24.44	14.67	39.11	–	–	–	3.00
IV	986	8.05	2.39	23.90	26.29	15.77	42.05	0.297	10.0	0.09	3.27
Среднее за вегет. период	1895	7.22	–	–	–	–	–	–	–	0.17	
Среднее за год	1521	7.57	–	–	–	–	–	–	–	0.15	
Итого за вегетационный период			31.8	153.3	184.0	110.4	294.4	4.40	20.7	–	25.5
Итого за год			39.2	274.5	311.1	186.6	497.7	5.18	14.3	–	41.1

При питании растительной пищей наибольшее ее суточное потребление наблюдалось при питании *U. zonata* (до 12% массы тела) и *F. antipyretica* (до 11% массы тела). Потребление другого растительного корма (*Sphaerostoc coeruleum* (Lyngb.), *Elodea canadensis* Michx., *Lemna trisulca* L., *Nuphar luteum* (L.), *Phragmites australis* (Cav.)) было значительно ниже (1.4–5.2% массы тела). При питании животными организмами наибольшим суточным потреблением характеризовались олигохеты (до 53% массы тела хищника), ветвистоусые (до 44% массы тела хищника) и хирономиды (до 39% массы тела хищника) [Барков, 2006; Барков, Курашов, 2011б].

Долговременные наблюдения за питанием бокоплава *G. fasciatus* показали, что для нормального размножения, роста и развития

G. fasciatus необходимо смешанное питание, присутствие в рационе как животной, так и растительной пищи [Барков, 2006].

Проведенные экспериментальные работы по росту, питанию, потреблению кислорода и полевые наблюдения на модельном участке в губе Петрокрепость Ладожского озера позволили рассчитать поток энергии через популяцию *G. fasciatus* в этом литоральном местообитании [Курашов и др., 2008] (табл. 5).

На основании полученных данных можно сделать вывод, что популяция *G. fasciatus* в Ладожском озере достаточно эффективно использует поступающую энергию, что свидетельствует с одной стороны о благоприятных условиях для жизни этой популяции, а с другой – о довольно полной утилизации энергии, поступа-

Таблица 6. Рассчитанные годовой рацион *G. fasciatus* (C_{Gmel} , ккал/м² год), годовая продукция макрофитов (P_{mph} , ккал/м² год) и их соотношение в различных участках литорали Ладожского озера.

Местоположение	C_{Gmel}	P_{mph}	$C_{Gmel}/P_{mph}, \%$
Кобона, ст.1	1056.96	9940	10.63
Дубно, ст.3	97.06	10780	0.90
Волховская губа, ст.4	83.52	12880	0.65
Вороново, ст.5	1218.53	5880	20.72
Свирская губа, ст.6	0.58	6580	0.01
Андрусовская б-та, ст.7	18.14	10080	0.18
о. Мантинсари, ст.8	542.02	8680	6.24
Питкяранта, ст.10	966.82	4900	19.73
Импилахти, ст.12	1609.92	7980	20.17
залив Хауккалаhti, ст.13	129.02	3080	4.19
п-ов Рауталаhti, ст.17	42.34	2800	1.51
Валаам; оз. Сисьярви, ст.18	21.31	1820	1.17
Яккимварский залив, ст.21	31.10	4480	0.69
о. Хаукасари, ст.22	508.03	2520	20.16
Тайполовский залив, ст.27	264.67	5880	4.50
б-та Далекая, ст.28	1827.07	4340	42.10
южнее м. Боковец, ст.29	907.20	6720	13.50
м. Осиновец, ст.30	1215.94	4620	26.32
среднее	585.57 ± 147.11	6331.11 ± 764.47	10.74 ± 2.88

ющей с предыдущего трофического уровня. Обращает на себя внимание довольно высокое значение годового Р/В-коэффициента (5.18). Возможно, с вселением *G. fasciatus* в Ладожское озеро возросла эффективность функционирования литоральных биоценозов или, согласно терминологии А.Ф. Алимова и Н.П. Финогеновой [1975], увеличился «коэффициент полезного действия» экосистемы в целом.

Поскольку *G. fasciatus* является типичным эврифагом, то в связи с этим важно представлять, какая часть рациона популяции *G. fasciatus* может быть удовлетворена за счет продукции организмов макрозообентоса. Показано [Курашов и др., 2008; Барков, Курашов, 2011в], что пищевые потребности амфиподы-вселенца в литорали Ладожского озера не могут быть удовлетворены за счет хищного питания. Из исследованных нами в 2006 г. 28 литоральных биотопов по всему периметру Ладожского озера, для 18 были получены результаты, показывающие, что более 90% (часто

98–99%) рациона *G. fasciatus* должны были удовлетворяться не за счет хищного питания.

На основании всего спектра имеющихся данных для различных районов прибрежной зоны Ладожского озера были рассчитаны показатели годового рациона популяций вселенца, годовая продукция макрофитов (расчеты сделаны для ассоциаций с преобладанием тростника) и их соотношения (табл. 6). Если предположить, что вся годовая продукция макрофитов, так или иначе, непосредственно и через микробиальные и детритные цепи утилизируется в озере в самой литорали и поступает в более глубокие зоны озера, то интересно приблизительно оценить ту долю, которая гипотетически может пойти на покрытие рациона популяции *G. fasciatus* в том или ином районе. В то же время надо учитывать то обстоятельство, что та большая часть рациона (иногда до 99%) этой амфиподы, которая не включает

Таблица 7. Пределы изменения численности (N, экз./м²) и биомассы (B, г/м²) макрозообентоса разнотипных литоральных биотопов Ладожского озера в 1956–1963 гг. [Стальмакова, 1968], в 1980–1987 гг. [Распопов и др, 1990; Слепухина, 1991] и в 2002–2006 гг. (наши данные)

Типы биотопов	1956–1963 гг.		1980–1987 гг.		Наши данные	
	N	B	N	B	N/N (без <i>G. fasciatus</i>)	B/B (без <i>G. fasciatus</i>)
Скалы (с обрастаниями и без них)	20–55	0.5–1.0	–	–	$\frac{125-17460}{25-2320}$	$\frac{0.32-75.26}{0.01-3.14}$
Каменистая литораль	20–90	0.5–5.6	500–1040	0.7–2.2	$\frac{360-16750}{148-3362}$	$\frac{25.09-85.88}{4.01-26.78}$
Песчаная литораль	0–30	0–1	0–1890	0–5.8	$\frac{2220-11890}{62-818}$	$\frac{5.93-53.88}{0.63-9.73}$
С зарослями макрофитов	До 22000	До 12	1500–2100	5–12	$\frac{460-39780}{24-15900}$	$\frac{2.01-73.82}{1.09-57.60}$

Примечание: «–» – отсутствие данных

животную пищу, может покрываться не только за счет макрофитов (непосредственное их поедание и использование макрофитного детрита), но и за счет перифитона и пищевого материала, поступающего с прилегающей береговой зоны. Хотя, численно оценить роль этих источников (которая, конечно, может быть достаточно высока) в настоящее время не представляется возможным.

Из данных, представленных в таблице 6, видно, что соотношение рациона популяции *G. fasciatus* и годовой продукции макрофитов может варьировать от минимальных до довольно высоких величин (свыше 20%). В среднем же этот показатель составил около 10%.

Увеличение количественных показателей бентоса биотопов литорали открытых прибрежий в Ладожском озере за счет *G. fasciatus* при достаточно стабильных численности и биомассе остального бентоса [Курашов и др., 2006] и результаты изучения биологии и экологии вида в этом водоеме [Барков, 2006, Курашов и др., 2006, Курашов и др., 2008, Барков, Курашов, 2011a] свидетельствуют о том, что популяция байкальского вселенца в Ладожском озере использует те трофические

ресурсы, которые ранее практически не использовались литоральными бентосными макробеспозвоночными, а их потребление и минерализация осуществлялась, в основном, за счет бактериального звена и организмов микро- и мейобентоса, или какая-то часть транспортировалась в более глубокие зоны озера.

Вселение *G. fasciatus* в Ладожское озеро привело к увеличению продуктивности литоральных бентосных сообществ и более эффективной утилизации энергии, поступающей в литоральную зону. Изученные особенности питания *G. fasciatus* позволяют прийти к заключению, что этот вид занял свободную экологическую нишу с использованием практически непо потреблявшихся ранее трофических ресурсов, в первую очередь различных макрофитов, широко распространенных в озере. Это отразилось на количественных показателях литорального бентоса, резко возросших за счет развития популяции вселенца, без уменьшения количественных показателей остального бентоса (табл. 7).

Одним из последствий функционирования популяции этой амфиподы стал мелиоративный эффект, особенно

выраженный в песчаных местообитаниях, во многих из которых до появления в озере *G. fasciatus* макробентос практически отсутствовал [Барков, Курашов, 2011г].

Мелиоративный эффект *G. fasciatus* прослеживается не только для макробентоса литорали, но и для мейобентоса. Так, показано [Курашов, Дудакова, 2011], что суммарные численность и биомасса мейобентоса к 2006 г. увеличились примерно в 2 раза по сравнению с 1990 г. как в ассоциациях тростника, так и в ассоциациях с преобладанием других макрофитов. При этом произошли и структурные перестройки в мейобентосе, выразившиеся в снижении численности и биомассы более крупных форм, выедаемых *G. fasciatus*, и общем снижении средней индивидуальной массы во многих группах донной мейофауны. Поскольку увеличение биомассы произошло за счет более мелких форм, то это означает еще большее увеличение продуктивности мейобентоса в литоральной зоне.

Вселение *G. fasciatus* явилось важнейшим фактором трансформации всей литоральной зоны Ладожского озера. Новые инвазии *P. robustoides* и *S. curvispinum*, по-видимому, внесут определенный вклад в процесс новой трансформации, которая будет интенсивно происходить в ближайшие годы. При этом функционирование популяций инвазивных амфипод в Ладожском озере будет значительно влиять на перераспределение трансграничных потоков вещества и энергии между прибрежной береговой зоной, собственно литоральной зоной и открытой зоной озера, делая более доступным недоиспользуемые ранее трофические ресурсы, в частности, для рыб. Таким образом, можно говорить об увеличении кормовой базы рыб и водоплавающих птиц. Включение *G. fasciatus* в рацион рыб в Ладожском озере подтверждается имеющимися литературными данными [Berezina et al., 2009]. Отмеченные факты позволяют

рассматривать вселение *G. fasciatus* в Ладожское озеро как положительное явление, подобно вселению *Nereis diversicolor* O.F. Müller в Каспийское море, где этот вид стал важнейшим трофическим ресурсом для ценных пород рыб, в частности для осетровых [Яблонская, 1973].

Оценка трансформации экосистемы Ладоги при помощи индексов концепции оценки рисков инвазий водных организмов для внутренних водных путей Европы, позволила прийти к выводу о серьезнейшей трансформации экосистемы озера со стороны инвазивных амфипод, прежде всего *G. fasciatus*. Однако, трактовать эти результаты как свидетельство крайне неблагоприятной ситуации в озере, не совсем верно.

Характеристика экологического состояния и степени трансформации Ладожского озера и других водоемов при проникновении в них чужеродных организмов с применением данных индексов должно сопровождаться изучением биологии и экологии этих видов в новых для них местообитаниях. Возможные отрицательные последствия инвазий, могут, как мы видим на примере Ладожского озера, во многом компенсироваться положительными эффектами, что не позволяет в таких случаях говорить об ухудшении экологического статуса водоемов.

Благодарности

Исследование проведено при выполнении проекта № 26П «Исследования закономерностей биологических инвазий в водных экосистемах бассейна Финского залива Балтийского моря» при финансовой поддержке Подпрограммы «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

- Алимов А.Ф., Финогенова Н.П. Биоценозы и продуктивность бентоса // Биологическая продуктивность северных озер. Ч. 1. Л.: Наука, 1975. С. 156–195.
- Барков Д.В. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinides fasciatus* (Stebbing, 1899) и его роль в экосистеме Ладожского озера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 26 с.
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Популяционная характеристика и жизненный цикл байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Crustacea: Amphipoda) в Ладожском озере // Биология внутренних вод. 2011а. № 2. С. 46–56
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Состав пищи и скорость питания байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Биология внутренних вод. 2011б. № 3. С. 51–61
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Избирательность питания, усвояемость пищи и пищевые потребности байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Биология внутренних вод, 2011в. № 4. С. 58–63
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Особенности экологии и биологии байкальской эндемичной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А.Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011г. С. 294–350.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в формировании литоральных биоценозов о. Валаам (Ладожское озеро) // Биология внутренних вод. 2006. № 1. С. 74–84.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Барбашова М.А. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в формировании трансграничного потока вещества и энергии в литоральной зоне Ладожского озера // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 54–58.
- Курашов Е.А., Дудакова Д.С. Мейобентос литоральной зоны Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А.Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 252–278.
- Курашов Е.А., Панов В.Е., Барбашова М.А. Первое обнаружение инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 3. С. 62–71.
- Панов В.Е., Павлов А.М. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 6. С. 87–88.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 199 с.
- Яблонская, Е.А. Изменение кормовой базы бентосоядных рыб Каспийского моря / Е.А. Яблонская, В.Ф. Осадчих // Бонитет мирового океана. Вып. 3: Кормовая база рыб южных морей СССР и ее использование. М.: Пищевая промышленность, 1973. С. 48–72.
- Arbačiauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans // In: Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 104–115.
- Arbačiauskas K. Amphipods of the Nemunas River and the Curonian Lagoon, the Baltic Sea basin: where and which native freshwater amphipods persist? // Acta Zoologica Lituanica. 2008. V. 18. N. 1. P. 10–16.

- Arbačiauskas K., Semenchenko V., Grabowski M., Leuven R.S.E.W., Paunović M., Son M., Csányi B., Gumuliauskaitė S., Konopacka A., van der Velde G., Vezhnovetz V., Panov V. Assessment of biological contamination of benthic macroinvertebrate communities in European inland waterways // *Aquatic Invasions*. 2008. N 3. P. 206–224.
- Berezina N.A. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridea) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences // *Hydrobiologia*. 2007. V. 590. P. 15–29.
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // *Boreal Env. Res.* 2009. V.14. N.3. P. 404–414.
- CBD COP6 Decision VI/23. 2002. The 6th Conference of the Parties of the Convention on Biological Diversity Decision VI/23. The Hague, 7–19 April 2002 // www.cbd.int/decisions/?m=COP-06&id=7197&lg=0
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. N. 1. P. 25–38
- Jazdzewski K., Konopacka A. Invasive Ponto-Caspian species in Waters of the Vistula and Oder basins and the southern Baltic Sea // In *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management* / Eds. E. Leppäkoski, S. Olenin, S. Golasch. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 384–398.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // *Aquatic Invasions*. 2008. V. 3. N 2. P. 253–256.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga // *Hydrobiologia*. 1996. V. 322. P. 187–192
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S.E.W., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V., Son M.O. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2009. V. 5. N 1. P. 110–126.

Таблица 1. Список станций, на которых были отобраны пробы в ходе экспедиционных исследований литоральной зоны Ладожского озера в 2006 г. (июль-август) и характеристика грунта и преобладающего типа растительности на них.

Станция	Местоположение	Координаты	Тип грунта	Тип растительной ассоциации
Ст. 1	Кобона	60°01'04" N 31°32'38.5" E	Крупный песок	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 2	Кобона	60°01.282' N 31°32.678' E	Крупный песок	Асс. ситняга болотного с водными растениями
Ст. 3	Дубно	60°13.271' N 31°55.006' E	Песок, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 4	Волховская губа	60°07.680' N 32°19.417' E	Песок	Асс. ситняга болотного с водными растениями
Ст. 5	Вороново	60°16.353' N 32°37.525' E	Крупный песок с дерновиной	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 6	Свирская губа	60°31.449' N 32°41.063' E	Мелкий песок с дерновиной	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 7	Андрусовская бух.	60°58.735' N 32°36.235' E	Песок, камни, дерновина	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 8	о. Мантинсари	61°20.521' N 31°39.832' E	Песок с камнями	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 9	зал. Уксунлахти	61°24.022' N 31°40.499' E	Песок	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 10	Пикьяранта	61°33.954' N 31°28.040' E	Заиленный песок с растит. остатками	Асс. ситняга болотного с водными растениями
Ст. 12	зал. Импилахти	61°37.276' N 31°10.404' E	Песок с дерновиной	Асс. тростника южного с ситнягом игольчатым
Ст. 12а	зал. Импилахти	61°37.276' N 31°10.404' E	Песок с дерновиной	Асс. ситняга болотного с водными растениями
Ст. 13	зал. Хауккалаhti	61°38.121' N 31°11.263' E	Вязкий ил с растит. остат., дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 15	Ляскеля	61°42.415' N 31°00.037' E	Плотный глинистый грунт с песком	Асс. ситняга игольчатого с водными растениями и деградирующая Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 17	п-ов Рауталаhti	61°45.063' N 30°52.716' E	Камни, дерновина	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 18	Валаам; оз. Сисьярви	61°22.840' N 30°55.946' E	Ил, растит. остат. на плотной дерновине	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 19	о. Валаам	61°23.722' N 30°56.573' E	Сильно заиленный грубодетритный песчаный грунт	Асс. ситняга болотного с водными растениями и Асс. рдеста травяного с водными растениями
Ст. 20	о-в Путсари	61°30.868' N 30°31.784' E	Вязкий песок на глине	Асс. ситняга болотного и хвоща приречного с водными растениями и Асс. рдеста травяного с водными растениями

Станция	Местоположение	Координаты	Тип грунта	Тип растительной ассоциации
Ст. 21	зал. Якимварский	61°29.159' N 30°13.816' E	Глинистый грунт с дерновиной	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 22	о. Хаукасари	61°17.069' N 30°08.891' E	Песок с дервиной на глине	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 23	устье р. Вуоксы	61°02.455' N 30°09.793' E	Песок, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. Щ1	Щучий зал., справа от выхода	61°05.085' N 30°05.503' E	Заиленный мелкий песок	Асс. тростника южного с водными растениями и Асс. элодеи с водными растениями
Ст. Щ2	Щучий зал.; слева от дамбы	61°04.940' N 30°05.420' E	Вязкий заиленный грунт с песком	Асс. элодеи с водными растениями
Ст. 26	Владимирская бух.	60°50.093' N 30°27.931' E	Мелкий песок	Асс. элодеи с водными растениями и Асс. рдеста травяного с водными растениями
Ст. 27	Тайполовский зал.	60°37.131' N 30°31.712' E	Мелкий заиленный песок	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 28	бух. Далекая	60°34.320' N 30°40.552' E	Камни, песок	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 29	2 км южнее м. Боковец	60°22.555' N 30°52.753' E	Камни, песок, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 30	м. Осиновец	60°06.662' N 31°05.306' E	Камни с песком на глинистом грунте	Асс. тростника южного с водными растениями

Таблица 2. Координаты, тип грунта и преобладающая растительность, глубина (Н, м), температура (Т, °С), электропроводность (Е, мС см⁻¹), минерализация (TDS, г л⁻¹), концентрация кислорода (O₂, % над чертой, мг л⁻¹ под чертой), рН, окислительно-восстановительный потенциал (Еh, мВ), концентрация аммонийного азота (NH₄, мг л⁻¹), концентрация нитратного азота (NO₃, мг л⁻¹), концентрация хлоридов (Cl, мг л⁻¹), численность сине-зеленых водорослей (N_{BGA}, кл мл⁻¹), концентрация хлорофилла (Chl, мкг л⁻¹) в исследованных литоральных биотопах в 2010 г.

Станция / Координаты / Грунт / Растительная ассоциация	Н	Т	Е	TDS	O ₂	pH	Eh	NH ₄	NO ₃	Cl	N _{BGA}	Chl. мкг л ⁻¹
ст.Н1 / исток р. Невы 59°54.340'; 30°59.5' / крупный песок / <i>Phragmitetum australis aquiherbosum</i>	0.5	22.5	0.104	0.071	$\frac{87.2}{7.5}$	6.8	189	0.30	0.55	2.74	363	3.3
ст.1 / севернее Морозовки 59°58.662'; 31°04.412' / глинистый / <i>Sagittarietum sagittifoliae aquiherbosum</i>	0.6	24.1	0.096	0.063	$\frac{92.6}{7.8}$	6.8	136	0.21	0.78	2.72	232	2.0
ст.2 / не доходя Назии 59°54.829'; 31°12.376' / крупный песок. дерновина / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	1	26.4	0.102	0.064	$\frac{103.7}{8.3}$	6.9	137	0.17	0.67	3.18	279	2.6
ст.3 / Назия 59°54.256'; 31°22.526' / дерновина / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	1.2	25.6	0.102	0.065	$\frac{88.0}{7.2}$	6.8	122	0.15	0.67	3.79	281	2.2
ст.4 / Лаврово 59°57.08'; 31°33.129' / дерновина / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	0.6	24.9	0.101	0.066	$\frac{73.5}{6.1}$	6.9	116	0.07	0.90	5.87	1685	3.6
ст.5 / Кобона 60°01.197'; 31°32.628' / мелкий песок / <i>Phragmitetum australis polygonosum</i>	0.7	25.5	0.102	0.066	$\frac{114.3}{9.4}$	7.2	119	0.11	1.21	4.30	1072	5.0
ст.6 / Черное 60°08.083'; 31°36.557' / растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	0.6	27.2	0.110	0.068	$\frac{127.7}{10.1}$	7.1	138	0.11	0.83	4.72	558	4.3
ст.7 / Черное 60°08.244'; 31°36.557' / мелкий песок / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	0.7	26.9	0.108	0.068	$\frac{133.8}{10.7}$	7.5	105	0.09	1.24	5.31	741	4.4
ст.8 / 84 км 60°13.283'; 31°55.612' / мелкий песок / <i>Phragmitetum australis aquiherbosum</i>	0.6	18.2	0.090	0.067	$\frac{107.9}{10.2}$	7.1	102	0.07	1.00	6.72	4084	8.3

Станция / Координаты / Грунт / Растительная ассоциация	H	T	E	TDS	O ₂	pH	Eh	NH ₄	NO ₃	Cl	N _{BGA}	Chl. мкг л ⁻¹
ст.9 / Волховская губа. 2км к западу от устья 60°07.590'; 32°15.924' / дерновина. песок / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	0.7	14.8	0.091	0.074	$\frac{111.6}{11.3}$	7.2	95	0.06	2.51	11.56	1549	6.4
ст.10 / Волховская губа. 4км к западу от устья 60°07.31'; 32°15.924' / дерновина. растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. sparsum</i>	0.7	19.4	0.107	0.078	$\frac{57.7}{5.3}$	6.9	114	0.07	1.25	8.25	1064	5.4
ст.11 / Волховская губа. ст.4а-2009г. 60°07.786'; 32°19.291' / мелкий песок. растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. compactum</i>	0.7	28.1	0.224	0.137	$\frac{88.5}{6.9}$	7.2	113	0.14	1.65	11.70	2467	8.0
ст.12 / Волховская губа. ст.5-2009г. 60°07.086'; 32°19.561' / мелкий песок / <i>Sagittaritetum sagittifoliae aqui-herbosum</i>	1	28.3	0.224	0.137	$\frac{88.7}{6.9}$	7.3	91	0.11	2.01	16.84	4044	9.3
ст.13 / Волховская губа. устье р. Сясь 60°09.09'; 32°27.996' / песок / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. sparsum</i>	0.3	16.4	0.112	0.087	$\frac{109.4}{10.7}$	7.3	99	0.06	1.80	9.88	2582	8.9
ст.14 / Волховская губа. Вороново 60°16.294'; 32°37.662' / заиленный с растительными остатками / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	1.6	25.2	0.110	0.071	$\frac{85.6}{7.1}$	7.0	98	0.06	1.34	6.55	3713	8.9
ст.15 / Свирская губа 60°30.887'; 32°42.82' / песок. растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. compactum</i>	0.7	21.8	0.096	0.066	$\frac{115.2}{10.1}$	7.2	105	0.06	1.68	6.75	2804	5.5
ст.16 / устье р. Свирь 60°29.046'; 32°48.904' / песок. растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. compactum</i>	0.6	24.3	0.055	0.037	$\frac{80.2}{6.7}$	6.7	121	0.04	0.74	2.39	3781	7.9

INVASIVE AMPHIPODS AS A FACTOR OF LADOGA LAKE ECOSYSTEM TRANSFORMATION

© 2012 Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V.,
Rusanov A.G., Lavrova M.S.

Institute for Lake Research of the RAS, Saint-Petersburg, Russia, E-mail:
evgeny_kurashov@mail.ru

The role of invasive amphipods (Baikalian *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) and Ponto-Caspian *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 and *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895)) in transformation of Lake Ladoga ecosystem is estimated. It is shown, that *G. fasciatus* plays the main role at the present time. Invasion of *G. fasciatus* into Lake Ladoga has led to an increase of productivity of littoral benthic communities and more effective utilization of the energy inflowing into the littoral zone. Naturalization of *P. robustoides* and *C. curvispinum* in the lake is confirmed. The zone of their dwelling can extend, and the role in the littoral habitats may increase. The analysis of an ecological state of lake with new indexes of the concept of assessing the risks of aquatic species invasions has shown a high degree of transformation of Lake Ladoga ecosystem.

Key words: *Chelicorophium curvispinum*, *Gmelinoides fasciatus*, *Pontogammarus robustoides*, Lake Ladoga, biological invasions, role in ecosystem, transformation of ecosystem.

СООБЩЕСТВА НЕОФИТОВ В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2012 Панасенко Н.Н., Ивенкова И.М., Елисеенко Е.П.

Брянский государственный университет имени И. Г. Петровского,
г. Брянск 241036, panasenkobot@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.03.2012

На основе дедуктивного метода флористической классификации растительности установлено 5 дериватных сообществ, сформированных адвентивными видами: *Solidago gigantea*, *Asclepias syriaca*, *Aster* × *salignus*, *Sorbaria sorbifolia*, *Spiraea alba*. Приводится эколого-флористическая характеристика сообществ.

Ключевые слова: адвентивные растения, инвазия, флористическая классификация, дедуктивный метод классификации, дериватное сообщество, Брянская область.

Одним из последствий антропогенной трансформации растительного покрова является внедрение адвентивных видов в природные экосистемы, что становится серьезной угрозой биоразнообразию растительных сообществ и наносит существенный экономический ущерб сельскому хозяйству [Чёрная книга..., 2009].

Материалы статьи дополняют сведения об эколого-фитоценотической приуроченности, распространении и особенностях внедрения инвазионных растений на территории Брянской области [Панасенко, Шумик, 2008; Panasenko, 2010; Булохов и др., 2011; Панасенко, 2011]. Инвазионные растения, формирующие изученные сообщества, являются неофитами – занос этих адвентивных растений происходил недавно, в конце XIX и в XX в.

Методика работы

Геоботанические описания сообществ проводились на пробных площадях размером 4–25 м² или в естественных границах сообщества. Было выполнено 33 описания на территории различных административных районов Брянской области.

Способ иммиграции и степень натурализации инвазионных видов приводятся по наиболее распространенной классификации [Kornas, 1978; Чичев, 1985]: ксенофит – вид занесен случайно; эргазиофит – вид занесен преднамеренно, интродуцирован; колонофит – вид прочно закрепившийся в новых местообитаниях, но не распространяющийся из них; эпекофит – вид активно расселяющийся по нарушенным местообитаниям. К агрио-эпекофитам отнесены растения, распространяющиеся преимущественно по синантропным местообитаниям, но способные к инвазии в естественные и полустественные сообщества.

Классификация растительных сообществ проведена с использованием дедуктивного метода [Корёску, Hejný, 1974, 1978], который применяется для классификации сообществ синантропной растительности. Метод позволяет классифицировать практически любые антропогенные сообщества, в частности, сообщества обедненного состава, переходные сообщества сукцессионных стадий [Миркин и др., 2007; Булохов и др., 2011]. При этом выделяют *базальные* (с доминированием вида «своего» класса) или *дериватные*

(с доминантом из другого класса или заносным видом) сообщества и указывают их подчиненность высшим синтаксонам в ранге союза, порядка или класса. Описанные сообщества, сформированные доминирующими инвазионными видами, оцениваются как дериватные.

Название сообществ дано по видам-доминантам, определяющим облик сообществ и по которым они легко опознаются в полевых условиях. Флористический состав установленных сообществ приведен в характеризующих таблицах (1–4). Римскими цифрами в таблице указан класс постоянства (Кп), арабскими – обилие-покрытие по шкале J. Braun-Blanquet [Braun-Blanquet, 1964]. Латинские названия растений даны по сводке П.Ф. Маевского [Маевский, 2006]. Номенклатура классов растительности приводится по работе L. Mucina [Mucina, 1997]. Наименования синтаксонов соответствуют кодексу фитосоциологической номенклатуры [Weber et al, 2000].

Сообщество *Solidago gigantea* [*Artemisietea*]

Диагностический вид-доминант *Solidago gigantea* L. – Золотарник гигантский. Североамериканский степной вид, эргазофит, эпекофит. Сведения о распространении этого вида на территории Брянской области неполны, так как его не отличали от *Solidago canadensis* L. Впервые отмечен в г. Брянске [Панасенко, 2010]. Во время флористических исследований в 2011 г. вид был отмечен в Карачевском, Клинцовском, Суражском р-нах по нарушенным местообитаниям. Вероятно, *Solidago gigantea* распространен спорадически в большинстве районов области. Случаи внедрения в естественные сообщества пока не наблюдались.

Характеристика сообщества. *Solidago gigantea* формирует монодоминантные сообщества на нарушенных местообитаниях (пустыри,

обочины дорог, у жилья), создавая желто-зеленый аспект во время цветения. Побеги плотно сомкнуты и под пологом золотарника гигантского травяной покров сильно разрежен. В составе ценофлоры (табл. 1) характерны виды, аффиинные сообществам класса *Artemisietea vulgaris*: *Artemisia vulgaris*, *Calamagrostis epigeios*, *Tanacetum vulgare*, *Cichorium intybus*, *Elytrigia repens*.

Синтаксономическое положение. Дериватное сообщество *Solidago gigantea* класса *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951.

Сообщество *Asclepias syriaca* [*Artemisietea*]

Диагностический вид-доминант *Asclepias syriaca* Somm. et Lev. – Ваточник сирийский. Североамериканский горный вид, эргазофит, колонофит-эпекофит. В Брянской области отмечался, как одичавший, по населенным пунктам [Босек, 1975], Б.С. Харитонцев [1986] отмечал ваточник сирийский в окр. пл. 214 км, где в настоящее время *Asclepias syriaca* формирует сообщества протяженностью 100–150 м по склону ж.-д. насыпи от пл. 214 км до г. Фокина. Нами *Asclepias syriaca* отмечен в Брянском, Комаричском и Климовском р-нах области (табл. 2).

Характеристика сообщества. *Asclepias syriaca* формирует монодоминантное сообщество, создавая светло-зеленый аспект в процессе вегетации, розово-зеленый – при цветении; высотой до 1.1 м. В составе ценофлоры обычны (табл. 2): *Artemisia vulgaris*, *Calamagrostis epigeios*, *Equisetum arvense*, *Medicago falcata*, *Convolvulus arvensis*.

Синтаксономическое положение. Дериватное сообщество *Asclepias syriaca* класса *Artemisietea vulgaris*.

Сообщество *Aster salignus* [*Artemisietea*]

Диагностический вид-доминант *Aster* × *salignus* Wild. (*A. lanceolatus*

Таблица 1. Характеризующая таблица дериватного сообщества *Solydago gigantea*

№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	Кп
ОПП, %	100	70	100	80	95	90	100	100	
Площадь описания, м ²	9	6	6	25	6	6	4	4	
Высота, м	1.2	1.3	1.3	1.4	1.3	1.3	1.2	1.3	
Число видов	10	8	13	17	11	12	12	7	
Д. в. сообщества <i>Solydago gigantea</i> [<i>Artemisietea vulgaris</i>]									
<i>Solydago gigantea</i>	5	3	5	5	5	3	5	5	V
Д. в. класса <i>Artemisietea vulgaris</i> и подчиненных синтаксонов									
<i>Artemisia vulgaris</i>	r	+	+	+	+	+	+	.	V
<i>Calamagrostis epigeios</i>	.	+	+	+	.	+	.	.	IV
<i>Taraxacum officinale</i>	.	+	+	.	+	.	.	+	III
<i>Elytrigia repens</i>	r	.	+	+	.	.	+	.	III
<i>Tanacetum vulgare</i>	+	.	.	+	.	.	+	.	II
<i>Cichorium intybus</i>	.	.	.	+	+	.	+	.	II
<i>Erigeron annuum</i>	+	.	.	+	II
<i>Melilotus albus</i>	r	+	.	II
Сопутствующие виды									
<i>Geranium sibiricum</i>	r	.	+	.	+	.	.	.	II
<i>Achillea millefolium</i>	.	.	+	.	+	.	+	.	II
<i>Geum urbanum</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	II
<i>Urtica dioica</i>	+	+	.	+	II
<i>Conyza canadensis</i>	+	+	.	II
<i>Anthriscus sylvestris</i>	.	.	r	.	.	+	.	.	II
<i>Dactylis glomerata</i>	.	.	r	.	.	.	+	.	II
<i>Poa pratensis</i>	.	+	+	II
<i>Acer negundo</i>	r	.	.	r	II
<i>Polygonum aviculare</i>	.	+	+	II

Единично встречены: 1. *Oenothera rubricaulis* (r), *Melilotus officinalis* (r). 2. *Linaria vulgaris* (+), *Lolium perenne* (+). 3. *Carex contigua* (+), *Trifolium pratense* (+), *Geum allepicum* (r). 4. *Glechoma hederacea* (+), *Leonorus quinquelobatus* (+), *Artemisia absinthium* (+), *Convolvulus arvensis* (+), *Solidago canadensis* (+), *Phleum pratense* (r), *Cucurbita pepo* (r), *Robinia pseudoacacia* (r), *Lactuca serriola* (r). 5. *Berteroa incana* (+), *Sonchus arvensis* (+), *Phragmites australis* (+). 6. *Aster salignus* (2), *Phalaroides arundinacea* (2), *Centaurea jacea* (+), *Bromopsis inermis* (+), *Rumex confertus* (r), *Epilobium hirsutum* (r), *Cirsium arvense* (r). 7. *Matricaria perforata* (+), *Galium mollugo* (+). 8. *Chenopodium album* (+), *Arctium tomentosum* (r).

Пункты описаний: 1. г. Брянск, у полотна ж.д., среди гаражей, ул. Лермонтова, 06.09.2011, Автор: Панасенко Н.Н., Ивенкова И.М. 2. г. Брянск, придорожный газон, пер. Вяземского, 10.10.11, Автор: Панасенко Н.Н. 3. г. Брянск, понижение у ж.-д. насыпи, пустырь, ул. Королева, 10.10.11, Автор: Панасенко Н.Н. 4. г. Брянск, балка Нижний Судок, склон дамбы, 03.10.11, Автор: Панасенко Н.Н. 5. г. Брянск, пустырь, ул. Кольцова, 03.09.11, Автор: Панасенко Н.Н. 6. г. Карачев, понижение у дороги, вблизи ж.-д. вокзала, 02.10.11, Автор: Панасенко Н.Н. 7. Клиновский р-н, сан. Вьюнки, 27.07.11, Автор: Панасенко Н.Н., Елисеенко Е.П. 8. Суражский р-н, д. Душатино, у дороги, вблизи церкви, 26.07.11, Автор: Панасенко Н.Н., Елисеенко Е.П.

Willd. × *A. novi-belgii* L.) – Астра ивовая. Гибридогенный европейский вид [Чёрная книга..., 2009], эргазиофит, агро-эпикофит. Б. С. Харитонцев [1986] отмечал *Aster* × *salignus*, как дичающий вид, во всех районах левобережья р. Десна по выходам карбонатов, берегам водоемов, ольша-

никам и заливным лугам. В настоящее время астра иволистная отмечена во всех районах области, хотя сообщества *Aster* × *salignus* встречаются нечасто.

В связи с отсутствием четких диагностических критериев гибридогенные формы и родительские виды североамериканских астр различаются

Таблица 2. Характеризующая таблица дериватного сообщества *Asclepias syriaca*

№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	Кп
ОПП, %	95	95	90	95	90	90	90	90	
Площадь описания, м ²	40	20	25	35	10	9	10	4	
Высота, м	1	1.1	1	1	1	1.1	0.8	0.9	
Число видов	22	15	19	17	16	10	22	19	
Д. в. сообщества <i>Asclepias syriaca</i> [<i>Artemisietea vulgaris</i>]									
<i>Asclepias syriaca</i>	5	3	3	3	4	4	3	5	V
Д. в. класса <i>Artemisietea vulgaris</i> и подчиненных синтаксонов									
<i>Artemisia vulgaris</i>	.	r	r	.	r	r	r	r	IV
<i>Calamagrostis epigeios</i>	2	.	3	1	1	.	+	+	IV
<i>Equisetum arvense</i>	+	+	+	.	r	.	r	+	IV
<i>Tanacetum vulgare</i>	.	.	.	r	r	r	.	r	III
<i>Bromopsis inermis</i>	+	+	+	II
<i>Elytrigia repens</i>	2	.	+	II
<i>Oenothera biennis</i>	+	r	II
Сопутствующие виды									
<i>Convolvulus arvensis</i>	+	+	+	r	r	.	+	+	V
<i>Medicago falcata</i>	+	+	+	+	r	.	+	.	IV
<i>Carex hirta</i>	4	+	+	II
<i>Dactylis glomerata</i>	.	+	+	.	+	.	.	.	II
<i>Centaurea jacea</i>	.	+	.	.	+	.	.	.	II
<i>Trifolium pratense</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	II
<i>Rumex acetosa</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	II
<i>Achillea millefolium</i>	.	.	.	+	.	+	+	.	II
<i>Vicia cracca</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	II
<i>Poa pratensis</i>	+	+	.	II
<i>Anthriscum sylvestris</i>	.	.	.	+	r	.	.	+	II
<i>Galium mollugo</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	II
<i>Convallaria majalis</i>	.	.	.	r	.	.	+	.	II
<i>Solidago vulgaris</i>	.	.	.	+	.	.	+	r	II
<i>Trifolium medium</i>	1	.	+	II

Единично встречены: 2. *Agrimonia eupatoria* (+), *Campanula rapunculoides* (+), *Fragaria viridis* (+), *Euphorbia helioscopia* (+), *Salvia pratensis* (+). 4. *Erigeron canadensis* (r). *Seseli annuum* (r). 6. *Festuca pratensis* (+), *Saponaria officinalis* (+), *Rubus caesius* (+). 7. *Erigeron annuum* (+), *Euphorbia virgata* (+), *Lathyrus tuberosus* (+), *Carex praecox* (+), *Origanum vulgare* (+), *Sedum maximum* (+), *Verbascum lychnitis* (+), *Artemisia campestris* (r), *Astragalus cicer* (r). 8. *Ajuga reptans* (1), *Aegopodium podagraria* (+), *Phleum pratense* (+), *Glechoma hederacea* (+), *Galium aparine* (+), *Lysimachia nummularia* (+), *Geranium palustre* (r).

Пункты описаний: 1. Комаричский р-н, ст. Усожа, у полотна ж.д., 17.08.11, Автор: Булохов А.Д., Ивенкова И.М. 2. Комаричский р-н, пл. 491 км, пологий откос полотна ж.д., 17.08.11, Автор: Булохов А.Д., Ивенкова И.М. 3. Брянский р-н, в 2 км от пл. 214 км к г. Фокино, крутой склон насыпи ж.д., 06.09.11, Автор: Ивенкова И. М. 4. Брянский р-н, в 2 км от пл. 214 км к г. Фокино, крутой склон насыпи ж.д., 06.09.11, Автор: Ивенкова И. М. 5. Комаричский р-н, пл. 463 км, крутой склон насыпи ж.д., 01.10.11, Автор: Ивенкова И.М. 6. Климовский р-н, заброшенная д. Соловский, по обочине дороги, 28.07.07, Автор: Панасенко Н.Н. 7. Брянский р-н, в 2.5 км от пл. 214 км к г. Фокино, крутой склон насыпи ж.д., 06.09.11, Автор: Панасенко Н.Н. 8. Брянский р-н, в 2.5 км от пл. 214 км к г. Фокино, понижение у грунтовой дороги, 06.09.11, Автор: Панасенко Н.Н.

плохо [Калужская флора..., 2010]. Иногда в одном сообществе встречаются особи, которые по ряду признаков можно отнести к *A. lanceolatus* Willd. или к *A. novi-belgii* L. Таксономически

близкие чужеродные виды и сложные гибридогенные комплексы целесообразно включать в списки инвазионных видов в широком понимании, в соответствии с рекомендациям по

Таблица 3. Характеризующая таблица дериватного сообщества *Aster* × *salignus*

№ описания	1	2	3	4	5	6	Кп
ОПП, %	90	90	90	100	100	100	
Площадь описания, м ²	10	6	6	10	6	15	
Высота, м	1.2	1.1	1.2	1.1	1.1	1.1	
Число видов	24	11	13	8	11	19	
Д. в. сообщества <i>Aster</i> × <i>salignus</i> [<i>Artemisietea vulgaris</i>]							
<i>Aster</i> × <i>salignus</i>	3	5	4	5	5	5	V
Д. в. класса <i>Artemisietea vulgaris</i> и подчиненных синтаксонов							
<i>Tanacetum vulgare</i>	+	1	+	.	.	.	III
<i>Erigeron annuum</i>	+	+	+	.	.	.	III
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	+	II
Д. в. класса <i>Galio-Urticetea</i> и подчиненных синтаксонов							
<i>Glechoma hederacea</i>	.	.	+	+	+	.	III
<i>Urtica dioica</i>	+	.	1	.	.	r	III
Сопутствующие виды							
<i>Festuca rubra</i>	+	.	+	.	+	.	III
<i>Equisetum pratense</i>	.	.	+	+	+	.	III
<i>Geranium sibiricum</i>	2	+	II
<i>Achillea millefolium</i>	+	+	II
<i>Filipendula ulmaria</i>	.	.	+	.	+	.	II
<i>Galium mollugo</i>	.	.	+	+	.	.	II
<i>Deschampsia caespitosa</i>	+	.	.	.	+	.	II
<i>Lysimachia nummularia</i>	+	+	II

Единично встречены: 1. *Arctium tomentosum* (+), *Elytrigia repens* (+), *Solidago canadensis* (+), *Melilotus albus* (r), *Melilotus officinalis* (r), *Taraxacum officinale* (r), *Oenothera rubricaulis* (r), *Sonchus arvensis* (+), *Torilis japonica* (+), *Calystegia sepium* (+), *Lythrum salicaria* (+), *Leontodon autumnalis* (+), *Rumex crispus* (+), *Bidens frondosa* (r), *Polygonum persicaria* (r). 2. *Calamagrostis epigeios* (2), *Cirsium arvense* (+), *Solidago canadensis* (+), *Dactylis glomerata* (+), *Lactuca serriola* (r). 3. *Bromopsis inermis* (+), *Vicia cracca* (+), *Fragaria viridis* (+), *Rumex confertus* (r). 4. *Genista tinctoria* (+), *Gallium boreale* (+), *Potentilla anserina* (r), *Ranunculus sp.* (r). 5. *Rubus caesius* (+), *Geranium pratense* (+), *Geum rivale* (+). 6. *Aegopodium podagraria* (+), *Lamium maculatum* (+), *Antriscus sylvestris* (+), *Poa pratensis* (+), *Pulmonaria obscura* (+), *Vicia sepium* (+), *Convallaria majalis* (+), *Geum urbanum* (+), *Astragalus glycyphyllos* (r), *Campanula rapunculoides* (r), *Clinopodium vulgare* (r), *Viola mirabilis* (r), *Geranium pratense* (r), *Origanum vulgare* (r), *Arctium minus* (r), *Carduus acanthoides* (r).

Пункты описаний: 1. г. Брянск, долина р. Голубянка, пер. Вяземского, 03.08.2011, Автор: Панасенко. 2. г. Брянск, территория старого аэропорта, пустырь, 05.09.11, Автор: Панасенко Н.Н. 3. г. Брянск, лесопарк Соловьи, пойма р. Десна, склон гривы, 15.09.11, Автор: Панасенко Н.Н. 4. г. Брянск, лесопарк Соловьи, пойма р. Десна, склон гривы, 15.09.11, Автор: Панасенко Н.Н. 5. г. Брянск, лесопарк Соловьи, пойма р. Десна, на опушке саженного дубняка-ежевичного, 15.09.11, Автор: Панасенко Н.Н. 6. Навлинский р-н, д. Ревны, парк, опушка, 14.08.11, Автор: Панасенко Н.Н., Елисеенко Е.П.

разработке региональных Черных книг [Нотов и др., 2010], и в настоящей работе мы не разграничиваем эти виды и все образцы относим к *Aster* × *salignus* s.l.

Характеристика сообщества. Сообщество распознается по доминированию астры иволистной, которая формирует во время цветения лилово-зеленый аспект. Значительная высота (1–1.2 м), густое расположение побегов

(ОПП 90–100%) приводит к угнетению растений под пологом астры.

В антропогенных местообитаниях (на пустырях, вдоль дорог) в сообществе характерны диагностические виды класса *Artemisietea*: *Tanacetum vulgare*, *Erigeron annuum*, *Calamagrostis epigeios*, *Elytrigia repens* и класса *Galio-Urticetea*: *Glechoma hederacea*, *Urtica dioica* (табл. 3).

При инвазии в естественные или близкие к ним сообщества (пойменные луга, опушки пойменных лесов, парки) в составе ценофлоры встречаются единичные, часто угнетенные растения из соседних ценозов, как правило, приуроченные к границе сообщества *Aster* × *salignus*. Так в сообществе в парке д. Ревны, отмечены лесные (*Pulmonaria obscura*, *Convallaria majalis*, *Viola mirabilis*), лугово-опушечные (*Origanum vulgare*, *Astragalus glycyphyllos*) и рудеральные (*Geum urbanum*, *Carduus acanthoides*) виды.

Инвазия *Aster* × *salignus* в сообщества на гнивах поймы р. Десна существенно уменьшила их флористическое разнообразие. При внедрении в сообщество *Bromopsis inermis* (табл. 3, описание 3) сокращается флористическое богатство с 21–23 видов [Булохов, 2001] до 13; исчезают типичные для этого сообщества виды: *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Heracleum sibiricum*, *Alopecurus pratensis*, *Trifolium pratense* и др. В сообществе асс. *Anthoxantho-Agrostietum tenuis koelerieta delavigneii* Bulokhov et Kharin 2008 (табл. 3, описание 4) флористическое богатство снижается с 34–38 видов [Булохов, Харин, 2008] до 8; не выдерживают конкуренции и сильного затенения *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Phleum pratense*, *Plantago media*, *Prunella vulgaris*, *Leucanthemum vulgare*, *Rhinanthus minor*, *Centaurea jacea*, *Lotus corniculatus*, *Dianthus deltoides* и др.

Синтаксономическое положение. Дериватное сообщество *Aster* × *salignus* класса *Artemisietea vulgaris*.

Сообщество *Sorbaria sorbifolia* [*Galio-Urticetea*]

Диагностический вид-доминант *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. – Рябинник рябинолистный. Сибирско-дальневосточный горно-лесной вид, эргазиофит, длительно сохраняющийся в местах посадки и способный к вегетативному размножению. Отмечался одичавшим в

старых парках и в окрестности деревень [Босек, 1975; Харитонцев, 1986]. В старинных усадебных парках, в заброшенных поселениях *Sorbaria sorbifolia* разрастаясь, формирует мощные заросли и внедряется в прилегающие лесные растительные сообщества.

Характеристика сообщества.

Сообщество распознается по доминированию рябинника рябинолистного, который формирует во время цветения бело-зеленый аспект. Густое расположение побегов приводит к отсутствию под пологом травянистых растений, за исключением единичных видов. Разреженно, но с высоким постоянством встречаются виды класса *Galio-Urticetea*: *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, *Glechoma hederacea* (табл. 4).

Синтаксономическое положение.

Дериватное сообщество *Sorbaria sorbifolia* класса *Galio-Urticetea* Passarge ex Kopecky 1969.

Сообщество *Spiraea alba* [*Galio-Urticetea*]

Диагностический вид-доминант *Spiraea alba* Du Roi. – Спирея белая. Североамериканский горный вид, эргазиофит, колонофит. В сводках по флоре области не упоминается [Босек, 1975; Харитонцев, 1986; Булохов, Величкин, 1998]. Во время флористических исследований 2011 г. отмечен на территории старых усадеб.

Характеристика сообщества.

Spiraea alba разрастаясь вегетативно, формирует монодоминантные сообщества пятнистой или лентовидной формы на территории старых усадеб. *Spiraea alba* создает во время цветения бело-зеленый аспект. Густое расположение побегов, высокое проективное покрытие, приводит к отсутствию под пологом травянистых растений, за исключением единичных видов. Так же как и в предыдущем сообществе характерны виды класса *Galio-Urticetea*: *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, *Glechoma hederacea* (табл. 4).

Таблица 4. Характеризующая таблица дериватных сообществ *Sorbaria sorbifolia* и *Spiraea alba*

№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Кп
ОПП, %	100	70	100	80	95	90	100	100	100	100	100	
Площадь описания, м ²	16	10	9	10	9	100	25	100	25	25	25	
Высота, м	1.5	1.5	1.5	1.5	1.2	1.3	1.5	1.5	1.5	1.5	1.7	
Число видов	9	6	6	5	6	4	6	13	6	7	7	
Д. в. сообщества <i>Sorbaria sorbifolia</i> [<i>Galio-Urticetea</i>]												
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	4	5	5	5	5	5	1	V
Д. в. сообщества <i>Spiraea alba</i> [<i>Galio-Urticetea</i>]												
<i>Spiraea alba</i>	2	5	5	5	5	4	V
Д.в. класса <i>Galio-Urticetea</i> и подчиненных синтаксонов												
<i>Aegopodium podagraria</i>	+	.	1	1	1	+	2	+	+	r	1	V
<i>Urtica dioica</i>	r	.	1	.	+	.	.	r	+	+	1	IV
<i>Glechoma hederacea</i>	+	.	.	.	+	+	.	+	+	+	1	IV
<i>Chelidonium majus</i>	+	.	.	.	+	.	.	+	.	r	+	III
Сопутствующие виды												
<i>Padus avium</i> j	r	.	.	.	r	.	.	+	.	.	.	II
<i>Tilia cordata</i>	.	1	.	2	.	.	2	II
<i>Corylus avellana</i>	.	.	1	2	.	.	.	I
<i>Populus tremula</i> j	.	.	.	+	.	.	+	I
<i>Symphytum uplandicum</i>	.	.	.	1	.	.	1	I
<i>Geum urbanum</i>	r	.	.	r	.	I

Единично встречены: 1. *Rosa glauca* (r), *Equisetum sylvaticum* (r). 2. *Acer negundo* (2), *Malus domestica* (1), *Leonurus quinquelobatus* (+), *Dactylis glomerata* (r). 3. *Impatiens noli-tangere* (+), *Milium effusum* (r). 4. *Acer platanoides* (1), *Salix caprea* (r). 6. *Stellaria holostea* (r). 8. *Amelanchier spicata* (r), *Artemisia vulgaris* (r), *Lapsana communis* (r), *Fraxinus excelsior* j (r), *Sorbus aucuparia* j (r), *Viburnum opulus* j (r). 9. *Elytrigia repens* (+), *Rubus caesius* (+). 10. *Tanacetum vulgare* (r). 11. *Impatiens parviflora* (+).

Примечание: j – ювенильное растение.

Пункты описаний: 1. Унечский р-н, д. Шулаковка, 26.07.11, Автор: Елисеенко Е.П. 2. Севский р-н, д. Борисово, 02.07.11, Автор: Елисеенко Е.П. 3. Почепский р-н, п. Красный Рог, 04.07.11, Автор: Елисеенко Е.П. 4. Жуковский р-н, с. Овстуг, 13.07.11, Автор: Елисеенко Е.П. 5. Суражский р-н, с. Ляличи, 26.07.11, Автор: Панасенко Н.Н. 6. Навлинский р-н, д. Мостки, долинный склон р. Ревна, 21.06.10, Автор: Панасенко Н.Н. 7. Дубровский р-н, д. Трёхбратское, 13.07.11, Автор Елисеенко Е.П. 8. Унечский р-н, д. Шулаковка, у дамбы, 26.07.11, Автор: Панасенко Н.Н. 9. Климовский р-н, д. Лакомая Буда, парк, 27.07.11, Автор: Панасенко Н.Н. 10. Суражский р-н, окраина д. Душатин, территория старого парка, 26.07.11, Автор: Панасенко Н.Н. 11. Климовский р-н, д. Фоевичи, у пруда, 27.07.11, Автор: Панасенко Н.Н.

Синтаксономическое положение.
Дериватное сообщество *Spiraea alba*
класса *Galio-Urticetea*.

Выводы

Сообщества *Solidago gigantea*, *Asclepias syriaca*, *Aster* × *salignus*, *Sorbaria sorbifolia*, *Spiraea alba* сформированы высокорослыми видами, которые существенно изменяют

исходную фитосреду, формируя плотносомкнутые монодоминантные сообщества, флористический состав которых непостоянен и зависит от типа исходного сообщества в которое произошло внедрение. Инвазионные растения вытесняют виды исходных сообществ в результате затенения и высокой плотности надземных и подземных побегов.

Литература

- Босек П.З. Растения Брянской области (Справочное пособие). Брянск: Приокское книжное издательство, 1975. 464 с.
- Булохов А.Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская области). Брянск: Изд. БГУ, 2001. 296 с.
- Булохов А.Д., Величкин Э.М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская области). Брянск: Изд. БГПУ, 1998. 380 с.
- Булохов А.Д., Клюев Ю.А., Панасенко Н.Н. Сообщества неофитов в Брянской области // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 5. С. 606–621.
- Булохов А.Д., Харин А.В. Растительный покров Брянска и его пригородной зоны Брянск: РИО БГУ, 2008. 310 с.
- Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области / Н.М. Решетникова, С.Р. Майоров, А.К. Скворцов, А.В. Крылов, Н.В. Воронкина, М.И. Попченко, А.А. Шмытов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 548 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 600 с.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Наумова Л.Г. Синантропные растительные сообщества: модели организации и особенности классификации // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 6. С. 435–443.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Черных книг // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
- Панасенко Н.Н. Флористические находки в Брянской области в 2009–2010 гг. // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Брянск: Курсив, 2010. Вып. 5. С. 62–66.
- Панасенко Н.Н. Активность некоторых инвазийных видов на территории Брянской области // Изучение и охрана флоры Средней России: Материалы VII науч. совещ. по флоре Средней России (Курск, 29–30 января 2011) / Под ред. В.С. Новикова, С.Р. Майорова, А.В. Щербакова. М.: Изд. Ботанического сада МГУ, 2011. С. 108–111.
- Панасенко Н.Н., Шумик А.Н. *Amelanchier spicata* в лесных сообществах Брянской области // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всероссийской научной конференции (г. Пущино, 27 января – 1 февраля 2008 г.). Йошкар-Ола; Пущино: Изд. Марийского госун-та, 2008. С. 186–187.
- Харитонцев Б.С. Флора левобережья реки Десны в пределах Брянской области: Дис. канд. биол. наук. М., 1986. 329 с.
- Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России) / Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. М., 2009. 494 с.
- Чичев А.В. Адвентивная флора железных дорог Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3Aufl. Wien-New York: Springer Verlag, 1964. 865 s.
- Kornas J. Remarks in analysis of a synanthropic flora // Acta bot. Slov. Ser. A. 1978. S. 385–394.
- Kopečky K., Hejný J. K fytoocenologickému hodnocení a rozšíření antropogenních porostů s *Anthriscus nitida* (Wahl.) Haszlinzsky v Orlických horách // Preslia. 1974. P. 57–63.
- Kopečky K., Hejný S. Die Anwendung einer deduktiven Methode syntaxonomischer Klassifikation bei der

- Bearbeitung der straßenbegleitenden Pflanzengesellschaften Nordostböhmens // *Vegetatio*. 1978. V. 36. № 1. S. 43–51.
- Mucina L. Conspectus of Classes of European Vegetation // *Folia Geobot. Phytotax.* 1997. № 32. P. 117–172.
- Panasenko N.N. Invasive plants in Bryansk region // *Invasion of alien species in Holartic. The III International Symposium.* Borok – 3. October 5th–9th 2010, Borok – Myshkin, Yaroslavl District, Russia. Yaroslavl: Print-House Publ. Co, 2010. S. 76.
- Weber H.E., Moravec J., Theourillat D.-P. International Code of Phytosociological nomenclature. 3rd additional // *Journal of Vegetation Science*. 2000. Vol. 11. № 5. P. 739–768.

COMMUNITIES OF NEOPHYTES IN BRYANSK REGION

© 2012 Panasenko N.N., Ivenkova I.M., Eliseenko E.P.

I.G. Petrovsky Bryansk State University,
Bryansk 241036, e-mail panasenkobot@yandex.ru

On the basis of the deductive approach 5 derivative communities formed by adventive species *Solidago gigantea*, *Asclepias syriaca*, *Aster* × *salignus*, *Sorbaria sorbifolia*, and *Spiraea alba* are established. The ecological and floristic characteristics of communities are given.

Keywords: adventive plants, invasion, deductive approach, floristic classification, derivative community, Bryansk Region.

ВСЕЛЕНИЕ СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОГО ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *RANGIA* *CUNEATA* (G.V. SOWERBY I, 1831) (BIVALVIA: MASTRIDAE) В ВИСЛИНСКИЙ ЗАЛИВ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2012 Рудинская Л.В., Гусев А.А.

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
Калининград 236022, andgus@rambler.ru

Поступила в редакцию 09.08.2011

Североамериканский солоноватоводный двустворчатый моллюск *Rangia cuneata* (G.V. Sowerby I, 1831) впервые был зарегистрирован в Вислинском заливе Балтийского моря в сентябре 2010 г. Основываясь на особенностях его биологии, можно предположить, что вселение этого вида произошло как минимум на 2–3 года раньше, в 2007–2008 гг. В 2010–2011 гг. *R. cuneata* уже колонизировала и заселила достаточно обширную площадь залива. Максимальная численность ее популяций (до 4040 экз./м²) была отмечена в районах, прилегающих к Калининградскому морскому каналу. Наиболее вероятно проникновение *R. cuneata* в Вислинский залив связано с балластными водами судов, в том числе дноуглубительных, пришедших из районов, где этот моллюск уже натурализовался. В связи с угрозой новых серьезных трансформаций в экосистеме Вислинского залива вследствие натурализации *R. cuneata* рекомендуется усилить мониторинг донных экосистем залива.

Ключевые слова: *Rangia cuneata*, Bivalvia, вселение, распределение, Вислинский залив, Балтийское море.

Введение

Интенсивная деятельность человека способствует успешному расселению и натурализации многих видов гидробионтов в новых местообитаниях с подходящими условиями среды (в том числе и в прибрежных водах). Следствием такого расселения в некоторых случаях оказываются заметные изменения систем-реципиентов инвазий [Биологические инвазии..., 2004]. Балтийское море не исключение. За последние 30 лет в его бассейне обнаружено 36 видов-вселенцев, из которых 22 натурализовались [Baltic Sea Alien Species Database, 2007]. Пример инвазии, вызвавшей разноплановые изменения в экосистемах Балтийского моря – инвазия североамериканского многощетинкового червя *Marenzelleria*

neglecta Sikorski and Bick, 2004. В середине 1980-х гг. он проник в Балтийское море с балластными водами и успешно в нем освоился [Bick, Burckhardt, 1989; Gusev, Starikova, 2005; Warzocha et al., 2005; Kotta et al., 2006; Максимов, 2010; и др.]. В 1988 г. на фоне увеличения солености воды произошло вселение *M. neglecta* и в Вислинский залив. Экспансия этого вида изменила сложившуюся здесь структуру донного сообщества. В частности, произошло вытеснение пресноводных аборигенных видов с большей части акватории водоема, что привело к временной смене доминирующего пресноводного вида *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) – на солоноватоводный – *M. neglecta* [Rudinskaya, 1999; Рудинская, 2000].

Обнаружение в Вислинском заливе североамериканского моллюска *Rangia cuneata* – новый этап инвазии, который может послужить спусковым крючком очередных серьезных трансформаций бентоса этого водоема. Поэтому задачами данной работы были – оценить динамику пространственного распределения численности, и размерную структуру популяции *R. cuneata* в заливе, описать возможные пути проникновения, проанализировать условия среды обитания в естественном ареале *R. cuneata* в сравнении с условиями Вислинского залива.

Материал и методы

Район исследований. Вислинский (Калининградский) залив расположен в юго-восточной части Балтийского моря (рис. 1). Он отделен от Гданьского залива Вислинской косой и соединен с Балтийским морем узким судоходным проливом шириной 400 м и глубиной 10–12 м. Площадь залива составляет 838 км², из них 472.5 км² – акватория Российской Федерации. Объем

котловины залива – 2.3 км³. Суммарный годовой сток из залива в море в среднем равен 20.5 км³, суммарный годовой приток – 17.0 км³, что составляет 88.5% общего водного баланса. Средняя глубина 3.1 м, максимальная – 5.2 м. Соленость воды в течение года колеблется от 0.1 до 8‰, в среднем – 3.7‰ [Силич, 1971; Беренбейм, 1992]. Среднемесячная температура поверхностного слоя воды изменяется от 0.2°C в феврале до 21.2°C в июле. Прозрачность воды низкая, 0.5–0.7 м; это обусловлено высокой ее мутностью, что определяется с одной стороны естественными причинами (мелководность, волнение, речной сток и т.д.), а с другой – интенсивным антропогенным воздействием [Сенин и др., 2004]. Содержание взвешенного вещества, неравномерно распределенного в заливе, в 10 раз выше, чем в Балтийском море [Чечко, 2002]. Содержание кислорода не опускается ниже 9.8 мг/л в летние месяцы [Сенин и др., 2004]. Грунты в основном илистые и илисто-песчаные [Chechko, Blazhchishin 2002].

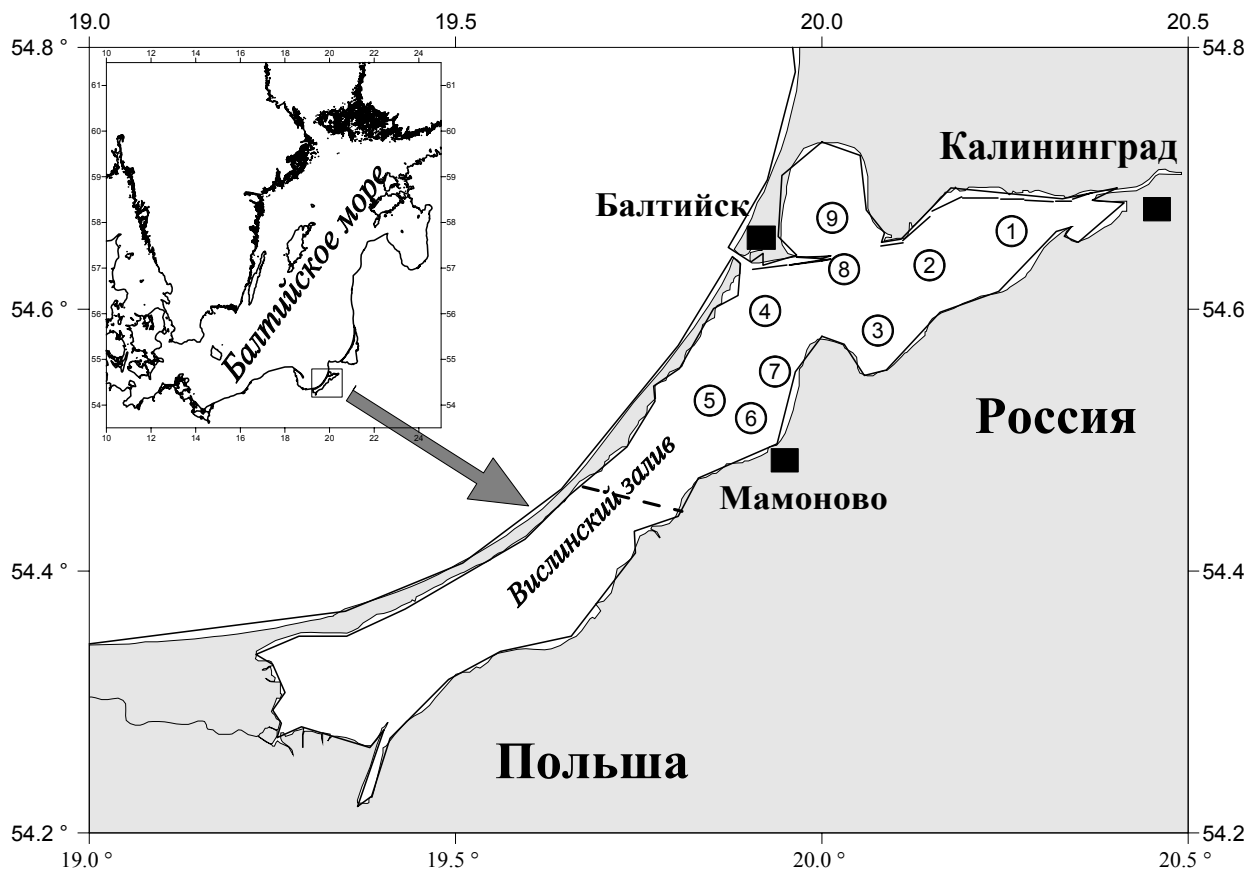


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб в Вислинском заливе.

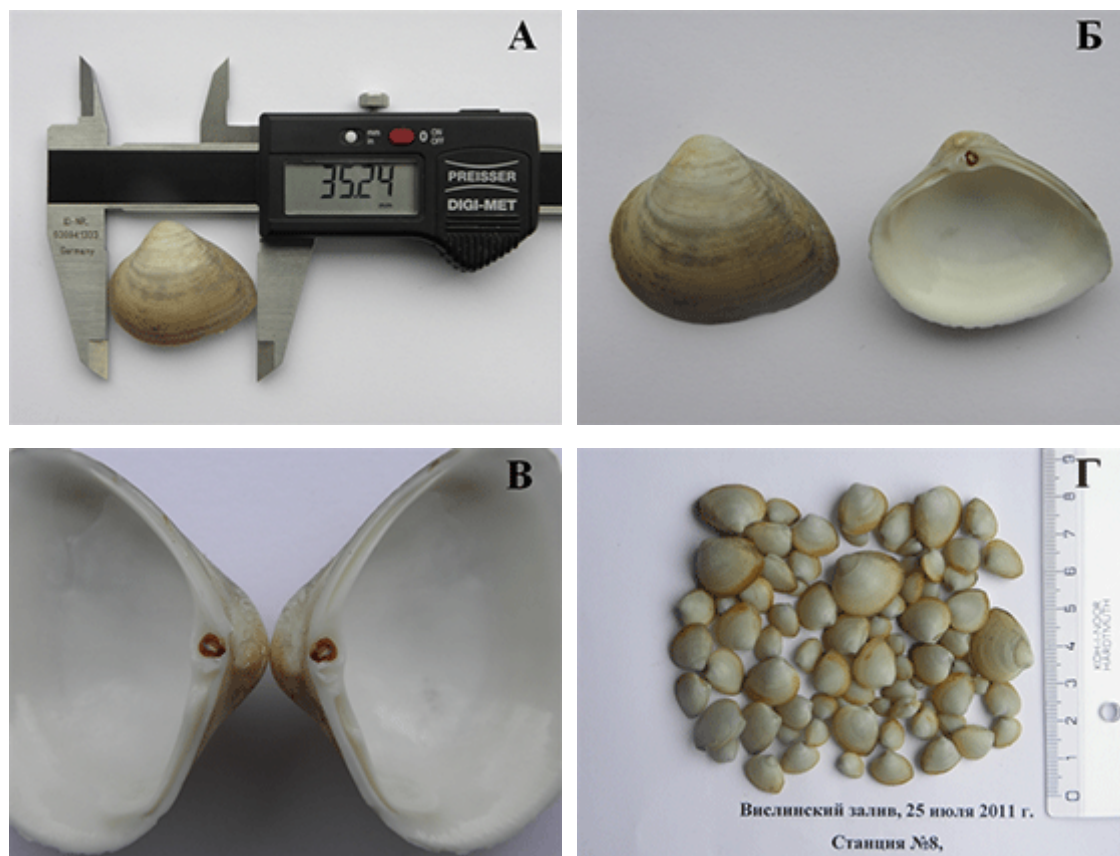


Рис. 2. *Rangia cuneata* из Вислинского залива: А – максимальная длина раковины в мм, Б – вид створок сбоку и изнутри, В – замок раковины и внутренний лигамент, Г – моллюски, выловленные 25 июля 2011 г. на станции № 8.

Сбор и анализ материалов.

Материалом для данного исследования послужили пробы макрозообентоса, собранные в открытой части Вислинского залива в рамках комплексного мониторинга, проводимого ежегодно по стандартной сетке станций (рис. 1). Пробы отбирали дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м². Предположительная глубина проникновения дночерпателя в грунт была до 10–15 см. Собранные пробы промывали через сито с размером ячеек 0.5 мм, прижизненно разбирали на борту судна и фиксировали 4%-м раствором формалина [Салазкин и др., 1983; Руководство..., 1983]. Моллюсков подсчитывали и индивидуально измеряли длину раковины (рис. 2А).

Идентификация. Определение *R. cuneata* было связано с рядом трудностей, так как осенью 2010 г. были пойманы молодые особи с плохо развитыми таксономическими призна-

ками. Например, недостаточно массивная раковина, особенности изгиба макушки, которая повернута вовнутрь и смещена в переднюю часть раковины. Недоразвитый мощный внутренний лигамент у взрослых особей характерного каштаново-коричневого цвета (рис. 2Б, 2В). Рисунок мантийного синуса и поперечная исчерченность латеральных зубов носили признаки онтогенетической изменчивости. По наклону и расположению макушек раковины было очевидно, что эти моллюски отличаются от обычных для Вислинского залива двустворчатых моллюсков (*Macoma balthica* (Linnaeus, 1758), *Cerastoderma glaucum* (Poiret, 1789) и *Mya arenaria* Linnaeus, 1758). Поэтому мы предположили, что нами обнаружен новый вид двустворчатых моллюсков, ранее не встречавшийся в Вислинском заливе и Балтийском море. Первые собранные особи были похожи на прибрежных атлантических

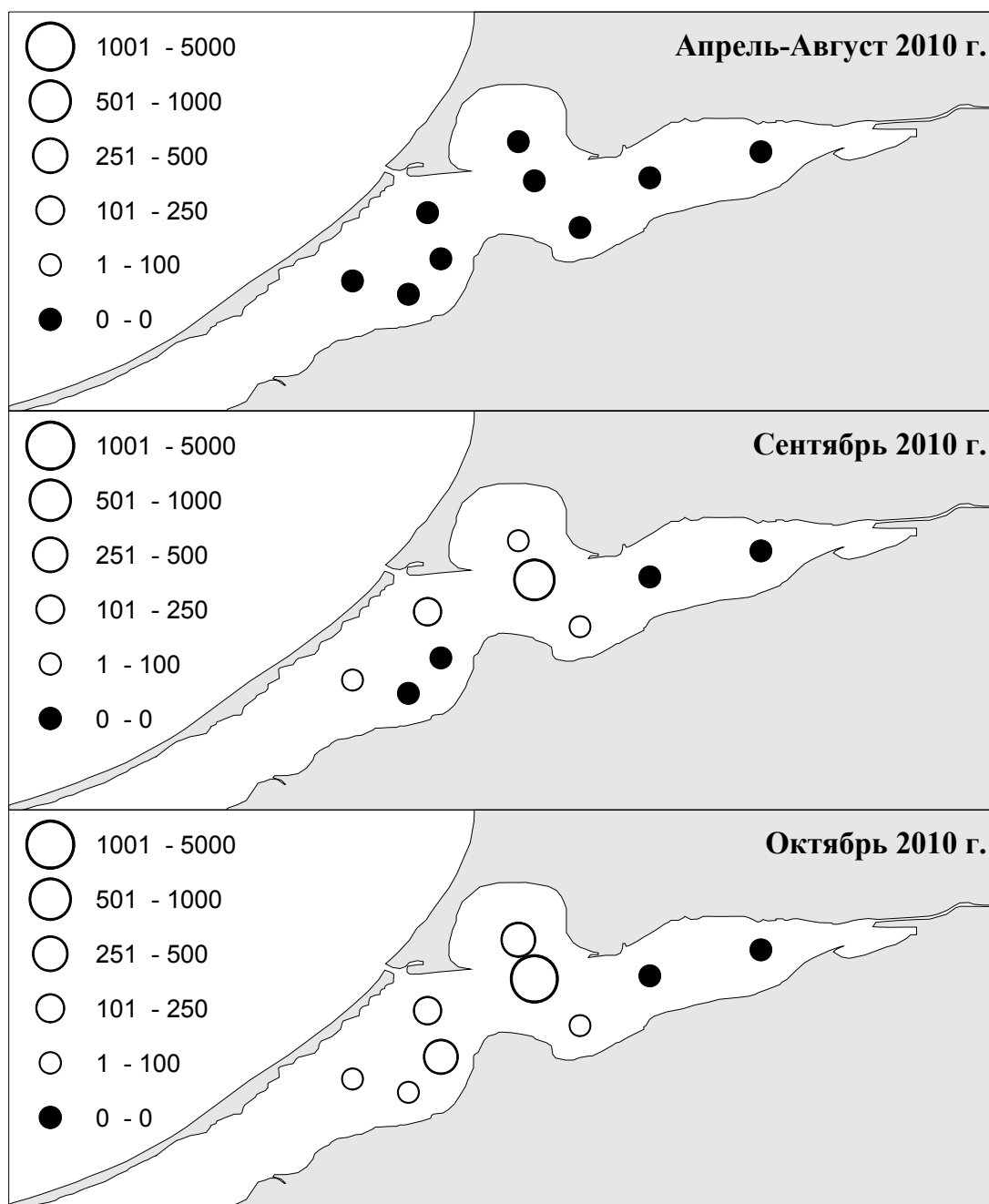


Рис. 3. Распределение *Rangia cuneata* в Вислинском заливе в 2010 г.

моллюсков рода *Spisula* (Gray, 1837), но представители этого рода не встречаются в солоноватых водах. Крупные экземпляры (34.1 и 35.2 мм), собранные в июне 2011 г., уже имели достаточно прочные раковины с типично изогнутой макушкой и четким мантийным синусом. Обе эти характеристики отсутствуют у рода *Spisula*. Поэтому эти моллюски были отнесены к семейству Mactridae, но это были не европейские представители данного семейства. С аналогичными проблемами столкнулись наши

западноевропейские коллеги при первой регистрации *R. cuneata* в европейских водах. Точная идентификация *R. cuneata* выполнена нами по ключу, разработанному для современных европейских представителей семейства Mactridae [Verween et al., 2006].

Результаты

Динамика регистраций и количественных показателей *R. cuneata*. В сентябре 2010 г. в Вислинском заливе сразу на пяти станциях в центральной части водоема (рис. 3) впервые был

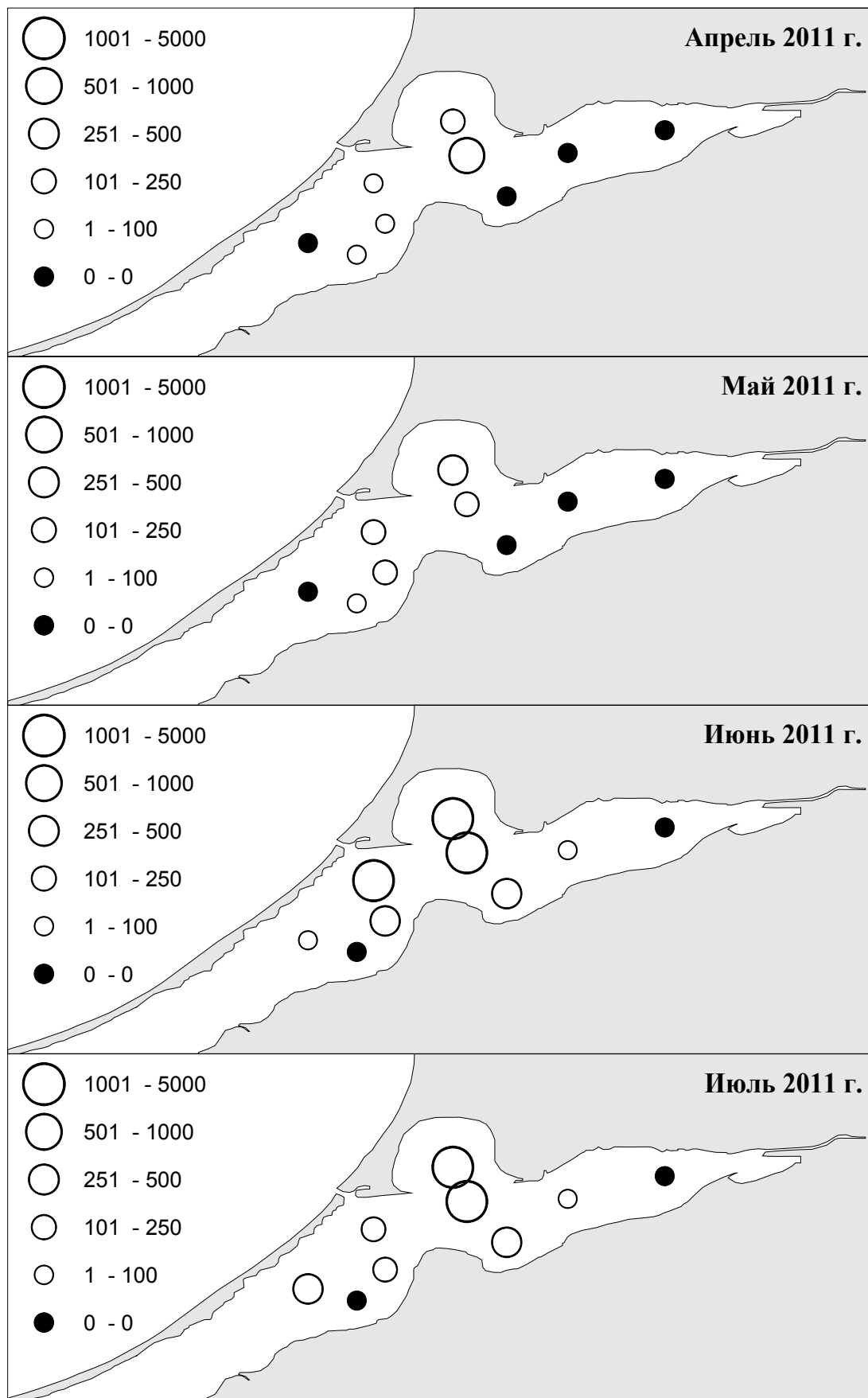


Рис. 4. Распределение *Rangia cuneata* в Вислинском заливе в 2011 г.

обнаружен двустворчатый моллюск *Rangia cuneata*. Его численность

варьировала от 80 до 920 экз./м² (станция № 8), в среднем – 144 экз./м².

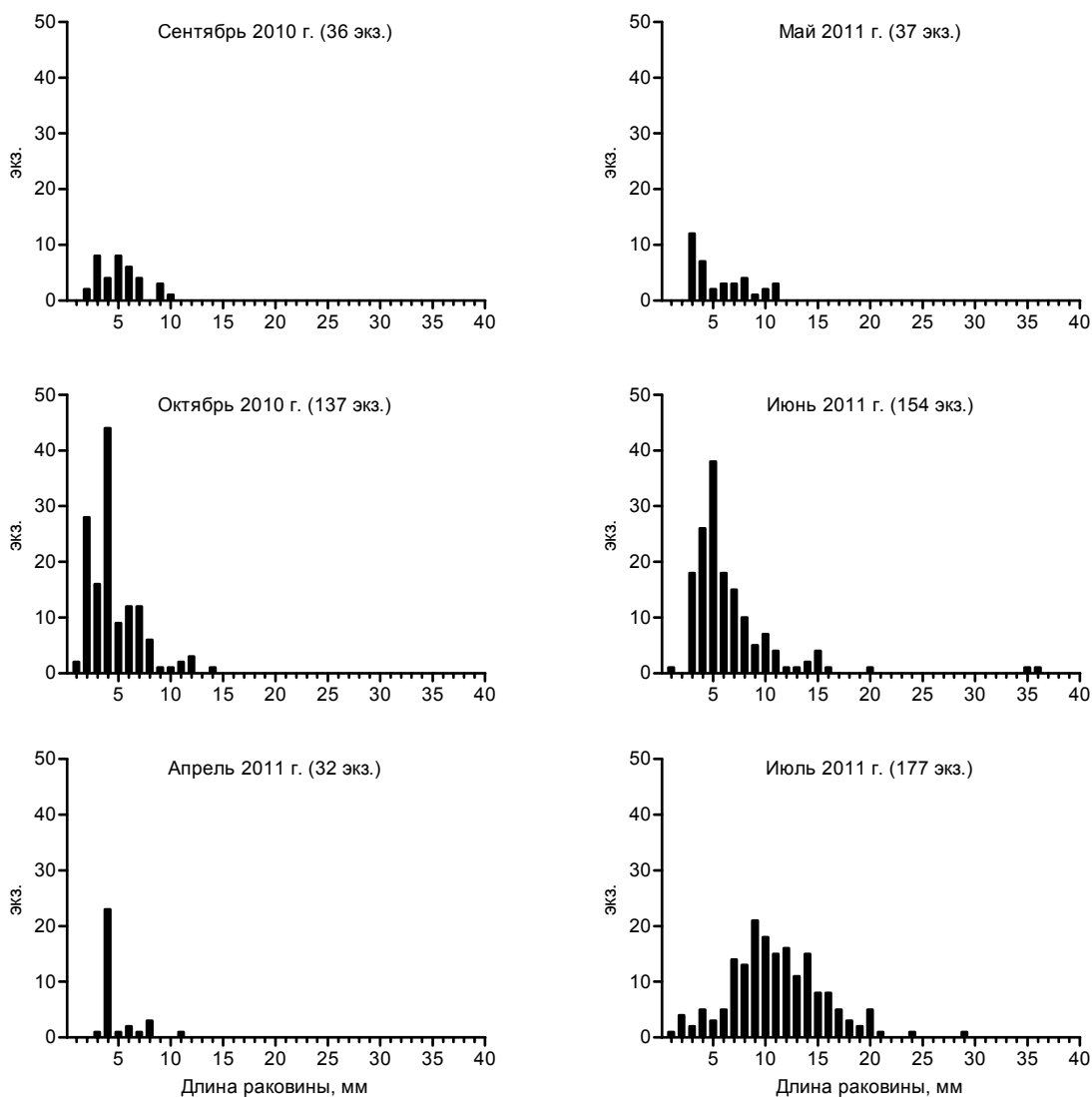


Рис. 5. Размерный состав поселений *Rangia cuneata* в Вислинском заливе в 2010–2011 гг.

В октябре *R. cuneata* расширила свой ареал на юг залива. Она была встречена уже на семи станциях, средняя численность составила 552 экз./м², а максимальная (также на станции № 8) достигла рекордного значения численности за весь период наблюдения – 4040 экз./м². Весной 2011 г., по сравнению с осенними наблюдениями предыдущего года, площадь, на которой была отмечена *R. cuneata*, сократилась (рис. 4). Средняя численность в апреле была 119 экз./м², в мае – 94 экз./м². В июне моллюски восстановили свой ареал в прежних границах, и были обнаружены западнее (станция № 2). Средняя численность по заливу рангии в июне и июле составила 684 и 691

экз./м², соответственно. Однако в июне максимальная численность зафиксирована на станции № 9 – 2960 экз./м², на станции № 8 она была равна 1120 экз./м². В июле максимальная численность снова была зарегистрирована на станции № 8 – 3120 экз./м², а на станции № 9 она составила 2080 экз./м².

Размерная структура *R. cuneata*. В сентябре 2010 г. моллюски были представлены особями с длиной раковины 2–10 мм, в октябре 2010 г. – 1–14 мм, модальный размер раковины составил 2–4 мм (рис. 5). После зимовки в апреле и мае 2011 г. длина раковины моллюсков варьировала в пределах 3–11 мм, модальный размер раковины

в апреле был 4 мм, в мае – 3–4 мм. В июне 2011 г. *R. cuneata* имела длину раковины 1–16 мм, и были обнаружены единичные особи 19.3, 34.1 и 35.2 мм. В июле 2011 г. размерный ряд увеличился до 21 мм (единично были встречены моллюски 24.0 и 28.4 мм). В июне 2011 г. моду формировали моллюски с длиной раковины 4–5 мм, а в июле – уже 9–10 мм.

Обсуждение

Рост и возраст. *Rangia cuneata* – североамериканский солоноватоводный двустворчатый моллюск. В Вислинском заливе с сентября 2010 г. по май 2011 г. встречались особи только первого года жизни с длиной раковины 1–14 мм. В июне и июле 2011 г. обнаружены особи с длиной раковины более 20 мм, и их возраст приблизительно соответствовал 2–4 году жизни. В водах, омывающих Северную Америку, моллюск достигает длины 60–94 мм и обладает высокой скоростью роста, достигающей 15–20 мм в первый год жизни [Fairbanks, 1963; Wolfe, Petteway, 1968; Hoese, 1973; LaSalle, de la Cruz, 1985]. В европейских водах максимальная зарегистрированная длина раковины – 40 мм [Verween et al., 2006]. Судя по форме гистограмм размерного состава поселений (рис. 5), первое годовое кольцо у особей, осевших в сентябре-октябре 2010 г., закладывалось при длине раковины 3–11 мм. В Вислинском заливе, также как и в водах Северной Америки, *R. cuneata* растет довольно быстро и может достигать примерно 10 мм и более в год. В водах Северной Америки максимальный возраст *R. cuneata* составляет 12 лет [Wolfe, Petteway, 1968], а в европейских водах – 6 лет [Kerckhof et al., 2007]. У побережья Луизианы *R. cuneata* созревают при длине раковины 24 мм и более [Fairbanks, 1963], у побережья Вирджинии – при 14 мм [Cain, 1972], что соответствует возрасту 2–3 года [Fairbanks, 1963; Wolfe, Petteway, 1968; Cain, 1972].

Размножение и половая структура. В Вислинском заливе было отмечено две массовые вспышки появления молоди рангии в сентябре-октябре 2010 г. и в июне-июле 2010 г. (рис. 5). У побережья Луизианы в США *R. cuneata* размножается в марте-мае и с конца лета по ноябрь [Fairbanks, 1963], у побережья Мексики в феврале-июне и сентябре-ноябре [Rogers, Garsia-Cubas, 1981]. При благоприятных условиях размножение может продолжаться в течение всего года. Кэйн обнаружено, что гаметогенез у *R. cuneata* начинается, когда температура воды достигает 15°C и выше [Cain, 1975], а соленость находится в диапазоне от 0‰ до 15‰ [Hopkins, 1970]. Можно предположить, что размножение *R. cuneata* в Вислинском заливе начинается в конце мая, когда средняя температура воды достигает 15°C и, вероятно, продолжается до октября [Сенин и др., 2004]. Соотношение полов обычно 1:1 [Fairbanks, 1963; Rogers, Garsia-Cubas, 1981], но бывает, что самки преобладают [Cain, 1972]. У *R. cuneata* отмечены также гермафродитные особи, которые могут составлять в популяции 0.1–2.1% [Olsen, 1976b; Rogers, Garsia-Cubas, 1981]. Данные о плодовитости *R. cuneata* в доступной литературе не найдены.

Характеристика среды обитания. Наиболее благоприятные условия для *R. cuneata* – сочетание низкой солености, высокой мутности и мягкого субстрата из песка, ила и растительности [Tarver, 1972]. Моллюски живут при солености 0–18‰. Наибольшая численность и число размерных классов моллюсков наблюдаются при еще более низкой солености 0–2‰ [Hoese, 1973; и др.]. Низкая температура воды зимой отрицательно влияет на выживание *R. cuneata* [Gallagher, Wells, 1969]. Особи данного вида малоподвижны [Fairbanks, 1963], но способны к вертикальному перемещению в толще грунта [Sikora et al., 1981]. В доступной литературе отсутствуют сведения о вертикальном распределении *R. cuneata*

в донных осадках. Возможно, сокращение площади обнаружения моллюсков весной 2011 г. было связано как с суровой зимой текущего года, так и с тем, что они могли глубоко закопаться в толщу грунта для зимовки и весной не облавливались применяемой моделью дночерпателя. Моллюски способны переносить условия дефицита кислорода, но крайне плохо переносят осушение [Chen, Awapara, 1969; Olsen, 1976b]. Взрослые особи предпочитают мягкие субстраты на глубине менее 6 м [Fairbanks, 1963; Tarver, 1972; Hoese, 1973; Cain, 1975; Jordan, Sutton, 1984]. Все перечисленное выше объясняет, почему в Вислинском заливе *R. cuneata* нашла подходящие условия среды (см. район исследований) для выживания и успешной натурализации. Быстрому распространению моллюсков вглубь залива способствовала относительно высокая динамика вод [Силич, 1971, Беренбейм, 1992; Чечко, 2002; Chechko, Blazhchishin, 2002; Сенин и др., 2004].

Эмбрионы более уязвимы, они не развиваются в пресноводных условиях. Оптимальные условия для развития – температура 18–29°C и соленость 6–10‰. Личинки способны жить при температуре 8–32°C и солености воды 2–20‰ [Cain, 1973]. Выживание личинок снижается при следующих сочетаниях этих двух факторов: низкой солености и высокой температуре или высокой солености и низкой температуре [Cain, 1973]. Личинки предпочитают твердые субстраты, но это не является необходимым условием для оседания и метаморфоза [Sundberg, Kennedy, 1992].

Питание. По типу питания *R. cuneata* относится к безвыборочным фильтраторам. Они потребляют большое количество детрита и фитопланктона [Darnell, 1958]. Дарнелл [Darnell, 1958] отметил, что ее пищевой комок содержал 70% детрита, 10% песка, 17% водорослей (вероятно из рода *Anabaena* Bory de Saint-Vincent ex Bornet & Flahault, 1886 или *Microcystis*

Lammermann, 1907), а также диатомовые водоросли, фораминиферы и остатки сосудистых растений. Олсен [Olsen, 1976a] обнаружил 48 видов фитопланктона в содержимом желудка *R. cuneata*, при этом пищевой комок состоял на 46–81% из детрита. Тенор с соавторами [Tenore et al., 1968] предполагают, что рангия может заглатывать органический материал непосредственно из осадка, или потребляя бактерий. Таким образом, рангия является важным экологическим звеном в эстуарных пищевых цепях.

Качественный состав зообентоса открытой части Вислинского залива беден. Его заселяют эвригалинные морские и пресноводные, а также солоноватоводные виды, приспособившиеся к изменчивому режиму солености. Доминирует в заливе *Chironomus plumosus*. Зообентос открытой части представлен, в основном, четырьмя крупными таксонами: хирономиды, олигохеты, полихеты и моллюски, вследствие чего донные сообщества состоят из небольшого числа видов. Ведущее положение по типу питания в открытой части залива принадлежит детритофагам – 78%, затем идут грунтоеды – 14%, фитофаги – 5%, фильтраторы – 2% и около 1% хищников [Рудинская, неопубликованные данные].

Мы полагаем, что отсутствие конкурентов за пищу на большей части акватории Вислинского залива и низкий соленостный порог развития личинок дает возможность *R. cuneata* колонизировать большие площади залива по сравнению с другими двустворчатыми моллюсками морского (*Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) и *Mya arenaria* (Linnaeus, 1758)), солоноватоводного (*Cerastoderma glaucum* (Poiret, 1789)) и пресноводного происхождения (*Pisidium amnicum* (O.F. Müller, 1774) и *Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758)).

Распространение и динамика инвазии. В настоящее время считается,

что исторический ареал *R. cuneata* – Мексиканский залив. В конце 1960-х гг. она была интродуцирована с балластными водами в Северо-Западную Атлантику, где обитает преимущественно в эстуариях и устьях рек. В августе 2005 г. *R. cuneata* была впервые обнаружена в порту г. Антверпен [Verween et al., 2006]. Предполагается, что она проникла сюда раньше, приблизительно в 2000 г. [Kerckhof et al., 2007]. В июне 2008 г. *R. cuneata* была обнаружена в каналах г. Амстердам [Melchers, Moolenbeek, 2008]. В сентябре 2010 г. зафиксировано ее массовое появление в Вислинском заливе Балтийского моря, где наиболее плотные поселения *R. cuneata* создала на станциях №№ 8 и 9 (рис. 3, 4). Основываясь на особенностях биологии *R. cuneata*, можно предположить, что ее вселение в залив произошло как минимум на 2–3 года ранее, ориентировочно в 2007–2008 гг. Можно ожидать, что после достижения поколением 2010 г. 2-х лет (возраст полового созревания моллюсков), рангия создаст поселения высокой плотности в освоенных районах, а также займет новые места обитания. Наиболее вероятный путь проникновения *R. cuneata* в Вислинский залив связан как с балластными водами судов, так и с работой дноуглубительных судов в Калининградском морском канале, пришедших из акватории Северного моря, где эти моллюски уже натурализовались (в 2008 г. в Калининградском морском канале начали работать дноуглубительные суда под флагом Нидерландов) [Verween et al., 2006; Melchers, Moolenbeek, 2008]. В пользу второго мнения говорит тот факт, что на одной из наиболее пресноводных станций № 2 находили только крупных особей моллюсков с длиной раковины 28.4 и 35.2 мм, соответственно, а численность рангии была здесь минимальной – 40 экз./м².

Остается открытым вопрос о наличии этих моллюсков в Балтийском море, но поскольку наибольшая

численность *R. cuneata* в Вислинском заливе отмечена в районе Калининградского морского канала, велика вероятность того, что рангия в Балтийское море уже проникла.

Экологическая роль. Слабая способность вида к конкуренции и активное выедание хищниками – причина ее малочисленности в условиях повышенной солености в естественном ареале [Cooper, 1981]. Калорийность обеззоленной массы мягких тканей тела рангии составляет 3.5–5.2 ккал/г [Lane, 1986], поэтому она является важным пищевым объектом эстуарных экосистем. *R. cuneata* питаются рыбы, крабы, брюхоногие моллюски, утки и гребневики [LaSalle, de la Cruz, 1985]. Поскольку моллюски ведут малоподвижный образ жизни, их раковины могут служить твердым субстратом для эпифауны [Hoese, 1973].

В гонадах *R. cuneata* могут паразитировать личинки трематод семейства Fellodistomatidae [Fairbanks, 1963], которые возможно вызывают кастрацию моллюсков [Wardle, 1983]. На поверхности жабр и внутри гонад обитают инфузории *Ancistrum mytili* (Quennerstedt, 1867), а на эпителии ноги и прилегающих частях тела – инфузория *Peniculistoma mytili* (De Morgan, 1925) Jankowski, 1964, паразиты *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 [Гаевская, 2006]. Поэтому существует угроза при натурализации рангии в водоемах-донорах привнесения новых паразитов с непредсказуемыми последствиями для аборигенных видов.

Хозяйственное значение. Захороненные танатоценозы *R. cuneata* используют для производства дорожно-строительных материалов, производства химикатов, сельскохозяйственной извести, в качестве источника карбоната кальция и добавок в корм для птицы и скота [Tarver, Dugas, 1973; Swingle, Bland, 1974; Arndt, 1976]. В США и Мексике потребляют *R. cuneata* в пищу и производят из нее консервы [Woodburn, 1962; Pfitzenmeyer, Drobeck, 1964; Wass, Haven, 1970], а также

применяют как наживку для ловли синих крабов [Godcharles, Jaap, 1973].

Заключение

Инвазия *R. cuneata* и ее быстрое распространение в Вислинском заливе делает необходимым дальнейшие исследования экологии этого вида, так как не исключено, что *R. cuneata* в течение ближайших нескольких лет может заселить весь залив и выйти в прибрежные районы Балтийского моря. Предсказать точные последствия от вселения *R. cuneata* в Вислинский залив невозможно, но можно предположить, что положительными эффектами от вселения *R. cuneata* будут: увеличение биофильтрации воды, что окажет влияние на самоочищение водоема, и повышение, прежде всего, за счет молодежи моллюска, кормовой базы бентосоядных рыб и водоплавающих птиц. С другой стороны, вызванное этим моллюском изменение среды обитания может привести к смене доминирующего таксона, изменению трофической структуры зообентоса, и в будущем – к преобладанию пастбищной пищевой цепи над детритной в экосистеме Вислинского залива. Его появление может инициировать появление новых болезней и паразитов и, вероятно, засорение водозаборов.

Благодарности

Авторы искренне благодарны Р.Н. Буруковскому и Е.Н. Науменко за консультации и ценные замечания при написании статьи. Выражаем особую признательность рецензентам, чьи замечания помогли улучшить данную рукопись.

Литература

- Беренбейм Д.Я. Гидрометеорологическое описание Вислинского залива // В кн.: Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря. Калининград, 1992. С. 10–14.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). I. Простейшие (Protozoa). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. 101 с.
- Максимов А.А. Крупномасштабная инвазия *Marenzelleria* spp. (Polychaeta, Spionidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 4. С. 19–31.
- Рудинская Л.В. Динамика биомассы и численности *Marenzelleria viridis* и ее влияние на структуру бентосного сообщества Вислинского залива // В сб.: Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. С. 193–202.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеозат, 1983. 239 с.
- Салазкин А.А., Алимов А.Ф., Финогенова Н.П., Винберг Г.Г. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах // Зообентос и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1983. 51 с.
- Сенин Ю.М., Смыслов В.А., Хлопников М.М. Общая характеристика Вислинского залива // В кн.: Закономерности гидробиологического режима водоемов различного типа / Под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой. М.: Научный мир, 2004. С. 17–18.
- Силич М.В. Водный баланс // В кн.: Гидрометеорологический режим Вислинского залива. Л.: Наука, 1971. С. 143–164.
- Чечко В.А. Анализ пространственно-временной изменчивости взвешенного вещества Калининградского залива Балтийского моря // Водные ресурсы. 2002. Т. 29. № 4. С. 425–432.

- Arndt R.H. The shell dredging industry of the gulf coast region // Shell dredging and its influence on gulf coast environments / Ed. A. Bouma. Hudson, Texas: Gulf Publishing Co., 1976. P. 13–48.
- Baltic Sea Alien Species Database / Eds. S. Olenin, D. Daunys, E. Leppäkoski, A. Zaiko. 2007. // <http://www.corpi.ku.lt/nemo/>. Проверено 21.07.2011.
- Bick A., Burckhardt R. Erstnachweis von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) für den Ostseeraum, mit einem Bestimmungsschlüssel der Spioniden der Ostsee // Mitt. Zool. Mus. Berl. 1989. Bd. 65. N. 2. S. 237–247.
- Cain T.D. The reproductive cycle and larval tolerances of *Rangia cuneata* in the James River, Virginia // Ph. D. Dissertation. University of Virginia. Charlottesville. 1972. 250 p.
- Cain T.D. The combined effects of temperature and salinity on embryos and larvae of the *Rangia cuneata* // Marine Biology. 1973. V. 21. N. 1. P. 1–6.
- Cain T.D. Reproduction and recruitment of the brackish water clam *Rangia cuneata* in the James River, Virginia // Fishery Bulletin. 1975. V. 73. N. 2. P. 412–430.
- Chechko V.A., Blazhchishin A.I. Bottom deposits of the Vistula Lagoon of the Baltic Sea // Baltica. 2002. V. 15. N. 1. P. 13–22.
- Chen C., Awapara J. Effects of oxygen on the endproducts of glycolysis in *Rangia cuneata* // Comp. Biochem. Physiol. 1969. V. 31. P. 395–401.
- Cooper R.B. Salinity tolerance of *Rangia cuneata* (Pelecypoda: Mactridae) in relation to its estuarine environment: a review // Walkerana. 1981. V. 1. N. 1. P. 19–31.
- Darnell R.M. Food habits of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community // Public Institute Marine Science University of Texas. 1958. V. 5. P. 353–416.
- Fairbanks L.D. Biodemographic studies of the clam *Rangia cuneata* Gray // Tulane Studies in Zoology. 1963. V. 10. N. 1. P. 3–47.
- Gallagher J.L., Wells H.W. Northern range extension and winter mortality of *Rangia cuneata* // Nautilus. 1969. V. 83. N. 1. P. 22–25.
- Godcharles M.F., Jaap W.C. Exploratory clam survey of Florida nearshore and estuarine waters with commercial hydraulic dredging gear // Florida Department of Natural Resources, Marine Research Laboratory, Professional Papers Series. 1973. N. 21. 77 p.
- Gusev A., Starikova I. Distribution and abundance of *Marenzelleria neglecta* (Sikorski and Bick, 2004) (Polychaeta, Spionidae) in the Kaliningrad zone of the Baltic Sea in September 2001 and 2002 // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. V. 34. Suppl. 1. P. 163–173.
- Hoese H.D. Abundance of the low salinity clam, *Rangia cuneata*, in southwestern Louisiana // Proceedings of the National Shellfisheries Association. 1973. V. 63. P. 99–106.
- Hopkins S.H. Studies of the brackish water clams of the genus *Rangia* in Texas // Proceedings of the National Shellfisheries Association. 1970. V. 60. P. 5–6.
- Jordan R.A., Sutton C.E. Oligohaline benthic invertebrate communities at two Chesapeake Bay power plants // Estuaries. 1984. V. 7. N. 3. P. 192–202.
- Kerckhof F., Haelters J., Gollasch S. Alien species in the marine and brackish ecosystem: the situation in Belgian waters // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. N. 3. P. 243–257.
- Kotta J., Kotta I., Simm M., Lankov A., Lauringson V., Pollumae A. Ecological consequences of biological invasions: three invertebrate case studies in the north-eastern Baltic Sea // Helgol. Mar. Res. 2006. V. 60. N. 2. P. 106–112.
- Lane J.M. Allometric and biochemical studies on starved and unstarved clams, *Rangia cuneata* (Sowerby, 1883) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1986. V. 95. N. 2. P. 131–143.

- LaSalle M.W., de la Cruz A.A. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Gulf of Mexico): common rangia // US Fish Wildlife Service. Biological Report. 82 (11.31). US Army Corps of Engineers. TR EL-82-4. 1985. 16 p.
- Melchers M., Moolenbeek R.G. *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831), de Amerikaanse Brakwater Strandschelp in het IJ bij Amsterdam // De Kreukel. 2008. V. 44. P. 107
- Olsen L.A. Ingested material in two species of estuarine bivalves: *Rangia cuneata* (Gray) and *Polymesoda caroliniana* (Bosc) // Proceedings of the National Shellfisheries Association. 1976a. V. 66. P. 103–104.
- Olsen L.A. Reproductive cycles of *Polymesoda caroliniana* (Bosc) and *Rangia cuneata* (Gray) with aspects of desiccation in the adults and fertilization and early larval stages in *Polymesoda caroliniana* // Ph. D. Dissertation. Florida State University. Tallahassee. 1976b. 116 p.
- Pfitzenmeyer H.T., Drobeck K.G. The occurrence of the brackish water clam, *Rangia cuneata*, in the Potomac River, Maryland // Chesapeake Science. 1964. V. 5. N. 4. P. 209–215.
- Rogers P., Garsia-Cubas A. Evolution gonadica a nivel histologico de *Rangia cuneata* (Gray, 1831) de la Laguna Pon, Campeche, Mexico (Mollusca: Bivalvia) // Universidad Nacional Autonoma, Mexico. 1981. V. 8. P. 1–20.
- Rudinskaya L.V. Water salinity impact upon bottom invertebrates structure in the Vistula Lagoon // In: Freshwater fish and the herring populations in the coastal lagoons: environment and fisheries. Proceedings of Symposium (6–7 May, 1998). Gdynia: Publ. of the Sea Fisheries Institute, 1999. P. 202–220.
- Sikora W.B., Sikora J.P. Prior A. McK. Environmental effects of hydraulic dredging for clam shells in Lake Pontchartrain, Louisiana // Publ. No. LSU-CEL-81-18. US Army Corps of Engineers, New Orleans District. Contract Rep. No. DACW29-79-C-0099. 1981. 140 p.
- Sundberg K., Kennedy V.S. Growth and development in larval and post-metamorphic *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831) // Journal of Shellfish Research. 1992. V. 11. N. 1. P. 9–12.
- Swingle H.A., Bland O.G. Distribution of the estuarine clam *Rangia cuneata* Gray in coastal waters of Alabama // Alabama Marine Resource Bulletin. 1974. V. 10. P. 9–16.
- Tarver J.W. Occurrence, distribution and density of *Rangia cuneata* in Lake Pontchartrain and Maurepas, Louisiana // Louisiana Wildlife and Fisheries Commission, Technical Bulletin. 1972. N. 1. 8 p.
- Tarver J.W., Dugas R.J. A study of the clam *Rangia cuneata*, in the Lake Pontchartrain and Maurepas, Louisiana // Louisiana Wildlife and Fisheries Commission, Technical Bulletin. 1973. N. 5. 97 p.
- Tenore K.R., Horton D.B., Duke T.W. Effects bottom substrate on the brackish water bivalve *Rangia cuneata* // Chesapeake Science. 1968. V. 9. N. 4. P. 238–266.
- Verween A., Kerckhof F., Vincx M., Degraer S. First European record of the invasive brackish water clam *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Mollusca: Bivalvia) // Aquatic Invasions. 2006. V. 1. N. 4. P. 198–203.
- Wardle W.J. Two new non-ocellate trichocercous cercariae (Digenea: Fellodistomidae) from estuarine bivalve mollusks in Galveston Bay, Texas // Contributions in Marine Science. 1983. V. 26. P. 15–22.
- Warzocha J., Gromisz S., Wozniczka A., Koper M. Distribution of *Marenzelleria* cf. *viridis* (Polychaeta, Spionidae) along the Polish coast of the Baltic Sea // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. V. 34. Suppl. 1. P. 227–237.

Wass M., Haven D. Marsh clams believed potential food supply // Bull. Va. Inst. Mar. Sci. 1970. V. 2. P. 1.

Wolfe D.A., Petteway E.N. Growth of *Rangia cuneata* Gray // Chesapeake Science. 1968. V. 9. N. 2. P. 99–102.

Woodburn K.D. Clams and oysters in Charlotte County and vicinity // Florida Board Conservation Marine Laboratory. 1962. N. 62–12. 29 p.

INVASION OF THE NORTH AMERICAN CLAM OF *RANGIA CUNEATA* (G.B. SOWERBY I, 1831) (BIVALVIA: MACTRIDAE) IN THE VISTULA LAGOON OF THE BALTIC SEA

© 2012 Rudinskaya L.V., Gusev A.A.

Atlantic Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography,
Kaliningrad 236022, e-mail: andgus@rambler.ru

North American brackish water bivalve of *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) was first recorded in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea in September 2010. Based on the features of its biology, we can assume that the invasion in the Vistula Lagoon was at least 2-3 years earlier, in 2007-2008. In 2010-2011 *R. cuneata* colonized and occupied sufficiently large area of the lagoon. The maximum abundance (up to 4040 ind/m²) was observed in adjacent areas to the Kaliningrad sea channel. The most likely invasion way of *R. cuneata* in the Vistula Lagoon is connected with the ballast water of ships, including dredging ships, which came from areas where the clams are already naturalized. The naturalization of *R. cuneata* creates a threat of new serious transformations in the ecosystem of the Vistula Lagoon, which requires increased monitoring of its benthic ecosystems.

Key words: *Rangia cuneata*, Bivalvia, invasion, distribution, Vistula Lagoon, Baltic Sea.

THE ROLE OF INVASIONS IN EVOLUTION OF COMMENSAL TAXA OF *MUS MUSCULUS* SENSU LATO SPECIES GROUP

© 2012 Kotenkova E.V., Maltzev A.N.

Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Sciences,
119071 Leninskyi prospect, 33, Moscow, Russia, evkotenkova@yandex.ru

Received 12.10.2010

One of most important evolutionary consequences of commensalisms and invasions in house mice is formation of hybrid zones of different kinds: a narrow 16-50 km wide zone of introgressive hybridization between *M. musculus* and *M. domesticus* in Central Europe, a well-studied “tension zone” of secondary contact; large complex hybrid zone in Trans-Caucasus – presumably hybrid events can occur here at different times and were “superposed” on gene pool of ancient autochthonous population; large zones of gene introgression in Asia between *M. castaneus*, *M. domesticus* and various subspecies of *M. musculus*; hybridization of different commensal taxa in large cities. Formation of these hybrid zones were consequence of invasions of commensal taxa of house mice and colonization of new territories by human agency. These zones are absolutely different in term of time and history of their formation and role of humans. It is possible to predict different ways of evolution in hybrid populations: (i) stabilization of hybrid genome, (ii) formation of premating reproductive isolation arise between parental taxa and hybrid population because of reinforcement and (iii) “dedifferentiation” of closely related taxa. The analysis of different kinds of hybridization supports the hypothesis of “dedifferentiation”.

Key words: house mice, invasions, hybridization, commensal species.

Introduction

The *Mus musculus* s.l. species group includes closely related taxa in different stages of divergence: sympatric species (*Mus musculus* Linnaeus 1758 – *M. spicilegus* Peternyi 1882; *M. domesticus* Schwarz and Schwarz 1943 – *M. macedonicus* Petrov and Ruzic 1983; *M. domesticus* – *M. spretus* Lataste 1883); parapatric taxa which hybridise in zones of their contact (*M. musculus* – *M. domesticus* – *M. castaneus* Waterhouse 1842) and allopatric species (*M. spretus*, *M. macedonicus* and *M. spicilegus* [Boursot et al., 1993; Sage et al., 1993]). As a result the *Mus musculus* s.l. has served as model group in studies of microevolution during 30 last years. On the other hand it was demonstrated two large divergent groups in *Mus musculus* s.l. [Boursot et al., 1993; Sage et al., 1993]. The one group includes

the aboriginal wildliving species *M. spicilegus* – *M. macedonicus* – *M. spretus*. The other one includes commensal genetic groups: *M. m. musculus*, *M. m. domesticus*, *M. m. castaneus*. One approach is to give them subspecies status [Boursot et al., 1993]. The alternative approach is to classify all genetic groups as species: *M. musculus*, *M. domesticus* and *M. castaneus* and after Sage et al. (1993) we consider these as distinct species. One of the reasons of such classification consists of high morphological and in part chromosomal polymorphism of *M. musculus* [Kotenkova, 2004]. According to many authors *M. musculus* includes subspecies well distinguished on the bases of external and cranial morphology, morphology of chromosomes, these subspecies have some taxon-specific RAPD-markers. Many of them distributed

on the territory of the f. USSR (*M. m. wagneri* Eversmann 1948, *M. m. gansuensis* Satunin 1903 (= *raddei* Kastschenko 1910), *M. m. manchu* Thomas 1909, *M. m. musculus* and some other – Argiropulo, 1940; Yakimenko et al., 2003; Spiridonova et al., 2008]. Commensal taxa of *Mus musculus* s.l. species group hybridize in zones of their contacts.

Intensive systematic studies, involving the investigation of allozyme variation and morphological analysis of both genetically marked individuals and other museum specimens have revealed three species of the genus *Mus* in the territory of the former Union of Soviet Social Republics (USSR). One is commensal (*Mus musculus*), while two are wildliving (*M. spicilegus* and *M. macedonicus*) [Mezhzherin, Kotenkova 1989]. It should be noted that in Trans-Caucasus *M. macedonicus* is sympatric with hybrid population of *M. musculus* and *M. domesticus*.

The aim of this review is evaluation of the importance of commensalisms and invasions by human agency in evolution of *Mus musculus* s.l. species group on the bases of own and literature data.

Two periods of house mice evolution

Within the last decade of the XX century much progress has been made in the search of ancestor populations and motherland of the commensal taxa of *M. musculus* species group. Populations of house mice from the northern part of the Indian subcontinent are more heterozygous than samples from any other regions. They also contain the majority of the alleles that exist in the various differentiated species at the periphery of the wider geographic range of the group. According to a neighbour-joining analysis using Nei's genetic distances, and a factorial correspondence analysis of allelic composition, the Pakistani and Indian populations occupy a genetically central position with respect to the peripheral species. Din et al. (1996) interpreted these results as retention of ancestral genetic polymorphism and identified northern India as the probable cradle of commensal

species. *M. musculus* and *M. domesticus* lineages probably started to differentiate a few hundred thousand years ago in isolated mountain areas, and they may have colonized the peripheral parts of their ranges only recently. By our opinion it is possible to divide evolutionary history of commensal species of *Mus musculus* s.l. species group in two main periods. The first one began after their differentiation and beginning of dispersal from northern India and continued up to their transfer to commensal species. The second period began after development of commensalism. At this time human press turned into one of the main factors of evolution of commensal species and its influence enhanced at the present stage. Here the main attention will be concentrated on the second period. According to opinion of J.Klein et al. (1987) and some other investigators *M. musculus* and *M. domesticus* began to associated with man independently in different ancient agricultural centers: in the near East and in China. According to opinion of other authors commensal *M. domesticus* began its coexistence with humans approximately 10 000 years ago on the territory of Israel. One of the main questions is: why *M. musculus* and *M. domesticus*, but not other species occupied new habitat of early human dwellings and became commensal? One explanation was suggested by Auffray et al. (1988). In Israel *M. macedonicus* lived from Middle Pleistocene, *M. domesticus* colonized Middle-East during the latest glacial period, 10 000 years ago. Representatives of *M. domesticus* could be in competition with *M. macedonicus* for outdoor environment and were excluded by *M. macedonicus* into newly created by man habitats. We analyzed the most part of available literature concerned of distribution and ecology of island populations of commensal taxa of house mice and concluded that these species occupied islands and live there with association of humans. In the case of invasion of the island by other rodent wildliving species it excluded house mice

from most parts of natural habitats up to their elimination. But house mice were more competitive than other small mammals in human dwellings. These data support the hypothesis of Auffray et al. (1988) and give us opportunity to suppose that after appearance of human dwellings in some situations house mice can be excluded from natural habitats by more competitive species of small mammals. But it is not enough to become commensal.

There are two alternative view points concerned of preadaptive behavior in commensal species. According one of them some ethological characters of commensal species can be preadaptations to man-made environment. According to other these characters are result of long evolution of mice during their cohabitation with man. We suggested the compromise hypothesis that some behavioral characters of commensal species from the one hand were preadaptations, but on the other hand they change in the course of evolution under human pressing. If idea of preadaptation will be rejected, it is very difficult to explain why just house mice but not other species of small mammals can occupy new habitat of early human dwellings and become commensal. Result of long evolution, because mice should continually adopt to human pressing. Commensal environment changed very quick, small houses were changed to multistory sky-scrapers. People worked out new methods of control for management of pest rodents. As result evolutionary changes and new adaptations of commensal species of house mice should be very effective and rather quick. One of the examples can be different strategy of exploratory behavior of commensal and wildliving taxa. In our previous comparative studies of exploratory behaviour in large enclosures with different interiors (including enclosures having many features in common with a human dwelling), commensal populations, from the one hand, outdoor populations of the same species and wildliving species of *Mus* from the other hand had different strategies for exploring their environment

[Kotenkova et al., 1994]. Although commensal populations investigated the floor and practically all objects in the enclosure, outdoor populations and wildliving species investigated the floor and only some of the available objects. There were many other qualitative and quantitative differences between commensal and outdoor populations. These differences and adaptive character of exploratory behavior in genus *Mus* reviewed by Meshkova et al. (1994). From our previous results we conclude that strategy and some features of exploratory behaviour (number and character of upright postures, the pace, number and features of climbing, the number and type of contacts with different objects) were adaptations to commensal or outdoor living conditions. From the one hand, these behavioral adaptations can be result of long existence in very complex and unstable man-made environment. On the other hand some characters of exploratory behavior can be preadaptation to this environment.

M. domesticus is invasive and wide spread species and occupied now western Europe, northern Africa. It colonized by means of people also Australia, some parts of America and many islands. *M. musculus* is a widespread and polytypic commensal species found in Eastern Europe and Asia. Figure 1 demonstrated some parts of areas of some species of *Mus musculus* s. l. In Russia *M. musculus* colonized many parts of Siberia and Primorski Territory during last two century.

It is possible to put one taxon after another according to decreasing of level of commensalism and ecological plasticity (Fig.2).

M. castaneus – earlier was considered as obligatory commensal species, but later it was demonstrated that really individuals of this species can establish also outdoor populations. *M. musculus* and *M. domesticus* can establish commensal and outdoor populations. Annual cycle of commensal species is different in different climatic conditions. For example *M. musculus* can live in human dwellings only

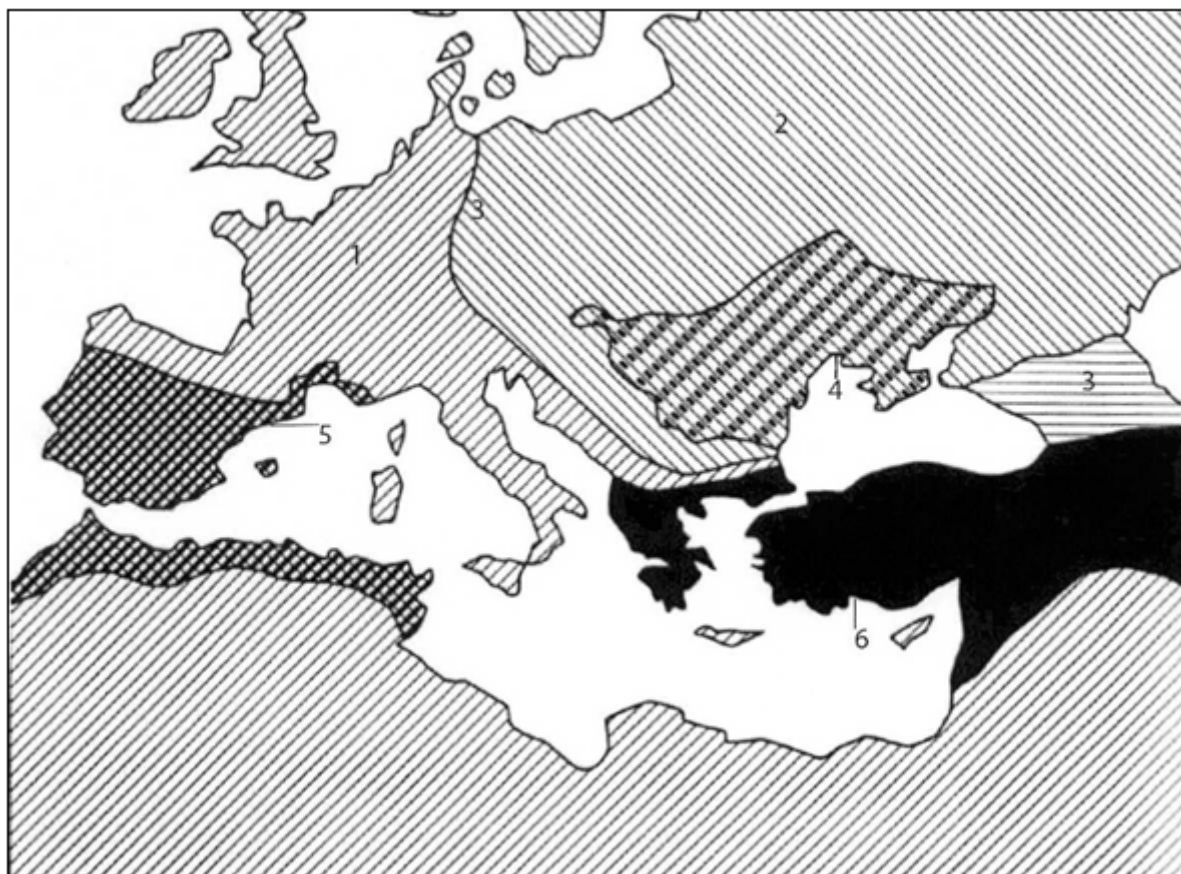


Fig.1. Ranges of commensal and wildliving species of *Mus musculus* s.l.
Legends: 1 – *M. domesticus*, 2 – *M. musculus*, 3 – hybrid zone of *M. musculus* and *M. domesticus*. Areas of sympatry: 4 – *M. musculus* and *M. spicilegus*, 5 – *M. domesticus* and *M. spretus*, 6 – *M. domesticus* and *M. macedonicus*.

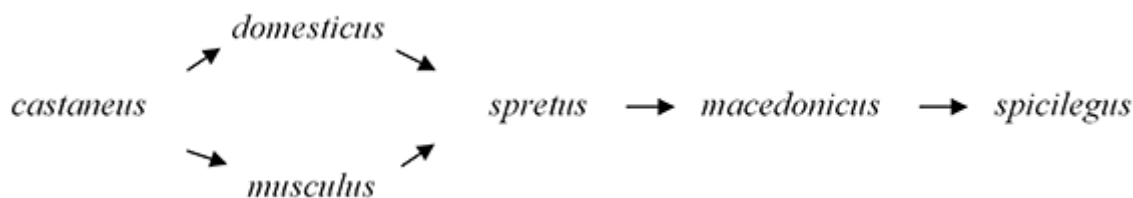


Fig.2. Decreasing of the level of commensalism and ecological flexibility of different species of *Mus musculus* sensu lato species group.

(in the north of the area), establishes permanent outdoor populations in summer and indoor populations in winter in cold-temperate zone or lives outdoor during all year in southern parts of the area. *M. spretus* is wildliving species, but sometimes can visit human dwellings, *M. macedonicus* and *M. spicilegus* are wildliving species and the last is well adapted to agroecosystems. A distinctive character of *M. spicilegus* is its grain-hoarding activity and construction of special mounds in which to store food and live for the winter.

Evolutionary consequences of commensalisms and invasions: Hybrid zones and speciation

Analysis of own and literature data concerned of investigations of hybrid populations of house mice support the point of view that hybridization have important role in evolution of house mice. There are some different kinds of hybridization in commensal taxa of house mice.

1. A narrow 16-50 km wide zone of introgressive hybridisation between *M. musculus* and *M. domesticus* in Central

Europe (Fig.1), a well-studied “tension zone” of secondary contact [Boursot et al, 1993; Sage et al., 1993].

2. Large complex hybrid zone in Trans-Caucasus (Fig.1) [Mezhzherin et al., 1998; Orth et al., 1996] – presumably hybrid events can occur here at different times and were “superposed” on gene pool of ancient autochthonous population [Milishnikov et al., 2004].

3. Large zones of gene introgression in Asia between *M. castaneus*, *M. domesticus* and various subspecies of *M. musculus* [Yakimenko et al., 2003].

4. Hybrid origin of *M. m. molossinus* of Japanese island [Yonekawa et al., 1988].

5. Hybrid origin of population at Lake Casitas, California, intermediate between *M. domesticus* and *M. castaneus* [Orth et al., 1998].

6. Hybridization of different commensal taxa in large cities [Milishnikov et al., 1994]. Allozyme variation of commensal mice in large cities (Brno, Moscow and Samarkand) was higher than in other populations.

Formation of these hybrid zones were consequence of invasions of commensal taxa of house mice and colonization of new territories by human agency. It is possible to predict different ways of evolution in hybrid populations: (i) stabilization of hybrid genome, (ii) formation of premating reproductive isolation arise between parental taxa and hybrid population because of reinforcement and (iii) “dedifferentiation” of closely related taxa. The analysis of different kinds of hybridization supports the hypothesis of “dedifferentiation” and demonstrates that now this process really exists in populations of commensal taxa.

Analysis of hybrid populations of commensal house mice demonstrates the particular significance of hybridization in the evolution of commensal taxa. This enhanced role in commensals is linked to their unique ability to expand their geographic ranges through human agency and even survive as commensals in areas that are beyond their physiological tolerance.

Acknowledgments

The author’s research was supported by the Russian Foundation of Basic Research, Grant 10-04-00214_a.

References

- Argiropulo A. 1940. [Family Muridae – mice. Fauna of the USSR. Mammals]. Moscow-Leningrad: AN SSSR. 1940. V.3. P. 1-169 (in Russian).
- Auffray J.-CH., Tchernov E., Nevo E. 1988. Origine du commensalisme de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) vis-a-vis de l’homme // Comptes Rendus de l’Academie des Sciences, Paris, Sciences de la vie. 1988. V. 307. P. 517-522.
- Boursot P., Auffray J.C., Britton-Davidian J., Bonhomme F. The evolution of house mice // Annuale Review of Ecology and Systematics. 1993. V. 24. P. 119-152.
- Boursot P., Din W., Anand R., Darviche D., Dod B., Deimling von F., Talwar G.P., Bonhomme F. Origin and radiation of the house mouse: mitochondrial DNA phylogeny // Journal of Evolutionary Biology. 1996. V. 9. P. 391-415.
- Din W., Anand R., Boursot P., Darviche D., Dod B., Jouvin-Marche E., Orth A., Talwar G.P., Cazenave P.-A., Bonhomme F. Origin and radiation of the house mouse: clues from nuclear genes // Journal of Evolutionary Biology. 1996. V. 9. P. 519-539.
- Klein J., Tichy H., Figueroa F. On the origin of mice // Anales de la Universidad de Chile. 1987. V. 5. P. 91-120.
- Kotenkova E.V. Systematics and distribution of the house mice of Russia and neighbouring countries, with special regards to zones of high genetic polymorphism // Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management / Eds. Singleton C.R., Hinds L.A., Krebs C.J., Spratt D.M. ACIAR Monographs. 2004. V. 96. P. 148-150.
- Kotenkova E.V., Meshkova N.N., Zagoruiko N.V. Exploratory behaviour in synantropic and outdoor mice of

- superspecies complex *Mus musculus* // Polish Ecological Studies. 1994. V. 20. P. 377-383
- Meshkova N.N., Zagoruiko N.V., Kotenkova E.V., Fedorovitch E.Ya., Savinezkaya L.E. Exploratory behaviour // House Mouse. / Eds. Kotenkova E.V., Bulatova N.Sh. Moscow: Nauka. 1994. P. 214-229 (in Russian, English summary).
- Mezhzherin S.V., Kotenkova E.V. Genetic marking of subspecies of the house mice of the USSR // Doklady Akademii Nauk SSSR. 1989. V. 304. P. 1272-1275 (in Russian).
- Mezhzherin S.V., Kotenkova E.V., Mikhailenko A.G. The house mice, *Mus musculus* s.l., hybrid zone of Transcaucasus // Zeitschrift fur Saugetierkunde. 1998. Bd. 63. S. 154-168.
- Milishnikov A.N. Comparative protein variability in populations // House mouse / Eds. Kotenkova E.V., Bulatova N.S. Moscow: Nauka. 1994. P. 116-139 (in Russian, English summary).
- Milishnikov A.N., Lavrenchenko L.A., Lebedev V.S. Origin of the house mice (superspecies complex *Mus musculus* sensu lato) from Transcaucasia region: A new look at dispersal routes and evolution // Genetics. 2003. V. 40. P. 1234-1259 (in Russian, English summary).
- Orth A., Adama T., Din W., Bonhomme F. Hybridation naturelle entre deux sous-espèces de souris domestique, *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus castaneus*, pres du lac Casitas (Californie) // Genome. 1998. V. 41. P. 104-110.
- Sage R.D., Atchley W.R., Capanna E. House mice as a model in systematic biology // Systematic Biology. 1993. V. 42. P. 523-561.
- Spiridonova L.N., Korobitsyna K.V., Yakimenko L.V., Bogdanov A.S. Genetic diversity of the house mouse *Mus musculus* and geographic distribution of its subspecies RAPD markers on the territory of Russia // Genetics. 1993. V. 44. P. 674-685 (in Russian, English summary).
- Yakimenko L.V., Korobitsyna K.V., Frisman L.V., Moriwaki K., Yonekawa H. Genetic diversity, geographic distribution and evolutionary relationships of *Mus musculus* subspecies based on polymorphisms of mitochondrial DNA // Problems of Evolution / Eds. Krukov A.P., Yakimenko L.V. Vladivostok: Dalnauka. 2003. V. 5. P. 62-89 (in Russian, English summary).
- Yonekawa H., Moriwaki K., Gotoh O., Miyashita N., Matshima Y., Shi L., Cho W.S., Zhen X.-l., Tagashira Y. Hybrid origin of Japanese mice "*Mus musculus molossinus*": evidence from restriction analysis of mitochondrial DNA // Molecular Biology and Evolution. 1988. Vol.5. P.63-78.