

INSS 1996–1499

**2012 №4**



Российский  
Журнал  
Биологических  
Инвазий

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



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

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Антонова Л.А.</i> <b>Инвазионный компонент флоры Хабаровского края</b>	<b>2</b>
<i>Виноградова Ю.К., Ткачева Е.В., Бринзда Ян, Майоров С.Р., Островский Р.</i> <b>К биологии цветения чужеродных видов. 2. <i>Robinia pseudoacacia</i>, <i>R. × ambigua</i>, <i>R. neotexicana</i></b>	<b>10</b>
<i>Дугаров Ж.Н., Пронин Н.М.</i> <b>Паразиты речного окуня <i>Perca fluviatilis</i> (Perciformes: Percidae) – чужеродного вида в озере Кенон (бассейн р. Амур)</b>	<b>27</b>
<i>Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н.</i> <b>Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (<i>Neovison vison</i>) Каспийско-Балтийского водораздела</b>	<b>36</b>
<i>Корзун А.С., Кассал Б.Ю.</i> <b>Распределение чужеродных видов рыб в водоемах Омской области</b>	<b>57</b>
<i>Мартемьянов В.И.</i> <b>Пороговые концентрации катионов в воде, определяющие границы ареала вселившегося в Рыбинское водохранилище брюхоногого моллюска <i>Lithoglyphus naticoides</i> (Gastropoda)</b>	<b>67</b>
<i>Орлова-Беньковская М.Я.</i> <b>Динамика ареала трещалки лилейной (<i>Lilioceris lili</i>, Chrysomelidae, Coleoptera) указывает на вселение вида в Европу из Азии в XVI–XVII веке</b>	<b>80</b>
<i>Тютин А.В., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцева Е.Н.</i> <b>Паразиты гидробионтов-вселенцев в бассейне Верхней Волги</b>	<b>96</b>

# ИНВАЗИОННЫЙ КОМПОНЕНТ ФЛОРЫ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

© 2012 Антонова Л.А.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,  
Хабаровск 680000, [levczik@yandex.ru](mailto:levczik@yandex.ru)

Поступила в редакцию 31.07.2012

Представлены результаты первых исследований инвазионного компонента флоры Хабаровского края. Получены данные о его видовом составе и структуре, закономерности распространения в регионе. Установлено, что инвазионный статус большая часть видов имеет в южной части края, за ее пределами степень натурализации снижается и в настоящее время не представляет угрозы инвазии. Основными ограничивающими распространение фитоинвазий в регионе факторами являются природно-климатические особенности территорий. Выявлены два природно-климатических рубежа, ограничивающие распространение инвазионных видов. Выяснено, что в южной части Хабаровского края временной промежуток от заноса адвентивного вида до перехода его в категорию «инвазионный вид» составляет 10–20 лет, при этом вначале идет постепенное нарастание площади распространения, а затем ее резкое увеличение. Инвазионный компонент флоры насчитывает 21 вид, что составляет 5.3% от адвентивной флоры Хабаровского края и еще девять видов могут со временем стать инвазионными.

**Ключевые слова:** адвентивные виды, инвазионные виды, адвентивная флора Хабаровского края, степень натурализации, фитоинвазии, инвазионный компонент флоры.

## Введение

В последние десятилетия во всем мире наблюдается резкий рост темпов и масштабов инвазии чужеродных видов в природные сообщества, что ведет не только к потерям биологического разнообразия, но и наносит значительный экономический ущерб, а также представляет опасность для здоровья людей. Экономический ущерб в результате инвазии заносных видов в таких странах как США, Индия, Бразилия исчисляется миллиардами долларов [Дгебуадзе, 2002]. Кроме того, внедрение инвазионных видов приводит к необратимой трансформации природных систем, включая изменение генетического фонда популяций аборигенных видов растений [Виноградова, 2008; Виноградова, Майоров, Хорун, 2010; Васильева, Папченков, 2011; и др.].

Юг российского Дальнего Востока в силу своего географического

положения, природно-климатических условий и интенсивных связей со странами Азиатско-Тихоокеанского региона является территорией перспективной для расширения процессов биологических инвазий. Но в настоящее время особенности расселения инвазионного компонента флоры российского Дальнего Востока остаются мало изученными. Известно, что наибольший экономический ущерб и опасность для здоровья населения в регионе представляют несколько видов: *Ambrosia artemisiifolia*, *Acer negundo* – Приморский край, юг Хабаровского края, Еврейская автономная область, Амурская область; *Heracleum sosnowskyi* – юг Сахалинской области [Корнева, 2004]. В данной работе впервые представлены результаты исследований инвазионного компонента флоры крупнейшего субъекта российского Дальнего Востока – Хабаровского края.

### Методика и материалы

Полевые исследования адвентивной флоры края проводились нами в течение 1989–2011 гг. традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом в сочетании с изучением флор отдельных пунктов. Для выявления инвазионного статуса растений были учтены новые методические подходы к изучению антропогенно трансформированных флор, разработанные в последние десятилетия [Ульянова, 1998; Хорун, 2001; Борисова, 2006; и др.].

Исследования проводились в большинстве населенных пунктов региона, где, прежде всего, изучались различные типы антропогенных экотопов и природные сообщества различной степени нарушенности. Обследование сопровождалось составлением флористических списков с указанием для каждого вида обилия, жизненного состояния, особенностей развития, способностей к семенному и вегетативному размножению и др. Местонахождения инвазионных видов картировались точечным методом с дифференцированным обозначением данных. Составлялись картосхемы их распространения по территории края.

Для анализа инвазионного компонента флоры использованы конспект и база данных «Адвентивная флора Хабаровского края» [Антонова, 2009], которая включает 392 вида сосудистых растений из 230 родов, относящихся к 51 семейству, что составляет 18.7% от флоры Хабаровского края [Шлотгауэр, Крюкова, Антонова, 2001].

Хабаровский край, являясь крупнейшим административно-территориальным образованием страны, занимает площадь 787.6 тыс. км<sup>2</sup> и имеет значительную протяженность с севера на юг (1780 км). Сочетание горного рельефа (75% поверхности занимают горы от 500 до 2500 м) с низменностями, близость холодного Охотского моря, муссонная циркуляция обуславливают разнообразие и сложность природных условий не

только для экономической деятельности человека, но и для расселения чужеродного элемента флоры. Поэтому видовое богатство и структура адвентивного компонента флоры края сильно различаются в континентальной и приморской частях региона, а также по широтному градиенту. Кроме того, освоенность и заселенность региона имеет крупноочаговый характер и резко смещена к южным и юго-западным границам края, что также отражается на формировании адвентивной флоры. В связи с этим, учитывая климатическое районирование [Петров, Новороцкий, Леншин, 2000] и экономическое деление Хабаровского края, нами выделено пять зон, различающихся участием адвентивного компонента во флоре и растительности [Антонова, 2012], и особенности распространения инвазионных видов рассмотрены для каждой выделенной зоны.

### Результаты и их обсуждение

В настоящее время в Хабаровском крае хорошо натурализовавшимися являются 156 заносных видов (39.7%), они адаптировались к природно-климатическим условиям региона, занимают разнообразные типы местообитаний, вошли в состав различных синантропных фитоценозов и нарушенных природных сообществ. Из них 21 вид (5.3%) в настоящее время особенно быстро расселяется, имеет высокий репродуктивный потенциал, успешно конкурирует не только с синантропными, но и с луговыми, пойменными и лесными аборигенными видами нарушенных сообществ, т. е. эти виды являются инвазионными. К ним относятся следующие: *Echinocystis lobata*, *Acer negundo*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Bidens frondosa*, *Galinsoga parviflora*, *Glechoma hederacea*, *Helianthus tuberosus*, *Hippophaë rhamnoides*, *Hordeum jubatum*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Melilotus albus*, *Oenothera depressa*, *Pastinaca sylvestris*, *Phalacrolooma strigosum*, *Solidago canadensis*, *Xanthium californicum*,

*X. strumarium*, *X. albinum*, *Xanthoxalis corniculata*, *Humulus lupulus*.

Анализ этой группы показал, что в ее составе преобладают травянистые одно-двулетники (13 видов), меньше древесных – два вида (*Acer negundo*, *Hippophaë rhamnoides*). Примерно половина (10 видов) – это представители семейства *Asteraceae*, остальные семейства представлены одним, а семейство *Balsaminaceae* двумя видами. По происхождению преобладают североамериканские вселенцы (14 видов), остальные – европейские, азиатские и евроазиатские виды.

По способу заноса примерно равно представлены ксенофиты или случайно занесенные и беженцы из культуры, на которые приходится 9 видов – это большей частью декоративные и используемые для озеленения растения, меньше пищевых и кормовых растений (*Hippophaë rhamnoides*, *Helianthus tuberosus* и др.). В группе ксенофитов один вид является сеgetальным сорняком (*Galinsoga parviflora*), остальные – сеgetально-рудеральные и рудеральные растения.

Несмотря на то, что инвазионные виды занимают разные типы биотопов, можно выделить те, где наиболее активно идет формирование местных популяций:

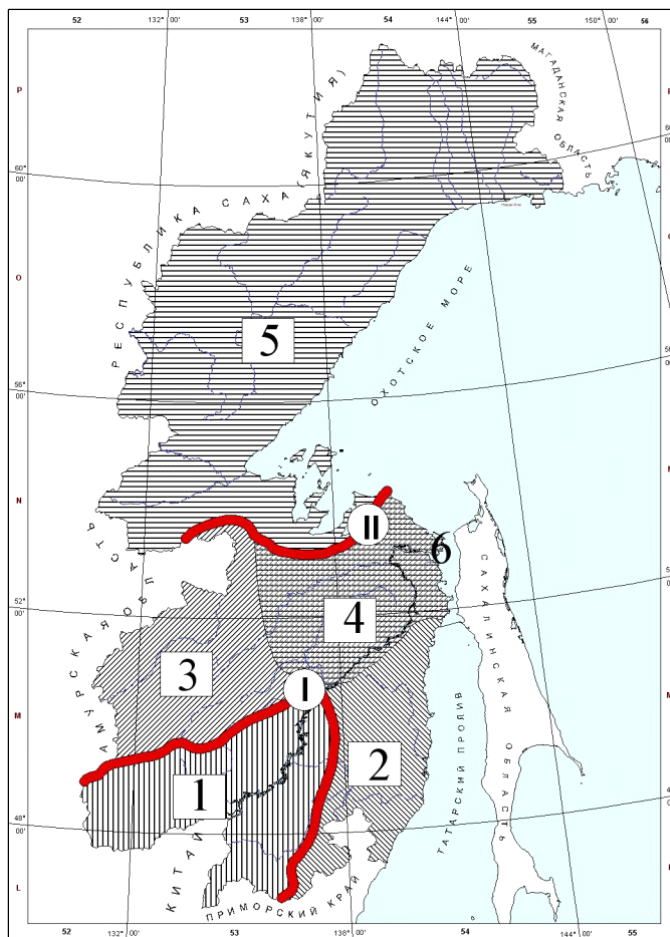
- рудеральные местообитания, нарушенные луга – *Helianthus tuberosus*, *Solidago canadensis*, *Xanthium californicum*, *X. strumarium*, *X. albinum*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Xanthoxalis corniculata*;
- овраги, кюветы, поймы малых рек – *Echinocystis lobata*, *Bidens frondosa*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Humulus lupulus*, *Glechoma hederacea*;
- огороды, пашни – *Galinsoga parviflora*;
- обочины автомобильных и железных дорог – *Hippophaë rhamnoides*, *Melilotus albus*, *Oenothera depressa*, *Pastinaca sylvestris*, *Phalacrogloma strigosum*, *Hordeum jubatum*.

Но статус инвазионного растения большая часть этой группы видов имеет только на юге края. Оказываясь в менее благоприятных климатических условиях, при отсутствии больших территорий с подходящими вторичными местообитаниями и нерегулярном заносе их диаспор, эти виды встречаются значительно реже, степень их натурализации снижается. Здесь они обычно приурочены к определенным типам местообитаний и не внедряются в мало нарушенные природные сообщества.

По территории края инвазионные виды распространены крайне неравномерно (рис. 1).

Анализ распространения инвазионных видов показал, что все (21 вид) виды встречаются только в одной Хабаровской зоне, которая характеризуется высоким транспортно-экономическим развитием и благоприятными климатическими условиями. Северо-восточнее – по долине Амура в Нижнеамурской зоне распространены 11 видов, вглубь материка в Буреинской зоне – 10 видов, на тихоокеанском побережье в Приморской зоне – 15 видов, а на севере края в Охотской зоне только три вида.

За пределами Хабаровской зоны инвазионный статус в настоящее время сохраняют только три вида. Во всех зонах – *Hordeum jubatum*; в Нижнеамурской и Приморской – *Impatiens glandulifera*; в Приморской – *Galinsoga parviflora*. Степень натурализации остальных (условно инвазионных) меняется от эфекофитов до эфемерофитов, некоторые виды распространены только как культурные растения (табл. 1). Так, *Echinocystis lobata* в окрестностях г. Хабаровска хорошо натурализовался и кроме вторичных местообитаний встречается по берегам малых рек в составе пойменных комплексов, а на самом севере края, например, в п. Охотск выращивается через рассадку как декоративное растение.



**Рис. 1.** Зонирование территории Хабаровского края по распространению адвентивного компонента флоры.

1 – Хабаровская зона; 2 – Приморская зона; 3 – Буреинская зона; 4 – Нижнеамурская зона; 5 – Охотская зона

I – южный природно-климатический рубеж распространения адвентивной флоры

II – северный природно-климатический рубеж распространения адвентивной флоры

Наибольшее число условно инвазионных видов распространено в Приморской зоне, здесь эта группа видов натурализовалась лучше, чем в других зонах: шесть видов являются эпекофитами, тогда как во всех остальных районах эту степень натурализации имеет только один-два вида. Виды, произрастающие в Буреинской и Нижнеамурской зонах только в культуре, здесь распространены на вторичных местообитаниях и имеют степень натурализации колонофита или эпекофита. Более широкое распространение в Приморской зоне условно инвазионных видов связано не только с более мягким климатом, но с особенностями прибрежно-морской инфраструктуры, большим объемом грузоперевозок

через порт Ванино, развитым железнодорожным сообщением. Учитывая современное и перспективное промышленно-транспортное развитие этой территории, можно ожидать усиление процессов инвазии адвентивных видов, которое будет проявляться как в повышении степени натурализации условно инвазионных видов, так и увеличении их видового богатства.

Таким образом, наивысшую степень натурализации проявляют все инвазионные виды только в южной части края. За ее пределами степень натурализации большинства видов снижается, они встречаются реже, не образуя массовых зарослей, меняется их биотопический и фитоценотический статус. На территориях с особенно суровыми климатическими условиями они

**Таблица 1.** Степень натурализации инвазионных и условно инвазионных видов по зонам Хабаровского края

Название растения	Степень натурализации по зонам				
	Хабаровская	Буреинская	Нижне-амурская	Приморская	Охотская
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	эпекофит	-	-	эфемерофит	-
<i>Echinocystis lobata</i>	эпекофит	культ., колонофит	культ., колонофит	культ., колонофит	культ.
<i>Acer negundo</i>	эпекофит	-	-	культ.	-
<i>Bidens frondosa</i>	эпекофит	-	-	эпекофит	-
<i>Galinsoga parviflora</i>	эпекофит	колонофит	колонофит	эпекофит	-
<i>Glechoma hederacea</i>	эпекофит	культ., колонофит	культ., колонофит	культ., колонофит	-
<i>Helianthus tuberosus</i>	эпекофит	культ.	культ.	культ.	-
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	эпекофит	культ.	культ.	культ., колонофит	-
<i>Hordeum jubatum</i>	эпекофит	эпекофит	эпекофит	эпекофит	эпекофит
<i>Impatiens glandulifera</i>	эпекофит	колонофит	эпекофит	эпекофит	культ.
<i>Melilotus albus</i>	эпекофит	колонофит	колонофит	эпекофит	-
<i>Oenothera depressa</i>	эпекофит	эфемерофит	-	эпекофит	-
<i>Pastinaca sylvestris</i>	эпекофит	-	-	колонофит	-
<i>Solidago canadensis</i>	эпекофит	культ.	культ.	культ., колонофит	-
<i>Xanthoxalis corniculata</i>	эпекофит	культ.	культ.	культ., колонофит	-
<i>Impatiens parviflora</i>	эпекофит	-	-	-	-
<i>Xanthium californicum</i>	эпекофит	-	-	-	-
<i>Xanthium strumarium</i>	эпекофит	-	-	-	-
<i>Xanthium albinum</i>	эпекофит	-	-	-	-
<i>Phalacrolooma strigosum</i>	эпекофит	-	-	-	-
<i>Humulus lupulus</i>	эпекофит	культ.	культ.	культ.	-
<b>Итого:</b>	21	12	11	16	3

являются эфемерофитами или культивируемыми растениям (рис. 2.).

Каковы факторы, регламентирующие экспансию чужеродных видов растений в регионе? Основными факторами, ограничивающими распространение фитоинвазий в регионе, являются природно-климатические особенности территорий. Можно выделить два природно-климатических рубежа (рис. 1). Для двенадцати теплолюбивых инвазионных видов дальнейшая экспансия к северу и востоку за пределы Хабаровской зоны сдерживается их экологическими требованиями к теплу, длине вегетационного периода, количеству осадков и др. Вторым рубежом с еще более суровыми условиями для распространения не только инвазионных, но и большей части адвентивных видов, являются северные границы Буреинской и Нижнеамурской зоны.

Для тех видов, которые могут преодолеть климатический барьер, большое значение в расселении играет временной фактор. На территории Хабаровского края для большей части инвазионных видов растений опубликованные сведения о находках, а также гербарные образцы, которые приходится на вторую половину прошлого века, не отражают времени их первого появления в регионе. Это связано с тем, что при изучении флоры в первой половине прошлого века синантропные виды чаще всего игнорировались. Поэтому лишь для семи инвазионных видов известно время их первого появления в регионе. Нашими исследованиями для 18 видов установлен временной отрезок, за который вид из культивируемого, или случайно занесенного и произрастающего локально, широко расселился и вошел в состав



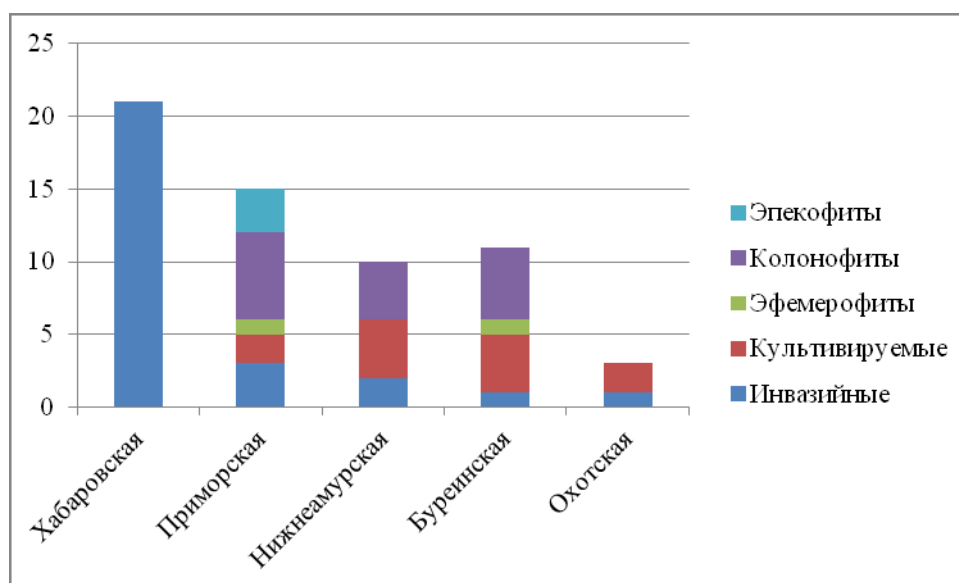


Рис. 2. Степень натурализации инвазионных видов в различных зонах.

полуестественных растительных группировок. В южной части Хабаровского края он составил 10–20 лет. Общей закономерностью для большинства инвазионных видов явилось то, что вначале шло постепенное нарастание площади распространения, а затем ее резкое увеличение. Наши исследования подтверждают данные полученные W. Lacey [1957], который выявил, что распространение в Великобритании *Galinsoga ciliata* и *G. parviflora* в первые 10 лет от начала инвазии носило линейный характер, а в дальнейшем скорость распространения была логарифмической. Аналогичные данные были получены при изучении расселения сорных растений в Австралии. В первые годы после обнаружения площадь распространения сорняков плавно возрастала, а спустя 20 лет резко увеличивалась [Auld, Hosking, McFadyen R.E., 1982/83; Forcella, 1985].

В настоящее время в регионе активно расселяются еще девять видов заносных растений, которые через некоторое время могут проявить себя как инвазионные растения (*Galinsoga ciliata*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Phalacrolooma strigosum* и др.). Пока они формируют локальные инвазии, как например, *Urtica cannabina*, сорничающая на территории отдельных

садово-огородных товариществ в окрестностях г. Хабаровска. Ограниченно распространенные карантинные растения также могут дать резкую вспышку численности своих популяций (*Ambrosia trifida*, *Solanum carolinense*, *Cuscuta campestris*, *C. europaea*).

### Заключение

Таким образом, инвазионный компонент флоры Хабаровского края насчитывает 21 вид, что составляет 5.3% от его адвентивной флоры и еще девять видов могут со временем стать инвазионными. Инвазионный статус большая часть видов имеет в южной части края, за ее пределами степень натурализации снижается. Основными факторами, ограничивающими фитоинвазии в регионе, являются природно-климатические особенности. Выявлены два природно-климатических рубежа, ограничивающие распространение инвазионных видов. Установлено, что в южной части Хабаровского края временной промежуток от заноса адвентивного вида до перехода его в категорию «инвазионный вид» составляет 10–20 лет, при этом вначале идет постепенное нарастание площади распространения, а затем ее резкое увеличение.

В последнее время на территории Хабаровского края наблюдается



усиление роли адвентивных растений в формировании растительных сообществ. Это связано с тем, что происходит широкомасштабная трансформация растительного покрова края в результате катастрофических пожаров, регламентированных и незаконных рубок лесов, строительства линейных сооружений, дорог, промышленных объектов и т. д. При этом создаются условия для расселения инвазионных видов, а урбанизированные территории становятся очагами формирования их устойчивых популяций.

### Литература

- Антонова Л.А. Конспект адвентивной флоры Хабаровского края. Владивосток-Хабаровск: ДВО РАН, 2009. 93 с.
- Антонова Л.А. Зонирование территории Хабаровского края по уровню адвентизации флоры // Регионы нового освоения: Теоретические и практические вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного биоразнообразия. Хабаровск, ИВЭП ДВО РАН. 2012. С. 42–46.
- Борисова Е.А. Флористическое загрязнение пригородных лесов г. Иваново // Экология. 2006. №3. С. 168–172.
- Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* на аборигенные виды череды // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.
- Виноградова Ю.К. Микроэволюция недотроги железконосной (*Impatiens glandulifera* Royle) в процессе формирования вторичного ареала // Бюлл. Гл. бот. сада. 2008. Вып. 194. С. 3–18.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов / Сб. мат-лов круглого стола Всеросс. конф. по экологической безопасности России (4–5 июня 2002 г.) М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцева, IUCN (МСОП), 2002. С. 11–14.
- Корнева И.Г. Некоторые эколого-биологические особенности развития борщевика Сосновского (*Heraclenum sosnowskyi*) на Сахалине // Вестник Сахалинского музея. Ежегодник Сахалинского областного краеведческого музея. Сахалинский краеведческий музей. 2004. № 11. С. 390–398.
- Петров Е.С., Новороцкий П.В., Леншин В.Т. Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 2000. 174 с.
- Ульянова Т.Н. Сорные растения во флоре России и других стран СНГ. СПб.: ВИР, 1998. 233 с.
- Хорун Л.В. Некоторые вопросы анализа адвентивных флор на примере Тульской области // Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков. М.: Бот. сад МГУ, 2001. С. 154–156.
- Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В., Антонова Л.А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Хабаровск; Владивосток: ДВО РАН, 2001. 196 с.
- Auld B.A., Hosking I., McFadyen R.E. Analysis of the spread of tiger pear and parthenium weed in Australia // Australian weeds. Summer 1982/83. Vol. 2. № 2. P. 56–60.
- Forcella F. Final distribution is related to rate of spread in alien weed // Weed Res. 1985. Vol. 25. P. 181–191.
- Lacey W.S. A comparison of the spread of *Galinsoga parviflora* and *G. ciliata* in Britain // Progress in the study of the British Flora / Ed. J.E. Lousley. Botanical Society of the British Isles Conference Report 5, Abroath., 1957. P. 109–115.

---

# AN INVASIVE COMPONENT OF FLORA OF KHABAROVSKY KRAI

© 2012 Antonova L.A.

Institute of Water and Ecology Problems,  
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences  
Khabarovsk, 68000 [levczik@yandex.ru](mailto:levczik@yandex.ru)

The paper presents the results of the first studies of an invasive component of Khabarovsk Krai flora, including the data on its species composition and structure, patterns of distribution in the region. It is found out that most species have the invasive status in the southern region of the krai, beyond this area the degree of naturalization is reduced and currently poses no threat of invasion. The main factors, limiting the spread of phytointroductions in the region are climatic specifics of the region. Two climatic barriers, limiting the spread of invasive species, were identified. It is revealed that in the southern part of Khabarovsk Krai the time period from the adventitious species introduction till its ranking into the category of "invasive species" is 10–20 years, and the distribution area at first increases gradually, and then it expands sharply. An invasive component of krai flora comprises 21 species, representing 5.3% of krai adventive flora and nine other species may eventually become invasive.

**Key words:** adventitious species, invasive species, adventive flora of Khabarovsk Krai, the degree of naturalization, phytointroductions, invasive flora component.

## К БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ. 2. *ROBINIA PSEUDOACACIA*, *R.* × *AMBIGUA*, *R. NEOMEXICANA*

© 2012 Виноградова Ю.К.<sup>1</sup>, Ткачева Е.В.<sup>2</sup>, Бринзда Ян<sup>3</sup>,  
Майоров С.Р.<sup>4</sup>, Островский Р.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН  
127276 Москва, ул. Ботаническая, 4, e-mail: [gbsad@mail.ru](mailto:gbsad@mail.ru)

<sup>2</sup> Библиотека по естественным наукам РАН  
119991 Москва, ул. Знаменка, 11/11, e-mail: [katyusha\\_2009@mail.ru](mailto:katyusha_2009@mail.ru)

<sup>3</sup> Институт сохранения биоразнообразия и биологической безопасности Словацкого сельскохозяйственного университета в г. Нитра, Словакия  
Trieda A.Hlinku 2, 949 76 Nitra, Slovak Republic. e-mail: [Jan.Brindza@uniag.sk](mailto:Jan.Brindza@uniag.sk)

<sup>4</sup> Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова  
119899 Москва, Ленинские горы, e-mail: [saxifraga@mail.ru](mailto:saxifraga@mail.ru)

Поступила в редакцию 22.06.2012

Проведено сравнительное изучение структуры цветка трех видов рода *Robinia* L. – *R. pseudoacacia*, *R.* × *ambigua* и *R. neomexicana*. Широко натурализуемая *R. pseudoacacia*, по сравнению с двумя другими видами, имеет наименьшие размеры органов цветка на всех стадиях развития. Выявлены качественные признаки, характеризующие каждую фазу развития цветка. Проанализирован комплекс микроскопических морфологических признаков цветка (как количественных, так и качественных). Выявлены дополнительные таксономические признаки: форма пыльников, размер и форма пыльцевых зерен, а также степень фертильности пыльцы.

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

### Введение

Род *Robinia* в современных границах включает четыре вида: *R. pseudoacacia* L., *R. hispida* L., *R. viscosa* Ventenat и *R. neomexicana* A. Gray [Isely, Peabody, 1984]. Первые три вида являются аборигенными на юго-востоке США в Аппалачах, а *R. neomexicana* имеет естественный ареал в горах юго-запада США и прилегающих районах Мексики. Внутри рода выделяют две группы: к первой относится белоцветковая *R. pseudoacacia* – диплоидный перекрестноопыляемый вид, а вторая включает преимущественно розовоцветковые *R. hispida*, *R. viscosa* и *R. neomexicana*, которые формируют триплоидные клональные расы или путем апомиксиса, или с помощью

естественного вегетативного размножения корневыми отпрысками.

Запутанность таксономии второй группы обусловлена как раз особенностями репродуктивной системы входящих в нее видов, которая ведет к образованию географических рас со слабыми морфологическими различиями. На этом основании А. Rydberg [1924], например, описал «видовое разнообразие» из 18 розовоцветковых и 2 белоцветковых видов *Robinia*. Таксономическая ревизия Isely и Peabody [1984] представляет собой более рациональный подход, учитывающий влияние самоопыления и клонального роста на внутри- и межпопуляционную изменчивость морфологических признаков.

Напротив, таксономия перекрестно-опыляемой *R. pseudoacacia* не является проблематичной, и у этого вида практически нет синонимов и внутривидовых таксонов. Установлено, что, несмотря на способность к вегетативному размножению, *R. pseudoacacia* демонстрирует очень низкую географическую изменчивость как морфологических, так и генетических признаков. Так, в естественном ареале в Аппалачах только 12% аллелей в 18 локусах атрибутировали межпопуляционную изменчивость, в то время как 88% атрибутировали внутривидовую изменчивость [Surles et al., 1989].

Наши исследования также показали, что межпопуляционная изменчивость количественных признаков плодов и семян *R. pseudoacacia* не носит клинального характера и амплитуда ее ниже, чем амплитуда индивидуальной изменчивости. Длина бобов варьирует от 2.1 до 10.7 см (в среднем 4–6 см); ширина – от 0.3 до 1.7 см (в среднем 1 см). Плод состоит из 1–16 семенных камер, однако часть семян остаются недоразвитыми, а часть повреждается вредителями; таким образом, в 1 плоде имеется в среднем от 1 до 4 жизнеспособных семян. Длина семени 4.2–5.8 мм, ширина 2.9–4.3 мм, масса 18.5–29.1 мг [Дудкина, Виноградова, 2007].

Виды различаются довольно хорошо. *R. pseudoacacia* имеет белые лепестки, отчетливо короткие зубцы чашечки, крылатый край боба и неопушенные (или слабо опушенные мягкими волосками) цветоножки, чашечки и створки бобов. У *R. hispida* веточки и цветоножки покрыты длинными жесткими волосками, прицветники без ости; листочки в числе 9–13, во взрослом состоянии гладкие с абаксиальной стороны. *R. viscosa* имеет очень заметные сидячие черноватые железки на веточках и цветоножках; листочки в числе 13–21, во взрослом состоянии гладкие с адаксиальной стороны. *R. neotexicana* является наименее специализированной и

утратила признаки, однозначно маркирующие другие виды рода. Веточки и рахис листа у *R. neotexicana* могут быть голыми, опушенными шелковистыми волосками или войлочноопушенными, но без железок; вполне развитые листочки сложного листа опушены жесткими или шелковистыми волосками с обеих сторон [Lavin, Sousa, 1995].

*Robinia pseudoacacia* – дерево высотой до 20 м. Листья длиной 20–30 см, из 7–19 эллиптических листочков. У основания сложного листа расположен прилистник, опушенный длинными желто-коричневыми волосками (длиной от 0.5 до 0.7 мм), и несколько (4–6) крупных желтых железок. Рахис (ось) сложного листа опушен светлыми короткими и желтоватыми железистыми волосками. Листочек сложного листа опушен светлыми короткими волосками, а снизу по жилке – длинными желто-коричневыми волосками, заканчивающимися на кончике листка пучком из 30–40 волосков длиной 0.8 мм. Цветки белые, ароматные, по 5–15 штук в кисти (рис. 1). Цветение с мая до середины июня. Ценный медонос.

Естественный ареал вида простирается от штата Пенсильвания до штата Джорджия, на запад до Айовы, Миссури и Оклахомы [Rehder, 1949]. *R. pseudoacacia* применяется в Северной Америке в искусственных лесопосадках с 1635 г., а к концу XIX в. стала самым распространенным видом на Великой Равнине, где широко использовалась в качестве лесозащитных насаждений на сухих песчаных участках [Rehder, 1949; Bartha et al., 2008]. В Европе *R. pseudoacacia* появилась в XVII в. Известно, что В. Робэн получил семена и саженцы из Англии и в 1636 г. высадил их в Королевском саду в Париже. Вид начали культивировать в 1641 г. в Лейпциге, в 1683 г. – в Эдинбурге, в 1691 г. – в Страсбурге [Головкин, 1981].

В России *R. pseudoacacia* росла в 1756 г. в Москве в саду П.А. Демидова,



**Рис. 1.** а) *Robinia pseudoacacia*, б) *R. × ambigua*, в) ось генеративного побега *R. × ambigua*.



**Рис. 2.** А. *R. neomexicana* в экспозиции сада непрерывного цветения в ГБС РАН. а) бутон; б) зубчик чашечки с опушением простыми и железистыми волосками. В. *R. hispida*.

где ее содержали в оранжерее, как экзотику. В дендрарии Московского сельскохозяйственного института теплолюбивые растения ежегодно обмерзали до основания, поэтому их укутывали соломой, спасая от морозов [Ткачева, Куikliна, 2009].

В настоящее время *R. pseudoacacia* натурализовалась практически во всех регионах вторичного ареала: по всей Северной Америке, на юге Южной Америки, юге Африки, в зоне умеренного климата в Азии, Австралии, Новой Зеландии [Torrey, Gray, 1969]. Агрессивным инвазионным видом она является в Западной и Восточной Европе, в южных районах России и на Украине, включая Крым.

*Robinia viscosa* в Центральной Европе практически не встречается, однако в качестве декоративной древесной породы культивируется гибрид *R. × ambigua* Poir = *R. viscosa* ×

*R. pseudoacacia* (рис. 1) с яркими малиновыми соцветиями [Ortiz, 1999]. Цветет обильно в конце мая – начале июня и менее обильно все лето до середины сентября (отмечается 4–5 волн цветения, между которыми обычно образуются небольшие, в 2–3 недели, перерывы). Побеги, цветоносы, чашечка густо покрыты железистыми волосками с клейким экссудатом, за что родительский вид и получил свое название. Натурализовавшихся популяций не отмечено.

*Robinia neomexicana* в Европе, по-видимому, также выращивают с декоративными целями в виде сортов, гибридов или культиваров (рис. 2А). Натурализуемых популяций не отмечено.

*Robinia hispida* (рис. 2В) мы видели только в ботаническом саду г. Вацратот (Венгрия), где вид представлен парой молодых деревьев в нецветущем



состоянии. Экземпляр, который выращивается под этим названием в ботаническом саду г. Нитра (Словакия), не имеет характерных для вида морфологических признаков и переопределен нами как *R. pseudoacacia*.

Цель работы – сравнительный анализ микроморфологии цветка трех видов рода *Robinia* L. – *R. pseudoacacia*, *R. × ambigua* и *R. neomexicana* на разных этапах развития в плане возможного выявления признаков, способствующих широкой натурализации *R. pseudoacacia*.

Признаки, опираясь на которые можно было бы прогнозировать инвазии, ищут вот уже полвека. Сформулированы признаки «идеального сорняка», включающие экологическую многосторонность, быстрое созревание, плодовитость, эффективность диссеминации, вегетативное размножение и конкурентоспособность, однако, по-видимому, для каждого таксона набор признаков будет индивидуальным. Обзор работ, посвященных этой проблеме, изложен в коллективной монографии «Predicting invasions of nonindigenous plants and plant pests» [2002].

### Методика

Изучены растения *R. pseudoacacia*: 1) произрастающие в отделе культурных растений ГБС РАН (Москва, Россия) – 2 экз.; 2) культивируемые в г. Нитра (Словакия) – 6 экз.; 3) дичающие экземпляры в лесопосадках вдоль шоссе Нитра – Новый Замок – 5 экз.; 4) особи из инвазионных популяций в окрестностях г. Нитра – 10 экз.; *R. × ambigua*: 1) из городских посадок в г. Комарно (Словакия) – 3 экз. и 2) из ботанического сада г. Нитра (где выращивалось под неверным названием *R. neomexicana*) – 1 экз.; *R. neomexicana*: 1) в культуре в саду непрерывного цветения ГБС РАН (Москва, Россия) – 4 экз., 2) в культуре в ИФР РАН (Москва, Россия) – 2 экз., 3) в культуре в г. Нитра (Словакия) – 3 экз.

Для анализа с каждого дерева отбирали цветки на следующих этапах развития: 1) фаза начала бутонизации; 2) фаза бутонизации; 3) фаза окончания бутонизации; 4) фаза начала цветения; 5) фаза полного цветения; 6) фаза отцветания. Морфологические и биометрические признаки различных органов цветка определяли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX 1000 (в Москве) и цифровых микроскопов Zeiss Discovery V12 и Zeiss Axio Star с измерением данных в программе Zeiss Axio Vision LE 4.9.2. (в Словакии). Выборка цветков на первых двух фазах развития составляла по 10 шт., на последующих – по 30–40 шт. Размер свежесобранной пыльцы вычисляли в трех повторностях, без добавления воды на предметное стекло, общая выборка составляла 30 пыльцевых зерен. Фертильность пыльцы выявляли путем окрашивания пыльцевых зерен ацетокармином при небольшом нагревании с последующим просмотром предметных стеклышек не менее чем в 5 полях зрения микроскопа. Статистическая достоверность различий морфометрических признаков проверена по t-критерию Стьюдента.

Для тестирования гипотезы о конкурентном превосходстве инвазионных видов провели сравнение между широко натурализовавшейся *R. pseudoacacia* и двумя другими видами, которые в Европе пока практически не дичают – *R. × ambigua* и *R. neomexicana*, по морфометрическим признакам цветков и жизнеспособности пыльцы.

### Результаты

#### *Robinia pseudoacacia*

По фазам развития цветков, характеристика которых представлена в табл. 1, образцы вида словацкого и московского происхождения не различаются.

Фаза 1. Начало бутонизации. Соцветия начали формироваться в начале мая, и исследованы в Словакии 06 мая 2010 г., а в Москве 14 мая 2012 г.,



**Рис. 3.** Фаза начала бутонизации *R. pseudoacacia*. а) бутон; б,с) бутон в разрезе; д) пестик.



**Рис. 4.** Изменчивость размеров бутонов в соцветии (а) и оригинальная форма пыльников (б, с, d) у *R. pseudoacacia*, культивируемой в г. Нитра.

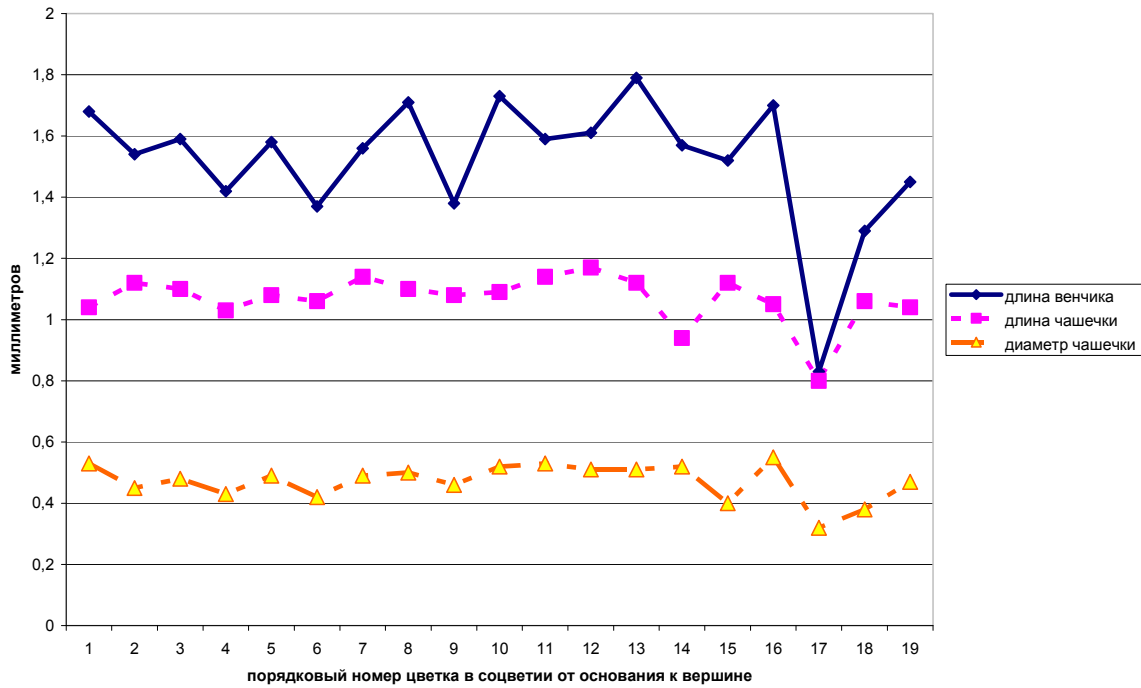
когда длина соцветия не превышала 2 см. Цветоножка бутонов имеет в длину от 0.3 до 1.1 мм, сильно опушена короткими волосками без примеси железистых (рис. 3). Прицветник также густоопушенный, длиной 0.3–0.5 мм и шириной 0.1–0.2 мм. Чашечка длиной 0.3–0.4 мм и шириной 0.1–0.2 мм, густо опушена. Венчик скрыт в чашечке, длина паруса 922–1431  $\mu\text{m}$ , ширина 774–1080  $\mu\text{m}$ . Крупные тычинки имеют тычиночную нить 396–751 (624 $\pm$ 64)  $\mu\text{m}$  и неокрашенные пыльники длиной 557–754 (644 $\pm$ 29)  $\mu\text{m}$  и шириной 372–559 (484 $\pm$ 31)  $\mu\text{m}$ . Мелкие тычинки имеют тычиночную нить 338–412 (366 $\pm$ 23)  $\mu\text{m}$  и неокрашенные пыльники длиной 310–558 (431 $\pm$ 34)  $\mu\text{m}$  и шириной 281–450 (362 $\pm$ 22)  $\mu\text{m}$ . Тычиночная трубка не просматривается. Пестик согнутый длиной 1.9–3.0 мм и диаметром 0.4–0.6 мм; рыльце просматривается, а столбик и завязь еще не дифференцированы.

**Фаза 2. Бутонизация.** Цветоножка имеет в диаметре 0.5–0.6 мм. Общая

длина бутона 10–11 мм. Чашечка диаметром 2.5–3.0 мм и длиной 6.7–7.2 мм, включая длину зубцов 2.3–3.2 мм. Венчик выступает за пределы чашечки. Длина паруса 8.2–10.1 мм, ширина 8.4 мм. Весла длиной 8–9 мм и шириной 2.5–3.0 мм, со шпорцем длиной 560–570  $\mu\text{m}$ . Лодочка длиной 8–9 мм и шириной 3.0 мм. Свободная тычинка имеет тычиночную нить длиной 5.6 мм, остальные тычинки срослись в тычиночную трубку длиной 4.3 мм и диаметром 1.3 мм. Крупные тычинки имеют тычиночную нить 2.1–2.6 мм и пыльники длиной 918–1045  $\mu\text{m}$  и шириной 648–836  $\mu\text{m}$ . Мелкие тычинки имеют тычиночную нить длиной 1.5–1.7 мм и пыльники длиной 900–969  $\mu\text{m}$  и шириной 659–682  $\mu\text{m}$ . Общая длина пестика 9.3 мм (завязь 5.2 мм, столбик 3.8 мм и рыльце 0.3 мм); диаметр завязи 0.7–0.8 мм.

Тычинки у растений, культивируемых в г. Нитра (Словакия), на дистальном конце имеют загнутый вырост (рис. 4).





**Рис. 5.** Изменчивость размеров бутонов в соцветии *R. pseudoacacia*, культивируемой в г. Нитра.



**Рис. 6.** Фаза окончания бутонизации *R. pseudoacacia*. а) бутон, б) столбик и рыльце пестика; с) удлинённый пыльник; д) округлый пыльник.

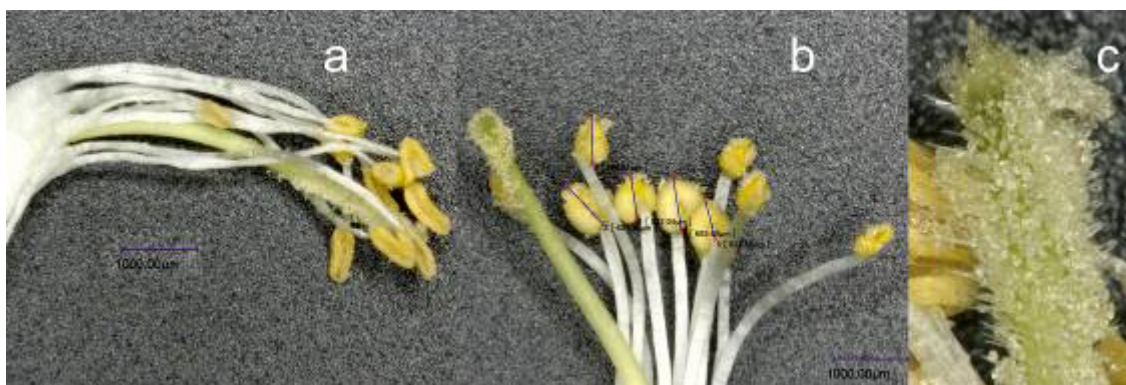
У культивируемых в г. Нитра экземпляров от основания к верхушке соцветия уменьшения размеров бутонов не наблюдается. Самый мелкий бутон расположен на третьей от верхушки соцветия цветоножке, а самый крупный – в верхней трети кисти (рис. 5). В Москве аналогичных наблюдений не проводили.

Фаза 3. Окончание бутонизации (рис. 6). Венчик окрашен в белый цвет, длиной 9.8–17.9 мм и диаметром 3.1–5.0 мм; длиннее опушенной чашечки (длина которой 5.2–8.2 мм, включая

длину зубца 2.1–2.9 мм, и диаметр 2.6–4.0 мм). Пыльники окрашены в желтый цвет. Одна тычинка свободная, у девяти других нижние части тычиночных нитей срослись в тычиночную трубку, которая превышает по длине свободные части тычиночных нитей. У пяти тычинок пыльники удлинённые ( $l/d=1.4-1.6$ ), у пяти (в том числе и свободной) – округлые ( $l/d=1.2$ ). Пестик дифференцирован на завязь, столбик и рыльце. Верхняя часть столбика и основание рыльца покрыты длинными прозрачными волосками.



**Рис. 7.** Фаза начала цветения *R. pseudoacacia*. а) парус, б) весла; в) лодочка; д) андроцей и гинецей.



**Рис. 8.** Фаза полного цветения *R. pseudoacacia*. а, б) андроцей и гинецей; в) верхняя часть пестика с пыльцой.

Фаза 4. Начало цветения (рис. 7). Размеры чашечки увеличиваются незначительно: длина 6.3–8.8 мм, включая длину зубца 2.1–2.9 мм, и диаметр 3.2–4.5 мм. Венчик длиной 15.1–20.0 мм и диаметром 4.5–7.4 мм. Парус несколько отходит от остальных частей венчика. Весла длиной 1.9–2.0 см с длинным шпорцем 5 мм длиной. Ширина весла 5 мм. Лодочка длиной 9–10 мм со шпорцем длиной 4.5 мм. Свободная тычинка имеет длину 13–14 мм и пыльник длиной 1.0–1.1 мм. Тычиночная трубка длиной 10 мм. Четыре мелкие тычинки имеют тычиночную нить длиной (не включая длину тычиночной трубки) 3–4 мм и округлый пыльник диаметром 0.8–0.9 мм. Пять крупных тычинок имеют тычиночную нить длиной 4.2–4.7 мм и пыльники длиной 1151–1213  $\mu\text{m}$ . Длина пестика (18.2 мм) превышает длину тычинок. Завязь диаметром 0.9 мм, покрыта редкими серебристыми волосками.

Фаза 5. Полное цветение (рис. 8). Размер чашечки незначительно сокращается, а венчика – увеличивается: длина его составляет 15.4–19.5 мм, а диаметр – 6.6–8.0 (в среднем  $7.3 \pm 0.7$ ) мм. Ширина паруса 7.9–16.2 мм, ширина лодочки 3.5–6.5 мм. Длина тычиночной трубки 14.5–14.6 мм, диаметр – 2.0 мм. Длина свободных частей тычиночных нитей 4.5–5.0 мм. Пыльники выпускают пыльцу и сокращаются в размерах: длина продолговатых пыльников варьирует от 540 до 890  $\mu\text{m}$ , а ширина – от 220 до 690  $\mu\text{m}$ ; длина округлых – от 440 до 880  $\mu\text{m}$ , а ширина – от 290 до 790  $\mu\text{m}$ . Общая длина пестика достигает 1.4–2.2 см (рыльце 0.3 мм, столбик 4.83–9.11 мм; завязь 7.35–14.75 мм), диаметр завязи – 0.73–1.24 мм.

Фаза 6. Окончание цветения и начало плодоношения. Венчик буреет и опадает. Тычиночные нити скручиваются, тычиночная трубка



**Рис. 9.** Фаза начала бутонизации *R. × ambigua*. а) соцветие, б) бутон, с) прицветник; д) парус; е) тычинка; ф) пестик.



**Рис. 10.** Фаза бутонизации *R. × ambigua*. а) бутон в разрезе, б) тычинки с тычиночной трубкой; с) пестик, тычинка и весло.

разрывается. Практически каждый цветок образует плод. В конце вегетационного сезона черные бобы отчетливо выделяются на фоне зеленой листвы, в массе покрывая растение, за что на родине *R. pseudoacacia* называют «деревом черной саранчи».

### ***Robinia × ambigua***

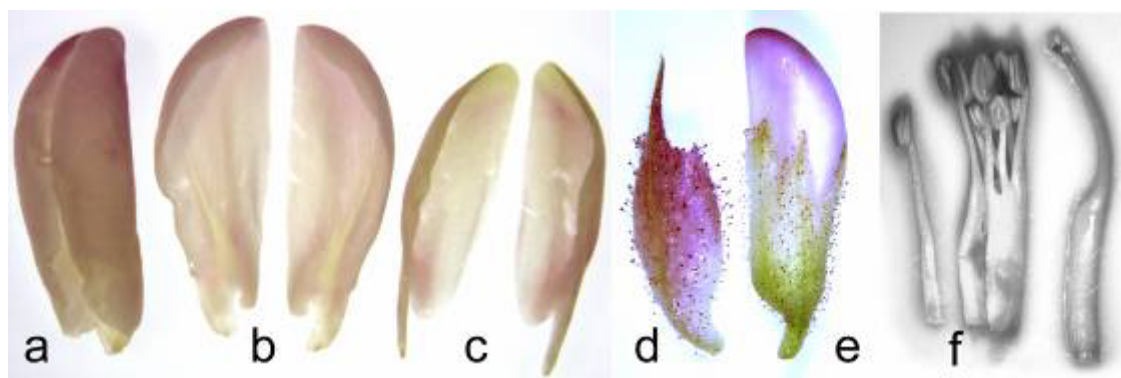
В отличие от *R. pseudoacacia*, *R. × ambigua* начинает цвести на месяц позднее. В кисти насчитывается в среднем от 20 до 25 цветков с ярким малиновым венчиком.

**Фаза 1. Начало бутонизации** (рис. 9). Общая длина соцветия 2.5 см. Отдельный цветок имеет слабоокрашенный прицветник, который состоит из пластинки длиной 5–6 мм и вытянутого острого кончика длиной 2.7–2.8 мм. Длина чашечки 5.2 мм. И чашечка, и прицветник густо опушены клейкими железистыми волосками. Венчик не окрашен, скрыт в чашечке.

Длина паруса 2.0 мм, ширина – 1.1 мм. Длина весла 2.8 мм, ширина – 0.7 мм. Наиболее крупная тычинка имеет пыльник длиной 0.9 мм и шириной 0.5 мм на короткой тычиночной нити длиной 0.3 мм. Пестик согнутый, начинает дифференцироваться на завязь (длина 1.2 мм), столбик (длина 0.5 мм) и рыльце (длина 0.1 мм).

**Фаза 2. Бутонизация** (рис. 10). Прицветник имеет пластинку длиной 7.0 мм и вытянутый острый кончик длиной 3 мм. Длина бутона 6.2 мм, диаметр – 2.4 мм. Венчик не окрашенный, скрыт в чашечке. Длина паруса 3.9 мм, весла – 3.1 мм. Сформирована тычиночная трубка длиной 1.2–0.8 мм. Пять тычинок имеют тычиночную нить (без учета длины тычиночной трубки) 0.8–1.1 мм и крупные пыльники длиной от 939 до 1103  $\mu\text{m}$  и диаметром от 458 до 756  $\mu\text{m}$ . Другие пять тычинок имеют в два раза более короткую тычиночную нить





**Рис. 11.** Фаза окончания бутонизации *R. × ambigua*. а) парус; б) весла; в) лодочка; д) прицветник; е) бутон; ф) андроцей и гинецей.



**Рис. 12.** Фаза начала цветения *R. × ambigua*. а) прицветник; б) бутон; в) парус; д) весла; е) лодочка; ф) андроцей и гинецей.

0.4–0.5 мм, но размер пыльников лишь немногим меньше –  $864 \times 644 \mu\text{m}$ . Пестик согнутый, завязь длиной 3.3 мм и диаметром 0.7 мм, столбик длиной 0.7 мм, рыльце длиной 0.1 мм.

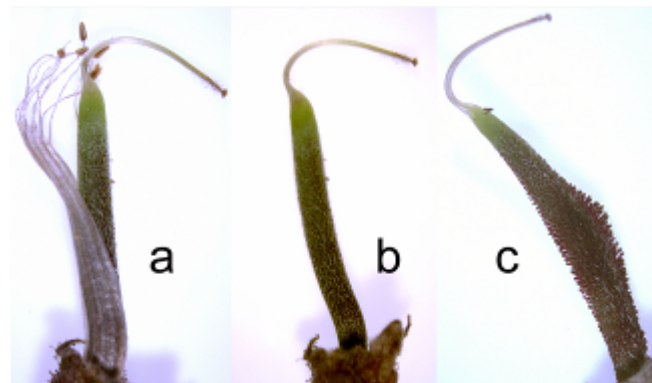
Фаза 3. Окончание бутонизации (рис. 11). Прицветник имеет пластинку длиной 8.7 мм и вытянутый острый кончик длиной 3 мм. Венчик длиной 14.5–20.2 и диаметром 5.5–7.6 мм окрашен в светло-малиновый цвет, существенно превышает длину чашечки (длина 7.5–8.4; диаметр 3.5–4.5 и длина зубцов 2.9–4.3 мм). Ширина паруса 7.0 мм. Весла длиной 8.7 мм и шириной 3.1 мм со шпорцем 1.6 мм. Лодочка из несросшихся лепестков длиной 9.2 и шириной 2.6 мм со шпорцем 2.8 мм. Тычиночная трубка вытягивается, ее длина составляет 4.1 мм при диаметре 1.3 мм. Пять тычинок имеют тычиночную нить (без учета длины тычиночной трубки) 2.4–2.6 мм и крупные пыльники длиной от 1034 до

1383  $\mu\text{m}$  и диаметром от 620 до 940  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.5$ ). Другие пять тычинок имеют в полтора раза более короткую тычиночную нить длиной 1.7–1.8 мм и диаметром 0.2 мм, но размер пыльников лишь немногим меньше (длина 650–1070 и ширина 670–830  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.2$ )). Столбик пестика вытягивается и выпрямляется, и общая длина пестика составляет 8.9 мм (завязь длиной 4.4 мм, столбик длиной 4.3 мм и рыльце длиной 0.2 мм).

Фаза 4. Начало цветения (рис. 12). Размеры прицветника и чашечки не изменяются. Венчик окрашен в ярко-малиновый цвет, более чем в два раза превышает длину чашечки (19.3–22.0 против 7.1–8.3 мм). Ширина паруса 12.3 мм. Весла длиной 10.2 мм и шириной 3.1 мм с длинным шпорцем длиной 4.6 мм и коротким шпорцем длиной 1.4 мм. Лодочка из несросшихся лепестков шириной 5.5 мм и длиной 14.7 мм, включая шпорец длиной 5.9 мм.



**Рис. 13.** Фаза полного цветения *R. × ambigua*. а) бутон; b, c) андроцей и гинецей.



**Рис. 14.** Фаза окончания цветения и начала плодоношения *R. × ambigua*. а) андроцей и гинецей; b, c) пестик.

Пыльники растрескиваются и «сжеживаются», пыльца начинает высыпаться. Свободная тычинка имеет тычиночную нить длиной 12.7 мм. Тычиночная трубка из девяти сросшихся тычинок еще больше вытягивается, ее длина составляет 10.6 мм при диаметре 2.2 мм. Длина верхней свободной части тычиночных нитей составляет от 3.3 до 4.4 мм. Размер продолговатых пыльников 650–960 × 290–740  $\mu\text{m}$ , диаметр округлых пыльников составляет 350–650  $\mu\text{m}$ . К верхней части столбика и рыльцу, которые покрыты длинными белыми волосками, прилипает пыльца. Общая длина пестика составляет 17.2 мм (завязь длиной 10.9 мм и диаметром 0.9 мм, столбик длиной 6.0 мм и рыльце длиной 0.3 мм).

**Фаза 5. Полное цветение** (рис. 13). Размеры прицветника, чашечки и венчика не изменяются, за исключением паруса, ширина которого составляет 12.4 мм. Парус несколько отодвигается от остальных частей венчика. Пыльца

практически вся высыпалась, и размеры пыльников сократились (длина от 547 до 716  $\mu\text{m}$  и диаметр 229  $\mu\text{m}$ ). Пестик немного удлинится, его общая длина составляет 1.7–2.2 см (рыльце 0.3 мм, столбик 6.60–8.21 мм и завязь длиной 9.35–14.49 мм); диаметр завязи 0.73–0.90 мм.

**Фаза 6. Окончание цветения и начало плодоношения** (рис. 14). Венчик «выцветает», становится тускло-серым и опадает. Тычиночные нити скручиваются, тычиночная трубка разрывается, и из нее выступает завязь, усеянная многочисленными фиолетовыми железками, вскоре опадающая вместе с тычиночной трубкой. Лишь единичные цветки (1–2) в соцветии формируют плоды. Это, по-видимому, объясняется недостаточным числом произрастающих в регионе деревьев семенного происхождения (высаживаемые деревца, размноженные вегетативным способом, не переопыляются). Завязавшийся боб имеет длину 15.8 мм и столбик 6.6 мм.



**Рис. 15.** Фаза начала бутонизации *R. neomexicana*. а) соцветие, б) прицветник, в) бутон в разрезе; г) недифференцированный пестик.

### *Robinia neomexicana*

По размерам органов цветка на разных стадиях развития этот вид занимает промежуточное положение между *R. pseudoacacia* и *R. × ambigua*. Цветение наблюдается на две недели позднее, чем у *R. pseudoacacia*, вторичное цветение отмечается спорадически в начале сентября. Окраска венчика – от бледно-розовой до ярко-розовой.

**Фаза 1. Начало бутонизации** (рис. 15). Соцветия исследованы в Москве 17 мая 2011 г., когда длина их составляла всего 7.0 мм, а ширина – 3.5 мм; число цветков не подсчитано в связи с небольшими размерами. Цветонос нижнего бутона длиной 1.8 мм, сильно опушен короткими и железистыми волосками, диаметр железок от 48 до 74  $\mu\text{m}$  (в среднем  $65.0 \pm 12.2$ ). Прицветник длиной 3.1 мм, густо опушен короткими и железистыми волосками. Бутон длиной 1.7 мм (1.6–1.8 мм) и шириной 1.0 мм, густо опушен короткими волосками, железки единичные. Тычинки без тычиночных нитей, заметны пыльники диаметром 0.3 мм. Пестик недифференцированный длиной 0.6 мм и диаметром 0.3 мм.

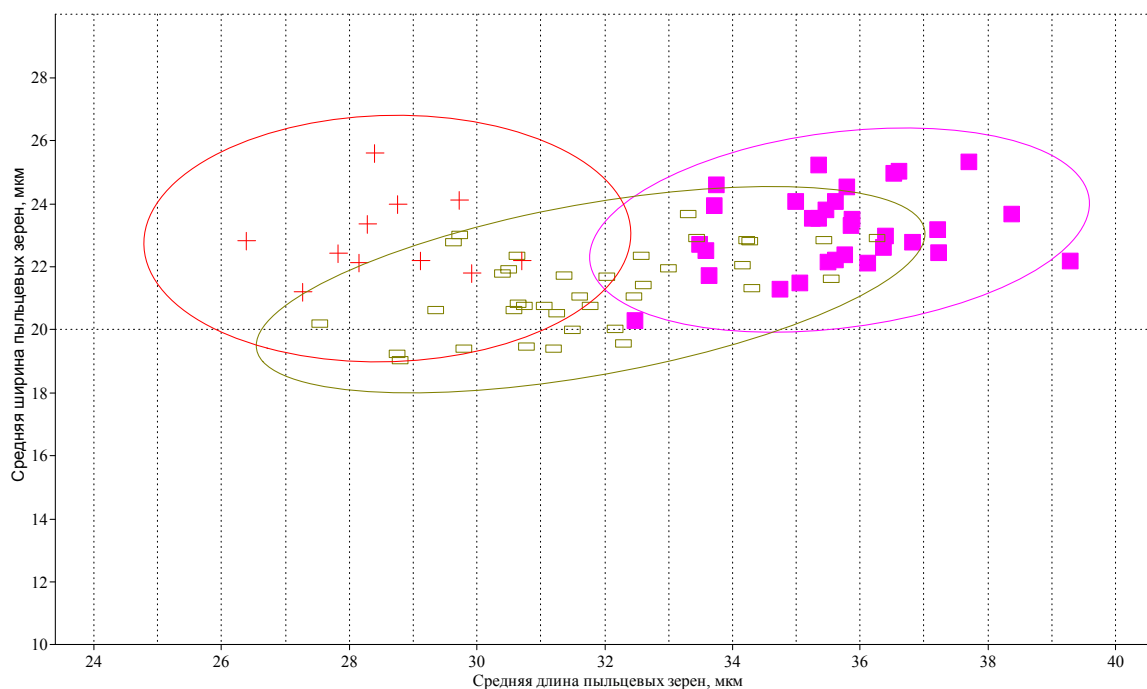
**Фаза 2. Бутонизация.** Через неделю длина соцветия достигла 2 см, а нижнего бутона – 2 мм. Длина прицветника 6.1 мм, ширина – 1.4 мм. Лепестки неокрашенные, немного высунуты из чашечки. У тычинок сформировались тычиночные нити,

самая крупная тычинка имела тычиночную нить длиной 0.3 мм. Пыльники слабоокрашенные, их длина варьирует от 402 до 444  $\mu\text{m}$ , а диаметр – от 302 до 358  $\mu\text{m}$ . Пестик начинает дифференцироваться, согнутый, общая длина его составляет 1.4 мм.

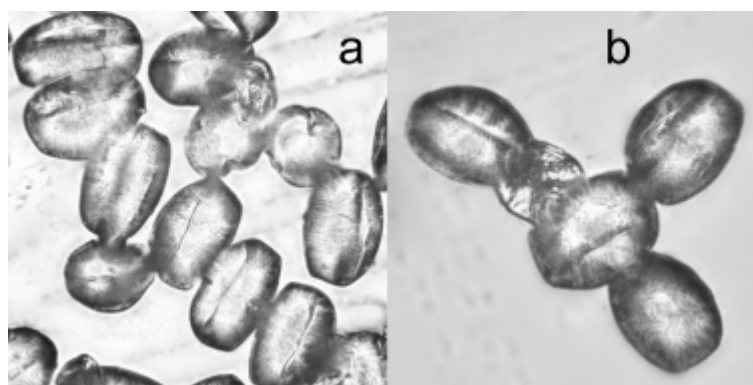
**Фаза 3. Окончание бутонизации.** Длина чашечки 6.2–7.3 мм, включая длину зубцов 2.3–3.1 мм, а ее диаметр – 3.1–4.5 мм. Длина венчика 13.0–18.3 мм, его диаметр 4.5–6.4 мм. Продолговатые пыльники имеют длину 780–1350  $\mu\text{m}$  и ширину 360–1020  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.8$ ). Округлые пыльники имеют длину 920–1310  $\mu\text{m}$  и ширину 900–1070  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.2$ ).

**Фаза 4. Начало цветения.** Длина чашечки 6.2–7.6 мм, включая длину зубцов 2.3–3.3 мм, а ее диаметр – 3.2–4.8 мм. Длина венчика 13.0–18.9 мм, его диаметр 4.7–7.1 мм.

**Фаза 5. Полное цветение.** Длина чашечки 6.7–8.1 мм, включая длину зубцов 2.3–3.3 мм, а ее диаметр – 4.4–5.4 мм. Длина венчика 19.6–23.3 мм, ширина паруса 13.0–14.0 мм. Пыльники выпускают пыльцу и уменьшаются в размерах. Продолговатые пыльники имеют длину 690–800  $\mu\text{m}$  и ширину 230–430  $\mu\text{m}$  ( $l/d=2.2$ ). Округлые пыльники имеют длину 620–800  $\mu\text{m}$  и ширину 330–790  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.4$ ). Общая длина пестика составляет 1.8–2.4 см (рыльце 0.3 мм, столбик 6.04–8.21 мм и завязь длиной 12.20–16.32 мм); диаметр завязи 0.79–1.36 мм. Следует отметить, что *R. neomexicana* отличается



**Рис. 16.** Морфометрические параметры пыльцы таксонов рода *Robinia*.  
 + – *R. × ambigua*; □ – *R. pseudoacacia*; ■ – *R. neomexicana*



**Рис. 17.** Пыльцевые зерна. а) *R. pseudoacacia*; б) *R. × ambigua*.

наиболее изогнутым столбиком пестика по сравнению с другими видами.

Фаза 6. Окончание цветения и начало плодоношения. Размеры чашечки не меняются. Длина венчика 22.8–23.3 мм, ширина паруса 15.7–19.2 (в среднем  $18.0 \pm 0.2$ ) мм. Плоды формируются ежегодно, но самосев ни разу отмечен не был.

#### **Морфометрические признаки и фертильность пыльцы**

Изучена вариабельность размеров и формы пыльцы трех таксонов (рис. 16, 17). У всех образцов *R. pseudoacacia*

длина пыльцевых зерен варьирует от 27.53 до 36.27 (в среднем  $31.8 \pm 0.3$ )  $\mu\text{m}$ , а ширина – от 19.01 до 23.65 (в среднем  $21.2 \pm 0.2$ )  $\mu\text{m}$ ; отношение длины к ширине 1.5. Фертильность пыльцы высокая – до 98%.

У *R. neomexicana* размер пыльцы несколько больше: длина пыльцевых зерен изменяется от 32.49 до 39.30 (в среднем  $35.7 \pm 0.3$ )  $\mu\text{m}$ , а ширина – от 20.29 до 25.30 (в среднем  $23.2 \pm 0.2$ )  $\mu\text{m}$ ; отношение длины к ширине 1.5. Фертильность пыльцы высокая – до 96%.

У *R. × ambigua* пыльца более мелкая и округлая: амплитуда изменчивости



Таблица 1. Характеристика стадий развития цветка видов рода *Robinia*

	1 фаза – начало бутонизации	2 фаза – бутонизация	3 фаза – окончание бутонизации	4 фаза – начало цветения	5 фаза – полное цветение	6 фаза – окончание цветения
чашечка	превышает венчик		короче венчика	более чем вдвое короче венчика		
венчик	неокрашенный		окрашенный		яркоокрашенный, парус несколько отклоняется	тусклоокрашенный, бурет и опадает
тычиночная трубка	несформирована	сформирована, равна длине свободной части тычиночных нитей	длиннее свободной части тычиночных нитей			разрывается
тычинки	пыльники зеленые, без тычиночных нитей или с нитями до 1 мм длины	пыльники желтовато-зеленые, имеются тычиночные нити	пыльники желтые, не пылят	пылят		закончили пылить, тычиночные нити скручиваются
пестик	недифференцированный, крупнее тычинок	длиннее тычинок; дифференцирован на завязь, столбик и рыльце				

длины пыльцевых зерен составляет от 26.37 до 30.70 (в среднем  $28.6 \pm 0.4$ )  $\mu\text{m}$ , а ширины – от 21.18 до 25.61 (в среднем  $22.9 \pm 0.4$ )  $\mu\text{m}$ ; отношение длины к ширине 1.2 (рис. 15. 16). Фертильность пыльцы довольно низкая – 38%.

### Обсуждение

Развитие цветка трех видов рода *Robinia* протекает сходным образом. По мере старения цветка увеличиваются размеры венчика, формируются тычиночные нити, образуется, а впоследствии и удлиняется тычиночная трубка, дифференцируется пестик, окрашиваются пыльники и венчик. На всех стадиях развития цветка (в отличие, например, от видов рода *Lupinus*) пестик длиннее тычинок.

Изучение особенностей развития цветка у трех таксонов рода *Robinia*

позволил выделить у них 6 фаз развития, различающихся не только по количественным, но и по качественным признакам (табл. 1).

Фаза начала бутонизации завершается формированием тычиночной трубки и дифференциацией пестика на завязь, столбик и рыльце. Фаза бутонизации завершается, когда венчик приобретает свойственную виду окраску и превышает длину чашечки, а пыльники окрашиваются в желтый цвет. Фаза окончания бутонизации завершается, когда венчик вдвое превышает длину чашечки, а пыльники лопаются. Фаза начала цветения завершается, когда парус приобретает яркую окраску и отходит от остальных лепестков венчика, и практически вся пыльца высыпается из пыльников. Фаза полного цветения завершается разрывом тычиночной трубки и

**Таблица 2. Морфометрические признаки цветка видов рода *Robinia* в разных фазах развития (в мм) (полужирным шрифтом выделены показатели, достоверно отличающиеся по t-критерию Стьюдента у всех трех видов)**

	<i>R. pseudoacacia</i>	<i>R. neomexicana</i>	<i>R. × ambigua</i>
	окончание бутонизации		
Длина бутона	<b>13.2±0.5</b>	<b>15.7±0.7</b>	<b>17.7±0.4</b>
Диаметр бутона	<b>3.6±0.3</b>	<b>5.6±0.3</b>	<b>6.6±0.1</b>
Длина чашечки	7.1±0.2	6.7±0.2	7.9±0.1
Диаметр чашечки	3.4±0.1	4.0±0.2	4.1±0.1
Длина зубца чашечки	<b>2.3±0.1</b>	<b>2.7±0.1</b>	<b>3.6±0.1</b>
Длина округлого пыльника ( $l_1$ )	<b>0.85±0.02</b>	<b>1.13±0.07</b>	<b>0.95±0.03</b>
Ширина округлого пыльника ( $d_1$ )	0.72±0.02	0.95±0.03	0.76±0.02
$l_1/d_1$	1.2	1.2	1.2
Длина продолговатого пыльника ( $l_2$ )	<b>0.93±0.02</b>	<b>0.97±0.09</b>	<b>1.24±0.01</b>
Ширина продолговатого пыльника ( $d_2$ )	0.69±0.03	0.58±0.10	0.84±0.01
$l_2/d_2$	1.4	1.8	1.5
	начало цветения		
Длина бутона	16.9±0.3	17.1±1.1	20.5±0.2
Диаметр бутона	<b>5.4±0.1</b>	<b>6.4±0.4</b>	<b>7.9±0.1</b>
Длина чашечки	7.9±0.1	6.8±0.3	7.8±0.1
Диаметр чашечки	3.9±0.1	4.3±0.3	4.5±0.1
Длина зубца чашечки	2.4±0.0	2.8±0.2	3.6±0.16
	полное цветение		
Длина бутона	<b>17.6±0.1</b>	<b>21.8±0.2</b>	<b>20.1±0.2</b>
Длина чашечки	<b>6.9±0.1</b>	<b>7.3±0.1</b>	<b>7.8±0.1</b>
Диаметр чашечки	3.5±0.1	4.8±0.1	3.8±0.1
Длина зубца чашечки	2.1±0.1	2.3±0.1	2.7±0.0
Длина округлого пыльника ( $l_1$ )	<b>0.60±0.01</b>	<b>0.74±0.06</b>	<b>0.53±0.02</b>
Ширина округлого пыльника ( $d_1$ )	0.52±0.02	0.56±0.13	0.52±0.03
$l_1/d_1$	<b>1.2</b>	<b>1.4</b>	<b>1.0</b>
Длина продолговатого пыльника ( $l_2$ )	0.75±0.01	0.76±0.01	0.81±0.02
Ширина продолговатого пыльника ( $d_2$ )	<b>0.51±0.02</b>	<b>0.36±0.02</b>	<b>0.62±0.08</b>
$l_2/d_2$	<b>1.6</b>	<b>2.2</b>	<b>1.7</b>
Длина столбика пестика	7.45±0.13	7.56±0.06	7.84±0.04
Длина завязи пестика	11.34±0.27	15.38±0.14	12.98±0.24
Диаметр завязи	<b>1.00±0.02</b>	<b>1.14±0.02</b>	<b>0.83±0.01</b>
	окончание цветения		
Длина бутона	<b>17.0±0.5</b>	<b>22.9±0.1</b>	<b>20.0±0.2</b>
Длина чашечки	6.2±0.7	7.1±0.3	8.0±0.1
Диаметр чашечки	4.8±0.1	4.8±0.0	4.0±0.1
Длина зубца чашечки	<b>1.5±0.1</b>	<b>2.2±0.1</b>	<b>2.8±0.1</b>

скручиванием тычиночных нитей. Фаза окончания цветения завершается опадением побуревшего венчика.

На всех стадиях развития *R. pseudoacacia* имеет наименьшие размеры органов цветка (табл. 2).

Чашечка и венчик у *R. × ambigua* несколько крупнее, чем у *R. neomexicana*, особенно в фазах окончания бутонизации – начала цветения. Однако

в фазе полного цветения *R. neomexicana* обгоняет *R. × ambigua* по размерам внутренних органов цветка – пыльников и пестика. Помимо этого, *R. neomexicana* отличается наиболее вытянутой формой пыльников.

Наиболее крупные пыльцевые зерна (35.7×23.2 μm) имеет *R. neomexicana*, чуть более мелкие (31.8×21.2 μm) – *R. pseudoacacia*. У обоих видов форма

пыльцевых зерен овальная, а фертильность пыльцы высокая – 96–98%. *R. × ambigua* имеет самую мелкую (28.6×22.9 μm) и округлую пыльцу с низкой фертильностью – 38%.

Таким образом, морфометрические признаки цветков, которые обеспечивали бы большую конкурентоспособность *R. pseudoacacia* по сравнению с двумя другими видами, не выявлены, что противоречит гипотезе относительно конкурентного превосходства во вторичном ареале «более мощных» растений.

Хотя *R. pseudoacacia* на месяц раньше вступает в стадию цветения и имеет гораздо более высокую семенную продуктивность, эти признаки также не очень сильно влияют на высокую скорость экспансии, поскольку этот вид во вторичном ареале практически не расселяется самосевом. Сеянцы *R. pseudoacacia* в Москве спорадически (в годы наиболее обильного плодоношения) отмечаются в расщелинах между асфальтом и фундаментом зданий с южной стороны, однако в следующий вегетационный период они выпадают. Нередко под кроной деревьев растут очень мелкие экземпляры (высотой 3–5 см), которые могут быть приняты за самосев. Но при выкопке оказывается, что эти растеньица имеют 2–3 метровые подземные органы, так что основной способ размножения *R. pseudoacacia* – вегетативный. В связи с этим наиболее эффективный способ контролировать расселение этого вида – прекращение его культивирования в массовых масштабах. Необходимо соотносить пользу, которую робиния псевдоакация принесет как декоративное растение и объем затрат, которые потребуются в дальнейшем для борьбы с этим инвазионным видом.

### Выводы

Цветки *R. pseudoacacia*, культивируемой в Словакии, в отличие от московских экземпляров, имеют

пыльники своеобразной формы, с крючкообразным связником.

У *R. pseudoacacia* практически каждый цветок формирует плод, у *R. neotexicana* плодоношение менее обильное, а у *R. × ambigua* плод завязывается лишь у одного-двух цветков в кисти.

Широко натурализующаяся *R. pseudoacacia* не имеет конкурентного преимущества перед *R. × ambigua* и *R. neotexicana* по большим размерам органов флоральной сферы, а, напротив, уступает им, так что гипотеза относительно конкурентного превосходства во вторичном ареале «более мощных» растений нашими результатами не поддерживается.

Отмечены дополнительные таксономические признаки видов рода: *R. neotexicana* имеет наиболее вытянутую форму пыльников и наиболее крупные пыльцевые зерна, а *R. × ambigua* имеет самую мелкую и округлую пыльцу с низкой фертильностью.

Авторы выражают глубокую признательность профессору Дмитрию Дмитриевичу Соколову за ценные замечания и дополнения к данной статье и профессору Золтану Ботта-Дукат за возможность посетить возглавляемый им ботанический сад г. Вацратот.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Национальной стипендиальной программы Словакии SAIA и Программы исследований и развития Фонда Европейского развития регионов в рамках проектов ITMS 26220220115 и Vega 1/0887/10.

### Литература

Головкин Б.Н. История интродукции растений в ботанических садах. М.: Изд-во МГУ, 1981. 125 с.

- Дудкина Н.И., Виноградова Ю.К. Анализ изменчивости плодов и семян *Robinia pseudoacacia* L. в инвазионных популяциях // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тезисы докладов международной научной конференции. Ростов-на-Дону: Южный НЦ РАН, 2007. С. 114–115.
- Ткачева Е.В., Куклина А.Г. Изменчивость робинии лжеакация (*Robinia pseudoacacia*) во вторичном ареале // Проблемы современной дендрологии. Материалы межд. научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения чл.-корр. АН СССР П.И. Лапина. М: Тов-во научных изданий КМК, 2009. С. 362–365.
- Bartha D., Csiszár Á., Zsigmond V. Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) // The Most Important Invasive Plants in Hungary. Vácrátót (Hungary): Institute of Ecology and Botany, Hungarian Academy of Sciences, 2008. P. 63–76.
- Isely D., Peabody F.J. *Robinia* (Leguminosae: Papilionoidea) // *Castanea*. 1984. Vol. 49. No. 4. P. 187–202.
- Lavin M., Sousa M.S. Phylogenetic Systematics and Biogeography of the Tribe Robinieae (Leguminosae) // *Syst. Bot. Monogr.* 1995. Vol. 45. P. 1–165.
- Ortiz P.L. *Robinia* // *Flora Ibérica*. 1999. Vol. 7(1). P. 264–266.
- Predicting invasions of nonindigenous plants and plant pests. National Academy press. Washington, D.C. 2002. 198 p.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. 2<sup>nd</sup> ed. New York: The Macmillan Company, 1949. 996 p.
- Rydberg A. *Robinia* L. // *North American Flora*. 1924. Vol. 24. Part 4. P. 221–228.
- Surles S.E., Hamrick J.L., Bongarten B.C. Allozyme variation in black locust (*Robinia pseudoacacia*) // *Can. J. Forest Research*. 1989. Vol. 19. No. 4. P. 471–479.
- Torrey J., Gray A. A flora of North America. 1969. Vol. 2. Reprinted. [Classica botanica Americana. Vol. 4.2] – Hafner Pub. Co. – XVIII, 504 p.

**ON A FLOWERING PATTERNS OF ALIEN SPECIES.  
2. *ROBINIA PSEUDOACACIA*, *R.* × *AMBIGUA*,  
*R. NEOMEXICANA***

© 2012 Vinogradova Yu.K.<sup>1</sup>, Tkacheva E.V.<sup>2</sup>, Brindza Jan<sup>3</sup>,  
Mayorov S.R.<sup>4</sup>, Ostrowsky R.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences  
ul. Botanicheskaya 4, Moscow, 127276 Russia. e-mail: [gbsad@mail.ru](mailto:gbsad@mail.ru)

<sup>2</sup> Library for Natural Sciences, Russian Academy of Sciences  
ul. Znamenka, 11/11, Moscow, 119991 Russia. e-mail: [katyusha\\_2009@mail.ru](mailto:katyusha_2009@mail.ru)

<sup>3</sup> Institute of Biodiversity Conservation and Biosafety, Faculty of Agrobiolgy and Food Resources,  
Slovak University of Agriculture in Nitra  
Trieda A.Hlinku 2, 949 76 Nitra, Slovak Republic. e-mail: [Jan.Brindza@uniag.sk](mailto:Jan.Brindza@uniag.sk)

<sup>4</sup> Moscow State University  
GSP-1, Moscow, 119991 Russia. e-mail: [saxifraga@mail.ru](mailto:saxifraga@mail.ru)

Comparative study of flower's structure in three species of *Robinia* L. – *R. pseudoacacia*, *R.* × *ambigua* & *R. neomexicana* – was carried out. Invasive *R. pseudoacacia*, in comparison with other species, has the smallest size of flower organs at each stage of flower development. A number of essential taxonomic characters in *Robinia* L., related to flower development stages, was revealed and studied. The set of characters (both numeric and non-numeric) comprises microscopic morphological ones in flowers of the *Robinia* species. Flower development stages could be effectively used for defining the boundaries between the floral phases. Additional taxonomic characters (shape of anthers, size and shape of pollen grain, pollen fertility) were revealed and discussed.

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

## ПАЗАРИТЫ РЕЧНОГО ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* (PERCIFORMES: PERCIDAE) – ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА В ОЗЕРЕ КЕНОН (БАССЕЙН Р. АМУР)

© 2012 Дугаров Ж.Н., Пронин Н.М.

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,  
Сахьяновой 6, Улан-Удэ 670047, [zhar-dug@biol.bscnet.ru](mailto:zhar-dug@biol.bscnet.ru)

Поступила в редакцию 01.08.2012

Юго-восточной границей нативного ареала речного окуня *Perca fluviatilis*, широко распространенного в Евразии, является бассейн оз. Байкал. В оз. Кенон (бассейн р. Амур) речной окунь интродуцирован в 1920 г. из оз. Иван (бассейн р. Лена). Выявлена полная структурная перестройка паразитофауны хозяина через 90 лет после завоза в оз. Кенон, характерная для интродуцированных рыб: исчезновение материнской фауны паразитов и приобретение новых видов. Паразитологические данные свидетельствуют о разделении популяции окуня в оз. Кенон на две субпопуляционные группировки – «западную» и «восточную».

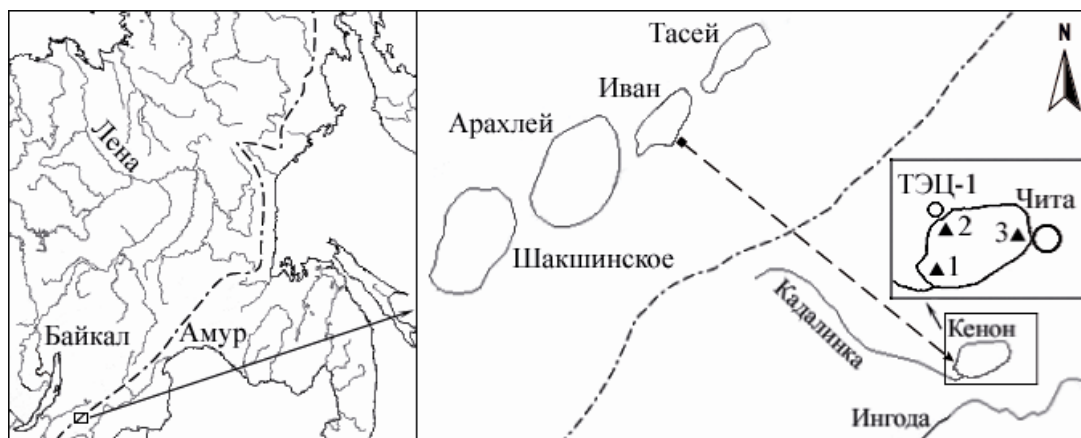
**Ключевые слова:** речной окунь, озеро Кенон, вселение, вселенец, натурализация, паразитофауна.

### Введение

Речной окунь *Perca fluviatilis* L., 1758 (Perciformes: Percidae) широко распространен в водоемах и водотоках Северной Евразии. В России его ареал включает бассейны Северного Ледовитого океана, Балтийского, Черного и Каспийского морей. По палеонтологическим данным, прежде *P. fluviatilis* обитал в бассейне р. Амур [Атлас..., 2003], но до 1920 г. представителей семейства Percidae в бассейне этой великой реки и других рек бассейна Тихого океана не было [Никольский, 1956]. В Крещение 1920 г. крестьянин А. Афанасьев в бочках перевез через Яблоновый хребет 160 экз. окуней из оз. Иван (бассейны рек Витим – Лена) и выпустил в оз. Кенон (бассейны рек Ингода – Амур). «Уже через три года после пересадки окунь в оз. Кенон сильно размножился...» [Никольский, 1956, с. 428] и в 1946 г. стал основной промысловой рыбой. В начале 1950-х гг. он попал в р. Ингода [Никольский, 1956] и в настоящее время встречается в водоемах бассейнов рек Ингода и Онон [Горлачева и др., 2011], дающих начало р. Амур.

Таким образом, вселение и натурализацию окуня в оз. Кенон следует рассматривать не только как биоманипуляцию по изменению биоты этого озера, но как начало трансграничной (трансбассейновой) биоинвазии из бассейна Северного Ледовитого океана в бассейн Тихого океана (рис. 1). В связи с этим необходимо отметить ошибку О.А. Поповой об акклиматизации окуня в оз. Кенон и оз. Иван (!) в 1960-х гг. (!) [Атлас..., 2003] как по фактической дате – 1920 г., а не 1960-е, так и по водоемам: окунь является нативным видом в оз. Иван, из которого и был завезен в оз. Кенон.

Озеро Кенон – один из крупных водоемов в верхней части бассейна р. Амур. Площадь зеркала озера 16 км<sup>2</sup>, средняя глубина 4.4 м. Озеро находится в черте г. Чита, окружено промышленными предприятиями, по берегу водоема проходит Транссибирская железная дорога. С 1965 г. озеро Кенон эксплуатируется в качестве водоема-охладителя Читинской ТЭЦ-1 [Экология..., 1998].



**Рис. 1.** Расположение озер Иван (бассейн р. Лена) и Кенон (бассейн р. Амур); станции отбора проб речного окуня в оз. Кенон: 1 – устье р. Кадалинка, 2 – зона сброса теплых вод Читинской ТЭЦ-1, 3 – участок около спасательной станции. Обозначения: ———— – линия водораздела бассейнов Северного Ледовитого и Тихого океанов.

Сведения по биологии и экологии окуня в оз. Кенон и последствиям его натурализации содержатся в двух монографических сводках: 1) за период 1945–1946 гг. [Никольский, 1956]; 2) 1986–1997 гг. [Экология..., 1998]. Паразитологические исследования рыб оз. Кенон, в том числе чужеродного вида – окуня, проводились крайне редко. В августе-сентябре 1923 г. у 14 экз. окуня из этого озера гельминты не были обнаружены [Витенберг, Подъяпольская, 1927]. В 1965 г. по результатам специальных паразитологических вскрытий рыб оз. Кенон была установлена 100%-я зараженность *Triaenophorus nodulosus amurensis* амурского чебака *Leuciscus waleckii* и отсутствие триенофорид в печени окуня [Пронин, 1966]. Это может служить косвенным показателем специфичности географической формы *T. nodulosus amurensis*, приуроченной к рыбам бассейна р. Амур, на фазе плероцеркоида к амурским карповым рыбам. Позднее, в 1971 г. плероцеркоиды *T. nodulosus amurensis* обнаружены в печени годовиков белого амура *Stenopharyngodon idella*, выращенных в прудах Читинской ГРЭС (позднее ТЭЦ-1) [Гурова и др., 1972]. В целом, через 90 лет после завоза окуня в оз. Кенон фактически не было сведений о его паразитофауне в новых условиях обитания в другом географическом

районе. Поэтому при изучении экологической ситуации в данном озере после проникновения в него еще одного чужеродного вида, *Eloдея canadensis*, авторами проведено паразитологическое исследование окуня, результаты которого представлены в данном сообщении.

#### Материал и методы

Паразитологическое исследование окуня оз. Кенон проведено 7–10 июня 2010 г. из уловов на трех участках: возле устья р. Кадалинка (станция 1), в районе сброса теплых вод Читинской ТЭЦ-1 (2) и у спасательной станции (3) (рис. 1). Методом полного паразитологического вскрытия исследовано 39 экз. окуня, в том числе на станции 1 – 13 экз., 2 – 17 экз. и 3 – 9 экз. Для видовой идентификации паразитов использовали трехтомный «Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР» [1984, 1985, 1987] и данные Шигина [1986]. Зараженность рыб выражена в показателях экстенсивности инвазии (ЭИ, в %) и индекса обилия – количества паразитов данного вида на 1 исследованную рыбу (ИО, в экз.). Достоверность различий по зараженности окуня из разных станций оз. Кенон определенным видом паразита рассчитывалась по непараметрическому критерию Манна-Уитни с учетом численности паразита в каждой особи хозяина.



### Результаты и обсуждение

Прежде чем перейти к анализу результатов исследования паразитофауны окуня в оз. Кенон, необходимо отметить большие изменения в структуре ихтиофауны озера как вследствие вселения окуня, так и преимущественно вследствие эксплуатации его в качестве технического водоема-охладителя Читинской ТЭЦ-1 с 1966 г.

Ихтиофауна оз. Кенон до вселения окуня была представлена 9 видами рыб: амурский чебак, голянь Чекановского *Phoxinus czekanowskii*, голянь Лаговского *Ph. lagowskii*, озерный голянь *Ph. perenurus*, горчак *Rhodeus sericeus*, серебряный карась *Carassius gibelio*, щиповка *Cobitis taenia*, амурский сом *Parasilurus asotus*, амурская щука *Esox reicherti* [Никольский, 1956]. После вселения окуня в озеро завозился амурский сазан *Suprinus rubrofuscus* и серебряный карась из р. Аргунь (1922 г.). К 1945–1946 гг., по данным Ю.Е. Малиновского [Никольский, 1956], в результате вселения новых видов изменилась количественная характеристика ихтиоценоза озера. Резко сократилась численность амурской щуки и амурского сома, исчез мелкий (черный) карась, замещенный аргунской формой с хорошими показателями роста. К 1987 г. (после 20-летнего использования озера для охлаждения теплых вод Читинской ТЭЦ-1) в водоеме исчезли 5 видов рыб (3 вида голяньев, горчак и щиповка) [Экология..., 1998].

По данным 2010 г., в период наших исследований, в оз. Кенон достоверно регистрировались 6 видов рыб: окунь, серебряный карась, амурский сазан, амурский чебак, горчак, амурский сом. При абсолютном доминировании окуня редким стал амурский сом, очень редким – амурский чебак, к исчезнувшему следует отнести амурскую щуку [Горлачева и др., 2011].

**Сравнение видового состава паразитофауны окуня в оз. Кенон и оз. Иван.** У окуня из оз. Кенон

отмечено 8 видов паразитов из 4 классов, среди которых по экстенсивности инвазии доминируют метацеркарии трематод *Diplostomum pungiti*, *Tylodelphys clavata* и *T. podicipina*. *D. pungiti* – абсолютный доминант по численности (индексу обилия). Вероятно, высокая численность 3 видов диплостомид (сем. Diplostomidae) является следствием высокой численности гастропод семейства Lymnaeidae – промежуточных хозяев этих трематод. *D. pungiti* описан по метацеркариям от колюшек *Gasterosteus aculeatus* и *Pungitius platygaster* [Шигин, 1986]. Кроме колюшек, один экземпляр метацеркарий *D. pungiti* был обнаружен у окуня Рыбинского водохранилища. Нахождение метацеркарий этого вида у окуня в оз. Кенон служит дополнительным аргументом в пользу предположения о широком распространении данной диплостомиды в водоемах Палеарктики [Пугачев, 2003].

Исследования паразитофауны окуня оз. Иван, из которого был переселен этот вид в оз. Кенон, проводились в 1961 [Пронин, Цыкунова, 1963] и в 1967 гг. [Пронин, 1975]. У окуня оз. Иван зарегистрировано 11 видов паразитов из 5 классов, среди которых доминировала трематода *Bunodera luciopercae* (табл. 1). Общие виды паразитов для окуня из двух водоемов (оз. Кенон и Иван) не отмечены. Уже упомянутое отсутствие гельминтов в пробе окуня в первые годы его вселения в оз. Кенон [Витенберг, Подъяпольская, 1927] свидетельствует об исчезновении у вселенца паразитов из материнского водоема (оз. Иван). В дальнейшем (2010 г.) у окуня в оз. Кенон зарегистрированы новые виды паразитов: простейшие *Chilodonella piscicola*, *Scyphidia* sp., *Trichodina nigra*, трематоды *Diplostomum pungiti*, *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*, *Ichthyocotylurus pileatus*, паразитический рачок *Argulus foliaceus*. Таким образом, в процессе освоения окунем нового водоема (оз. Кенон) произошла полная

**Таблица 1.** Паразитофауна окуня в озере Кенон (2010 г., объединенные данные с трех участков) и озере-доноре Иван (1961 и 1967 гг.)

Класс и вид паразита	Оз. Иван [по Пронину, Цыкуновой, 1963; Пронину, 1975]		Оз. Кенон (оригинал)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<b>Myxosporidia</b>				
<i>Myxidium</i> sp.	2.9	0.37	–	–
<i>Henneguya psorospermica</i>	37.1	2.51	–	–
<b>Cyrtostomata</b>				
<i>Chilodonella piscicola</i>	–	–	7.7	+
<b>Peritricha</b>				
<i>Scyphidia</i> sp.	–	–	43.6	+
<i>Epistylis lwoffii</i>	2.9	0.17	–	–
<i>Apiosoma</i> sp.	14.3	1.37	–	–
<i>Trichodina nigra</i>	–	–	43.6	8.97
<i>Trichodina domerguei domerguei</i>	37.1	1.94	–	–
<b>Monogenea</b>				
<i>Ancyrocephalus percae</i>	17.1	0.23	–	–
<b>Cestoda</b>				
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (l.)	9.2	+	–	–
<i>Proteocephalus percae</i>	14.3	0.86	–	–
<b>Trematoda</b>				
<i>Bunodera luciopercae</i>	60.0	3.69	–	–
<i>Diplostomum spathaceum</i>	31.4	0.86	–	–
<i>D. pungiti</i>	–	–	97.4	66.13
<i>Tylodelphys clavata</i>	–	–	76.9	7.31
<i>T. podicipina</i>	–	–	87.2	2.87
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	2.9	0.06	–	–
<i>I. pileatus</i>	–	–	15.4	0.44
<b>Crustacea</b>				
<i>Argulus foliaceus</i>	–	–	28.2	0.69
Количество видов паразитов	11		8	

Примечание: «+» – количество особей паразита не поддается точному учету или не подсчитано; «–» – вид не отмечен.

структурная перестройка паразитофауны хозяина. Изменения в паразитофауне окуня оз. Кенон характерны для акклиматизированных рыб: частичное или полное исчезновение материнской фауны паразитов, в том числе специфичной моногенеи *Ancyrocephalus percae*, и приобретение новых видов [Догель, 1962].

**Пространственное распределение паразитов окуня в оз. Кенон.** Наибольший уровень зараженности метацеркариями *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*, *Ichthyocotylurus pileatus* и

паразитическими рачками *Argulus foliaceus* отмечен у окуня из устья р. Кадалинка (табл. 2). Относительная численность аргулуса у окуня в устье Кадалинки многократно выше, чем на двух других станциях. Экологические и поведенческие адаптации аргулид направлены на то, чтобы максимизировать вероятность встречи с подвижными и постоянно перемещающимися хозяевами, то есть быть там, где плотность популяций рыб выше, чем в среднем по водоему [Михеев и др., 2003]. Взрослые особи окуня в

**Таблица 2.** Видовой состав и относительная численность паразитов окуня из разных участков оз. Кенон

Класс и вид паразита	Участки на оз. Кенон						Достоверность различий, р		
	Устье р. Кадалинка		Сброс ТЭЦ-1		Спасательная станция		1 – 2	1 – 3	2 – 3
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.			
	1	2	3						
<b>Cyrtostomata</b>									
<i>Chilodonella piscicola</i>	0	0	0	0	33.3	+	–	–	–
<b>Peritricha</b>									
<i>Scyphidia</i> sp.	38.5	+	17.6	+	100	+	–	–	–
<i>Trichodina nigra</i>	61.5	+	52.9	+	0	0	–	–	–
<b>Trematoda</b>									
<i>Diplostomum pungiti</i>	100	83.15	100	85.76	88.9	4.44	0.786	<b>0.0001</b>	<b>0.0003</b>
<i>Tylodelphys clavata</i>	84.6	12.38	76.5	5.94	66.7	2.56	0.192	<b>0.017</b>	0.220
<i>Tylodelphys podicipina</i>	100	4.38	76.5	1.82	88.9	2.67	<b>0.013</b>	<b>0.035</b>	0.978
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	38.5	1.23	5.9	0.06	0	0	<b>0.026</b>	<b>0.040</b>	0.467
<b>Crustacea</b>									
<i>Argulus foliaceus</i>	69.2	1.77	5.9	0.12	11.1	0.22	<b>0.0003</b>	<b>0.008</b>	0.641

Примечание: жирным курсивом выделены значения р при достоверных различиях.

оз. Кенон предпочитают участок устья р. Кадалинка и подкачки воды из р. Ингода [Экология..., 1998], там же и отмечается максимальная относительная численность аргулуса.

Относительная численность *T. clavata* уменьшается в ряду: устье Кадалинка > сброс ТЭЦ-1 > спасательная станция. Минимальная зараженность окуня *T. clavata* на участке спасательной станции может быть связана с низкой численностью брюхоногих моллюсков на этом участке [Экология..., 1998]. Численность брюхоногих моллюсков в устье Кадалинка равная или немного меньшая, чем на участке сброса ТЭЦ-1. Более высокий уровень зараженности окуня тилоделфусом в зоне устья

Кадалинка, возможно, определяется более высокой численностью рыб на этом участке.

Относительная численность *Diplostomum pungiti* одинакова на участках устья р. Кадалинка и сброса ТЭЦ-1 с высокими показателями инвазии и минимальна на участке спасательной станции. Промежуточный хозяин *Diplostomum pungiti* остается неизвестным, вероятно, его функции могут исполнять брюхоногие моллюски рода *Lymnaea*, как и у большинства других диплостомид. Минимальная численность диплостомы на участке спасательной станции, вероятно, имеет ту же причину, что и у тилоделфуса: меньшая численность брюхоногих моллюсков. Показатели инвазии окуня

**Таблица 3.** Индексы видового сходства Жаккара и Серенсена между локальными группами окуня в оз. Кенон

Участок	Устье р. Кадалинка	Сброс ТЭЦ
Сброс ТЭЦ	$\frac{1.00}{0.83}$	
Спасательная станция	$\frac{0.63}{0.12}$	$\frac{0.63}{0.11}$

Примечание: над чертой – индекс Жаккара; под чертой – индекс Серенсена (количественные данные); при расчете учтены показатели численности трематод и *Argulus foliaceus*.

метацеркариями *D. pungiti* из устья Кадалинки и из участка сброса ТЭЦ-1 одинаковы. Отсутствие различий в уровне зараженности окуня метацеркариями диплостомид (*Diplostomum volvens*, *D. pseudobaeri*, *D. spathaceum*, *D. commutatum*) из контрольного участка и зоны сброса теплых вод отмечено в оз. Гусиное, водоемоохладителе Гусиноозерской ГРЭС [Пронин и др., 1985].

Выявлено полное перекрытие по видовому составу между паразитофаунами окуня из устья р. Кадалинка и сброса ТЭЦ-1 и частичное – из устья Кадалинки и спасательной станции, а также из участка сброса ТЭЦ-1 и спасательной станции. Только на участке спасательной станции у окуня выявлена *Chilodonella piscicola*, в то же время у хозяина из этого участка не обнаружены *Trichodina nigra* и *Ichthyocotylurus pileatus*, зарегистрированные у окуня из устья р. Кадалинка и сброса ТЭЦ-1. Наибольшие показатели индексов видового сходства Жаккара и Серенсена отмечены для паразитофаун окуня из устья р. Кадалинка и сброса ТЭЦ-1, меньшие и равные между собой – из устья Кадалинки и спасательной станции, а также из участка сброса ТЭЦ-1 и спасательной станции (табл. 3).

Данные по видовому составу паразитофауны, относительной численности отдельных видов и сходству фаун паразитов свидетельствуют о разделении популяции окуня в оз. Кенон на две группы: 1) «западную», месторасположение которой включает участки устья р. Кадалинка и сброса ТЭЦ-1;

2) «восточную», месторасположение которой включает участок спасательной станции.

Для дифференциации локальных группировок (субпопуляций) рыб используются разнообразные методы, в том числе, наряду с паразитологическим: генетический, мечение, серологический, морфологический. Паразитологические данные успешно использовались для дифференциации локальных группировок морских промысловых рыб [Коновалов, 1971; Гаевская, Ковалева, 1986]. Для разграничения субпопуляций речного окуня применялись морфологический и генетический методы. На основании различий морфологических признаков выявлены локальные стада окуня в Куйбышевском водохранилище (площадь водного зеркала 6.5 тыс. км<sup>2</sup>) [Чикова, 1973]. С помощью методов генетических исследований определено наличие двух субпопуляций у окуня в двух водоемах: Боденском озере (Constance – англ. или Bodensee – нем.) (Европа, 536 км<sup>2</sup>) [Gerlach et al., 2001] и в озере Windermere (Великобритания, 14.73 км<sup>2</sup>) [Bodaly et al., 1989]. Результаты данного исследования показывают перспективность привлечения паразитологических сведений для различения субпопуляций речного окуня.

### Заключение

В итоге пионерного исследования паразитофауны окуня в оз. Кенон (первого чужеродного вида в бассейне Амура), спустя 90 лет после его интродукции, установлено, что

вселенец утратил всех паразитов, которые могли быть завезены с ним в бассейн Амура из водоема-донора. Паразитофауна вселенца в настоящее время сформировалась за счет паразитов местных видов рыб водоема-реципиента и представлена широкораспространенными паразитами, неспецифичными для окуня.

По видовому составу и относительной численности отдельных видов паразитов популяция речного окуня в оз. Кенон разделяется на две субпопуляционные группировки: «западную» (зона сброса теплых вод ТЭЦ-1 и участка устья р. Кадалинка) и «восточную», предпочитающую противоположный берег, в наименьшей степени подверженный воздействию теплых вод.

#### Благодарности

Работа выполнена по Программе Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (проект Р 30.10). Авторы благодарят М.Ц. Итыгилову и А.В. Афонина (ИПРЭК СО РАН, г. Чита) за помощь в проведении полевых работ и О.Б. Жепхолову (ИОЭБ СО РАН) за содействие в паразитологическом исследовании рыб.

#### Литература

Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 2 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 253 с.

Витенберг Г.Г., Подъяпольская В.П. Одиннадцатая союзная гельминтологическая экспедиция в Забайкалье // В кн.: Деятельность 28-ми гельминтологических экспедиций в СССР (1919—1925). М., 1927. С. 144–152.

Гаевская А.В., Ковалева А.А. Паразитологический метод в популяционных исследованиях рыб Атлантического океана и его морей // В кн.: Биологические ресурсы Атлантического океана. М.: Наука, 1986. С. 329–338.

Горлачева Е.П., Афонин А.В., Пронин Н.М. Окунь *Perca fluviatilis* в оз. Кенон (бассейн р. Амур): 92 года после вселения // В сб.: Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии. Мат. II междунар. науч. Конф: В 3 т. Т. 2. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2011. С. 156–158.

Гурова Л.А., Гуров В.П., Зубарева Э.Л., Пронин Н.М. Первый опыт выращивания молоди растительноядных рыб в прудах Читинской ГРЭС // В сб.: Записки Забайкальского филиала Географического общества СССР. 1972. Вып. 62. С. 58–73.

Догель В.А. Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 464 с.

Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerca* (Walbaum). Л.: Наука, 1971. 229 с.

Михеев В.Н., Пастернак А.Ф., Валтонен Э.Т. Какие поведенческие и экологические адаптации эктопаразитов рыб *Argulus* spp. (Crustacea: Branchiura) помогают им в поиске хозяев? // Журнал общей биологии. 2003. 64, 3. С. 238–247.

Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 552 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1984. Т. 1. Паразитические простейшие. 428с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1985. Т. 2. Паразитические многоклеточные. (Первая часть). 425 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные. (Вторая часть). 583 с.

Пронин Н.М. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский Север) // В сб.: Вопросы географии и биологии (Ученые записки факультета Читинского гос. педагогического ин-та). Чита: Изд-во Читинского гос. педагогического ин-та, 1966. С. 120–159.

- Пронин Н.М. Паразитофауна окуня, плотвы, ельца и карася Ивано-Арахлейских озер // В сб.: Зоологические исследования в Забайкалье. Улан-Удэ, 1975. С. 38–57.
- Пронин Н.М., Тармаханов Г.Д., Русинек О.Т. Влияние теплых вод Гусиноозерской ГРЭС на паразитофауну окуня и щуки // В сб.: Гидробиология и гидропаразитология Прибайкалья и Забайкалья. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1985. С. 30–44.
- Пронин Н.М., Цыкунова Э.М. Материалы к познанию паразитофауны рыб Ивано-Арахлейских озер // В сб.: Ученые записки Читинского гос. педагогического ин-та. 1963. Вып. 10. С. 157–164.
- Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды // Труды Зоологического института РАН. Спб., 2003. Т. 298. 224 с.
- Чикова В.М. О локальных стадах окуня *Perca fluviatilis* L. в Куйбышевском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1973. 13, 4 (81). С. 596–603.
- Шигин А.А. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука, 1986. 256 с.
- Экология городского водоема / М.Ц. Итигилова, А.П. Чечель, Л.В. Замана и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. 260 с.
- Bodaly R.A., Ward R.D., Mills C.A. A genetic stock study of perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere // Journal of Fish Biology. 1989. 34, 6. P. 965–967.
- Gerlach G., Schardt U., Eckmann R., Meyer A. Kin-structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) // Heredity. 2001. 86, 2. P. 213–221.

---

# PARASITES OF PERCH *PERCA FLUVIATILIS* (PERCIFORMES: PERCIDAE) – THE ALIEN SPECIES IN LAKE KENON (BASIN OF AMUR RIVER)

© 2012 Dugarov Z.N., Pronin N.M.

Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences,  
670047, Ulan-Ude, Sakhjanovoi st., 6, Russia; e-mail: [zhar-dug@biol.bsnet.ru](mailto:zhar-dug@biol.bsnet.ru)

The basin of Lake Baikal is the southern-eastern boundary of the native areal of perch *Perca fluviatilis*, widely distributed in Eurasia. Perch was introduced into Lake Kenon (the basin of the Amur River) from Lake Ivan (the basin of the Lena River) in 1920. Complete restructuring of the fauna of parasites of host in 90 years after perch invasion has been revealed. The restructuring is typical for introduced fishes: the disappearance of mother fauna of parasites and the acquisition of new species. Parasitological data show the separation of perch population of Lake Kenon into two groups: “western” and “eastern”.

**Key words:** perch, Lake Kenon, invasion, invader, naturalization, fauna of parasites.



# МОРФО-ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISON VISON*) КАСПИЙСКО-БАЛТИЙСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА

© 2012 Кораблёв М.П.<sup>1,3</sup>, Кораблёв Н.П.<sup>2</sup>, Кораблёв П.Н.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

<sup>2</sup> Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, Великие Луки

<sup>3</sup> Центральное-Лесной государственный природный биосферный заповедник

Поступила в редакцию 16.03.2012

С использованием количественных и качественных признаков исследована морфологическая изменчивость 367 черепов американской норки из Тверской, Псковской, Новгородской областей, представляющих территорию Каспийско-Балтийского водораздела. Из шести исследованных выборок, пять принадлежат диким популяциям, а одна представлена черепами клеточных норок. Показано, что на относительно небольшой площади, порядка 250 на 350 км существуют достоверные различия в морфологическом облике природных группировок американской норки. Они определяются различным происхождением и степенью участия беглых клеточных зверьков в формировании их фенотипа. Обсуждаются вероятные последствия взаимодействия вольно живущих и клеточных норок, приводящие к формированию морфологических различий среди диких популяций. Наблюдаемые морфологические отличия природных популяций норки ниже, чем теоретически ожидаемые, учитывая масштаб влияния domestцированных животных на дикие популяции. Среди причин относительной стабильности пропорций черепа указываются натурализация размеров клеточных норок в природе под влиянием условий окружающей среды, а также возможная элиминация гибридов первого поколения в результате аутбредной депрессии.

**Ключевые слова:** интродукция, *Neovison vison*, морфологическая изменчивость, гибридизация, аутбредная депрессия.

## Введение

Американская норка, завезенная в Россию в 1930-х гг., последние десятилетия активно расширяет ареал [Данилов, 2009; Туманов, 2009; Чашухин, 2009; Хляп и др., 2011]. За короткую историю существования некоторых группировок в них сменилось 15–20 поколений зверьков. Эти поселения норок предоставляют редкую возможность проследить начальные стадии формирования прапопуляций – внутривидовых группировок, обладающих определенной степенью морфогенетического своеобразия [Яблоков, 1987; Алтухов и др., 1997].

Особый интерес к этому вопросу определяется и тем, что происхождение

вновь возникших поселений может быть различным. В Тверской области американская норка впервые появилась в 1948 г. в результате выпуска 60 зверьков (42 самки, 18 самцов) в Вышневолоцком районе [Павлов, Корсакова и др., 1973]. В соседних с Тверской областях выпуски американской норки не проводились, и ее появление объясняется не столько расселением интродуцированных животных и их потомков, сколько бегством клеточных зверьков из зверосовхозов. Особенно значительные масштабы это явление приняло на северо-западе России [Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2009]. Известно, что все норки, завезенные в Россию, закуплены на германских

норковых фермах в 1928–1932 гг. [Павлов, Корсакова, и др., 1973; Егоров, 1983; Бобров и др., 2008; Данилов, 2009], то есть имеют одно происхождение. Вместе с тем, фенотип выпущенных в дикую природу норок складывался под влиянием естественного отбора, в то время как клеточные норки под влиянием искусственного отбора на величину тела, плодовитость и окраску меха стали значительно отличаться от своих диких сородичей.

П.И. Данилов и И.Л. Туманов [1976] в период интенсивного расселения американской норки в северо-западных областях европейской части России высказали предположение, что размеры животных, живущих в природе, в скором времени могут увеличиться за счет скрещивания с беглецами из звероводческих хозяйств.

Можно предположить, что первоначально на территории Тверской области сформировалось несколько группировок американской норки. Одна в Вышневолоцком и прилегающих к нему районах в результате преднамеренной интродукции в 1948 г., другие – в результате побегов зверей из зверохозяйств. На территорию Центрально-Лесного заповедника, расположенного в Нелидовском и Андреапольском районах Тверской области, американская норка проникла позже, чем в другие районы области.

Исследования морфологической изменчивости американской норки на территории Тверской области были начаты нами ранее [Кораблёв и др., 2011] и в настоящее время продолжены за счет привлечения новых выборок черепов из соседних регионов.

Таким образом, цель настоящего исследования – изучение морфологии американской норки территории Каспийско-Балтийского водораздела на основе сравнительного анализа выборок черепов, собранных в районах с различной историей их заселения.

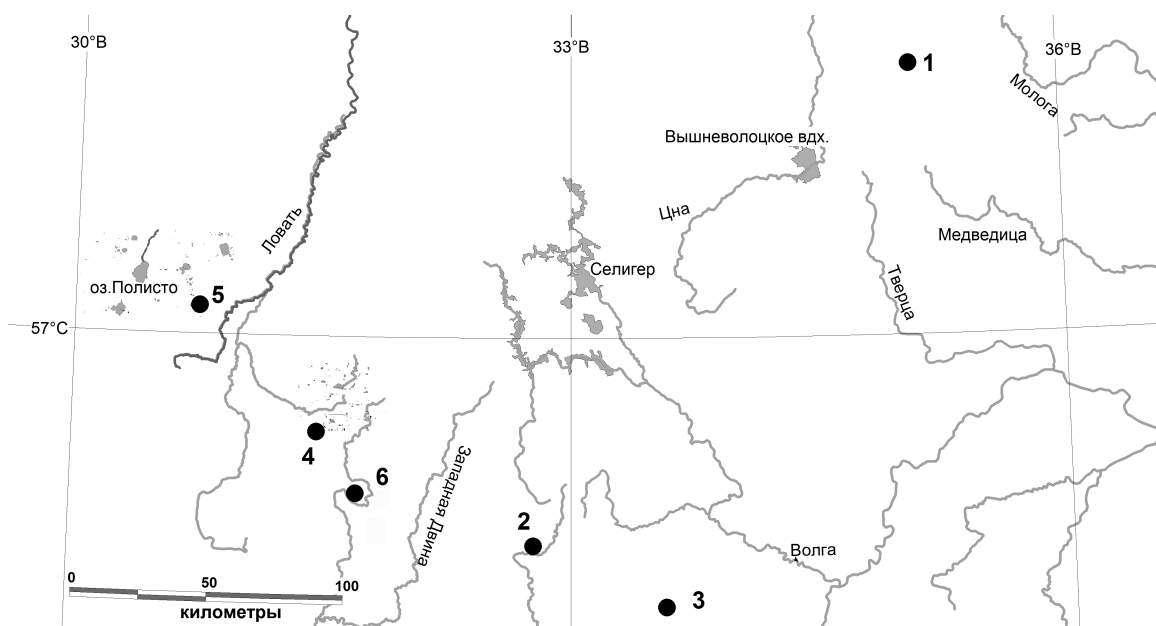
Сравнительный анализ фенотипа американской норки из разных

географических точек позволяет оценить степень влияния клеточных зверьков на природные группировки, что продиктовано масштабами явления, как в пределах исторического ареала [Tamlin et al., 2009], так и в местах интродукции [Чашухин, 2009; Zalewski et al., 2011].

### Материал и методика

Исследованы 367 черепов американской норки из коллекционных фондов Центрально-Лесного заповедника. Период сбора материала, в основном, ограничен 2002–2008 гг. Черепа были сформированы в выборки, представляющие участки Удомельского, Торопецкого, Нелидовского, Оленинского районов Тверской области, а также клеточных domestцированных зверьков из зверохозяйства «Знаменское» Торопецкого района. Отдельную выборку составили 25 черепов норок, добытых в Локнянском районе Псковской области и в Холмском районе Новгородской области. Эти соприкасающиеся друг с другом территории представляют собой единый водно-болотный массив, составляющий основу Полистовского и Рдейского государственных заповедников. Предварительный анализ черепов, собранных на территориях заповедников, показал практически полное сходство морфометрических признаков (результаты однофакторного дисперсионного анализа – Критерий Фишера  $F=0.002-2.501$ ; уровень значимости различий  $p \leq 0.05$ ), что и позволило объединить их в одну выборку.

Группировка Удомельского района начала формироваться, вероятно, в начале-середине 1950-х гг., когда выпущенные в 1948 г. в Вышневолоцком районе норки размножились и стали осваивать новые территории. В северной части Торопецкого района, где собирался материал, американская норка появилась в конце 1970-х – начале 1980-х годов и через десять лет уже доминировала в добыче охотников.



**Рис. 1.** Схема района исследований.

Цифрами показаны выборки, представляющие районы: 1 – Удомельский, 2 – Нелидовский, 3 – Оленинский, 4 – Торопецкий, и 5 – Полистовский и Рдейский заповедники (Псковская и Новгородская области), 6 – Зверосовхоз «Знаменский».

Немаловажную роль в формировании местной группировки сыграл зверосовхоз, расположенный на территории района. В Нелидовском и Оленинском районах американская норка появилась в 1980-х гг. и к концу 1990-х полностью доминировала над аборигенной европейской норкой. Таким образом, выборка черепов из Удомельского района характеризует норок, фенооблик которых складывался под влиянием преимущественно естественного отбора на протяжении примерно сорока поколений. При этом возможность влияния клеточных норок не исключается. Остальные выборки характеризуют поселения норок, в разное время заселивших юго-западные районы Тверской области.

Расстояние между участками сбора материала в Торопецком и Нелидовском районах составляет 80–90 км, Нелидовском и Оленинском – 60 км, Торопецком и Оленинском – 120 км, а между этими тремя районами и Удомельским – 230–250 км (рис. 1). Между Удомельским районом и Полистовско-Рдейской выборкой – 290 км, 150 и 190 км между последней

выборкой и Нелидовским и Оленинским районами соответственно.

Морфометрические особенности черепа охарактеризованы на основании 13 промеров, 8 из которых представляют билатерально симметричные признаки, все измерения произведены с точностью до 0.01 мм [Кораблёв и др., 2011]. Используемая схема включала следующие промеры: 1 – кондилобазальная длина черепа; 2 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 3 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 4 – длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставным (*proc. condiloides*) и угловым (*proc. angularis*) отростками; 5 – наибольшая высота черепа в области барабанных камер; 6 – ширина черепа над клыками; 7 – скуловая ширина; 8 – мастоидная ширина – расстояние между латеральными краями сосцевидных отростков; 9 – ширина заглазничного сужения; 10 – расстояние между латеральными краями заглазничных отростков;

11 – наибольшая высота венечного отростка; 12 – ширина верхнего клыка у основания; 13 – коронарная длина  $M_1$ .

Предпочтение отдано признакам с наиболее четкими точками привязки. Это позволило свести к минимуму техническую ошибку при измерении черепов и с меньшей погрешностью сравнивать наши данные с материалами других авторов. Для билатерально симметричных промеров использовано среднее значение между левой и правой сторонами, что бы исключить влияние направленной асимметрии черепа.

Для описания фенетической изменчивости применялись 48 неметрических вариаций (фенов) 14 признаков. Из них, 9 признаков описывают изменчивость строения корней предкоренных и коренных зубов, в частности наличие и количество дополнительных корешков между основными корнями (одонтологические признаки), остальные характеризуют изменчивость краниологических признаков. Каталог используемых признаков опубликован ранее [Кораблёв, Кораблёв и др., 2005]. Для характеристики фенофонда группировок использованы показатели, предложенные Л.А. Животовским [1979, 1982]: показатель сходства ( $r$ ), показатель внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) и доля редких фенов ( $h$ ), значения которых рассчитывались для каждой группы признаков и для их совокупности. Стабильность онтогенеза, как интегрированный показатель состояния популяций, охарактеризована на основании уровня флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков [Захаров, 1987].

Измерено 204 черепа, в том числе: из Удомельского района 31 (9 самок и 22 самца), Нелидовского 30 (16 и 14), Оленинского 34 (19 и 15), Торопецкого 32 (17 и 15), из зверохозяйства 52 (10 и 42), из Псковской области 25 (12 самок, 13 самцов). В анализ включены черепа животных старше одного года. Возраст определен по степени развития черепа (сагиттальный гребень, заглазничные отростки), облитерации носового шва,

величине *os penis* [Habermehl, 1986; Клевезаль, 2007].

Морфометрические признаки самцов и самок рассматривались отдельно, поскольку американской норки присущ хорошо выраженный половой диморфизм в размерах черепа [Wiig, 1982; Егоров, 1983; Stevens, Kennedy, 2005 и др.].

Для общей характеристики размерных пропорций черепа использованы средние, максимальные и минимальные значения признаков, коэффициент вариации и дисперсия. Результаты измерений обработаны методами прикладной статистики, включающими дисперсионный, дискриминантный, канонический дискриминантный, кластерный анализы. Дендрограмма иерархической классификации популяций построена на основе квадратов дистанций Махаланобиса с использованием метрики Евклида, алгоритм построения – метод ближайшего связывания [Пузаченко, 2004]. Все расчеты выполнены в программах MS Excel и Statistica.

## Полученные результаты

### Фенетическая изменчивость

В таблицах приводятся обобщенные популяционные показатели для всех признаков по каждой выборке черепов, высчитанные на основе частот вариаций признаков. Таблица 1 представляет матрицу значений показателя сходства ( $r$ ) и уровней значимости различий.

Выборки, представляющие диких норок, характеризуются значительной степенью сходства между собой и клеточными по фенам собственно краниологических признаков и высоко достоверно отличаются по комплексу вариаций одонтологических признаков от зверьков из зверохозяйства. Поскольку морфологические отличия клеточных норок, подвергающихся постоянной селекции, от диких очевидны, эти данные могут служить своеобразным критерием диагностической ценности двух групп признаков.

**Таблица 1.** Характеристика сходства выборок по группам фенетических признаков (верхняя строчка – *r*, средняя – *I*, нижняя – *P*)

Выборка*	1	2	3	4	5	6
	Одонтологические признаки					
1		0.988 28.8 0.01	0.990 24.5 0.05	0.989 26.3 0.05	0.985 8.3 нет	0.974 66.0 0.001
2	0.982 21.6 0.05		0.979 35.6 0.001	0.986 25.1 0.01	0.977 3.7 нет	0.971 55.0 0.001
3	0.986 18.1 нет	0.988 10.9 нет		0.985 26.2 0.05	0.980 3.2 нет	0.974 48.7 0.001
4	0.995 6.7 нет	0.974 24.2 0.01	0.987 13.0 нет		0.986 2.2 нет	0.972 51.3 0.001
5	0.913 8.3 нет	0.900 16.0 0.05	0.904 15.9 0.05	0.920 13.3 нет		0.968 5.0
6	0.992 10.8 нет	0.978 21.5 0.05	0.980 20.3 нет	0.983 17.4 нет	0.904 16.6 0.05	
	Краниологические признаки					

\* Выборки: 1 – Удомельский район, 2 – Нелидовский район, 3 – Оленинский район, 4 – Торопецкий район, 5 – Полистовский и Рдейский заповедники, 6 – Зверосовхоз.

В таком случае мы вынуждены признать, что диагностическая ценность собственно краниологических признаков оказалась недостаточной для выявления внутривидовых различий на данной географической шкале. Следовательно, различия между норками Нелидовского и Торопецкого районов по краниологическим признакам могут носить случайный характер, а отличия норок Оленинского района от Удомельских и Нелидовских по одонтологическим признакам со значительной долей вероятности отражают степень их дифференциации.

Примечательно, что значения показателей, характеризующих степень и структуру разнообразия выборок (табл. 2, 3), а также уровень флуктуирующей асимметрии (табл. 4), с учетом пределов ошибки оказались сходными не только между группировками вольно живущих норок, но и в сравнении их с клеточными. Исключением являются значения

доли редких фенотипов, которые достоверно отличались между норками Удомельского, Нелидовского районов и Полистовского – Рдейского заповедников.

#### **Морфометрическая изменчивость**

Размерные признаки, в отличие от дискретных фенетических, показали более убедительные различия как между зверосовхозными и дикими норками, так и среди группировок последних (табл. 5). Большие размеры клеточных норок не вызывают сомнения и подтверждаются на высоком уровне значимости для всех признаков обеих полов (однофакторный дисперсионный анализ  $F=2.533-98.488$ ;  $p \leq 0.03$ ). В парных сравнениях зверосовхозных норок с дикими группировками отличия признаков также подтверждались во всех случаях с высоким уровнем достоверности (LSD test,  $p \leq 0.001$ ). Среди используемых

**Таблица 2.** Характеристика степени внутривидового разнообразия ( $\mu \pm S\mu$ )

Группа признаков	Выборка (район)					
	1	2	3	4	5	6
Одонтологические	1.78±0.063	1.69±0.054	1.74±0.063	1.81±0.068	1.75±0.209	1.97±0.074
Краниологические	2.42±0.068	2.83±0.104	2.69±0.092	2.48±0.064	2.09±0.224	2.64±0.078
Все	2.01±0.066	2.10±0.079	2.08±0.078	2.05±0.066	1.88±0.215	2.21±0.076

**Таблица 3.** Характеристика структуры внутривидового разнообразия (доля редких фенотипов,  $h \pm Sh$ )

Группа признаков	Выборка (район)					
	1	2	3	4	5	6
Одонтологические	0.33±0.024	0.28±0.023	0.32±0.025	0.37±0.024	0.24±0.068	0.34±0.025
Краниологические	0.19±0.023	0.26±0.027	0.25±0.026	0.18±0.021	0.22±0.068	0.22±0.023
Все	0.28±0.024	0.27±0.028	0.29±0.027	0.30±0.023	0.38±0.069	0.30±0.024

**Таблица 4.** Характеристика стабильности онтогенеза (средняя частота асимметричного проявления на признак, %)

Группа признаков	Выборка (район)					
	1	2	3	4	5	6
Одонтологические	11.4±0.78	7.8±0.54	10.1±0.63	9.2±0.54	7.6±1.46	12.6±0.95
Краниологические	29.7±0.57	33.7±0.46	37.4±0.63	29.9±0.66	22.5±1.97	35.4±0.65
Все	17.9±0.96	17.0±0.71	19.8±0.90	16.6±0.85	12.9±1.97	20.7±1.16

**Таблица 5.** Средние значения промеров (мм) черепов самцов (верхняя строка ячейки) и самок (нижняя строка)

№ признака	Выборка, число черепов					
	1 22♂ 9♀	2 14♂ 16♀	3 15♂ 19♀	4 15♂ 17♀	5 13♂ 12♀	6 42♂ 10♀
1	67.33±0.36 59.03±0.91	68.30±0.59 59.88±0.38	67.61±0.49 59.72±0.36	68.38±0.43 59.87±0.40	69.60±0.37 61.81±0.60	73.78±0.36 71.99±0.55
2	61.63±0.33 54.16±0.75	62.64±0.52 54.89±0.40	61.73±0.48 54.69±0.34	62.73±0.38 54.83±0.38	63.76±0.34 56.61±0.54	67.72±0.31 66.12±0.49
3	45.55±0.26 40.08±0.24	46.34±0.36 40.85±0.25	45.89±0.37 40.73±0.27	46.22±0.34 40.62±0.29	47.13±0.32 42.01±0.40	50.14±0.24 49.01±0.36
4	38.21±0.21 32.41±0.20	39.03±0.35 33.59±0.30	38.34±0.39 33.30±0.23	38.99±0.26 33.25±0.29	39.88±0.17 34.74±0.37	43.35±0.21 42.06±0.38
5	23.51±0.20 21.13±0.25	23.89±0.20 21.63±0.58	23.65±0.19 21.29±0.16	23.41±0.17 20.82±0.15	23.60±0.20 21.70±0.43	26.37±0.16 25.85±0.19
6	14.82±0.12 12.28±0.17	15.00±0.20 12.38±0.10	14.70±0.14 12.48±0.14	14.70±0.12 12.24±0.10	15.32±0.12 13.26±0.16	16.49±0.10 16.00±0.15
7	39.01±0.25 33.39±0.29	39.58±0.39 34.10±0.33	38.64±0.33 33.72±0.27	39.06±0.32 33.17±0.20	40.03±0.42 35.35±0.42	45.40±0.26 43.98±0.42
8	34.26±0.25 29.39±0.34	34.73±0.43 29.78±0.24	34.78±0.39 29.80±0.23	34.45±0.30 29.42±0.22	35.17±0.28 30.87±0.39	39.81±0.25 38.64±0.37
9	12.26±0.24 11.73±0.20	12.77±0.17 11.84±0.17	12.81±0.25 11.82±0.16	12.57±0.24 11.97±0.17	13.39±0.23 12.14±0.25	12.80±0.12 12.70±0.10
10	17.51±0.19 15.19±0.25	17.64±0.29 14.78±0.19	17.40±0.24 15.16±0.20	17.53±0.24 14.70±0.22	17.75±0.24 15.62±0.28	19.75±0.14 19.22±0.19
11	19.25±0.15 15.88±0.11	19.43±0.25 16.29±0.17	19.31±0.23 16.66±0.58	19.00±0.21 15.84±0.15	19.85±0.16 16.97±0.28	21.36±0.15 20.68±0.22
12	3.62±0.04 2.98±0.06	3.70±0.06 2.91±0.06	3.70±0.06 2.99±0.05	3.57±0.04 2.94±0.04	3.91±0.08 3.36±0.07	4.32±0.04 4.17±0.05
13	7.79±0.11 6.74±0.26	8.02±0.11 7.12±0.12	8.00±0.10 7.13±0.06	7.95±0.09 7.06±0.11	8.24±0.10 7.43±0.07	8.76±0.05 8.63±0.06

**Таблица 6.** Характеристика различий выборок американской норки по тринадцати метрическим признакам (номера признаков, по которым выявлены достоверные различия на основе LSD test  $p \leq 0.05$ )

Выборка	1	2	3	4	5
	Самцы				
1		4	–	2, 4	1, 2, 3, 4, 6, 9, 12
2	4		–	–	12
3	–	–		–	1, 2, 3, 4, 6, 12
4	–	5, 7	–		4, 6, 9, 12
5	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 12, 13	
	Самки				

\* прочерк означает отсутствие различий

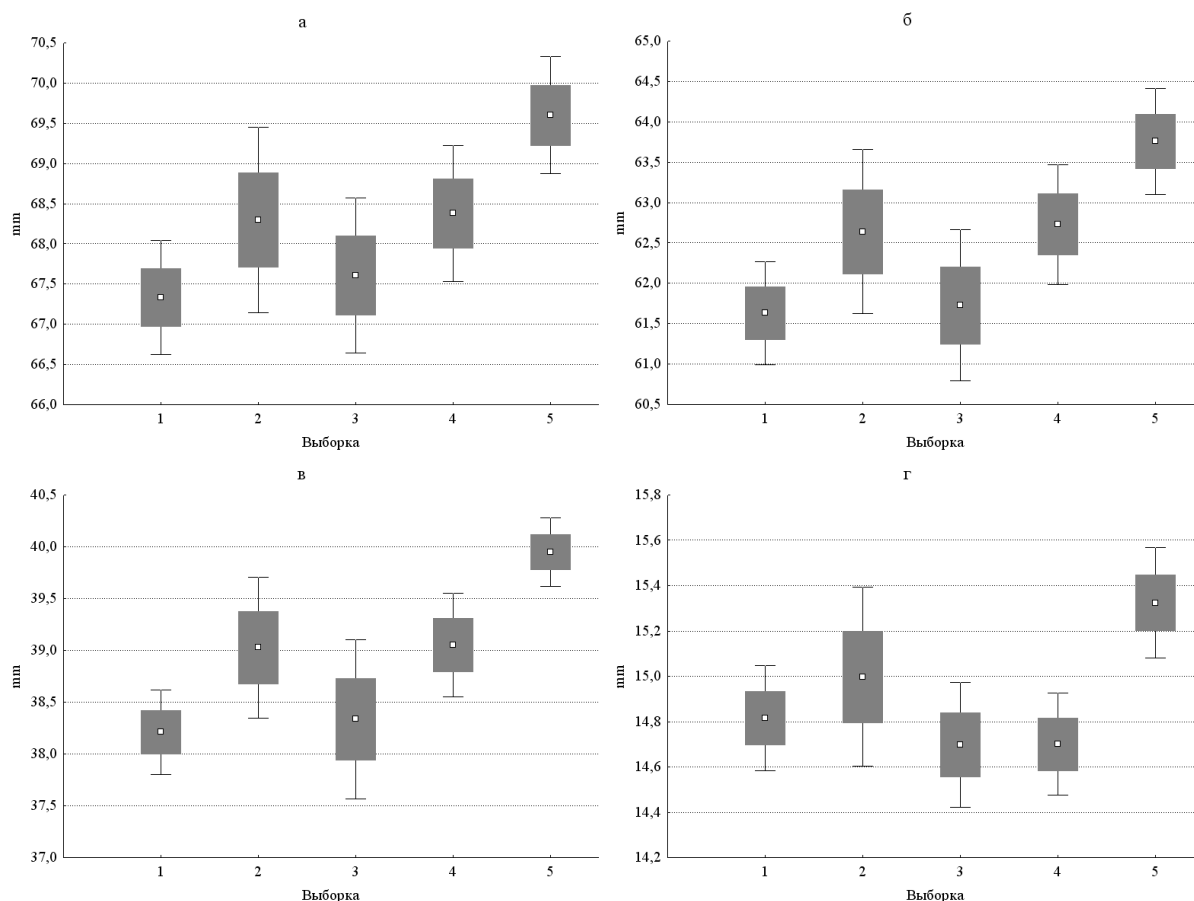
признаков, ширина заглазничного сужения у самцов зверосовхозных и диких норок находилась на пороге статистической значимости различий, у самок этот признак различался недостоверно.

Поскольку отличия вольно живущих и клеточных норок не вызывают сомнения, сосредоточимся на сравнительном анализе пяти выборок природных группировок. Результаты дисперсионного анализа (табл. 6) убедительно свидетельствуют, что животные Тверской области значительно отличаются от норок, обитающих на территориях Полистовского и Рдейского заповедников.

Установление различий между дикими группировками на основе однофакторного дисперсионного анализа черепов самцов всех выборок выявило достоверные отличия по восьми признакам: кондилобазальная длина черепа ( $F=3.602$ ;  $p=0.010$ ), барабанная камера – резцовая кость ( $F=4.269$ ;  $p=0.004$ ), барабанная камера – подглазничное отверстие ( $F=3.202$ ;  $p=0.018$ ), длина нижней челюсти ( $F=5.917$ ;  $p=0.000$ ), ширина над клыками ( $F=3.072$ ;  $p=0.022$ ), заглазничное сужение ( $F=2.732$ ;  $p=0.036$ ), ширина клыка ( $F=5.831$ ;  $p=0.000$ ), коронарная длина моляра ( $F=2.564$ ;  $p=0.047$ ).

В отличие от самцов, межгрупповая изменчивость черепов самок выражена сильнее. Достоверные отличия найдены по десяти размерным признакам черепа ( $F=2.784-11.452$ ;  $p \leq 0.050$ ). Не достоверно различаются: межглазничная ширина, ширина заглазничных отростков, высота нижней челюсти по венечным отросткам.

Отличия тверских норок определяются их меньшими размерами, причем в абсолютном выражении таких признаков оказалось 12. Только по признаку 5 (высота черепа) самцы Нелидовского и Оленинского районов незначительно превосходят Полистовско-Рдейских норок, что нивелируется пределами статистической ошибки. У самок из Тверской области от 61.5% до 69.0% (в среднем для всех выборок 62.4%) признаков имеют достоверно ( $p < 0.05$ ) меньшие размеры, чем у псковско-новгородских животных. У самцов таких признаков заметно меньше – от 7.7% до 61.5% (в среднем 36.6%). Визуализация данных с помощью коробчатых графиков (рис. 2, 3) наглядно демонстрирует более крупные размеры самцов и самок Полистовско-Рдейских норок и неоднородность морфотипов тверских зверьков. Различия между выборками тверских норок чаще всего перекрываются



**Рис. 2.** Различия выборок самцов американской норки по наиболее изменчивым метрическим признакам. На графиках: светлый квадрат – среднее значение признака, серый квадрат – ошибка среднего значения, лимиты – дисперсия.

а – кондилобазальная длина черепа; б – длина от барабанной камеры до резцовой кости; в – длина нижней челюсти; г – ширина над клыками.

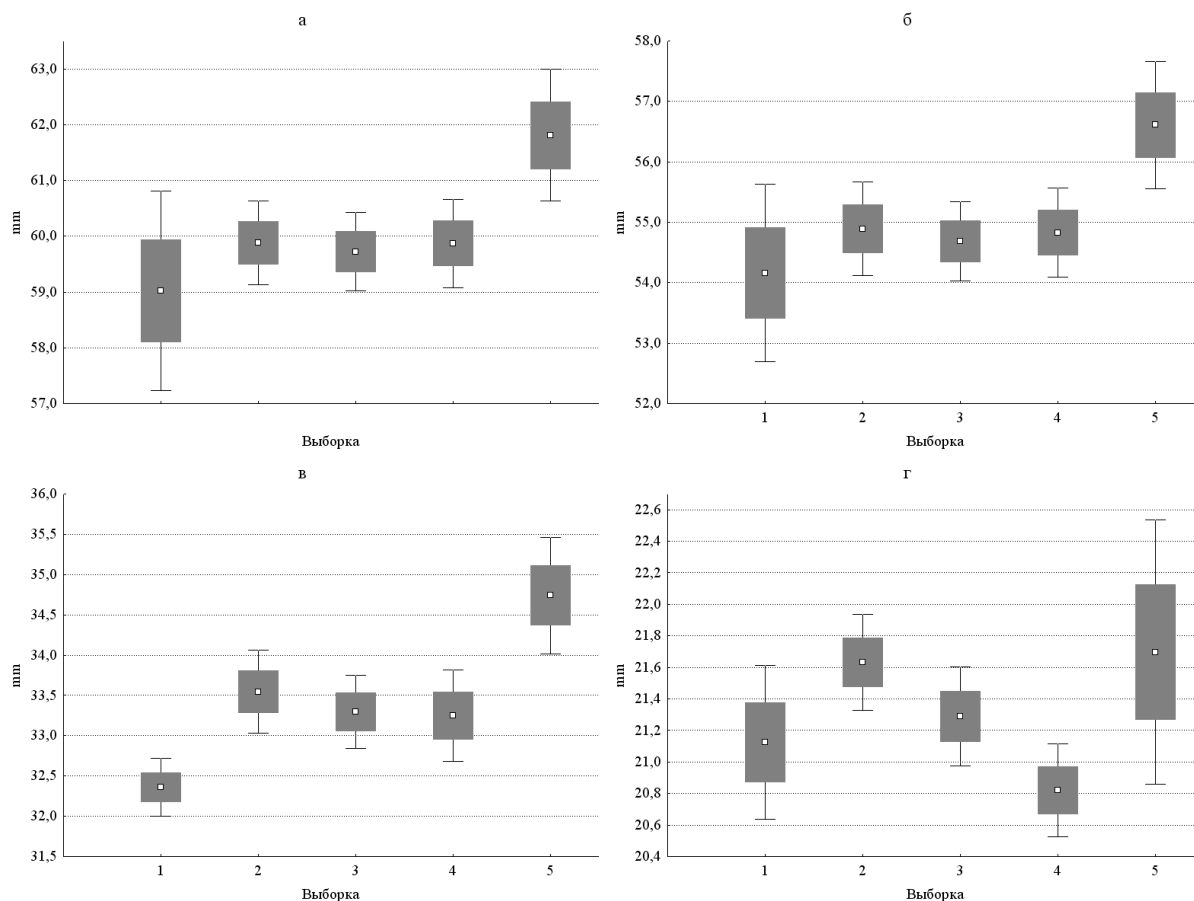
пределами статистической ошибки, но в некоторых случаях прослеживается вполне определенная тенденция. Так, все промеры, связанные с длиной черепа и его фрагментов, у самцов и самок норок Удомельского района меньше, чем у животных других районов. Причем, это характерно как для суперпризнаков [Животовский, 1988], интегрирующих значения субпризнаков (кондилобазальная длина и составляющие ее признаки 2 и 3), так и для признаков, не связанных между собой подобной зависимостью (кондилобазальная длина и длина нижней челюсти). Заслуживает внимания и то, что значение такого консервативного признака как коронарная длина  $M_1$  у удомельских норок тоже меньше, чем в других выборках. Из признаков, характери-

зующих ширину разных отделов черепа, у удомельских норок меньше, чем во всех других выборках, значения имеют признаки 8 (мастоидная ширина) и 9 (заглазничное сужение).

Обсуждаемые метрические признаки значительно трансгрессируют и не имеют самостоятельной диагностической ценности, но вместе, проявляясь в виде тенденции, заслуживают внимания и позволяют определенно характеризовать американскую норку из Удомельского района как самую маленькую по размерам черепа.

Стандартным дискриминантным анализом была выявлена значимость признаков в разделении диких группировок американской норки. Основные результаты дискриминантного анализа для самцов и самок представлены в таблицах 7 и 8 соответственно.





**Рис. 3.** Различия выборок самок американской норки по наиболее изменчивым метрическим признакам.

а – кондилобазальная длина черепа; б – длина от барабанной камеры до резцовой кости; в – длина нижней челюсти; г – высота черепа.

Критерий Вилкоксона-лямбда дает приблизительно сходные оценки признаков по качеству разделения популяций. В целом его значения указывают на удовлетворительное распознавание выборок. Однако, учитывая значительные корреляции измеряемых переменных, частный Вилкоксона-лямбда, указывает на невысокое качество распознавания. Среди используемых признаков дискриминантный анализ выделяет наиболее изменчивыми у самцов следующие: скуловая ширина, мастоидная ширина, расстояние между латеральными краями заглазничных отростков, наибольшая высота венечного отростка. В то же время уровень значимости всех признаков ниже порогового значения, что не позволяет использовать их для надежной идентификации популяционной принадлежности животных.

Результаты дискриминантного анализа самок из диких популяций американской норки приведены в таблице 8.

Изменчивость самок более выражена, чем у самцов, что проявляется на показателях результирующих критериев дискриминантного анализа. Три признака оказались достоверно значимы в разделении популяций: расстояние от барабанной камеры до резцовой кости, расстояние от барабанной камеры до подглазничного отверстия и высота черепа. У самцов значимыми признаками в разделении популяций оказались преимущественно пропорции ширины черепа, а у самок пропорции длины.

Качественная оценка различий популяций по процентному отношению корректно классифицированных особей в априори заданные группы (номера соответствуют популяциям) представлена для обоих полов в таблице 9.

**Таблица 7.** Общая оценка качества дискриминантного анализа для пяти выборок американской норки (самцы)

Признак	Вилкоксон ламбда	Частный Вилкоксон ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости <i>p</i>
1	0.115	0.865	0.704	0.599
2	0.121	0.819	0.997	0.435
3	0.117	0.847	0.813	0.533
4	0.120	0.824	0.958	0.454
5	0.117	0.846	0.819	0.530
6	0.111	0.892	0.543	0.706
7	0.139	0.710	1.836	0.166
8	0.129	0.770	1.344	0.292
9	0.117	0.850	0.796	0.543
10	0.135	0.735	1.625	0.211
11	0.123	0.807	1.074	0.398
12	0.114	0.869	0.681	0.614
13	0.117	0.849	0.800	0.541

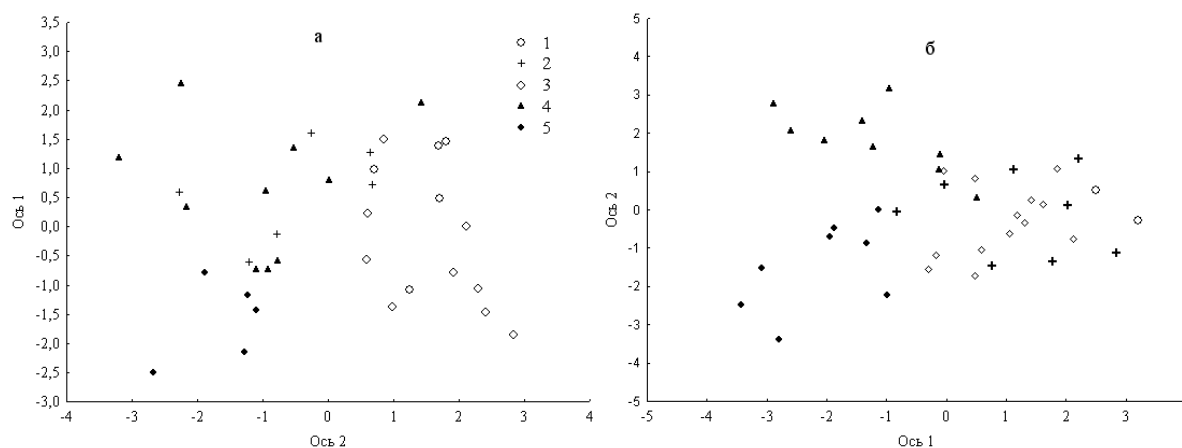
**Таблица 8.** Общая оценка качества дискриминантного анализа для пяти выборок американской норки (самки)

Признак	Вилкоксон ламбда	Частный Вилкоксон ламбда	Критерий Фишера	Уровень значимости
1	0.168	0.791	1.985	0.122
<b>2</b>	<b>0.191</b>	<b>0.695</b>	<b>3.297</b>	<b>0.024</b>
<b>3</b>	<b>0.105</b>	<b>0.565</b>	<b>4.623</b>	<b>0.007</b>
4	0.158	0.839	1.441	0.245
<b>5</b>	<b>0.095</b>	<b>0.622</b>	<b>3.640</b>	<b>0.019</b>
6	0.146	0.909	0.749	0.567
7	0.146	0.910	0.741	0.572
8	0.143	0.930	0.566	0.689
9	0.144	0.919	0.664	0.622
10	0.151	0.875	1.067	0.390
11	0.144	0.923	0.626	0.648
12	0.163	0.811	1.749	0.165
13	0.163	0.813	1.723	0.171

\* Полужирным шрифтом выделены значимые признаки.

**Таблица 9.** Оценка качества классификации (метрика Евклида) по частоте корректного распознавания

Выборка	Процент корректной классификации	
	Самцы	Самки
1	60.00	100.00
2	50.00	50.00
3	77.78	76.92
4	70.00	88.89
5	80.00	87.50
Всего	68.57	77.50



**Рис. 4.** Положение выборок в пространстве первых двух канонических дискриминантных функций, а – самцы; б – самки. Номерные обозначения соответствуют выборкам.

Результаты классификации выборок на основе используемых промеров для самцов и самок различаются как по среднему качеству, так и по приоритетности распознавания выборок. Самки примерно на 8% классифицируются лучше, чем самцы. У самцов наилучшим образом распознаются выборки Полистовского и Рдейского заповедников (80%), Оленинского (78%) и Торопецкого районов (70%).

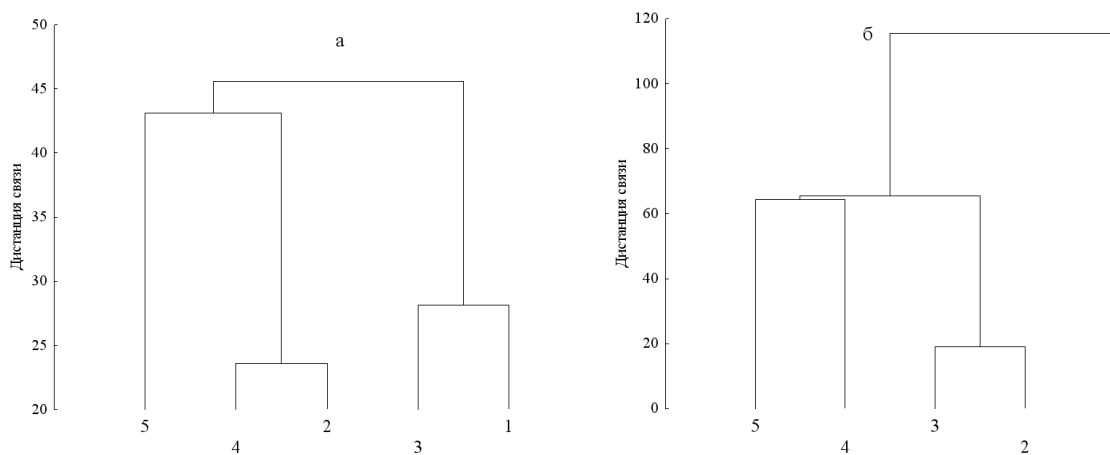
У самок со стопроцентным качеством распознаются норки Удомельского района, далее следуют торопецкие (88.89%) и полистовско-рдейские (87.5%). Самцы и самки Нелидовского района в половине случаев определяются неверно. Согласно классификационной матрице 50% особей нелидовской выборки были ошибочно отнесены к оленинской и торопецкой группировкам, что вполне логично, учитывая их географическое положение.

Положение особей в пространстве дискриминантных функций представлено на рисунке 4. У самцов с первой осью канонического анализа главным образом связаны признаки: кондиллобазальная длина, расстояние от барабанной камеры до резцовой кости, длина нижней челюсти. Со второй осью связаны признаки: межглазничная ширина, ширина клыка, коронарная длина  $M_1$ . У самок с первой осью

анализа в наибольшей степени связаны кондиллобазальная длина черепа, расстояние от барабанной камеры до резцовой кости и подглазничного отверстия, длина нижней челюсти, ширина роострума. Вторая ось в основном описывает изменчивость высоты черепа, ширины роострума, скуловых дуг и мастоидных отростков, а также высоты нижней челюсти.

В системе осей канонического анализа лучшим качеством разделения характеризуются популяции Полистовского – Рдейского заповедников. Животные обеих полов этой популяции более крупные при сравнении с норками Тверской области. Также хорошо классифицируются норки Торопецкого района, которых, следуя положению в координатном пространстве, отличает более вытянутый в длину, но относительно узкий череп. Размеры черепов животных остальных группировок в большой мере перекрываются и не проявляют четко выраженных локальных совокупностей.

Для дискретного отображения популяционных групп и их иерархии использован кластерный анализ (рис. 5). В соответствии со значением дистанции образования кластеров нарушение монотонности присоединения наблюдается на уровне 30–35, что говорит о реальности трех кластеров у самцов, соответствующих: Полистовскому –



**Рис. 5.** Дендрограмма иерархической классификации выборок американской норки (метод построения – одиночное присоединение, метрика – дистанция Евклида), а – самцы; б – самки. Номерные обозначения соответствуют выборкам.

Рдейскому заповедникам, Торопецкому – Нелидовскому и Оленинскому – Удомельскому районам. У самок нарушение в монотонности дистанции присоединения кластеров наблюдается на уровне 60. Подтверждается на дендрограмме существование четырех кластеров: Полистовский – Рдейский заповедники, Торопецкий, Оленинский, Нелидовский районы и Удомельский район.

Межгрупповая изменчивость самок отличается от самцов. В порядке уменьшения размеров черепа группировки выстраиваются следующим образом: самые крупные самки обитают в Южных районах Псковской области, несколько меньшие размеры у норок Торопецкого, Нелидовского, Оленинского районов. Самые мелкие самки Тверской области обитают в Удомельском районе.

Фенетический анализ и измерение черепов шести выборок американской норки убедительно свидетельствуют, что норки клеточного содержания существенно отличаются от вольно живущих, как частотой проявления неметрических вариаций одонтологических признаков, так и более крупными размерами. Наибольшие промеры черепа (кондилобазальная длина и скуловая ширина), интегрирующие в себе другие составляющие их характеристики,

у самцов клеточных норок больше средних показателей вольно живущих на 7.4% и 6.6% соответственно, у самок различия выражены еще сильнее – 16.6% и 22.8%.

Результаты дисперсионного и дискриминантного анализов самок диких группировок, позволяют говорить о высоко достоверных отличиях более крупных американских норок Полистовского – Рдейского заповедников от сравнительно мелких животных, обитающих на территории Тверской области. При кластеризации полистовско-рдейские самцы образуют отдельную группу, а самки проявили сходство с географически ближайшей группировкой Торопецкого района. Выборки черепов тверских норок обладают меньшими, но вполне улавливаемыми различиями. Дискриминантный анализ со стопроцентным качеством идентифицирует самок Удомельского района, а иерархическая классификация выделяет их в самостоятельный кластер.

### Обсуждение результатов

Логичным объяснением различий в размерах американской норки на изучаемой территории является ее новейшая история, связанная с различным происхождением. Как упоминалось выше, природные группировки норок могут возникать

двумя путями: в результате преднамеренных выпусков и побегов domestцированных норок из звероводческих хозяйств. Очевидна возможность скрещивания выпущенных в природу и беглых зверьков. Влияние беглых клеточных зверьков на морфологическое и генетическое разнообразие диких норок отмечалось рядом исследователей [Сегаль, 1975; Данилов, Туманов, 1976; Бобров и др., 2008, Tamlin et al., 2009, Zalewski et al., 2011]. Масштабы этого явления, вероятно, существенны. По расчетам П.И. Данилова [2009] в Карелии за 30 лет, с 1950 по 1980-е гг. в природу попало не менее 10 тыс. клеточных норок. Как показывают наши данные (табл. 5) и результаты сравнительного анализа размеров черепа клеточных и вольно живущих норок, проведенные другими исследователями [Данилов, Туманов, 1976; Егоров, 1983, Tamlin et al., 2009, Кораблёв и др., 2011], дикие норки значительно уступают по своим размерам зверькам из зверохозяйств. Причем, абсолютно все промеры черепа норок из зверохозяйства Торопецкого района Тверской области (наши данные) заметно превосходят таковые у клеточных норок, измеренных Ю.Е. Егоровым несколько десятилетий назад. Например, кондилобазальная длина черепа самцов Тверских клеточных норок составляет в среднем  $73.8 \pm 0.36$  мм, а у клеточных норок Татарии –  $69.3 \pm 0.24$ , скуловая ширина –  $45.4 \pm 0.26$  и  $39.1 \pm 0.17$  соответственно, то есть увеличение в длину составило 6.1%, а в ширину – 13.9%. Увеличения коснулись и такого консервативного признака как ширина заглазничного сужения, а также одонтологических признаков (ширина клыка и коронарная ширина  $M_1$ ). Это подтверждает мысль, которую высказал А.Н. Сегаль [1975], о том, что искусственный отбор на величину тела в клеточном норководстве будет приводить все к большему укрупнению разводимых зверьков.

На существенные отличия клеточных норок от диких указывается в

работе канадских зоологов [Tamlin et al., 2009]. В частности ими предложены кондилобазальная длина черепа и ширина межглазничного сужения как наиболее надежные диагностические признаки клеточных животных. Полученные ими значения кондилобазальной длины и заглазничного сужения для диких североамериканских норок составили в среднем у самцов 64.3 мм (lim 59.4–69.9) и 12.5 мм (lim 11.2–14.1), у самок – 58.1 мм (lim 54.7–65.6) и 11.9 (lim 10.1–12.8) соответственно. Таким образом, кондилобазальная длина черепа диких норок в пределах естественного ареала, несколько меньше, чем у диких интродуцированных, в то время как межглазничная ширина имеет сходные размеры. Аналогичные параметры domestцированных норок в Канаде составили у самцов 73.9 мм (lim 67.0–78.4) и 11.7 (lim 9.3–13.8), у самок – 65.2 мм (lim 59.0–69.8) и 11.4 (lim 9.3–12.9) соответственно. У самцов кондилобазальная длина очень близка к аналогичному показателю у клеточных норок Тверской области, в то время как domestцированные самки Тверской области крупнее. На материале, используемом в нашей работе, мы не обнаружили достоверных различий между domestцированными и дикими норками по ширине межглазничного промежутка. Канадские норки были цвета буйволовой кожи, черные, коричневые, пастельные. На звероферме «Знаменское» содержатся норки дикого окраса, крестового и голубого.

Размеры черепов животных Псковской и Новгородской областей, собранных в 2003–2005 гг., оказались наиболее крупными из всех известных диких норок. Размерные параметры американской норки, собранной в Северо-Западном регионе России И.Л. Тумановым около сорока лет назад были следующими (мм): кондилобазальная длина черепа взрослых самцов –  $66.6 \pm 0.10$ , скуловая ширина –  $38.2 \pm 0.21$ , кондилобазальная длина черепа самок –  $59.0 \pm 0.46$ , скуловая ширина  $33.4 \pm 0.31$ .

**Таблица 10.** Диапазон (min–max) изменчивости двух метрических признаков американской норки (мм)

Выборка	Кондилобазальная длина		Скуловая ширина	
	самцы	самки	самцы	самки
Северо-Запад*	62.20–75.00	55.20–64.20	36.00–41.80	30.90–35.00
Удомельская	63.55–69.50	56.45–60.55	36.60–40.50	32.55–34.60
Нелидовская	63.05–70.86	57.70–61.70	37.82–43.31	32.60–36.05
Оленинская	63.22–69.65	56.91–62.40	36.39–40.95	31.84–35.56
Торопецкая	64.60–71.15	57.40–62.25	36.15–41.00	32.10–34.60
Псков-Новгород	67.63–71.60	60.07–66.41	37.58–42.02	33.97–37.76
Клеточная	69.62–78.08	62.61–69.72	41.25–49.13	36.29–40.20

\* Данилов, Туманов [1976].

Таким образом, средние размеры черепа современных самцов оказались больше на 4.3% в длину и на 5.3% в ширину, у самок увеличение составило 4.5% и 5.5%. Обращает на себя внимание широкий диапазон значений признаков норок северо-запада, который приводит цитируемый автор (табл. 10). Максимальное значение кондилобазальной длины черепа, зафиксированное нами, было у самца из Псковской области и составило 71.6 мм, что значительно уступает данным по северо-западу. Интересно и то, что в Тверской области черепов с минимальными значениями кондилобазальной длины, характерными для норок северо-запада, практически не оказалось. Только у одного самца из Нелидовского района кондилобазальная длина составила 63.05 мм, а у самок минимальное значение этого промера составило 56.45 мм.

Все это может свидетельствовать о том, что природная группировка норок северо-западного региона формировалась как за счет преднамеренных интродуцентов, выпуски которых осуществлялись в Карелии, так и за счет беглых клеточных зверьков. В период, когда И.Л. Туманов собирал материал, американской норки в Псковской и Новгородской областях не было, а часть Ленинградской области уже была ею заселена. При этом в Ленинградской

области и в южной части Карелии функционировало 23 звероводческих хозяйства, а во всем Северо-Западном регионе их насчитывалось 40. Для сравнения укажем, что в это время в Тверской области было пять хозяйств по разведению норки. Как известно, в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях американская норка не была специально интродуцирована в дикую природу, и именно беглые зверьки способствовали успешному и быстрому расселению американской норки в Северо-Западном регионе [Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2009]. Есть все основания считать, что животные, чьи черепа были добыты в Псковской области, являются потомками гибридных норок, пришедших с севера, а их размеры указывают на значительное участие клеточных зверьков в формировании морфологического облика.

Самые маленькие черепа оказались у зверьков Удомельского района и можно предположить, что они наиболее близки к размерам диких норок. Не случайно размеры их черепов по большому числу признаков отличаются от других выборок, что особенно показательно для самок. При этом на расстоянии примерно 100 км от места сбора Удомельских черепов находится звероферма по разведению норок, а в недалеком прошлом их было две

[Калининская область..., 1983]. Возможно, это свидетельствует о том, что беглые зверьки распространяются не равномерно, а существуют предпочтительные направления, обусловленные эколого-географическими и антропогенными (пресс охоты) факторами. Это предположение косвенно подтверждается и тем фактом, что норки Псковской и Новгородской областей значительно превосходят размерами животных Торопецкого и Нелидовского районов и достоверно отличаются от них по всем краниометрическим признакам. При этом звероводческое хозяйство Торопецкого района находится примерно в 120 км от Полистовского и Рдейского заповедников и в 80 км от Нелидовского района. В Вышневолоцком районе Тверской области в 1948 г. было выпущено 60 норок. В последующие годы в тверскую областную заготовку поступали шкурки американской норки из Вышневолоцкого и Осташковского районов [Павлов и др., 1973], что свидетельствует о расселении интродуцентов в южном направлении, то есть в сторону Нелидовского района. Все это позволяет с большой долей вероятности утверждать, что основу поселений американской норки на юго-западе Тверской области составили потомки животных, интродуцированных в Вышневолоцком районе, которые испытали слабое влияние клеточных норок, сбегавших из немногочисленных зверохозяйств.

Последнее предположение строится не только на факте присутствия зверохозяйства в Торопецком районе. Черепа норок из Оленинского района сданы одним охотником В.А. Ситкиным, охотничий участок которого находится близко от Смоленской области. Им неоднократно добывались зверьки необычной светло-песочной окраски. Нам удалось выяснить, что американских норок такой окраски разводят в зверосовхозе, расположенном в Гагаринском районе Смоленской области, который находится примерно в

100–120 км от участка сбора материала. В мае 2009 г. в пределах охранной зоны Центрально-Лесного заповедника встречена и сфотографирована норка белого цвета. Нелидовский район занимает центральное положение между участками сбора материала на юго-западе Тверской области. Тот факт, что дискриминантный канонический анализ ошибочно относит 50% нелидовских норок к торопецким или оленинским, указывает на возможность проникновения американской норки на территорию Центрально-Лесного заповедника, как с запада, так и с востока.

Сравнивая результаты измерения своего материала с данными других авторов, И.Л. Туманов [Данилов, Туманов, 1976] пришел к выводу, что черепа норок северо-запада крупнее алтайских и башкирских, уступают лишь немного татарским. Размеры норок, добытых в районе Полистовского и Рдейского заповедников, превышают размеры не только диких, но и domestцированных татарских зверьков [Егоров, 1983]. Приведенные данные прекрасно иллюстрируют предположение, высказанное цитируемыми выше авторами, о возможном постепенном увеличении размеров вольно живущих норок. Вместе с тем, относительно маленькие размеры животных в Тверской области свидетельствуют, что этот процесс не носит тотальный характер. При этом расстояние между участками сбора краниологического материала в Псковской области и Нелидовском районе Тверской области менее двухсот километров. Различие в размерах черепов норок на столь малой географической дистанции может быть вызвано различным происхождением внутривидовых группировок.

Интересно отметить, что к зверькам Удомельского района по своим промерам очень близки американские норки северо-востока России, где этих норок выпускали в 1950-х гг. [Дубинин, 1999]. Материалом для интродукции послужили дикие норки, отловленные в

Хабаровском крае, и переселенцы не испытывали влияния беглых клеточных норок. Кондилобазальная длина черепов самцов в разных популяциях этой территории колебалась от 65.45 до 67.50, у самок этот промер составил 58.70–59.20, что практически соответствует диким норкам в естественных границах ареала [Tamlin et al., 2009].

Не вполне понятно, почему увеличение размеров клеточных норок, как результат непрерывного и многолетнего искусственного отбора, не привело к еще более значительному и широкому увеличению размеров вольно живущих животных, несмотря на непрекращающееся их скрещивание. Теоретически механизмы поддержания различий географически близких группировок можно объяснить двумя причинами.

Во-первых, можно предположить, что отбор по фенотипу, способствующий почти двукратному увеличению размеров клеточных норок по сравнению с вольно живущими, не сопровождался существенной генетической перестройкой организма, а происходил в пределах нормы реакции генотипа и поддерживался искусственными благоприятными условиями содержания. Не будучи генетически жестко детерминированными, эти признаки не являются устойчивыми и в природной среде, элиминируются естественным отбором и нейтрализуются поглотительным скрещиванием на условно дикий тип норок. Этой точки зрения придерживаются и Тамлин с соавторами [Tamlin et al., 2009], подчеркивая, что уменьшение размеров может быть связано с более скудным питанием в природе по сравнению со зверофермами.

Возможность генетического сходства при хорошо выраженных фенотипических различиях показана при сравнительном молекулярно-генетическом анализе митохондриальной ДНК лесной куницы (*Martes martes*) и соболя (*Martes zibellina*) в зоне симпатрии

на северном Урале. Оказалось, что постоянная, но не массовая межвидовая гибридизация, сопровождающаяся взаимной интрогрессией мтДНК привела к тому, что генетические дистанции между выборками куниц, соболей и кидасов стали пренебрежительно малы при сохранении межвидовых фенотипических различий [Пищулина, Мещерский и др., 2009]. Однако польскими исследователями показаны высокие и достоверные различия митохондриальной ДНК domesticированных и диких американских норок [Zalewski et al., 2011]. Известно также, что фермерские норки, завезенные в 1920-х гг. в Европу, получены в результате гибридизации различных подвидов с территории естественного ареала [Dunstone, 1993], что определяет их высокое генетическое разнообразие.

Во-вторых, различные формы отбора и условия обитания диких и domesticированных норок должны были привести к разным результатам генетической коадаптации, то есть созданию генетических структур, оптимальным образом взаимодействующих друг с другом, благодаря селекции или естественному отбору [Майр, 1974; Кайданов, 1996]. В пользу этого свидетельствует уровень флуктуирующей асимметрии (табл. 4), величина дисперсии и коэффициента вариации (табл. 11) диких и domesticированных норок, которые оказались практически идентичными, что указывает на стабильность их генофонда.

Имеются убедительные данные, что при скрещивании форм существенно различающихся генетически, адаптированных к разным условиям, происходит нарушение коадаптации, приводящее к дестабилизации развития и повышению уровня флуктуирующей асимметрии [Захаров, 1987]. В современной популяционной биологии это явление известно под термином аутбредная депрессия (outbreeding depression). Оно описано для многих таксономических



**Таблица 11.** Средние значения изменчивости метрических признаков черепов американской норки

Выборка	Самцы		Самки	
	$\sigma$	C.v.	$\sigma$	C.v.
1	0.90±0.15	3.69±0.62	0.68±0.19	3.26±0.77
2	1.08±0.21	4.12±0.81	0.80±0.14	3.84±0.68
3	1.08±0.20	4.14±0.75	0.80±0.14	3.67±0.63
4	0.92±0.17	3.64±0.66	0.80±0.15	3.65±0.67
5	0.80±0.17	3.30±0.70	1.05±0.23	4.45±0.98
6	1.26±0.15	4.08±0.47	1.10±0.23	4.49±0.93

групп растений и животных, наиболее выражено в первом поколении гибридов и может в существенной мере зависеть от условий окружающей среды [Lynch, 1991; Edmands, 2007]. По мнению Л.З. Кайданова [1996] в инверсиях из одних и тех же популяций состав аллелей подобран так, чтобы при их взаимодействии проявлялся эффект гетерозиса. При гибридизации диких и клеточных норок происходит взаимодействие генотипов совершенно разных популяций и гибриды первого поколения с большой долей вероятности испытывают геномный и физиологический стресс [Назаров, 2007; Edmands, 2007], приводящий к нарушению гомеостаза развития и снижению жизнеспособности. Такие животные с дисгармоничным сочетанием генов в условиях жесткого естественного отбора будут элиминироваться в первую очередь до тех пор, пока не будет достигнуто новое равновесие [Майр, 1974]. Возможно, именно поэтому в материале И.Л. Туманова встречаются особи с большим диапазоном значений промеров черепов. Должно было смениться несколько десятков поколений норок, чтобы произошло некоторое усреднение двух разных фенотипов, следствием чего, явилось сужение диапазона изменчивости метрических признаков и стабилизация процесса онтогенеза. Причем, это стало возможным вследствие массового бегства клеточных

зверьков в природу, благодаря наличию многочисленных звероферм на северо-западе. Признаки нарушения гомеостаза развития можно было ожидать в первую очередь в районах, где гибридизация диких и клеточных норок наиболее вероятна, то есть в Торопецком и Оленинском районах. Отсутствие подобного эффекта указывает на возможность жесткой элиминации гибридов первого поколения или свидетельствует о том, что масштабы гибридизации в данных районах невелики.

Учитывая отсутствие других изолирующих механизмов, можно предположить, что процесс укрупнения размеров природных американских норок может продолжаться медленными темпами, пока сохраняется возможность бегства клеточных норок из зверохозяйств. Снижение пресса охоты из-за падения спроса на пушнину и уменьшения числа охотников является благоприятным фактором для перемещения норок и возможности гибридизации.

### Заключение

Проведенный анализ изменчивости черепов американской норки, населяющей территорию Каспийско-Балтийского водораздела, позволил выявить ряд закономерностей в формировании морфологической подразделенности этого вида.

Доместицированные норки отличаются от диких более крупными размерами черепа, что особенно ярко проявляется на уровне суперпризнаков, описывающих общие размерные пропорции. Дискретные одонтологические признаки также позволяют надежно отличать диких норок от животных, содержащихся в зверохозяйстве.

Дикие группировки норок проявили различный уровень морфологической изменчивости, они отличаются в парных сравнениях разным количеством (от одного до девяти) размерных признаков. Различия между самцами из разных группировок выражены по восьми признакам, в то время как самки более изменчивы и различаются на уровне десяти признаков. В абсолютном выражении размерные пропорции черепа диких норок значительно трансgressируют между различными географическими группами. Однако прослеживается тренд, позволяющий выявить самых крупных зверьков, обитающих на юге Псковской и западе Новгородской областей, и самых мелких норок, населяющих северо-восток Тверской области.

Объяснением наблюдаемой изменчивости может быть история заселения американской норкой изучаемого географического пространства. Морфологический облик зверьков на северо-востоке области формировался главным образом на основе интродуцированных диких норок и испытывал слабое влияние беглецов из немногочисленных зверохозяйств. Именно в этой части области обитают современные норки, наиболее близкие к дикому морфологическому типу. На юго-западе Тверской, а также западе Новгородской и юге Псковской областей дикие норки испытывают влияние domesticiрованных животных, сбегавших со звероводческих ферм. На западе Тверской области в районе водораздела Волги и Западной Двины наблюдается интродукция норок дикого типа и норок, испытывающих влияние

клеточных животных. Вместе с тем влияние domesticiрованных норок на диких не сопровождается значительным увеличением размеров последних. Возможными причинами этого могут быть как уменьшение размеров гибридов в процессе натурализации, так и элиминация гибридных животных из-за аутбредной депрессии. Дальнейший сбор и изучение краниологического материала позволит ответить на вопрос, какие тенденции будут преобладать на данной территории.

### Благодарности

Авторы благодарны Н.А. Завьялову за предоставленную для работы коллекцию черепов американской норки с территории Рдейского государственного заповедника. Работа частично поддержана фондом Джона Д. и Кэтрин Т. МакАртуров (грант № 02\_73130\_000\_GSS) и Калининской АЭС.

### Литература

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука, 1976. 256 с.
- Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КАРнц РАН, 2009. 308 с.
- Дубинин Е.А. Сравнительная краниология американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) Северо-Востока России // VI съезд териологического общества. Тезисы докладов. М., 1999. С. 78.
- Егоров Ю.Е. Механизмы дивергенции. М.: Наука, 1983. 172 с.

- Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40. №4. С. 587–602.
- Животовский Л.А. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
- Животовский Л. А. Об использовании количественных признаков в фенетике популяций // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 185–190.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Калининская область. Туристическая карта для охотников и рыболовов. М.: ГУГК, 1983.
- Кайданов Л.З. Генетика популяций. М.: Высшая школа, 1996. 320 с.
- Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 283 с.
- Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёва В.Н., Кораблёв М.П. Методические рекомендации по изучению фенотипа популяций хищных млекопитающих // Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М.: ЭкоТерра, 2005. С. 185–231.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н. Интродукция видов и микроэволюция: европейский бобр, енотовидная собака, американская норка // Изв. РАН. Сер. Биол. 2011. №2. С. 187–197.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели. Учебное пособие. Изд. 2-е, испр. М.: Изд-во ЛКИ, 2007. 520 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. I. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1973. 536 с.
- Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Симакин Л.В., Рожнов В.В. Результаты молекулярно-генетического анализа мтДНК лесной куницы, соболя и кидаса Северного Урала // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конференции. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. С. 74.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Изд. центр «Академия», 2004. 416 с.
- Сегаль А.Н. Очерк экологии и физиологии американской норки. Новосибирск: Наука, 1975. 261 с.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО «Бранко», 2009. 448 с.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 3. С. 79–88.
- Чашухин В.А. Норка американская. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. 103 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
- Dunstone N. The mink. T & A D Poyser Natural History, London, 1993. 232 p.
- Edmands S. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management // Molecular Ecology. 2007. V. 16. P. 463–475.
- Habermehl K. H. Altersbestimmung bei Wild-und Pelztieren. Hamburg und Berlin: Verlag Paul Parey, 1986. 223 S.

- Lynch M. The Genetic Interpretation of Inbreeding Depression and Outbreeding Depression // *Evolution*. 1991. V. 45. № 3. P. 622–629.
- Stevens R.T., Kennedy M.L. Spatial Patterns of Sexual Dimorphism in Minks (*Mustela vison*) // *American Midland Naturalist*. 2005. V. 154. № 1. P. 207–216.
- Tamlin A. L., Bowman J., Hackett D. F. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics // *Wildl. Biol.* 2009. V. 15. № 3. P. 266–277.
- Wiig O. Sexual Dimorphism in the Skull of the Feral American Mink (*Mustela vison* Schreber) // *Zoologica Scripta*. 1982. V. 11. № 4. P. 315–316.
- Zalewski A, Michalska-Parda A, Ratkiewicz M., Kozakiewicz M, Bartoszewicz M., Brzezina M. High mitochondrial DNA diversity of an introduced alien carnivore: comparison of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // *Diversity and Distributions. A Journal of Conservation Biogeography*. 2011. V. 17. № 4. P. 757–768.

# MORPHO-PHENETICAL ANALYSIS OF AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON*) POPULATIONS FROM CASPIAN-BALTIC WATERSHED

© 2012 Korablev M.P.<sup>1,3</sup>, Korablev N.P.<sup>2</sup>, Korablev P.N.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, the Russian Academy of Sciences, Moscow

<sup>2</sup> Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki, Pskov Oblast

<sup>3</sup> Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Nelidovo Region, Tver Oblast

A morphological variability of 367 American mink skulls from Tver, Pskov and Novgorod regions (Caspian-Baltic watershed) were investigated using metric and non-metric traits. Among six investigated samples five ones represent feral populations and one sample represents ranch minks.

It is shown that within relatively small area (about 250×350 km) there are significant morphological differences between feral populations of minks. Differences in phenotype are determined by different history of the populations and by affection of escaped ranch animals.

The modern habit of minks from north-east of Tver Region is closely related to feral type due to origination from introduced animals. The source of American mink settlements in south-west part of investigated area is descendants of the first introducents from Vyshnij Volochek district. The Central-Forest Reserve and adjacent territories in western part of Tver Region are mixing zone where animals with different habit may meet. On the one hand large minks from Pskov and Novgorod regions as well as hybrid animals from the western part of Tver Region may increase general sizes of local animals, and on the other hand, the minks with feral phenotype from north-east part of Tver Region may affect the others. The possible consequences of interactions between domestic and feral populations which may influence on phenotype are discussed. Morphological differences observed between feral populations are lower than theoretically expected taking considerable influence of domestic animals. Possible reasons of discovered morphological stability of feral populations of American mink are seemed to be naturalization of the sizes of ranch escapees under pressure of environmental conditions and elimination of the first generation of hybrids between feral and domestic minks due to outbreed depression.

**Key words:** introduction, *Neovison vison*, morphological variability, hybridization, outbreed depression.

# РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ В ВОДОЕМАХ ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2012 Корзун А.С.<sup>1</sup>, Кассал Б.Ю.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Омской области»,  
644007 Россия, г. Омск, ул. Гусарова, 27; [Korz85@bk.ru](mailto:Korz85@bk.ru)

<sup>2</sup> ФГБОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет»,  
644099 Россия, г. Омск, наб. Тухачевского, 14; [BYKassal@mail.ru](mailto:BYKassal@mail.ru)

Поступила в редакцию 20.04.2012

В результате многолетних исследований ихтиофауны водоемов и водотоков дается пространственно-временная характеристика инвазий рыб в пределах Омской области. Приводятся данные по видам-вселенцам, интродукции и саморасселению чужеродных видов, а также указаны основные инвазивные коридоры региона.

**Ключевые слова:** чужеродные виды рыб, река Иртыш, Омская область.

## Введение

Основным водотоком на территории Омской области является р. Иртыш, бассейн которого характеризуется густой речной сетью на севере, временными водотоками и большим количеством бессточных озер на юге региона. При этом р. Иртыш связывает различные ландшафты и экосистемы Западной Сибири, имеет большое значение для региона в связи с гидростроительством, судоходством, интродукцией видов рыб, их промыслом, и трансграничным характером бассейна реки. Однако исследования этого инвазивного коридора и векторов вселения новых видов рыб на территорию Омской области не проводилось.

Целью работы является изучение особенностей инвазий чужеродных видов рыб в водоемы Омской области. На разрешение были поставлены следующие задачи.

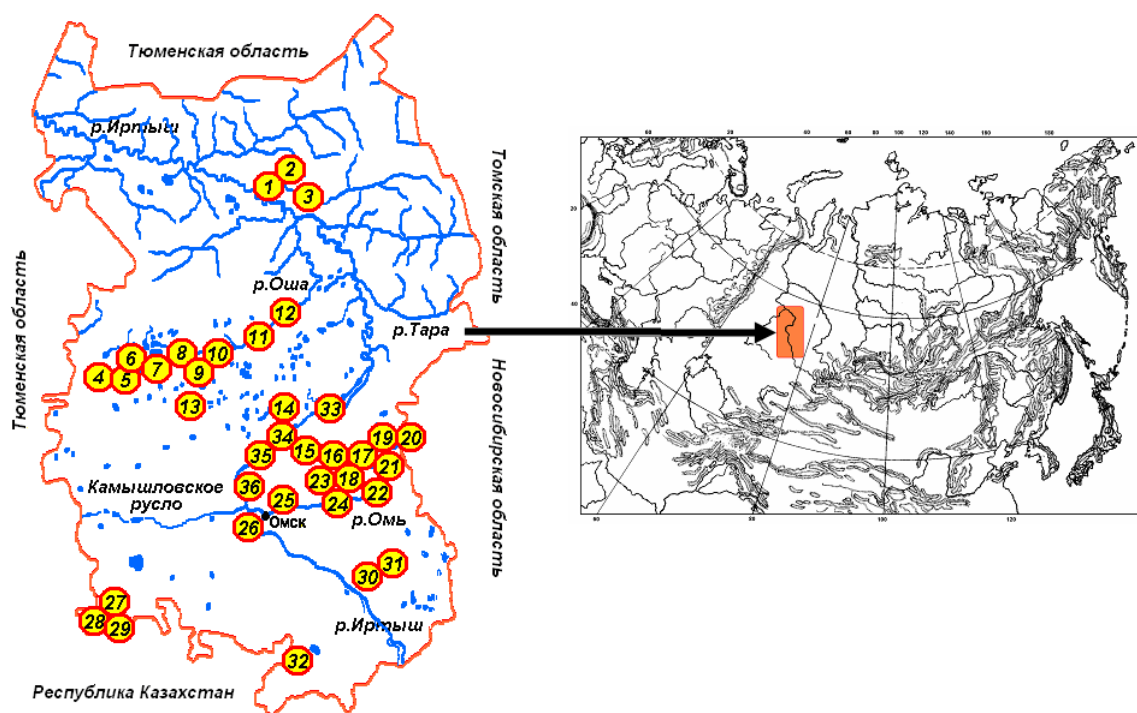
1. Дать пространственно-временную характеристику инвазиям рыб в водоемы Омской области.
2. Рассмотреть основные коридоры и векторы вселения чужеродных видов рыб.

## Материал и методики

Для отлова рыбы применялись ставные сети с ячеей 10, 25, 28, 30, 35 и 40 мм. Дополнительно использовались

крючковые орудия (поплавочные удочки, донки, блесны), сплавные сети, бредень и вентери. В дополнение к этому ихтиологические пробы отбирались из траловых уловов рыбодобывающих организаций. Сбор и обработка ихтиологического материала проводилась по общепринятым методикам [Правдин, 1966]. Степень доминирования видов определяли по логарифмической шкале Ю.А. Песенко [1982].

Исследования проводились в течение восьми весенне-осенних (2003–2011 гг.) и двух подледных сезонов (2006, 2007 гг.), общий объем выборки из 36 водоемов Омской области составил 2537 особей рыб 22 видов. Доля таких видов, как сибирский осетр, пелядь, пестрый толстолобик, линь составила менее 1% от общей численности выловленных рыб, соответственно. Средне-Иртышский район в пределах Омской области разделен на ихтиологические участки: Северный, Ишим-Ошовский, Центральный бессточный, Омский, Южный бессточный, Иртышский трансграничный [Корзун и др., 2010]. Различия участков заключаются в экологических условиях обитания и видовом составе ихтиофауны; границы их проведены по основным водоразделам в пределах Омской области (рис. 1).



**Рис. 1.** Места сбора материала на водоемах (указаны значками) Омской области (с указанием местоположения в Северной Азии) в 2003–2011 гг. в пределах выделенных ихтиологических участков: Северного (1 – оз. Кайлутова, 2 – оз. Тайгинское, 3 – р. Шиш); Ишим-Ошовского (4 – оз. Нички и р. Горькая, 5 – оз. Ик, 6 – р. Китерьма, 7 – оз. Салтаим-Тенис, 8 – р. Оша, с. Хутора, 9 – оз. Бурешка, 10 – р. Оша, с. Михайловка, 11 – р. Оша, с. Николаевка, 12 – р. Оша, с. Старосолдатка); Центрального бессточного (13 – оз. Жилое, 14 – оз. Батаково, 15 – пруд п. Веселый, 16 – пруд п. Веселый, 17 – оз. Астыровское, 18 – оз. Больше Митькино); Омского (19 – оз. Пересоха, 20 – оз. Коровье, 21 – оз. Крестово, 22 – р. Омь в среднем течении, 23 – оз. Ветряк, 24 – р. Тарбуга, 25 – оз. Родничок); Южного бессточного (26 – оз. Соленое, 27 – оз. Кадал, 28 – оз. Писарское, 29 – оз. Лошино, 30 – Болото Северное, 31 – оз. Стеклоанное, 32 – оз. Жарылдыколь); Иртышского трансграничного (33 – р. Иртыш, протока о-ва Стриженов, 34 – р. Иртыш, о. Серебрянский, 35 – оз. Саратовское, 36 – р. Иртыш, с. Политотдел).

### Результаты и обсуждение

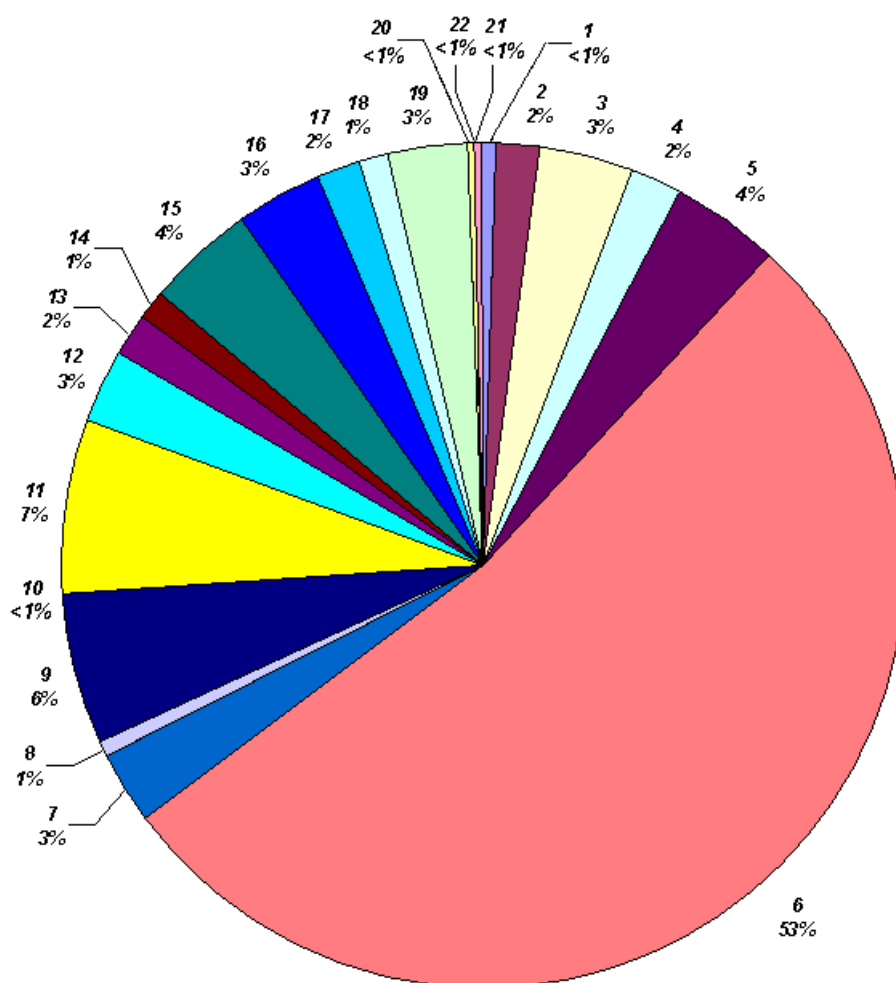
В результате проведенных исследований установлено, что видовой состав ихтиофауны Омской области представлен 22 видами рыб, из которых 14 являются представителями аборигенной фауны, 8 видов-вселенцев (лещ, сазан (каarp), пелядь, пестрый толстолобик, обыкновенный судак, обыкновенная верховка, ротан-головешка и серебряный карась (китайский). Обыкновенная верховка и ротан-головешка отмечены для Омской области впервые (рис. 2).

Пелядь (*Coregonus peled* Gmelin, 1789) в составе естественных популяции обитает в нижней и средней Оби; в бассейне р. Иртыш в пределах Омской области не встречается, ее интродукция в водоемы на территории

Омской области началась с 1960-х гг. и продолжается по настоящее время. Промысловая численность поддерживается путем ежегодного запуска в водоемы мальков и личинок. В наибольших объемах вселение осуществляется в Большие Крутинские озера (озера Ик, Салтаим-Тенис) и в р. Иртыш [Доклад..., 2007, 2010]. Однако в целом для бассейна р. Иртыш и оз. Ик, Салтаим-Тенис пелядь является малочисленным видом.

Европейская ряпушка, рипус (*Coregonus albula* Linnaeus, 1758), – вселение в оз. Ик в 1970-х гг. закончилось неудачей [Хатанзев, 1959; Чашин, 2003]; ни в одном из водоемов области этот вид не существовал в течение хотя бы одного годового цикла.





**Рис. 2.** Соотношение рыб разных видов по численности в выборке (N = 2.5 тыс. особей) из водоемов Омской области, 2003–2011 гг. Обозначения: 1 – обыкновенный голянь; 2 – озерный голянь; 3 – обыкновенный елец; 4 – обыкновенный ерш; 5 – золотой карась; 6 – серебряный карась, гиногенетическая форма; 7 – лещ; 8 – налим; 9 – речной окунь; 10 – сибирский осетр; 11 – обыкновенная плотва; 12 – стерлядь; 13 – язь; 14 – обыкновенный судак; 15 – обыкновенная верховка; 16 – обыкновенная щука; 17 – ротан-головешка; 18 – карп; 19 – обыкновенный пескарь; 20 – пелядь; 21 – пестрый толстолобик; 22 – линь.

Обыкновенная верховка (*Leucaspis delineatus* Heckel, 1843) появилась в водоемах области в результате непреднамеренной интродукции с рыбопосадочным материалом в конце 1980-х гг. В настоящее время в массовом количестве встречается в пойменных водоемах р. Иртыш и его притоков I и II порядков – реках Оша, Омь, в проточных материковых озерах.

Лещ (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) повсеместно встречается в реках и проточных водоемах области. Целенаправленно вселялся лишь в озера Ик и Салтаим-Тенис [Петкевич, 1959; Тесленко, 1959], где успешно натурализовался. Независимо от этого,

с 1970-х гг. саморасселение вида происходило с территории Казахстана вниз по течению р. Иртыш и в его пойменные водоемы и притоки. В настоящее время вид является многочисленным и отмечается не только в р. Иртыш, но и в его притоках I и II порядков – реках Омь, Оша и др., и в пойменных водоемах – в протоках иртышских островов Серебрянский, Стриженов и др.

Сазан, обыкновенный карп (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1759) встречается в естественных водоемах единично, и только половозрелые особи, попадая туда из прудовых хозяйств. В заморные бессточные озера вселяется на летний

период; в зимний период не выловленные особи погибают из-за гипоксии.

Серебряный карась до 1990-х гг. был малочисленным, однако, после проведения преднамеренной интродукции из оз. Чаны (Новосибирская область) серебряного карася (*Carassius auratus auratus* Linnaeus, 1758) китайского подвида в ряд крупных водоемов Омской области (озера Ик, Салтаим-Тенис и др.), где произошла вспышка его численности, последовало дальнейшее саморасселение в другие водоемы Омской области. Сейчас на долю серебряного карася (китайского) приходится более 90% регионального промысла [Доклад..., 2010].

Пестрый толстолобик (*Aristichthys nobilis* Richardson, 1846) в конце XX в. многократно был объектом преднамеренной интродукции, в основном в озера Ик, Салтаим-Тенис. Однако из-за суровых условий зимовки и заморозов интродукция результатов не дала, и присутствие вида на территории области поддерживается только повторными вселениями.

Обыкновенный судак (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758) является интродуцентом в водоемы Западной Сибири (первые особи были выловлены в р. Иртыш в 1962 г.). Вселение вида происходило в Северо-Казахстанские водохранилища, откуда он самостоятельно расселился вниз по течению р. Иртыш и сейчас встречается в его притоках, пойменных водоемах и крупных материковых озерах.

Ротан-головешка (*Perccottus glehnii* Dybowski, 1877) появился в водоемах Омской области в конце 1990-х гг., в процессе саморасселения в западном направлении по рекам Омь и Тара с территории Новосибирской области. Из них вид проник в р. Иртыш и его пойменные водоемы, притоки, в том числе и на левобережье. Современное распространение в материковых бессточных водоемах, как на правом, так и на левом берегах р. Иртыш, связано со стихийной преднамеренной

интродукцией, проводимой местным населением [Корзун, Кассал, 2009; Корзун, 2009].

Количество и соотношение аборигенных и чужеродных видов на различных участках не одинаковы. Наибольшее количество видов выявлено в Иртышском участке – 19, из которых семь видов-вселенцев; в Ишим-Ошовском участке выявлено 17 видов, из которых семь вселенцев; в Омском участке выявлено 16 видов, из которых шесть вселенцев; в Северном участке выявлено 12 видов, из которых два вселенца; в Центральном бессточном выявлено три вида, из которых один вселенец; в Южном бессточном выявлено четыре вида, из которых два вселенца (табл. 1).

Таким образом, в разные периоды в водоемы Омской области, целенаправленно интродуцированы или саморасселяясь, проникли девять видов рыб, из которых шесть натурализовались; три вида (каarp, пелядь, пестрый толстолобик) неоднократно вселялись повторно; интродукция рипуса закончилась неудачей [Тесленко, 1959; Хатанзев, 1959; Корзун, Кассал, 2009]. Наиболее заметное изменение видового состава ихтиофауны из-за вселения новых видов началось с середины XX в. и было обусловлено не только их саморасселением, но и развитием в Омской области рыбводства, с использованием поступающего извне посадочного материала в рыболовецкие хозяйства. Наибольшее количество видов-вселенцев отмечено нами для Иртышского, Ишим-Ошовского, Омского и Северного, наименьшее – для Южного бессточного (два вида) и Центрального бессточного (один вид) участков (табл. 2).

Инвазивным коридором на территории Омской области является р. Иртыш, которая пересекает Омскую область с юга на север, общая длина реки составляет 4432 км, площадь бассейна 15568 км<sup>2</sup>, среднегодовой сток 89.3 км<sup>3</sup>. Речная сеть бассейна р. Иртыш характеризуется сложной структурой

**Таблица 1.** Видовой состав рыб, выявленных на различных ихтиологических участках в пределах Омской области, в 2003–2011 гг.

Вид	Встречаемость на ихтиологических участках					
	Северный	Ишим-Ошовский	Центральный бессточный	Омский	Южный бессточный	Иртышский трансграничный
Сибирский осетр ( <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869)	–	–	–	–	–	R
Стерлядь ( <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	+++
Пелядь* ( <i>Coregonus peled</i> Gmelin, 1789)	–	+	–	–	–	R
Обыкновенная щука ( <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758)	++	++	–	+	–	++
Лещ* ( <i>Abramis brama</i> Linnaeus, 1758)	–	++	–	+	–	++
Язь ( <i>Leuciscus idus</i> Linnaeus, 1758)	++	R	–	R	–	++
Обыкновенный елец ( <i>L. leuciscus</i> Linnaeus, 1758)	++	+	–	+	–	++
Обыкновенная плотва ( <i>Rutilus rutilus</i> Linnaeus, 1758)	+++	+	–	+	–	+
Сазан, обыкновенный карп* ( <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1759)	R	+	–	+	+	+
Серебряный карась* ( <i>Carassius auratus auratus</i> , Linnaeus, 1758)	+	+++	+++	+++	+++	++
Золотой карась ( <i>C. carassius</i> Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+
Линь ( <i>Tinca tinca</i> Linnaeus, 1758)	+	–	–	–	–	–
Озерный голян ( <i>Proximus perenurus</i> Pallas, 1814)	+	++	++	–	++	–
Обыкновенный голян ( <i>Proximus proximus</i> Linnaeus, 1758)	–	–	–	R	–	R
Обыкновенная верховка* ( <i>Leucaspis delineatus</i> Heckel, 1843)	–	++	–	++	–	++
Обыкновенный пескарь ( <i>Gobio gobio</i> Linnaeus, 1758)	–	+	–	++	–	–

Пестрый толстолобик * ( <i>Aristichthys nobilis</i> Richardson, 1846)	-	+	-	-	-	-
Речной окунь ( <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758)	+++	+	-	+	-	++
Обыкновенный судак * ( <i>Sander lucioperca</i> Linnaeus, 1758)	-	++	-	+	-	++
Обыкновенный ерш ( <i>Gymnocephalus cernua</i> Linnaeus, 1758)	++	+	-	+	-	++
Налим ( <i>Lota lota</i> Linnaeus, 1758)	+	R	-	+	-	++
Ротан-головешка* ( <i>Perccottus glehni</i> Dybowski, 1877)	-	-	-	++	-	+

Примечания: «+++» – массовый вид; «++» – часто встречается; «+» – встречается единично; «R» – редкий вид; «-» – не обнаружен; \* – вселенец.

**Таблица 2.** Характеристика инвазий чужеродных видов рыб в водоемы Омской области

Вид	Регион-донор	Векторы проникновения	Участок-реципиент	Натурализация	Источник информации
Пелядь	Реки Сибири	Преднамеренная интродукция	Ишим-Ошовский: оз.Ик, Салтаим-Тенис. Иртышский: р.Иртыш	Нет	Экология..., 2006; Корзун, Кассал, 2011
Ряпушка европейская, рипус	Водоемы европейской части России, бассейна Балтийского и Белого морей	Преднамеренная интродукция	Ишим-Ошовский: оз.Ик, Салтаим-Тенис	Нет	Хатанзев, 1959
Обыкновенная верховка	Водоемы европейской части России	Непреднамеренная интродукция с рыбопосадочным материалом	Ишим-Ошовский: оз.Ик, Салтаим-Тенис, и др. Иртышский: р.Иртыш протока о-ва Серебрянский, озера Саратовское, Соленое (Парк Победы г.Омск). Омский: озера Коровье, Пересоха и Родничок	Широко	Корзун, Кассал, 2010
Лещ	Водоемы европейской части России (р.Урал)	Преднамеренная интродукция, саморасселение	Ишим-Ошовский: оз.Ик, Салтаим-Тенис, р.Оша. Иртышский: р.Иртыш, протока о-ва Серебрянский. Северный: р.Шиш. Омский: р.Омь	Широко	Петкевич, 1959; Тесленко, 1959; Корзун, Кассал, 2009, 2010

Сазан, обыкновенный карп	Водоемы европейской части России	Преднамеренная интродукция, аквакультура	Ишим-Ошовский: оз.Ик, Салтаим-Тенис, р.Оша. Иртышский: р.Иртыш. Северный: оз.Тайгинское. Омский: р.Омь	Локально	Корзун, Кассал, 2009, 2010
Серебряный карась (китайский карась)	Бассейн р.Амур	Преднамеренная интродукция, саморасселение	Повсеместно на всех выделенных участках	Широко	Подушко, 2004; Корзун, Кассал, 2010; Ядренкина, 2012
Пестрый толстолобик	Бассейн р.Амур	Преднамеренная интродукция, аквакультура	Ишим-Ошовский: оз.Салтаим-Тенис	нет	Корзун, Кассал, 2010
Обыкновенный судак	Водоемы европейской части России (р.Урал)	Преднамеренная интродукция, саморасселение	Ишим-Ошовский: оз.Ик, Салтаим-Тенис, р.Оша. Иртышский: р.Иртыш, протока о-ва Серебрянский. Омский: р.Омь	Широко	Корзун, Кассал, 2009, 2010
Ротан-головешка	Бассейн р.Амур	Преднамеренная интродукция, саморасселение	Омский: р.Омь и ее пойменные водоемы	Широко	Корзун, Кассал, 2009, 2010, 2011

и неравномерностью распределения [Очерки..., 1952; Давыдов, 1955; Ресурсы..., 1973]. При этом река является трансграничной, протекая по территории Китая, Казахстана и России. На территории Казахстана имеется каскад ГЭС – Бухтарминская, Усть-Каменогорская и Шульбинская, в водохранилища которых производилось вселение обыкновенного судака, леща, рипуса, пеляди, сазана, балхашской маринки, белого амура, радужной форели, белого толстолобика и амурского чебачка [Куликов, 2007]. По этому коридору в 1970-х гг. произошло саморасселение леща и обыкновенного судака вниз по течению, а в XXI в. продолжается саморасселение обыкновенной верховки, ротана-головешки и карпа.

Инвазивными коридорами для рыб-вселенцев являются также притоки р. Иртыш I-го порядка, также имеющие трансграничный характер: реки Омь и Тара, верховья которых находятся на территории Новосибирской области. Определенное значение имеют внутри

региональные коридоры р. Оша, сложная озерно-речная система, в верховьях которой находятся Большие Крутинские озера (Ик и Салтаим-Тенис).

### Заключение

Таким образом, на территории Омской области выделены следующие инвазивные коридоры: р. Иртыш и его притоки I порядка – реки Омь, Тара и Оша. В результате саморасселения и интродукции в водоемы Омской области рыб девяти видов, в начале XXI в. шесть из них успешно натурализовались. Это вызвало изменение в структуре рыбного населения региона, так как на долю чужеродных видов приходится 64% выборки.

Проникновение чужеродных видов рыб в водоемы Омской области имеет следующую хронологию: сазан (карп) – с 1954 г. и по настоящее время; обыкновенный судак – с 1962 г.; пелядь – с 1960-х гг. и по настоящее время; европейская ряпушка, рипус – в 1970-х гг.; лещ – с 1970-х гг.; обыкновенная

верховка – в конце 1980-х гг.; серебряный карась – с начала 1990-х гг.; ротан-головешка – с конца 1990-х гг. и по настоящее время; пестрый толстолобик – в 1990–2000-х гг.

Установлено, что доминирующим видом в сообществах рыб в настоящее время является вселенец – серебряный карась (китайский). Среди субдоминирующих видов вселенцев нет, среди рецессивных видов вселенцы лещ, обыкновенный судак, обыкновенная верховка, ротан-головешка и сазан (каarp); среди редких – пелядь и пестрый толстолобик.

Серебряный карась, лещ и обыкновенный судак приобрели промысловое значение; обыкновенная верховка и ротан-головешка продолжают экспансию. Присутствие в водоемах Омской области карпа, пестрого толстолобика и пеляди связано с многократной повторной интродукцией этих видов или саморасселением некоторых особей из прудовых хозяйств.

### Литература

Давыдов Л.К. Гидрография СССР. Л.: ЛГУ, 1955. 599 с.

Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Омской области в 2006 году / М-во промышл. политики, транспорта и связи Ом. обл. Омск: ЗАО Манифест, 2007. 288 с: ил. + 3 отд. л. карт. 12 с.

Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Омской области в 2009 году / М-во сельского хозяйства и продовольствия Ом. обл. Омск: ООО «Омскбланкиздат», 2010. 202 с.

Корзун А.С. Формирование ареала ротана-головешки (*Percottus glehnii* Dybowski, 1877) в водоемах Западной Сибири // Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее). Материалы конф. молодых ученых, 30 марта – 3 апреля 2009 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Голицынский, 2009. С. 86–88.

Корзун А.С., Кассал Б.Ю. Ротан-головешка (*Percottus glenii*) новый вид в фауне Омской области // Омская биологическая школа. Ежегодник. Вып. 5: Межвуз. сб. науч. тр. / Под ред. Б.Ю. Кассала. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2009. С. 29–37.

Корзун А.С., Кассал Б.Ю. Видовой состав и особенности ихтиофауны р. Омь и ее старичных озер // Естественные науки и экология: Ежегодник. Вып. 14: Межвуз. сб. науч. тр. Омск: ОмГПУ, 2010. С. 111–121.

Корзун А.С., Кассал Б.Ю. Особенности ихтиофауны Больших Крутинских озер // Естественные науки и экология: Ежегодник. Вып. 15: Межвуз. сб. науч. тр. Омск: ОмГПУ, 2011. С. 105–113.

Корзун А.С., Кассал Б.Ю., Ефимов С.И. Ихтиофауна реки Оша (Омская область) // Вестник Омского государственного университета. 2010. №4(58). С. 232–234.

Куликов Е.В. Закономерности формирования ихтиофауны Бухтарминского водохранилища и пути оптимизации использования рыбных ресурсов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2007. 23 с.

Очерки по физической географии Казахстана. Алма-Ата: АН Казахской ССР, 1952. 511 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Петкевич А.Н. Лещ как объект акклиматизации в водоемах Сибири // Труды ОмСХИ. Вып. 2. Омск: ОмСХИ, 1959. С. 43–48.

Подушко С.Б. О причинах вспышки численности серебряного карася // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. Вып. 8. СПб., 2004. С. 5–15.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966. С. 245.



- Ресурсы поверхностных вод СССР. Алтай и Западная Сибирь. Нижний Иртыш и Нижняя Обь. Л.: Гидрометеиздат, 1973. Т. 15, вып. 3. 423 с.
- Тесленко Е. И. О приживаемости леща в озере Ик // Рыбное хозяйство. 1959. №10. С. 54–56.
- Хатанзеев М.Т. Рыбная промышленность Омской области и пути ее развития // Вопросы рыбного х-ва Зап.Сибири. Вып. 2. Омск: ОмСХИ, 1959. С. 44–52.
- Чашин В.П. Рыбы Омского Прииртышья. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2003. 50 с.
- Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / Под ред. Д.С. Павлова, А.Д. Мочака. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2006. 569 с.
- Ядренкина Е.Н. Распределение чужеродных видов рыб в озерах умеренного климатического пояса Западной Сибири // Российский журнал биологических инвазий, 2012. №1. С.98–115.

## DISTRIBUTION OF ALIEN FISH SPECIES IN RESERVOIRS OF OMSK REGION

© 2012 Korzun A.S.<sup>1</sup>, Kassal B.Yu.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> «The Centre of Hygiene and Epidemiology in the Omsk Region»,  
644007 Russia, Omsk, Gusarov's st., 27; [Korz85@bk.ru](mailto:Korz85@bk.ru)

<sup>2</sup> «Omsk State Pedagogical University»,  
644099 Russia, Omsk, Tukhachevsky's emb., 14; [BYKassal@mail.ru](mailto:BYKassal@mail.ru)

As a result of long-term researches of ichthyofauna of reservoirs and water currents the spatiotemporal characteristic of fish invasions within the Omsk Region is given. The data on invader species, introduction and expansion of alien species, and also the main invasive corridors of the region are provided.

**Key words:** alien fish species, the Irtysh River, Omsk Region.

# ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КАТИОНОВ В ВОДЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА ВСЕЛИВШЕГОСЯ В РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (GASTROPODA)

© 2012 Мартемьянов В.И.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН,  
п. Борок, Ярославская область, Россия; [martem@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:martem@ibiw.yaroslavl.ru)

Поступила в редакцию 5.03.2012 г.

Пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом *Lithoglyphus naticoides* и пресной водой, составляют 0.0024–0.0047, 0.0014–0.0025, 0.025–0.038, 0.0023–0.0032 ммоль/л, соответственно. При таком содержании ионов в воде моллюски находятся в неподвижном состоянии. Проявление двигательной активности животных наблюдается при достижении концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде 0.013–0.015, 0.0037–0.0043, 0.13–0.15, 0.027–0.029 ммоль/л, соответственно. Показано, что по содержанию ионов в воде для *L. naticoides* нет ограничений для расселения в различные водоемы Земли. Полученные результаты согласуются с высказываемой в литературе точкой зрения о палеарктическом происхождении *L. naticoides*.

**Ключевые слова:** *Lithoglyphus naticoides*, натрий, калий, кальций, магний.

## Введение

Исходный ареал брюхоногого моллюска *Lithoglyphus naticoides* Pfeiffer, 1828 расположен в бассейне Черного и Азовского морей. Этот вид обладает высокой способностью к экспансии в различные пресноводные системы. Процесс вселения в новые местообитания ускорился с созданием каналов и развитием судоходства [Grigorovich et al., 2002; Mastitsky, Samoilenko, 2006]. В настоящее время данный моллюск обнаружен в водоемах Белоруссии [Mastitsky, Samoilenko, 2006; Karatayev et al., 2008], Украины [Alexandrov et al., 2007], Прибалтики [Гасинас, 1968; Arbauiauskas et al., 2008], Польши [Jazdzewski, Конорацка, 2002], Германии [Bernauer, Jansen, 2006; Gollasch, Nering, 2006], Франции [Devin et al., 2005; Mouthon, 2007].

В 1971 г. *L. naticoides* был обнаружен в дельте Волги [Пирогов, 1972]. В дальнейшем моллюск стал осуществлять экспансию вверх по реке, заселив каскад волжских водохранилищ [Белявская, Вьюшкова, 1971; Пирогов и др., 1990; Зинченко и др., 2008; Яковлев и др., 2009]. В 2005 г. единичные экземпляры литоглифы были обнаружены в Рыбинском водохранилище [Тютин, Слынько, 2008]. В настоящее время устойчивая локально-очаговая популяция *L. naticoides* наблюдается в районе створ г. Рыбинска [Тютин, личное сообщение].

Брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* является промежуточным хозяином ряда видоспецифичных с ним трематод. Заселение литоглифой водоемов сопровождается заражением новыми паразитами аборигенных видов

рыб [Тютин, Слынько, 2008]. Вселение моллюска в новые местообитания может наносить определенный ущерб местным видам рыб. Чтобы осуществить прогноз о дальнейшем расселении этого вида, необходимы сведения о предельных возможностях моллюска адаптироваться к основным факторам среды.

Минеральный состав воды является важнейшим экологическим фактором, который существенно влияет на ареал, устойчивость, развитие, рост и многие физиологические процессы гидробионтов. Ионы натрия, калия, кальция, магния наряду с другими неорганическими элементами необходимы для осуществления жизнедеятельности организма животных и растений. Обмен этих веществ между организмом водных животных и средой осуществляется через жабры. Они имеют обширную поверхность, позволяя растворенному в воде кислороду легко проникать в кровь. Однако такая структура жабр имеет негативные последствия для водно-солевого обмена. Начиная с работ Крога [Krogh, 1939], а затем последующими исследователями [Гинецинский, 1964; Potts, Рагу, 1964; Проссер, 1977; Наточин, Лаврова, 1984; Виноградов, 2000; и мн. др.] установлено, что содержание различных ионов во внутренней среде пресноводных гидробионтов существенно выше, чем в пресной воде. В силу этого обстоятельства между организмом и внешней средой создаются ионные градиенты, обуславливающие с определенной скоростью диффузию электролитов из внутренней среды через поверхность жабр в пресную воду. Несмотря на то, что почки и их аналоги осуществляют у пресноводных животных удержание электролитов внутренней среды, тем не менее, небольшая часть ионов теряется из организма с мочой. Негативным процессам противостоят структуры (ионные насосы), расположенные главным образом в жабрах, которые

осуществляют активный транспорт ионов из внешней среды в гемолимфу и выводят продукты жизнедеятельности, поддерживая осмотический, ионный и кислотно-щелочной баланс организма.

При снижении уровня того или иного электролита в воде до определенных минимальных значений, способность к поддержанию ионного гомеостаза нарушается. Вследствие этого границы ареала вида в низко минерализованных водоемах определяются пороговыми концентрациями различных ионов в воде, при которых возможно поддержание ионного баланса между организмом и средой. На основе данных по пороговым концентрациям для вселившегося в Рыбинское водохранилище двусторчатого моллюска *Dreissena polymorpha* было показано, что расселение этого вида лимитируется содержанием ионов кальция в воде [Виноградов, Биочино, 2005; Мартемьянов, 2011].

Цель настоящего исследования – определить пороговые концентрации ионов натрия, калия, кальция, магния в пресной воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом и средой у вселившегося в Рыбинское водохранилище брюхоного моллюска *Lithoglyphus naticoides*. На основе полученных данных сделать прогноз о его возможностях в дальнейшем расширении ареала.

#### Материал и методика

Моллюсков *Lithoglyphus naticoides* собрали в конце июля 2011 г. в районе створ г. Рыбинска, доставили в лабораторию и содержали в течение недели в пресной воде при комнатной температуре 18–19°C. Затем 3 августа индивидуальных моллюсков промыли в дистиллированной воде и поместили по одной особи в 10 пластиковых емкостей, наполненных дистиллированной водой в объеме 90 мл. До начала эксперимента дистиллированная вода аэрировалась в течение 2-х суток воздухом для нейтрализации кислой реакции среды. Сразу после посадки

животных, через 5 часов, а затем с суточным интервалом в течение 14 дней из емкостей отбирали пробы воды для анализа в ней содержания катионов. Используемые моллюски имели массу от 65 до 110 мг. Одна более крупная особь весила 196 мг. Натрий и калий измеряли, используя пропан, на спектрофотометре Flapho-4, кальций (эмиссионный режим) и магний (абсорбционный режим) в воздушно-ацетиленовом пламени на атомно-абсорбционном фотометре AAS-1 фирмы CarlZeiss, Jena, Германия. Результаты представлены средними и их ошибками.

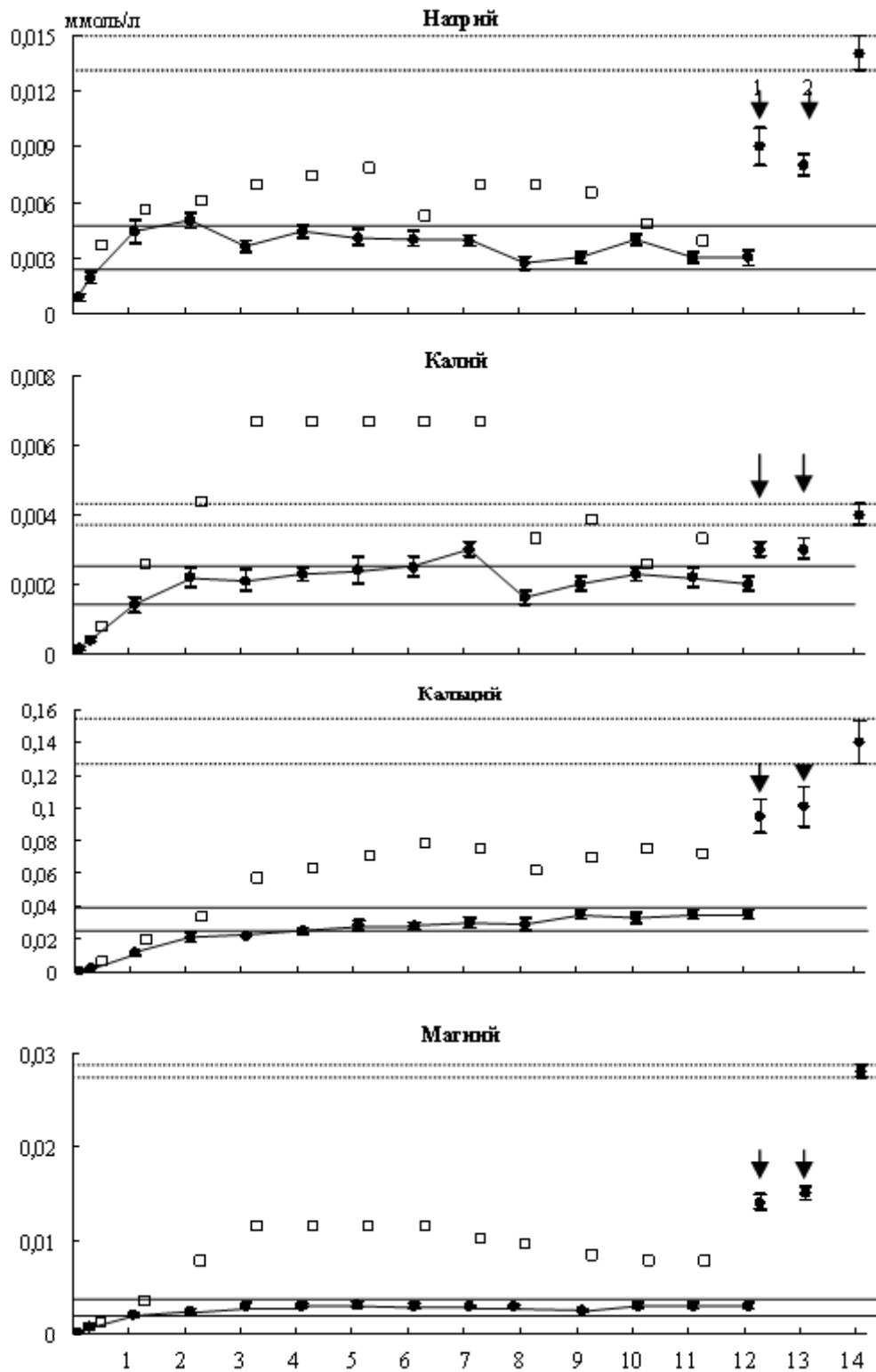
### Результаты и обсуждение

После помещения моллюсков в дистиллированную воду, в течение первых 1–2 суток наблюдалось постепенное повышение с определенными скоростями концентрации различных ионов в воде, свидетельствующее об их утечке из организма (рис.). Потеря ионов из организма моллюсков происходила со скоростью  $0.014 \pm 0.0003$ ,  $0.005 \pm 0.0008$ ,  $0.04 \pm 0.007$ ,  $0.008 \pm 0.0009$  ммоль/100 г сырой массы за 1 час соответственно для натрия, калия, кальция и магния. В сходных экспериментах [Martemyanov, Mavrin, 2012] на плотве *Rutilus rutilus* скорость потерь разных ионов составила  $0.07 \pm 0.02$ ,  $0.01 \pm 0.002$ ,  $0.02 \pm 0.01$  и  $0.003 \pm 0.001$  ммоль/100 г сырой массы за 1 час соответственно для натрия, калия, кальция и магния. Видно, что по сравнению с плотвой, скорость потерь одновалентных ионов у моллюсков ниже (для натрия в 5 раз, калия в 2 раза), а двухвалентных, наоборот, выше (кальция в 2 раза, магния в 2.7 раза). Потери ионов из организма гидробионты компенсируют за счет их транспорта из внешней среды, затрачивая энергию. Следовательно, для поддержания ионного гомеостаза моллюску требуется меньше энергии на компенсацию потерь одновалентных ионов и больше – двухвалентных по сравнению с плотвой.

В последующем, содержание катионов в дистиллированной воде устанавливалось на определенных уровнях, которые удерживались в ходе эксперимента в узкой зоне концентраций (на рис. ограничены сплошными линиями параллельными относительно оси абсцисс). Стабильное состояние содержания катионов в воде во времени указывает на ионный баланс (равенство между потерями и активным транспортом) между организмом улиток и средой. Динамика содержания ионов в экспериментальной воде была сходной у разных моллюсков, независимо от их массы. Однако у самой большой особи, вероятно старшей по отношению к другим, наблюдались определенные различия. Результаты для большого экземпляра представлены на рисунке отдельно (светлые квадратные маркеры).

Моллюск *Lithoglyphus naticoides* имеет передние жабры, которые являются основными органами, участвующими в процессах дыхания и ионной регуляции. Эффективность структур и систем ионной регуляции жабр оценивается величиной пороговых концентраций. Чем ниже пороговые концентрации, тем выше способность организма поддерживать ионный гомеостаз. Полученные данные показывают, что пороговые концентрации для литоглифы составляют очень низкие значения, указывающие на высокую способность этого вида извлекать различные ионы из воды (табл. 1).

По убыванию эффективности ионной регуляции (возрастанию пороговых концентраций) изученные виды (табл. 1) располагаются в следующей последовательности. По отношению к ионам натрия: *Lithoglyphus naticoides* → *Spirogyra* → *Perca fluviatilis* → *Astacus astacus* → *Rutilus rutilus* → *Carassius auratus* → *Dreissena polymorpha* → *Sphaerium sueticum*. Видно, что *L. naticoides* и *Spirogyra* способны извлекать ионы натрия при более низких его концентрациях в воде по сравнению



**Рис.** Динамика содержания катионов в дистиллированной воде после посадки моллюсков в экспериментальные емкости.

По оси абсцисс: время, сутки; ординат – содержание ионов в экспериментальной воде. Сплошные линии, параллельные относительно оси абсцисс, ограничивают пороговые концентрации ионов во внешней среде; пунктирные линии – диапазоны концентраций, необходимые для осуществления активности.

Таблица 1. Пороговые концентрации катионов в среде для различных видов гидробионтов

Вид	Пороговые концентрации катионов в среде, ммоль/л				Ссылка
	Натрий	Калий	Кальций	Магний	
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	0.0024–0.0047	0.0014–0.0025	0.025–0.038	0.0023–0.0032	Рисунок Мартемьянов, 2011 Виноградов и др., 1987 Мартемьянов, Маврин, 2010 Martemyanov, Mavrin, 2012 Мартемьянов, Маврин, 2011 Виноградов, Комов, 1988 Мартемьянов, Маврин, 2012
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.07	0.0015	0.30	0.01	
<i>Sphaerium sueticum</i>	0.10	0.0049	0.05	–	
<i>Astacus astacus</i>	0.0087–0.0174	0.0046–0.0087	0.0105–0.0222	0.0012–0.0033	
<i>Rutilus rutilus</i>	0.015–0.019	0.012–0.015	0.006–0.009	0.002–0.003	
<i>Perca fluviatilis</i>	0.0045–0.0051	0.0099–0.0112	0.0005–0.0007	0.0004–0.0005	
<i>Carassius auratus</i>	0.02–0.03	0.008–0.015	0.05–0.06	0.05	
<i>Spirogyra</i>	0.003–0.007	0.002–0.003	0.0017–0.0022	0.0012–0.0018	

с другими гидробионтами. Диапазоны пороговых концентраций ионов натрия в среде для моллюска и водоросли частично перекрываются между собой, указывая на близкую способность этих двух видов извлекать ионы из воды. Наиболее высокие пороговые концентрации ионов натрия в воде зарегистрированы для двух видов двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *Sphaerium sueticum*. Рыбы *Perca fluviatilis*, *Rutilus rutilus*, *Carassius auratus* и рак *Astacus astacus* занимают промежуточное положение по этому признаку.

Изученные виды по убыванию способности поглощать ионы калия из воды располагаются в следующей последовательности: *Lithoglyphus naticoides* → *Dreissena polymorpha* → *Spirogyra* → *Sphaerium sueticum* → *Astacus astacus* → *Carassius auratus* → *Perca fluviatilis* → *Rutilus rutilus*. Сравнение показывает, что по отношению к другим видам литоглифа обладает лучшей способностью извлекать из воды также ионы калия. Хуже всех эта способность выражена у рыб.

Пороговые концентрации ионов кальция в воде для изученных видов возрастают в следующей последовательности: *Perca fluviatilis* → *Spirogyra* → *Rutilus rutilus* → *Astacus astacus* → *Lithoglyphus naticoides* → *Sphaerium sueticum* → *Carassius auratus* → *Dreissena polymorpha*. Выявлено, что пороговая концентрация ионов кальция в среде для дрейссены существенно выше таковой по сравнению с другими видами. У другого двустворчатого моллюска шаровки, обитающей в оз. Кривое (Карелия), пороговая концентрация этого иона в 6 раз ниже такового, полученного для дрейссены. Эффективность поглощать ионы кальция из воды у *L. naticoides* в 10 раз выше, чем у дрейссены и в среднем в 2 раза – по сравнению с шаровкой.

Результаты свидетельствуют, что изученные виды имеют эффективные структуры, позволяющие извлекать ионы магния при низких его



концентрациях в воде. Пороговые концентрации для магния располагаются по возрастанию в следующем порядке: *Perca fluviatilis* → *Spirogyra* → *Astacus astacus* → *Rutilus rutilus* → *Lithoglyphus naticoides* → *Carassius auratus auratus* → *Dreissena polymorpha*. Сравнение показывает, что последовательность расположения видов по эффективности транспорта кальция и магния является сходной. Это указывает на то, что способность гидробионтов осуществлять транспорт из воды ионов кальция и магния связана между собой. Вид, обладающий лучшей способностью извлекать из воды ионы кальция, также лучше поглощает и ионы магния. Для одновалентных катионов такая связь наблюдается только у *L. naticoides*. Этот вид по отношению к другим гидробионтам обладает лучшей способностью извлекать из воды, как натрий, так и калий.

В ходе эксперимента моллюски находились в неподвижном состоянии. На 12 сутки эксперимента в каждую емкость было добавлено по 1 мл пресной воды. Сразу же взяли пробы воды на определение концентрации катионов. После добавки пресной воды концентрация ионов в экспериментальных емкостях возросла на определенную величину по отношению к пороговым значениям (на рис. отмечено стрелкой 1). В последующие сутки моллюски продолжали оставаться в неподвижном состоянии. В экспериментальные емкости вновь было добавлено по 1 мл пресной воды (на рис. отмечено стрелкой 2). На следующий день (14 сутки) моллюски проявили двигательную активность, перемещаясь в экспериментальных емкостях. Концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для проявления двигательной активности улиток, составили 0.013–0.015, 0.0037–0.0043, 0.13–0.15, 0.027–0.029 ммоль/л, соответственно (на рис. отмечены пунктирными линиями).

Важно составить прогноз о путях и возможностях дальнейшего расселения

*Lithoglyphus naticoides* и связанных с моллюском трематод. В таблице 2 представлены данные по содержанию катионов в ряде пресноводных водоемов различных континентов и стран. Сопоставление результатов показывает, что содержание натрия, калия, кальция, магния в различных водоемах Земли выше по отношению к пороговым концентрациям этих катионов, полученных для *L. naticoides*. Это указывает на то, что по минеральному составу для данного вида нет ограничений для расселения по водоемам всей Земли. Если моллюск будет доставлен водным транспортом на какой-либо континент, где его еще нет, то он сможет освоить местные пресные водоемы, как это произошло с вселением дрейссены *Dreissena polymorpha* в Северную Америку. Сравнение данных по пороговым концентрациям *L. naticoides* и содержанию катионов в водоемах северо-западного региона России (табл. 2) также показывает, что моллюск Рыбинского водохранилища через Шекснинское водохранилище, Белое, Ладожское, Онежское озера и северодвинскую систему может освоить слабоминерализованные водоемы балтийского и беломорского бассейнов.

Происхождение *Lithoglyphus naticoides* до сих пор остается непонятным. Окаменелые раковины рода *Lithoglyphus* и близких к нему родов обнаружены в отложениях плиоцена разных географических областей Палеарктики [Старобогатов, 1970]. Полагают, что в период оледенений представители этих таксонов были оттеснены ледниками к низовьям рек понтийского бассейна. Потепление климата создало предпосылки для вторичного расселения моллюсков на север. Полученные нами данные согласуются с этой точкой зрения. Низкие пороговые концентрации катионов в воде для *L. naticoides* (табл. 1), указывают на то, что такая высокая способность поглощать ионы из воды могла сформироваться только

Таблица 2. Содержание катионов (ммоль/л) в различных пресных водоемах

Дата	Водоемы	Na	K	Ca	Mg	Ссылка
июль 1976	оз. Рајанпе, Финляндия	0.17	0.031	0.11	0.6	Oikari, 1978
–	оз. Имандра, Мурманская обл.	0.09–0.13	0.05–0.08	0.07–0.10	0.12–0.17	Зеленкова, 1984
–	оз. Кривое, Карелия	0.42	0.031	0.15	0.11	Виноградов и др., 1987
–	оз. Круглое, Карелия	0.13	0.018	0.04	0.07	Виноградов и др., 1987
22.06.2010	оз. Карельское, дачный пос. Порожек, Карелия	0.11	0.010	0.25	0.10	Martemyanov, Mavrin, 2012
22.06.2010	р. Чална, дачный пос. Порожек, Карелия	0.10	0.010	0.20	0.10	"
21.06.2010	оз. Урозеро, Дом отдыха, Карелия	0.10	0.010	0.10	0.07	"
21.06.2010	р. Шуя, г. Чална, Карелия	0.06	0.008	0.06	0.04	"
24.06.2010	оз. Онежское, Петрозаводск, Карелия	0.10	0.015	0.15	0.09	"
21.06.2010	оз. Пряжинское, г. Пряжа, Карелия	0.10	0.015	0.27	0.07	"
25.06.2010	оз. Лижменское, Карелия	0.10	0.01	0.04	0.03	"
25.06.2010	р. Тукша, мост автотрассы М18, Карелия	0.13	0.013	0.17	0.09	"
21.06.2010	р. Свирь, г. Лодейное Поле, Ленинградская обл.	0.10	0.013	0.17	0.09	"
21.06.2010	р. Оять, г. Доможирово, Ленинградская обл.	0.08	0.010	0.80	0.09	"
21.06.2010	р. Паша, г. Паша, Ленинградская обл.	0.08	0.013	0.25	0.09	"
21.06.2010	р. Сясь, г. Сясьстрой, Ленинградская обл.	0.21	0.049	0.52	0.18	"
26.06.2010	р. Волхов, г. Новая Ладога, Ленинградская обл.	0.30	0.061	0.77	0.19	"
26.06.2010	р. Заголоденка, пос. Красная Речка	0.09	0.010	0.57	0.20	"
20.06.2010	р. Соминка, пос. Сомино	0.10	0.015	0.70	0.20	"
20.06.2010	р. Песь, пос. Сазоново	0.11	0.013	0.95	0.20	"
20.06.2010	р. Молога, г. Устюжна, Вологодская обл.	0.16	0.026	1.50	0.38	"
26.06.2010	р. Белая, пос. Бели, Тверская обл.	0.18	0.026	1.85	0.45	"
20.06.2010	р. Сить, с. Черкасово, Ярославская обл.	0.19	0.033	1.47	0.39	"
7.07.1989	Рыбинское водохранилище, 6 станций	0.10–0.26	0.02–0.05	0.60–1.12	0.30–0.48	Мартемьянов, 1994
–	р. Волга, Астрахань	1.07	0.079	0.70	0.40	Нагочин, Лаврова, 1984
–	оз. Дальнее, Камчатка	0.19	0.008	–	0.04	"
–	р. Белая, Сахалин	0.14	0.008	0.17	0.07	"
–	р. Лена, Сибирь	0.07	0.01	0.36	0.14	Huh et al., 1998
11.10.2009	р. Гумара, Эфиопия	0.27	0.038	0.40	0.22	Martemyanov, Mavrin, 2012
17.10.2009	оз. Тана, Эфиопия	0.30	0.069	0.50	0.27	"

19.04.1969	оз. Науч, Эфиопия	3.3	0.3	0.5	2.8	Baxter, Golobitsh, 1970
17.05.1969	р. Ancherah, Эфиопия	1.2	0.07	0.55	1.65	Baxter, Golobitsh, 1970
10.08.2010	водохранилище Кам Лам, Вьетнам	0.35	0.068	0.095	0.031	Мартемьянов, Маврин, неопуб.
27.08.2010	"	0.33	0.064	0.070	0.060	"
8.09.2010	"	0.33	0.065	0.077	0.031	"
23.11.2010	"	0.30	0.056	0.062	0.069	"
10.08.2010	водохранилище Суои Зау, Вьетнам	0.25	0.059	0.102	0.026	"
8.09.2010	"	0.22	0.051	0.062	0.021	"
27.09.2010	"	0.23	0.047	0.047	0.036	"
24.11.2010	"	0.43	0.041	0.125	0.083	"
24.11.2010	водохранилище Да Бан, Вьетнам	0.17	0.035	0.040	0.015	"
13.08.2010	р. Каи, Вьетнам	0.14	0.026	0.040	0.022	"
25.11.2010	р. Каи, Вьетнам	0.27	0.041	0.070	0.021	"
13.08.2010	р. Зау, Вьетнам	0.45	0.046	0.092	0.093	"
25.11.2010	р. Зау, Вьетнам	0.34	0.055	0.077	0.077	"
13.08.2010	р. Кхе, Вьетнам	0.22	0.023	0.072	0.085	"
25.11.2010	р. Кхе, Вьетнам	0.23	0.024	0.062	0.096	"
7-27.01.1999	р. Wujiang, Guizhou, Китай	0.21	0.04	1.62	0.48	Guilin, Congqiang, 2001
3-11.11.2005	р. Ханьшуй (Нан), Китай	0.102	0.018	0.884	0.393	Li et al., 2009
-	р. Янцзы (Yangtze), Китай	0.222	0.036	0.973	0.292	Gaillardet et al., 1999
2004-2006	водохранилище Danjiangkou, Китай	0.02-0.27	0.01-0.07	0.74-1.35	0.22-0.70	Li, Zhang, 2010
1992	р. Alaknanda, Devprayag, Индия	0.10	0.073	0.505	0.204	Singh, Hasnain, 1998
-	р. Guala, Ranibagh, Индия	0.26	0.064	0.662	0.358	Bartarya, 1993
-	р. Ганг (Ganga), Rishikesh, Индия	0.14	0.040	0.397	0.237	Sarin et al., 1989
-	р. Ямуна (Yamuna), Yamunagar, Индия	0.20	0.045	0.590	0.329	Sarin et al., 1989
-	р. Маккензи (MacKenzie), Канада	0.24	0.02	0.892	0.346	Reeder et al., 1972
-	р. Амазонка, верховье, Iquitos	0.28	0.028	0.477	0.096	Stallard, Edmond, 1983
-	р. Амазонка, низовье, Obidos	0.065	0.02	0.13	0.042	Stallard, Edmond, 1983
-	р. Парана (Parana), Аргентина	0.06-0.44	0.04-0.16	0.05-0.29	0.05-0.11	Cascante et al., 1985
1983-1984	р. Ориноко (Orinoco), Боливия	0.04	0.018	0.07	0.022	Paolini et al., 1987

в условиях пониженной минерализации. Низкие концентрации электролитов в воде характерны для водоемов Палеарктики. Южные водоемы имеют повышенную минерализацию. В таких условиях у моллюсков не было необходимости формировать системы, способные осуществлять транспорт ионов из воды с более низкими концентрациями.

### Заключение

Пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом *Lithoglyphus naticoides* и пресной водой, составляют 0.0024–0.0047, 0.0014–0.0025, 0.025–0.038, 0.0023–0.0032 ммоль/л, соответственно. При таком содержании ионов в воде моллюски находятся в неподвижном состоянии. Проявление двигательной активности животных наблюдается при достижении концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде 0.013–0.015, 0.0037–0.0043, 0.13–0.15, 0.027–0.029 ммоль/л, соответственно. Сравнение данных по пороговым концентрациям *L. naticoides* и содержанию катионов в водоемах Земли показывает, что для данного вида нет ограничений для расселения. Низкие пороговые концентрации катионов в воде для *L. naticoides* указывают на то, что такая высокая способность поглощать ионы из воды могла сформироваться только в условиях пониженной минерализации, которая характерна для водоемов Палеарктики.

### Благодарности

Автор выражает благодарность А.В. Тютину за сбор, доставку и предоставление моллюсков для проведения экспериментов, В.А. Гусакову, Е.С. Гусеву и Н.В. Лобус за сбор, доставку и предоставление проб воды из различных водоемов Вьетнама.

### Литература

- Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Труды Саратовского отд. ГосНИОРХ. 1971. Т. 10. С. 93–106.
- Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.
- Виноградов Г.А., Биочино Г.И. Физиологические особенности моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.), обитающих в Рыбинском водохранилище // Биол. внутренних вод. 2005. № 3. С. 74–78.
- Виноградов Г.А., Клерман А.К., Комов В.Т. Особенности ионного обмена пресноводных моллюсков в условиях высокой концентрации ионов водорода и низкой минерализации внешней среды // Экология. 1987. № 3. С. 81–84.
- Виноградов Г.А., Комов В.Т. Ионный обмен у золотого карася и карпа при акклимации к воде низкой минерализации // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28. № 1. С. 124–131.
- Гасинас И.И. Представители фауны Каспийского комплекса в водных объектах Литвы // Ресурсы внутренних водоемов Северо-Запада. Петрозаводск: Карельский филиал ГосНИОРХ, 1968. Т. 5. С. 240–242.
- Гинецинский А.Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.;Л: Наука, 1964. 428 с.
- Зеленкова Н.Ф. Ионный состав воды Губы Молочной озера Имандра и ее рыбохозяйственное значение // Проблемы рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов северо-западной Европейской части СССР. Тез. докл. науч.-практ. конф. мол. ученых и спец. Петрозаводск. 1984. С. 12–13.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского НЦ РАН. 2008. Т. 10. № 2. С. 547–558.

- Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышцах леща *Abramis brama*, отловленного в различных участках Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 727–731.
- Мартемьянов В.И. Влияние минерального состава внешней среды на показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище дрейссены *Dreissena polymorpha Pallas* // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 120–134.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы ареала речного рака в пресных водоемах // В сб.: Экология водных беспозвоночных / Ред. А.В. Крылов, И.К. Ривьер, Г.Х. Щербина. Ярославль: Принтхаус, 2010. С. 195–198.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Влияние ионов меди на организм окуня при пороговых концентрациях катионов в пресной воде // В кн.: Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: В 2 ч. Часть 1. Борок: ООО ТР-принт, 2011. С. 159–162.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы выживания нитчатой водоросли *Spirogyra* в пресных водоемах // Сибирский экологический журнал. 2012. № 3. С. 345–350.
- Наточин Ю.В., Лаврова Е.А. Физиологические механизмы водно-солевого гомеостаза у рыб различной экологии // В кн.: Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984. С. 133–166.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоол. журн. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Пирогов В.В., Фильчаков В.А., Зинченко Т.Д., Карпюк М.И., Едский Л.Б. Новые элементы в составе бентофауны Волго-Камского каскада водохранилищ // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 9. С. 138–142.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных. Т. 1. М.: Мир, 1977. 608 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги // Росс. журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 41–46.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2009. № 1. С. 50–66.
- Arbauiauskas K., Semenchenko V., Grabowski M. et al. European inland waterways // Aquatic Invasions. 2008. V. 3. № 2. P. 211–230.
- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T. et al. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. № 3. P. 215–242.
- Bartarya, S. K. Hydrogeochemistry and rock weathering in a sub-tropical lesser Himalayan river basin in Kumaun, India // J. Hydrol. 1993. V. 146. P. 149–174.
- Baxter R.M., Golobitsh D.L. A note on the limnology of Lake Hayq, Ethiopia // Limnol. Oceanography. 1970. V. 15. № 1. P. 144–149.
- Bernauer D., Jansen W. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany // Aquatic Invasions. 2006. V. 1. № 2. P. 55–71.
- Cascante E., Giombi N., Depetris P. J. Abundances and fluxes of inorganic particulate and dissolved phases in the

- Paraná River (Argentina) // In: Transport of carbon and minerals in major World Rivers, Pt. 3 / Ed. E. T. Degens, S. Kempe, R. Herrera. Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg: SCOPE/ UNEP Sonderbd. 1985. V. 58, P. 305–310.
- Devin S., Beisel J.-N., Usseglio-Polatera Ph., Moreteau J.-C. Changes in functional biodiversity in an invaded freshwater ecosystem: the Moselle River // *Developments Hydrobiology*. 2005. V. 180. P. 113–120.
- Gaillardet, J., Dupre, B., Louvat, P., Allegre, C.J. Global silicate weathering and CO<sub>2</sub> consumption rates deduced from the chemistry of large rivers // *Chem. Geol.* 1999. V. 159. P. 3–30.
- Gollasch S., Nering S. National checklist for aquatic alien species in Germany // *Aquatic Invasions*. 2006. V. 1. № 4. P. 245–269.
- Grigorovich I.A., MacIsaac H.J., Shadrin N.V., Nills E.L. Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. V. 59. P. 1189–1208.
- Guilin H, Congqiang L. Hydrogeochemistry of Wujiang river water in Guizhou province, China // *Chinese J. Geochem.* 2001. V. 20. №. 3. P. 240–248.
- Huh Y., Panteleyev G., Babich D., Zaitsev A., Edmond J.M. The fluvial geochemistry of the rivers of Eastern Siberia: II. Tributaries of the Lena, Omoloy, Yana, Indigirka/Kolyma, and Anadyr draining the collisional/accretionary zone of the Verkhoysk and Cherskiy ranges // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1998. V. 62. P. 2053–2075.
- Jazdzewski K., Konopacka A. Invasive Ponto-Caspian species in waters of the Vistula and Oder basins and southern Baltic Sea // In: *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management* / Eds. E. Leppakoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 384–398.
- Karatayev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E., Olenin S.N. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus // *Biol. Invasions*. 2008. V. 10. P. 215–232.
- Krogh A. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge, 1939. 242 p.
- Li S., Xu Z., Wang H., Wang J., Zhang Q. Geochemistry of the upper Han River basin, China 3: Anthropogenic inputs and chemical weathering to the dissolved load // *Chem. Geology*. 2009. V. 264. P. 89–95.
- Li S., Zhang Q. Major ion chemistry and weathering processes of the Danjiangkou Reservoir, China // *Hydrological Sciences Journal*. 2010. V. 55. P. 1385–1395.
- Martemyanov V.I., Mavrin A.S. Threshold Environmental Concentrations of Cations Defining the Range of Roach *Rutilus rutilus* L. in Freshwater Reservoirs // *Inland Water Biology*. 2012. V. 5. №. 1. P. 91–95.
- Mastitsky S.E. Samoilenko V.M. The gravel snail, *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae), a new Ponto-Caspian species in Lake Lukomskoe (Belarus) // *Aquatic Invasions*. 2006. V. 1. № 3. P. 161–170.
- Mouthon J. *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda: Prosobranchia): distribution in France, population dynamics and life cycle in the Saone river at Lyon (France) // *Inter. J. Limnol.* 2007. V. 43. № 1. P. 53–59.
- Oikari A. Ionic and osmotic balance in the pike, *Esox lucius* L. in fresh and brackish water // *Ann. Zool. Fennici*. 1978. V. 15. № 2. P. 84–88.
- Paolini J., Hevia R., Herrera R. Transport of carbon and minerals in the Orinoco and Caroni rivers during the years 1983-84 // In: *Transport of carbon and minerals in major world rivers. Pt. 4* / Ed. E.T. Degens, S. Kempe, Gan Weibin. Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg: SCOPE/UNEP Sonderbd. 1987. V. 64. P. 325–338.

- Potts W.T.W., Parry G. Osmotic and ionic regulation in animals. L.: Pergamon press, 1964. 423 p.
- Reeder S.W., Hitchon B., Levinson A.A. Hydrogeochemistry of the surface waters of the Mackenzie River drainage basin, Canada: 1. Factors controlling inorganic composition // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1972. V. 36. P. 181–192.
- Sarin, M. M, Krishnaswamy, S., Dilli, K., Somayajulu, B. L. K., Moore, W. S. Major ion chemistry of Ganga-Brahmaputra river system: weathering processes and fluxes of the Bay of Bengal // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1989. V. 53. P. 997–1009.
- Singh A.K., Hasnain S.I. Major ion chemistry and weathering control in a high altitude basin: Alaknanda River, Garhwal Himalaya, India // *Journal Sciences Hydrologiques*. 1998. V. 43. P. 825–843.
- Stallard R.F., Edmond J.M. Geochemistry of the Amazon: 2. The influence of geology and weathering environment on the dissolved load // *J. Geophys. Res.* 1983. V. 88. P. 9671–9688.



---

**THRESHOLD CATION CONCENTRATIONS  
IN THE WATER DETERMINING THE RANGE  
LIMITS OF INVADED THE RYBINSK RESERVOIR  
GASTROPOD MOLLUSC *LITHOGLYPHUS  
NATICOIDES* (GASTROPODA)**

© 2012 Martemyanov V.I.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
Borok, Yaroslavl oblast, Russia, e-mail: [martem@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:martem@ibiw.yaroslavl.ru)

Threshold concentration of sodium, potassium, calcium, magnesium in the water determining the limits of survival of the *Lithoglyphus naticoides* in fresh reservoirs constitute 0.0024–0.0047, 0.0014–0.0025, 0.025–0.038, 0.0023–0.0032 mmol/l, respectively. At such content of ions in water the molluscs are in motionless condition. Display of impellent activity of animals is observed at achievement of concentration of sodium, potassium, calcium, magnesium in water 0.013–0.015, 0.0037–0.0043, 0.13–0.15, 0.027–0.029 mmol/l, respectively. It is shown, that for *L. naticoides* according to the content of ions in the water, there are no restrictions for moving into various reservoirs of the Earth. The received results are in concordance with the point of view stated in the literature about palearctic origin of the *L. naticoides*.

**Key words:** *Lithoglyphus naticoides*, sodium, potassium, calcium, magnesium.

# ДИНАМИКА АРЕАЛА ТРЕЩАЛКИ ЛИЛЕЙНОЙ (*LILIOCERIS LILII*, CHRYSOMELIDAE, COLEOPTERA) УКАЗЫВАЕТ НА ВСЕЛЕНИЕ ВИДА В ЕВРОПУ ИЗ АЗИИ В XVI–XVII ВЕКЕ

© 2012 Орлова-Беньковская М.Я.

УРАН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
119071 Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: [marinaorlben@yandex.ru](mailto:marinaorlben@yandex.ru)

Поступила в редакцию 13.05.2012

Анализ 415 местонахождений вредителя декоративных лилейных *Lilioceris lili* (Scopoli, 1763) позволил проследить динамику ареала вида в Евразии с XVIII в. по настоящее время. Сейчас область распространения проходит сплошной полосой через весь континент: от Португалии до Хабаровского края, но до конца XIX в. ареал был дизъюнктивным. Он состоял из двух обширных субареалов: европейского и азиатского. Между ними существовал разрыв около 2000 км. Крайнее восточное из известных европейских местонахождений XIX в. находится в Воронежской области, а крайнее западное из азиатских – в окрестностях Омска. В Азии вид водился в Сибири, на Дальнем Востоке и в северном Китае. Учитывая азиатское происхождение кормовых растений лилейной трещалки, а также рода *Lilioceris* в целом, можно предположить, что европейский субареал является вторичным, инвазионным. Дизъюнктивный ареал вряд ли мог иметь реликтовое происхождение, так как *L. lili* способен быстро расселяться и осваивать обширные территории за десятки лет. Об этой способности вида свидетельствует распространение данного инвазионного вида в Англии, Канаде и США. Из литературы известно, что в 1688 г. трещалка уже водилась в Западной Европе, а сибирские виды лилий были впервые завезены туда в 1596 г. Видимо, вредитель был занесен с посадочным материалом в этом временном интервале. К середине XX в. *L. lili* расселился в Поволжье, Приуралье и на юг Западной Сибири. Таким образом, разрыв ареала практически перестал существовать. В последние десятилетия ареал в европейской части России расширяется на север и северо-восток. Сейчас лилейная трещалка заселила даже такие территории, где ее кормовые растения встречаются только как культурные или адвентивные.

**Ключевые слова:** *Lilioceris lili*, Chrysomelidae, Criocerinae, трещалка лилейная, вредитель, лилии, инвазионный вид, ареал.

## Введение

Трещалка лилейная, *Lilioceris lili* (Scopoli, 1763) – вредитель садовых лилий и рябчиков (рис. 1).

Этот вид нередко попадает на новые территории вместе с посадочным материалом и быстро осваивает целые регионы. За 70 лет трещалка полностью заселила Британские острова [Salisbury 2003], а сейчас расширяет инвазионный субареал в Северной Америке [Majka, LeSage, 2008; Majka, Kirby, 2011].

Откуда же происходит этот вид, каков его первичный ареал? Ответ на

этот вопрос имеет не только теоретическое, но и практическое значение, так как в настоящее время идет поиск естественных врагов вредителя для разработки биологического метода борьбы [Casagrande, Kenis, 2004]. Кроме того, анализ географического распространения необходим, чтобы составить экологическую модель потенциального инвазионного ареала и предложить карантинные меры для предотвращения заноса вредителя на новые территории.



Рис.1. Имаго *Lilioceris lili*.

Недавно составлена первая точечная карта распространения, охватывающая весь современный ареал [Orlova-Bienkowskaja, в печати]. В настоящей статье проведен анализ динамики ареала на протяжении 250 лет.

#### Материал и методика

Информация о местонахождениях собрана из источников четырех типов: 1) оллекционные экземпляры, 2) отографии, 3) литературные данные, 4) сообщения коллег.

Были изучены экземпляры из Зоологического института РАН (ЗИН), Зоологического музея МГУ (ЗММУ), Российского центра карантина растений (ВНИИКР) и коллекции заповедника «Галичья гора» (ЗГГ), а также из личных коллекций С.К. Алексеева, А.О. Беньковского, Л.Н. Медведева и И.Г. Прониной. Лилейную трещалку можно надежно определить по фотографии. Поэтому фотографии, размещенные в Интернете, тоже были использованы в качестве материала.

Что касается литературных данных, то особый интерес для реконструкции истории ареала представляют издания XVIII–XIX вв. Сейчас они стали доступны благодаря Интернету. Особенно много старинных источников представлено на сайте Biodiversity Heritage Library (<http://www.biodiversitylibrary.org>).

Зоологическая номенклатура того времени отличалась от современной. В частности, *L. lili* именовался «*Lema merdigera*», а тот вид, который сейчас называется *Lilioceris merdigera*, тогда именовался «*Lema brunnea*».

Карты составлены при помощи программы ArcView GIS. Географические этикетки коллекционных экземпляров и фотографий перечислены ранее [Orlova-Bienkowskaja, в печати], поэтому ниже приведены только карты и обобщенные сведения о распространении в виде таблиц. Для поиска географических координат местонахождений применена недавно описанная простая Интернет-технология [Орлова-Беньковская, 2012].

#### Результаты

Известно 45 местонахождений *L. lili* до 1897 года (Таблица 1, Рис. 2).

В первой трети XIX в. вид был завезен в Англию и в течение ряда лет водился в окрестностях Лондона [Stephens, 1839]. В конце XIX в. было отмечено еще несколько заносов. Однако срок существования популяций оказался невелик [Majka, LeSage, 2008].

Аналогично развивались события и в Новом Свете. *Lema melanocephala* Say, 1826, описанная из Северной Америки, рассматривается как синоним *L. lili*. [Majka, LeSage, 2008]. Считается, что лилейная трещалка была случайно занесена на американский континент в первой трети XIX в., но не прижилась.

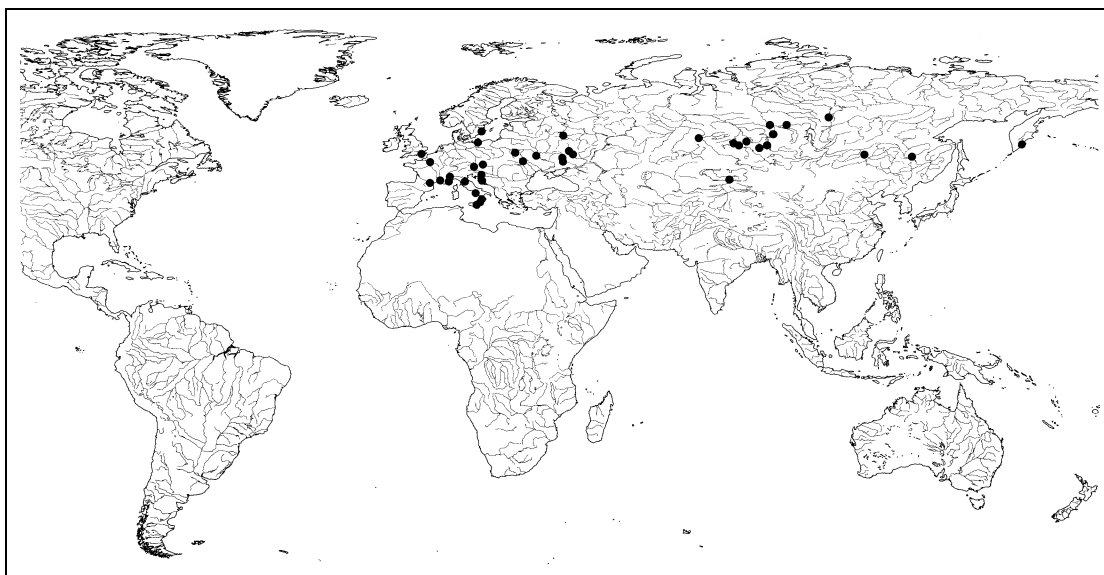
В фаунистических обзорах XIX в. *L. lili* не был указан для Московской области [Линдеман, 1871, Мельгунов, 1892]. Но в Парижском музее хранятся экземпляры *L. lili* с этикеткой «Moscou

**Таблица 1.** Регионы, в которых *L. lili* был отмечен с 1763 по 1897 г.

Регион	Источники информации	
	Материалы из коллекций	Литература
<b>БРИТАНСКИЙ СУБАРЕАЛ</b>		
Англия	–	[Stephens, 1831, 1839]
<b>КОНТИНЕНТАЛЬНО-ЕВРОПЕЙСКИЙ СУБАРЕАЛ</b>		
Зарубежная Европа		
Австрия	ЗИН	[Berti, Rapilly, 1976]
Италия	ЗММУ	[Berti, Rapilly, 1976; Warchałowski 1985]
Карниолия (Словения)	–	[Scopoli, 1763]
Померания (север Польши и Германии)	–	[Warchałowski, 1985]
Украина	ЗИН	–
Франция	ЗММУ, ЗИН	[Berti, Rapilly, 1976; Фабр, 1993]
Хорватия	ЗИН	[Berti, Rapilly, 1976]
Швеция	–	[Gyllenhal, 1813]
Европейская часть России		
Воронежская область	ЗИН	–
Москва	–	[Berti, Rapilly, 1976]
<b>АЗИАТСКИЙ СУБАРЕАЛ</b>		
Азиатская часть России		
Алтайский край	ЗИН	[Gebler, 1848]
Амурская область	ЗИН	–
Забайкальский край	ЗИН	–
Иркутская область	ЗИН	–
Камчатка	–	[Lacordaire, 1845]
Кемеровская область	–	[Gebler, 1848]
Красноярский край	ЗИН	[Jacobson, 1901]
Омская область	ЗИН	–
Хакасия	ЗИН	[Jacobson, 1901]
Зарубежная Азия		
Китай (Кульджа)	ЗИН	–
<b>АМЕРИКАНСКИЙ СУБАРЕАЛ</b>		
Северо-западная территория (на месте этой области находятся Огайо, Индиана, Иллинойс, Мичиган, Висконсин, восток Миннесоты)	–	[Say, 1826]

(Coll. Reiche) 1860» [Berti, Rapilly, 1976].  
Можно предположить, что и здесь тоже  
идет речь о случайном заносе.

В коллекции сибирского натура-  
листа Ф. Геблера был один экземпляр  
*L. lili* с Камчатки [Lacordaire, 1845].



**Рис. 2.** Местонахождения *L. lili* с 1763 по 1897 г. (здесь и далее на картах отмечены не все регионы, в которых обнаружен вид, так как для некоторых из них нет информации о конкретных точках находок).

Точное место находки жука неизвестно. Однако вероятно, что в связи с малой освоенностью края энтомологические сборы тогда были возможны только в районе Петропавловска. В последующие годы лилейной трещалки на Камчатке не находили [Медведев, 1963].

Точки расположены на карте двумя обособленными группами. Это указывает на то, что ареал был дизъюнктивным. Он состоял из двух обширных субареалов – европейского и азиатского. Азиатский субареал располагался в восточной части Западной Сибири, в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке и на севере Китая. Разрыв между крайней восточной точкой в Европе (Воронежская область, Павловский район, Шипов Лес) и крайней западной в Азии (Омск) составлял 33 градуса по долготе, то есть около 2000 км. В центральных, северных и восточных регионах европейской части России, а также в западной части Западной Сибири вид не был отмечен.

Может ли такой разрыв в распределении местонахождений быть случайным? Простой подсчет показывает, что вероятность такого случайного события менее 0.003%. Разница по долготе между крайним

западным и крайним восточным местонахождением вида в Евразии составляла в тот период около 158 градусов по долготе, а разрыв между европейской и азиатской группой местонахождений – 33 градуса. Вероятность того, что все 45 точек случайно легли за пределами этих 33 градусов составляет  $((158-33)/158)$  в 45 степени.

Отсутствие сборов *L. lili* из огромного региона в центре Евразии нельзя объяснить и недостаточной изученностью. Ведь в Восточной Сибири этот вид в XIX в. нашли во многих точках, хотя в Сибири энтомофауна была изучена хуже, чем в европейской России. Кроме того, *L. lili* принадлежит к тем насекомым, которых трудно не заметить. Появление вредителя в цветниках приводит к сильному повреждению лилий. Жуки ярко-красные, сидят на листьях в дневное время, открыто. Определить лилейную трещалку совсем не трудно. Даже фотографы-любители, размещающие фотографии этого жука в Интернете, в подавляющем большинстве случаев правильно указывают название.

Итак, распределение местонахождений свидетельствует о дизъюнктивности ареала в XIX в.

К середине XX в. *L. lili* расселился по центральным областям европейской России, среднему Поволжью, Приуралью и югу Западной Сибири (таблица 2,

рис. 3). Таким образом, разрыв ареала практически перестал существовать.

За последние 70 лет ареал *L. lili* стал еще шире (таблица 3, рис. 4).

**Таблица 2.** Регионы, в которых *L. lili* был отмечен с 1898 по 1939 г.

Регион	Источники информации	
	Материалы из коллекций	Литература
<b>БРИТАНСКИЙ СУБАРЕАЛ ОТСУТСТВУЕТ</b>		
<b>ЕВРОАЗИАТСКИЙ КОНТИНЕНТАЛЬНЫЙ СУБАРЕАЛ</b>		
<b>Зарубежная Европа</b>		
Австрия	–	[Berti, Rapilly, 1976, Geiser, 2001]
Бельгия	–	[Berti, Rapilly, 1976]
Германия	ЗИН, коллекция Л.Н. Медведева	–
Греция	–	[Berti, Rapilly, 1976]
Испания	–	[Berti, Rapilly, 1976]
Италия	ЗИН	–
Литва	ЗИН	–
Польша	ЗИН	–
Словения	ЗИН	–
Украина	ЗИН, коллекция А.О. Беньковского	–
Франция	ЗИН, ЗММУ	[Berti, Rapilly, 1976]
Швейцария	ЗИН	-
<b>Европейская часть России</b>		
Башкортостан	ЗИН	–
Брянская область	ЗММУ	–
Ленинградская область	ЗИН	[Романцов, 2007]
Оренбургская область	ЗММУ, ЗИН	[Воронцовский, 1922]
Псковская область	ЗИН	–
Самарская область	–	[Дмитриев, 1935]
Саратовская область	ЗИН	–
Свердловская область	ЗИН	–
Челябинская область	ЗИН	–
<b>Азиатская часть России</b>		
Алтайский край	ЗИН	–
Амурская область	ЗИН	–
Бурятия	ЗИН	–
Иркутская область	ЗИН	[Berti, Rapilly, 1976]



Кемеровская область	ЗИН	–
Красноярский край	ЗИН, ЗММУ	–
Приморский край	ЗММУ	–
Республика Алтай	ЗИН	–
Тюменская область	ЗММУ	–
Хабаровский край	ЗИН	–
Хакасия	ЗИН	–
<b>Зарубежная Азия</b>		
Казахстан	ЗИН, ЗММУ	–
<b>АМЕРИКАНСКИЙ СУБАРЕАЛ ОТСУТСТВУЕТ</b>		

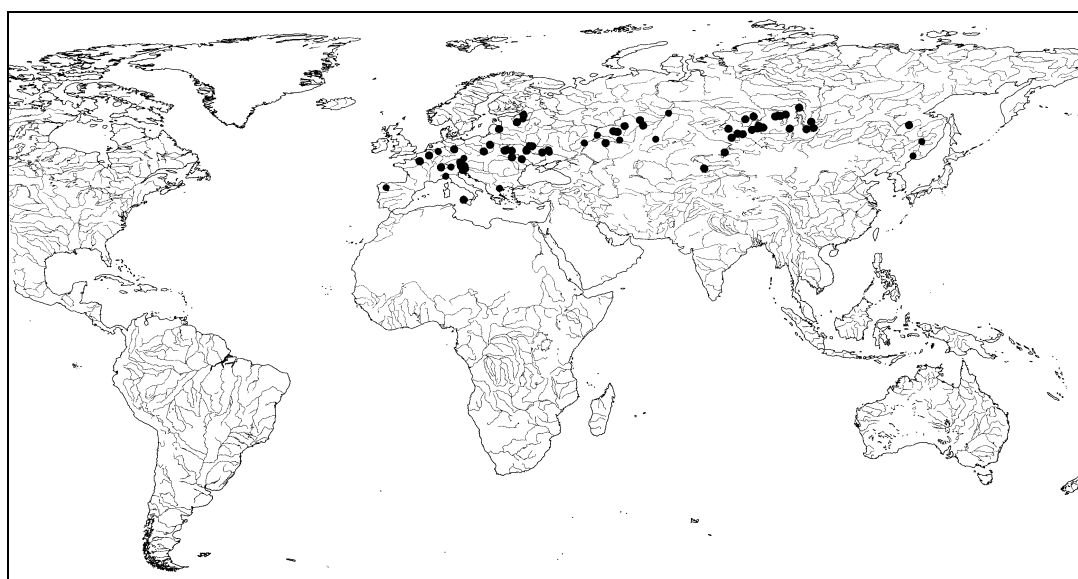


Рис. 3. Местонахождения *L. lilii* с 1898 по 1939 г.

Таблица 3. Регионы, в которых *L. lilii* был отмечен с 1940 по 2011 г.

Регион	Источники информации	
	Материалы из коллекций, фотографии с сайтов	Литература
<b>БРИТАНСКИЙ СУБАРЕАЛ</b>		
Англия (все графства), Шотландия, Северная Ирландия	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	[Salisbury, 2003]
<b>ДРУГИЕ ОСТРОВНЫЕ СУБАРЕАЛЫ</b>		
Борнхольм (Балтийское море)	<a href="http://www.fugleognatur.dk">http://www.fugleognatur.dk</a>	–
Высоцкий (Финский залив)	<a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a>	–
Джерси (пролив Ла-Манш)	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	–
Канарские острова	–	[DMPP..., 2012]
Корсика	–	[DMPP..., 2012]
Крит	–	[Berti, Rapilly, 1976]

Мальта	–	[DMPP..., 2012]
Монреаль (Канада, пресноводный архипелаг Ошлага)	–	[Majka, LeSage, 2008]
Род (остров у Атлантического побережья США)	–	[DMPP..., 2012]
Сардиния	–	[DMPP..., 2012]
Сицилия	–	[Berti, Rapilly, 1976]
<b>ЕВРОАЗИАТСКИЙ КОНТИНЕНТАЛЬНЫЙ СУБАРЕАЛ</b>		
<b>Зарубежная Европа</b>		
Австрия	–	[Geiser, 2001]
Азербайджан	–	[Schmitt, 2010]
Албания	–	
Андорра	–	[DMPP..., 2012]
Армения	–	[Schmitt, 2010]
Беларусь	<a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a>	[Лаўрова, 1986]
Бельгия	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	[Schmitt, 2010]
Болгария	–	
Босния и Герцеговина	–	
Венгрия	<a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a>	
Германия	ЗИН, <a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	
Греция	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	[Berti, Rapilly, 1976]
Грузия	–	[Schmitt, 2010]
Дания	<a href="http://www.fugleognatur.dk">http://www.fugleognatur.dk</a>	
Испания	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	[Schmitt, 2010]
Италия	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a> , коллекция А.О. Беньковского	[Berti, Rapilly, 1976]
Канарские острова	–	[DMPP..., 2012]
Латвия	<a href="http://macroid.ru">http://macroid.ru</a>	[Schmitt, 2010]
Литва	<a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a>	
Лихтенштейн	–	
Люксембург	–	
Македония	–	
Мальта	–	[DMPP..., 2012]
Молдова	–	[Schmitt, 2010]
Монако	–	[DMPP..., 2012]
Нидерланды	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	[Schmitt, 2010]
Норвегия	<a href="http://public.fotki.com">http://public.fotki.com</a>	
Польша	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	
Португалия	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	
Румыния	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	
Сербия	<a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a>	
Словакия	–	
Словения	–	



Украина	<a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a> , <a href="http://www.zin.ru">http://www.zin.ru</a> , <a href="http://macroid.ru">http://macroid.ru</a> , <a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a>	
Финляндия	<a href="http://www.kolumbus.fi">http://www.kolumbus.fi</a> , <a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	
Франция	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	[Berti, Rapilly, 1976]
Хорватия	–	[Schmitt, 2010]
Черногория	–	[DMPP..., 2012]
Чехия	<a href="http://www.insect.cz">http://www.insect.cz</a>	[Schmitt, 2010]
Швейцария	<a href="http://www.zin.ru">http://www.zin.ru</a>	
Швеция	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a> , <a href="http://www.ftp.funet.fi">http://www.ftp.funet.fi</a>	
Эстония	<a href="http://www.zin.ru">http://www.zin.ru</a>	
<b>Европейская часть России</b>		
Брянская область	коллекция А.О. Беньковского	–
Владимирская область	<a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a>	–
Волгоградская область	<a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a>	–
Ивановская область	<a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a>	–
Калининградская область	ЗИН, <a href="http://www.zin.ru">http://www.zin.ru</a>	[Alekseev, 2003]
Калужская область	<a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a>	–
Кировская область	–	[Шернин, 1974]
Костромская область	коллекция А.О. Беньковского, <a href="http://macroid.ru">http://macroid.ru</a>	–
Краснодарский край	<a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a>	–
Курская область	коллекция А.О. Беньковского	[Беньковский, 1999]
Ленинградская область	коллекция А.О. Беньковского, ЗИН, <a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a> , <a href="http://www.zin.ru">http://www.zin.ru</a> , <a href="http://macroid.ru">http://macroid.ru</a>	[Романцов, 2007]
Липецкая область	ЗГГ	[Цуриков, 2009]
Московская область	ВНИИКР, ЗММУ, коллекция Д.А. Демидова, <a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a> , <a href="http://www.ftp.funet.fi">http://www.ftp.funet.fi</a> , <a href="http://nature.doublea.ru">http://nature.doublea.ru</a> , <a href="http://macroid.ru">http://macroid.ru</a> , <a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a>	[Беньковский, 1999]
Нижегородская область	<a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a> , <a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a> , <a href="http://macroid.ru">http://macroid.ru</a>	–
Оренбургская область	ЗИН	–
Орловская область	коллекция А.О. Беньковского, <a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a>	–
Пензенская область	коллекция И.Г. Прониной	–
Псковская область	коллекция А.О. Беньковского	[Антипова, Байкова, 2002]
Северная Осетия	коллекция С.К. Алексева	–

Татарстан	<a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a>	[Исаев и др., 2004]
Тульская область	<a href="http://macroid.ru">http://macroid.ru</a>	–
Удмуртия	–	[Дедюхин, 2010]
Ульяновская область	–	[Исаев и др., 2004]
Челябинская область	коллекция А.О. Беньковского, <a href="http://fotki.yandex.ru">http://fotki.yandex.ru</a>	[Гуськова, 2002]
Чувашия	–	[Егоров, 2008, Егоров, Егорова, 2009]
Ярославская область	коллекция А.О. Беньковского	[Власов, 2008]
<b>Азиатская часть России</b>		
Амурская область	коллекция Л.Н. Медведева	[Медведев, Аммосов, 1978]
Еврейская автономная область	–	[Медведев, Скоморохов, 2009]
Забайкальский край	ЗММУ	–
Иркутская область	<a href="http://nature.baikal.ru">http://nature.baikal.ru</a> , коллекция Л.Н. Медведева	–
Кемеровская область	ЗММУ	–
Красноярский край	ЗИН, коллекция Л.Н. Медведева	–
Курганская область	–	[Павлов, 1998]
Новосибирская область	<a href="http://www.plantarium.ru">http://www.plantarium.ru</a> , коллекция А.О. Беньковского	–
Республика Алтай	ЗММУ	–
Томская область	<a href="http://macroclub.ru">http://macroclub.ru</a>	–
Тува	–	[Медведев, Коротяев, 1976]
Тюменская область	ЗИН, коллекция Л.Н. Медведева	–
Ханты-Мансийский автономный округ	<a href="http://commons.wikimedia.org">http://commons.wikimedia.org</a>	–
Якутия	ЗИН	[Медведев, Аммосов, 1978]
<b>Зарубежная Азия</b>		
Иран	–	[Schmitt, 2010]
Казахстан	ЗИН, ЗММУ, коллекция Л.Н. Медведева	[Лопатин, 1977]
Китай (Гирин, Синьцзян- Уйгурский автономный район, Внутренняя Монголия)	–	[DMPP..., 2012]
Монголия	–	[Schmitt, 2010]
Турция	–	[Özdikmen, Turgut, 2008]
<b>АМЕРИКАНСКИЙ СУБАРЕАЛ</b>		
Канада	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	[Majka, LeSage, 2008]
США	<a href="http://www.flickr.com">http://www.flickr.com</a>	

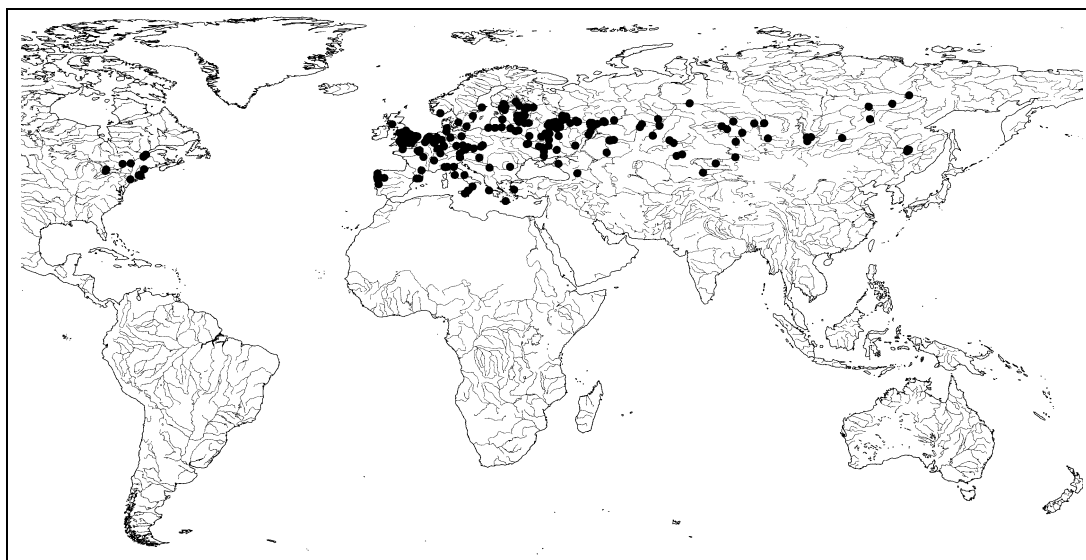


Рис. 4. Местонахождения *L. lili* с 1940 по 2011 г.

В сороковые годы XX в. были обнаружены первые стабильные популяции лилейной трещалки в Англии и Северной Америке [Майка, LeSage, 2008]. К настоящему времени вид заселил Британские острова и стал там массовым практически повсеместно. В Америке вредитель тоже распространяется очень быстро [Майка, Kirby, 2011]. Кроме того, этот заносной вид появился в Норвегии [NOBANIS...] и обосновался на многих островах, в том числе находящихся в океане на большом расстоянии от материков.

По нашим данным, район обитания лилейной трещалки в европейской России также расширяется. В последние десятилетия вид расселяется по европейской части России на север и северо-восток. Его стали отмечать во Владимирской, Ивановской, Калининградской, Кировской, Костромской, Нижегородской, Ярославской областях, Удмуртии, Чувашии. Вид стал обычен в Московской, Ленинградской и Псковской областях.

Сейчас область распространения в Евразии проходит сплошной полосой по всему континенту – от Португалии до Хабаровского края. Кроме того, *L. lili* заселил много островов. Он полностью освоил Британские острова, став там одним из самых обычных вредителей.

В Греции и Турции *L. lili* – редкий вид, отмеченный только в отдельных точках на побережье [Berti, Rapilly, 1976, Özdikmen, Turgut, 2008]. В северной Африке (Алжире, Тунисе и Марокко) водится *L. lili stercoraria* (Linne, 1767) [Berti, Rapilly, 1976]. Однако сейчас эту африканскую форму рассматривают как отдельный вид *L. stercoraria* [Schmitt, 2010]. Таким образом, *L. lili* как таковой в Африке, по-видимому, не отмечен.

#### Обсуждение результатов

По мнению многих исследователей, род *Lilioceris* происходит из Азии. Там находится центр видового разнообразия [Berti, Rapilly, 1976]. Азиатское происхождение имеют и кормовые растения. Берти и Рапийи выдвинули гипотезу о том, что *L. lili* вселился в Европу из восточной Азии в начале третичного периода [Berti, Rapilly, 1976]. По мнению Лопатина и Нестеровой [2005], расселение произошло в конце третичного – начале четвертичного периода. Однако палеонтологических свидетельств глубокой древности формирования ареала нет.

Напротив, при сопоставлении карт распространения в разные годы становится очевидным, что данный вид обладает способностью быстро заселять новые территории, а его современный

ареал сложился не за миллионы, а за сотни лет. До конца XIX в. область обитания лилейной трещалки состояла из двух обширных субареалов – европейского и азиатского, между которыми существовал большой разрыв. Мог ли такой ареал сформироваться вследствие того, что вид в древности расселился с востока на запад, а потом вымер в центральных областях? Это маловероятно. Если бы разрыв распространения сохранялся с доисторического времени до конца XIX в., то не понятно, почему он закрылся за последующие 40–50 лет. Лилейная трещалка способна быстро расселяться как с помощью человека, так и самостоятельно, поэтому вид образует устойчивые инвазионные субареалы, которые расширяются. Таким образом, разорванный ареал, скорее всего, сформировался в результате инвазии вида из Азии в Европу.

Из литературы известно, что в 1688 г. трещалка уже водилась в Западной Европе [Warchalowski, 1985], а сибирские виды лилий были впервые завезены туда в 1596 г. [Садовод.ру], когда после присоединения Сибири к России в Европу стали поступать сибирские товары. Можно предположить, что именно в этом временном интервале – в конце XVI или в XVII в. – вредитель был завезен из умеренных широт восточной Азии в Европу.

В современной научной литературе нет указаний на инвазионное происхождение вида в Европе, но в середине XIX в. Лакордер писал, что Европа не является родиной лилейной трещалки, и что жуки были откуда-то завезены с луковицами кормовых растений [Lacordaire, 1845]. В качестве возможных центров происхождения французский ученый называл Индию и Бразилию. Однако, по современным данным, *L. lili* в этих странах не водится [Schmitt, 2010]. Ближе к истине оказались английские цветоводы, которые иногда называют трещалку «Asiatic Lily Beetle», то есть «азиатский лилейный жук» [Fotolibra, 2012].

Биотопическая приуроченность вида служит дополнительным свидетельством в пользу того, что в Азии лилейная трещалка – коренной вид, а в Европе – инвазионный. В Европе лилейная трещалка встречается почти исключительно на садовых лилиях, а в Туве и Казахстане – на дикорастущих лилиях в разнотравно-луговых степях, поймах рек, на лугах предгорий и межсопочных низин [Медведев, Коротяев, 1976; Лопатин, Кулёнова, 1986].

Еще один веский довод – кормовая специализация. Экспериментально показано, что личинки *L. lili* хорошо развиваются только на лилиях и рябчиках [Clark et al., 2004], а все другие кормовые растения годятся только для имаго. В центральных и северных областях европейской России (севернее Оки) вообще нет аборигенных лилий и рябчиков [Губанов и др., 1992]. Там кормовые растения трещалки встречаются только в культуре и иногда дичают. Таким образом, трещалка не могла обитать севернее Оки до того времени, когда люди стали заниматься цветоводством.

В локальных флорах европейской части России доля адвентивных растений составляет в среднем около 20% [Морозова, 2008]. Следовательно, и среди специализированных насекомых-фитофагов доля заносных видов должна быть велика. Однако энтомофауна изучена значительно хуже флоры, поэтому число видов, для которых доказано заносное происхождение, на два порядка ниже, чем их ожидаемое количество. Например, из 580 видов жуков-листоедов, населяющих эту территорию, иноземное происхождение пока доказано только для двух: колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824)) и специально завезенного амброзиевого листоеда (*Zygogramma suturalis* (Fabricius, 1775)) [Масляков, Ижевский, 2011]. Представляется, что на самом деле заносных видов значительно больше. Плановый мониторинг энтомофауны

**Таблица 4.** Названия *L. lili* на языках народов Европы

Язык	Национальное название
Английский	Scarlet Lily Beetle, Lily Leaf Beetle, Lily Beetle, Red Lily Bug, Asiatic Lily Beetle
Венгерский	Liliombogár
Голландский	Leliehaantje, Leliekever
Датский	Liljebille
Итальянский	Criocera del giglio
Латвийский	Melnkāju lilijgrauzis
Литовский	Lelijinis lapgraužis
Немецкий	Lilienhähnchen, Lilienkäfer
Норвежский	Liljebille
Польский	Poskrzypka liliowa
Русский	лилейница, трещалка лилейная, красный лилейный жук
Финский	Liljakukko
Французский	Puceron de Lys, Criocère du Lys
Чешский	chřestovniček liliový
Шведский	Liljebagge

европейской части России никогда не проводился, и вселение инвазионных видов оставалось незамеченным. А натурализовавшийся вид трудно отличить от местного, так как часто заносные вредители начинают помимо культурных растений поедать дикорастущие. Например, тот же колорадский жук в европейской части развивается на аборигенных пасленах [Масляков, Ижевский, 2011].

Очевидно, что вселение чужеродных видов происходило далеко не только последние сто лет. Человечество на протяжении всей своей истории невольно занималось расселением насекомых с одних территорий на другие. Современные природные сообщества Европы отражают не столько климатические особенности региона, сколько исторический путь населяющих его народов.

В настоящее время лилейная трещалка – один из самых обычных вредителей цветоводства в Европе. Почти в каждом европейском языке появилось национальное название этого насекомого (таблица 4).

#### Выводы

1) Естественный ареал вида располагается в умеренных широтах восточной Азии: юг Сибири и Дальнего Востока, север Китая и Монголии, Казахстан.

2) В Европу лилейная трещалка была завезена в конце XVI или в XVII в.

3) В северную половину европейской части России (севернее Москвы) вид проник в XX в., и к настоящему времени расселился до севера Ленинградской области, став обычным вредителем.

4) Расширение ареала трещалки – следствие культивирования декоративных лилейных.

5) Весьма вероятно, что многие насекомые, которые сейчас считаются коренными в Европе и европейской части России, на самом деле представляют собой давно натурализовавшиеся инвазионные виды.

#### Благодарности

Я признательна А.О. Беньковскому за определение материала, С.В. Пушкареву – за консультации по составлению электронных карт, С.К. Алексееву, Д.А. Демидову, Л.Н. Медведеву,

И.Г. Прониной, С.В. Андреевой (ЗИН), С.А. Курбатову (ВНИИКР), Н.Б. Никитскому (ЗММУ) и М.Н. Цурикову (ЗГГ) – за возможность исследовать коллекционные материалы, Л.В. Егорову, М.Э. Смирнову, Л.Е. Антиповой, Т.В. Байковой и Д.В. Власову – за ценную информацию о местонахождениях исследуемого вида. Особую благодарность хочу выразить всем фотографам-любителям, которые разместили в Интернете свои фотографии лилейной трещалки.

### Литература

- Антипова Л.Ф., Байкова Т.В. Насекомые Псковской области. Псков: Псковский гос. пед. ин-т, 2002. 334 с.
- Беньковский А.О. Определитель жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) европейской части России и европейских стран ближнего зарубежья. М.: Техполиграфцентр, 1999. 204 с.
- Власов Д.В. Фауна жесткокрылых локального участка крупного города на примере территории Ярославского музея-заповедника // В сб.: Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Мат. Четвертой науч.-практич. конференции. Ярославль: Издание ВВО РЭА, 2008. Т. 2. № 4. С. 16–20.
- Воронцовский П.А. Материалы по изучению фауны Insecta окрестностей г. Оренбурга // Тр. общ-ва изучения Киргизского края. Оренбург, 1922. № 3. С. 40–49.
- Губанов И.А., Киселева В.С., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель сосудистых растений центра европейской России. М.: Изд-во МГУ, 1992. 400 с.
- Гуськова Е.В. Эколого-фаунистический обзор листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Южного Урала // Вестник Челябинского гос. пед. ун-та. 2002. Серия 10. № 3. С. 7–59.
- Дедюхин С.В. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) ботанического сада Удмуртского университета и его окрестностей: видовой состав, биотопическое распределение, трофические связи // Вестник Удмуртского ун-та. Биология. Науки о Земле. 2010. № 2. С. 55–63.
- Дмитриев Г.В. Материалы к энтомофауне Жигулевских гор // Энтномол. обозр. 1935. Т. 25. № 3–4. С. 254–264.
- Егоров Л.В. Новые и редкие для фауны Чувашии виды жесткокрылых (Insecta, Coleoptera). 6 // Вестник ЧГПУ им. И.Я. Яковлева. 2008 № 3(59). С. 74–81.
- Егоров Л.В., Егорова М.Л. Новые и редкие для фауны Чувашии виды жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera). 7 // Вестник ЧГПУ им. И.Я. Яковлева. 2009. № 3–4 (63). С. 65–73.
- Исаев А.Ю., Егоров Л.В., Егоров К.А. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) лесостепи Среднего Поволжья. Каталог. Ульяновск: УлГУ, 2004. 72 с.
- Лаўрова Н.Н. Новыя матерьялы па фауне жукоў-листаедаў (Coleoptera, Chrysomelidae) Беларусі // Весці акадэміі Навук БССР. Серыя біялагічных навук. 1986. № 2. С. 105–107.
- Линдеман К. Обзор географического распространения жуков Российской Империи // Труды Русского энтомологического общества. 1871. № 4. С. 1–1956.
- Лопатин И.К. Жуки-листоеды (Chrysomelidae) Средней Азии и Казахстана. Определители по фауне СССР. Т. 113. Л.: Наука, 1977. 270 с.
- Лопатин И.К., Кулёнова К.З. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Казахстана: Определитель. Алма-Ата: Наука, 1986. 200 с.
- Лопатин И.К., Нестерова О.Л. Насекомые Беларуси: Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae). Минск: Техпринт, 2005. 294 с.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 272 с.
- Медведев Л.Н. Фауна Камчатской области // В кн.: Труды Камчатской комплексной экспедиции. М.; Л.: Наука, 1963. С. 113–117.



- Медведев Л.Н., Аммосов Ю.Н. Фауна листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) и ее главнейшие зоогеографические особенности // В кн.: Эколого-фаунистические исследования насекомых Якутии, 1978. С. 113–128.
- Медведев Л.Н., Коротяев Б.А. К фауне жуков-листоедов Тувинской автономной республики и северо-западной Монголии. II // В кн.: Насекомые Монголии. № 4. Л.: Наука, 1976. С. 241–244.
- Медведев Л.Н., Скоморохов М.О. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2009. № 12. С. 41–45.
- Мельгунов П.П. Coleoptera. // Primitiae Faunae Mosquensis. Изд. 2. М. 1892. С. 22–45.
- Морозова О.В. Адвентивные виды растений Восточной Европы (База данных) // 2008 // (<http://www.sevin.ru/invasive/dbases/plants.html>). Проверено 11.5.2012.
- Орлова-Беньковская М.Я. Кризис фаунистики и применение информационных технологий как путь его преодоления // В сб.: Эколого-географические проблемы регионов России. Самара, 2012. С. 71–73. (Полный текст сборника: <http://www.geopgsga.narod.ru/doc/conf3.pdf>).
- Павлов Е.Е. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Курганской области // В кн.: Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Курган, 1998. С. 257–259.
- Романцов П.В. Обзор жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Энтомол. обозр. 2007. Т. 86. № 2. С. 306–336.
- Садовод.ру (web-страница) // (<http://www.sadowod.ru/content/page/lilii>). Проверено 12.5.2012.
- Фабр Ж.А. Инстинкт и нравы насекомых. М.: Терра, 1993. 612 с.
- Цуриков М.Н. Жуки Липецкой области. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского гос. ун-та, 2009. 332 с.
- Шернин А. И. Отряд Coleoptera – Жесткокрылые // В кн.: Животный мир Кировской области. Киров, 1974. № 2. С. 111–227.
- Alekseev V.I. On fauna of leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) and seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) of Kaliningrad region (Baltic coast) // Baltic J. Coleopt. 2003. V. 3. № 1. P. 63–75.
- Berti N., Rapilly M. Faune d'Iran – Liste d'espèces et révision du genre *Lilioceris* Reitter (Col. Chrysomelidae) // Ann. Soc. Entomol. France. 1976. V. 12. № 1. P. 31–73.
- Casagrande R.A., Kenis M. Evaluation of lily leaf beetle parasitoids for North American introduction // Assessing host ranges of parasitoids and predators used for classical biological control: a guide to best practice. / Eds R.G. Van Driesche, R. Reardon. USDA Forest Service Publication FHTET-2004-03. Morgantown: USDA, 2004. P. 121–137.
- Clark S.M., LeDoux D.G., Seeno T.N., Riley E.G., Gilbert A.J., Sullivan J.M. Host plants of leaf beetle species occurring in the United States and Canada (Coleoptera: Megalopodidae, Orsodacnidae and Chrysomelidae, excluding Bruchinae) // Coleopt. Soc. Special Publ., 2004. V. 2. 476 p.
- DMPP Distribution Maps of Plant Pests 2012 (web-страница) // (<http://www.cabi.org/dmpp/default.aspx?site=164&page=4049&LoadModule=Review&ReviewID=156950>). Проверено 12.5.2012.
- Fotolibra. 2012 (web-страница) // (<http://www.fotolibra.com/gallery/337459/red-lily-beetle-2>). Проверено 12.5.2012.
- Gebler F. Verzeichniss der im Kolywano-Woskresenskischen Hüttenbezirke Süd-West Sibiriens beobachtten Kaefer mit Bemerkungen und Beschreibungen // Bull. Soc. Imper. Nat. Mosc. 1848. V. 21. № 3. P. 3–85.

- Geiser E. Die Käfer des Landes Salzburg. Monographs on Coleoptera. V. 1. Wien: Zool.-Bot. Ges. Österreich und Wiener Coleopterologverein, 2001. 706 p.
- Gyllenhal L. Insecta svecica. I, pars III. Scaris, 1813. 730 p. (P. 633-634 <http://www.biodiversitylibrary.org/page/10264802#page/645/mode/1up>). Проверено 12.5.2012.
- Jacobson G. Symbola ad Cognitionem Chrysomelidarum Rossiae asiatica // Öfvertryck af Finska Vet.-Soc. Föhandlingar. 1901. V. 43. P. 99-147.
- Lacordaire J.Th. Monographie des coléoptères subpentamères de la famille des phytophages. V. 1. Pt. 1 // Mém. Soc. Roy. Sci. Liège. 1845. V. 3. № 1. P. 1-740. (P. 575-576 <http://www.biodiversitylibrary.org/item/102865#page/637/mode/1up>). Проверено 12.5.2012.
- Majka C.G., LeSage L. Introduced leaf beetles of the Maritime provinces, 5: the lily leaf beetle, *Liloceris lilii* (Scopoli) (Coleoptera, Chrysomelidae) // Proc. Soc. Entomol. Wash. 2008. V. 110. № 1. P. 186-195.
- Majka Ch.G., Kirby C. Lily leaf beetle, *Liloceris lilii* (Coleoptera: Chrysomelidae), in Maine and the Maritime Provinces: the continuing dispersal of an invasive species // J. Acad. Entomol. Soc. 2011. V. 7. P. 70-74.
- NOBANIS European network for Invasive Alien Species (web-страница) // (<http://www.nobanis.org/NationalInfo.asp?countryID=NO&taxalID=14309>) Проверено 12.5.2012.
- Orlova-Bienkowskaja M. Ja. Area of lily leaf beetle *Liloceris lilii* Scop. (Coleoptera: Chrysomelidae: Criocerinae) // Кавказский энтомологический бюллетень (в печати).
- Özdikmen H., Turgut S. The subfamily Criocerinae of Turkey (Coleoptera, Chrysomelidae) with two new records and zoogeographical remarks // Mun. Ent. Zool. 2008. V. 3, № 1. P. 239-250.
- Salisbury A. A further note on the continued spread on Britain of the Lily Beetle *Liloceris lilii* (Scopoli) (Chrysomelidae), with notes on its host plant range // The Coleopterist. 2003. V. 12. № 2. P. 67-76.
- Say T. Descriptions of new species of coleopterous insects inhabiting the United States // J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1826. V. 5. № 2. P. 294 (<http://www.biodiversitylibrary.org/item/79357#page/316/mode/1up>). Проверено 12.5.2012.
- Scopoli G.A. Entomologia Carniolica exhibens insecta Carnioliae indigena et distributa in ordines, genera, species, varietates: methodo Linnaeana. Vindobonae: Typis Ioannis Thomae Trattner. 1763. 420 p. (p. 36 - <http://www.biodiversitylibrary.org/item/79410>). Проверено 12.5.2012.
- Schmitt M. Criocerinae // Catalogue of Palaearctic Coleoptera / Eds I. Löbl, A. Smetana. V. 6. Stenstrup: Apollo Books, 2010. P. 359-368.
- Stephens J.F. Illustrations of British entomology. V. 8. (Mandibulata V. 4). London: Baldwin and Cradock, 1831. 413 p (p. 280. - <http://www.biodiversitylibrary.org/item/97231#page/292/mode/1up>). Проверено 12.5.2012.
- Stephens J.F. A manual of British Coleoptera. London: Longman, Orme, Brown, Green, and Longmans, 1839. 443p. (p. 284 <http://www.biodiversitylibrary.org/item/120988#page/300/mode/1up>). Проверено 12.5.2012.
- Warchałowski A. Chrysomelidae. Stonkowate (Insecta: Coleoptera). 1 // Fauna Polski. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1985. V. 10. 273p.



# DYNAMICS OF THE RANGE OF LILY LEAF BEETLE (*LILIOCERIS LILII*, CHRYSOMELIDAE, COLEOPTERA) INDICATES ITS INVASION FROM ASIA TO EUROPE IN XVI-XVII CENTURY

© 2012 Orlova-Bienkowskaja M.Ja.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
Moscow 119071, Leninski pr. 33, [marinaorlben@yandex.ru](mailto:marinaorlben@yandex.ru)

Lily leaf beetle *Lilioceris lili* (Scopoli, 1763) is a pest of ornamental lilies and fritillaries. Dynamics of its area in Eurasia from the XVIIIth century up to date was studied. Maps of the area in different periods have been compiled. 415 points are indicated in the maps. Now the range occupies a continuous band from Portugal to Khabarovsk Province. But till the end of the XIXth century the area was disjunctive. It consisted of two big separate parts: European and Asiatic ones. There was a distance of 2000 km between them. The most eastern of known European localities was in Voronezh Region. The most western Asiatic locality was in the vicinity of Omsk. Host plants of this species as well as the genus *Lilioceris* itself has Asiatic origin. So probably *L. lili* is an aboriginal species in Asia (Siberia, Far East, northern China) and an invasive species in Europe. The disjunctive range could not have a relict origin, because *L. lili* is able to disperse quickly. For example, now it quickly disperses in the United Kingdom, Canada, and USA. Lily leaf beetle was firstly recorded in Europe in 1688. Siberian lilies were firstly introduced to Europe in 1596. Obviously, the pest was introduced to Europe with lily bulbs in the end of the XVIth or in the XVIIth century. In the middle of XXth century *L. lili* dispersed to the Volga River Basin, the Ural Region and south of Western Siberia. Therefore, the range became almost continuous. In the end of the XXth century the species disperses to the north of European Russia. Now lily beetle inhabits even the territories, where its host plants occur only as cultivated or adventive.

**Key words:** *Lilioceris lili*, Chrysomelidae, Criocerinae, lily leaf beetle, pest, lily, invasive species, range.

## ПАРАЗИТЫ ГИДРОБИОНТОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2012 Тютин А.В., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцева Е.Н.

Учреждение Российской академии наук  
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
152742, Борок, Ярославская область, Россия; [tyutin@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:tyutin@ibiw.yaroslavl.ru)

Поступила в редакцию 05.05.2012

Потепление климата в последние годы создало предпосылки для ареальной экспансии многих южных пресноводных рыб и моллюсков по Каспийско-Волжско-Балтийскому «инвазивному коридору». Некоторые из ассоциированных с ними паразитов могут быть использованы в качестве «биологических меток» при оценке миграционной активности и сравнении новых популяций хозяев в водоемах Средней и Верхней Волги. Выявлено невысокое разнообразие паразитов у наиболее успешных в северных водохранилищах вселенцев: черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (16 видов), трубконосого бычка *Proterorhinus semilunaris* (19 видов), бычка-кругляка *Neogobius (=Apollonia) melanostomus* (14 видов). В 2000–2010 гг. были зарегистрированы лишь отдельные случаи существенного повышения встречаемости (до 80–100%) и индексов обилия некоторых широкоспецифичных паразитов: инфузорий *Epistilys lwoffii*, *Trichodina acuta*, *Ambiphrya ameiuri* на жабрах трубконосого бычка; нематоды *Contracoecum microcephalum* и скребня *Pomphorhynchus laevis* у бычка-кругляка; метацеркарий *Bucephalus polymorphus* и *Aporhynchus muehlingi* в мускулатуре тюльки. В ряде водоемов появилась тенденция к уменьшению встречаемости трематоды *Bucephalus polymorphus* после частичного замещения в поселениях моллюсков ее первого промежуточного хозяина (*Dreissena polymorpha*) бугской дрейссеной *D. bugensis*. Отмечена высокая встречаемость партенит трематоды *Aporhynchus muehlingi* у моллюска *Lithoglyphus naticoides*: до 70% в Верхней Волге, по сравнению с 34% в Средней Волге. Мальки рыб со значительной степенью поражения мускулатуры обоими этими видами трематод могут отличаться пониженной подвижностью и должны быть более доступным объектом питания для птиц и хищных рыб.

**Ключевые слова:** ареальная экспансия, рыбы, моллюски, паразитофауна.

### Введение

В последние годы заметно увеличилась роль входящих в Черноморско-Каспийско-Балтийский судоходный путь волжских водохранилищ для расширения в северном направлении границ ареалов южных видов гидробионтов [Slynko et al., 2002]. Например, по данным ихтиологов, даже в самых северных водохранилищах Волжского каскада на фоне сильного сокращения численности популяций некоторых местных рыб, в частности наиболее массового планктофага – сетка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus,

1758) и наиболее массового бентофага – ерша *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), наблюдается расселение понто-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1884 и пресноводного трубконосого бычка *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) [Kiyashko, Slynko, 2003; Слынько, 2008].

Тюлька, как способный совершать протяженные миграции короткоцикловогой представитель семейства Clupeidae, уже к 1984 г. заселила Горьковское водохранилище, в 1993 г. проникла в Рыбинское водохранилище,

в 2000 г. зарегистрирована в Ивановском водохранилище, в 2001 г. – в речной части Шекснинского водохранилища, и везде быстро стала одним из доминантов в пелагических сообществах рыб и обычным компонентом рационов ихтиофагов [Kiyashko, Slynko, 2003; Slynko, Lapushkina, 2003; Кияшко, 2004].

Расселение в бассейне Волги *Proterorhinus semilunaris* проходило менее динамично, вероятно только при перевозках речного песка на баржах или с балластными водами судов, но и он к 2002 г. натурализовался в самом северном водоеме Волжского каскада – Рыбинском водохранилище [Слышко, 2008]. Таким образом, в продвижении на северо-восток он опередил даже более крупного и агрессивного бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pallas, 1814, который обычно проявляет себя как более успешный вселенец [Jude, 2003; Kvach, Stepien, 2008]. Появилось даже достаточно спорное мнение о необходимости рассматривать пресноводного каспийско-волжского трубконосого бычка в качестве самостоятельного вида *Proterorhinus semipellucidus*, отличного от европейского пресноводного бычка *Proterorhinus semilunaris*, который совсем недавно сам считался экологической формой обычного черноморского бычка-цуцика *P. marmoratus* (Pallas, 1814) [Neilson, Stepien, 2009]. Вероятно, аналогичным антропогенным способом были занесены в пришлюзовую участок Волжского плеса Рыбинского водохранилища два вида причерноморских пресноводных моллюсков: не позднее 1997 г. бугская дрейссена *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) и не позднее 2005 г. – литоглиф *Lithoglyphus naticoides* Pfeifer, 1828 (*Gastropoda*: *Prosobranchia*) [Тютин и др., 2005; Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010]. Регулярные паразитологические исследования молодых верхневолжских популяций перечисленных вселенцев, расположенных на северо-восточной

границе их ареалов, были начаты в 2000–2003 гг. [Тютин, 2003; Tyutin, 2003]. Цель настоящей работы – обобщить накопленные за последние семь лет новые данные по этому вопросу и сравнить их с полученными ранее.

### Материал и методы

В работе использованы материалы, собранные в комплексных рейсах научно-исследовательских судов ИБВВ РАН в 2000–2010 гг. по Ивановскому, Рыбинскому, Горьковскому, Чебоксарскому и Шекснинскому водохранилищам. Одновременно с изучением паразитофауны рыб-вселенцев (трубконосого бычка, бычка-кругляка, черноморско-каспийской тюльки) исследовали встречаемость некоторых новых для Верхневолжского региона видов паразитов у местных видов рыб: уклей *Alburnus alburnus* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), жереха *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758), ельца *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), леща *Abramis brama* L., пескаря *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), ерша *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), щиповки *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758), судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758. Во всех случаях, как и при исследовании новых верхневолжских популяций моллюсков-вселенцев из родов *Dreissena* и *Lithoglyphus*, применяли стандартные ихтиологические, гидробиологические и паразитологические методики, использованные ранее [Тютин, 2003; Tyutin, 2003; Тютин и др., 2005; Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; и др.]. Первичное сравнение выборок гидробионтов проводили по показателям встречаемости паразитов (E, % от числа исследованных особей) и индекса обилия паразитов, отражающего среднюю интенсивность заражения (M, экз. на исследованную особь). Для оценки степени агрегированности распределения паразитов использовали коэффициент вариации индивидуаль-

**Таблица 1.** Межгодовые вариации паразитофауны тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище

Вид паразита	min-max	E ± s, % (M, экз.)	
		2000–2001 гг., n=85	2005 г., n=156
<i>Proteocephalus percae</i> (juv)	1	2.4±1.6 (0.03)	0.6±0.6 (0.01)
<i>Bucephalus polymorphus</i> (l)	1–28	76.5±4.6 (3.01)	44.9±4.0 (0.94)
<i>Diplostomum</i> sp. (l)	1	1.2±1.2 (0.01)	0
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (l)	1–2	0	2.6±1.3 (0.03)
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (l)	1	0	0.6±0.6 (0.01)
<i>Apophallus muehlingi</i> (l)	1	0	1.3±0.9 (0.01)
<i>Camallanus truncatus</i> (juv)	1–3	2.4±1.6 (0.04)	0
<i>Nematoda</i> g. sp. (l)	1	0	0.6±0.6 (0.01)
<i>Unio</i> sp. (l)	1–5	5.9±2.6 (0.11)	0
<i>Ergasilus sieboldi</i> (juv)	1	3.5±2.0 (0.03)	0

**Примечание.** n — число исследованных рыб (экз.). min-max — разброс значений интенсивности заражения, экз. E ± s, % — встречаемость паразита (доля зараженных рыб в выборке) и ее статистическая ошибка. В скобках — индекс обилия паразитов (M, экз.).

ных значений интенсивности заражения (Cv %).

#### Результаты и их обсуждение

К настоящему времени у черноморско-каспийской тюльки в указанных выше пяти волжских водохранилищах были обнаружены паразиты не менее 16 таксонов: инфузория *Trichodina modesta* Lom, 1970, молодые цестоды *Proteocephalus* sp., метацеркарии трематод *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898), *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827, *Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845), *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914, *Diplostomum* sp., молодые мариты *Bunodera luciopercae* (Mueller, 1776), неполовозрелые нематоды *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814), *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776), *Contracoecum micropapillatum* (Stossich, 1890), *Nematoda* g.sp., глосидии *Unionidae* g.sp., эктопаразитические рачки *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832, *Paraergasilus rylovi boristhenicus* Sukhenko, 1967, *Caligus lacustris* Steenstrup et Lutken, 1861. Большая часть указанных паразитов была зарегистрирована в 2000–2009 гг. в Рыбинском водохранилище — крупном

водоеме озерного типа, где уже вскоре после натурализации тюлька стала формировать плотные нагульные и нерестовые скопления. Однако даже в этом водоеме специфичные для сельдевых рыб гельминты у тюльки отсутствуют, почти все виды паразитов представлены единичными экземплярами. В табл. 1 приведен пример того, как встречаемость паразитов у тюльки заметно варьирует по годам, отражая непостоянство мест ее нагула.

Присутствие неполовозрелых особей двух кишечных гельминтов (*Proteocephalus percae*, *Camallanus truncatus*) — результат питания планктонными ракообразными. Большинство других найденных паразитов заражают хозяина активно и их встречаемость говорит о временных заходах тюльки в устья рек-притоков в 2000–2001 гг. (*Diplostomum* sp., *Unio* sp.) и нагуле в прибрежье водоема при высоком уровне воды в 2005 г. (метацеркарии *Paracoenogonimus ovatus*, *Ichthyocotylurus platycephalus*, *Apophallus muehlingi*).

Доминирующим видом в сообществах паразитов тюльки во всех рассматриваемых водоемах являются метацеркарии трематоды *Bucephalus polymorphus*, что объясняется высокой

**Таблица 2.** Параметры распределения метацеркарий *Vucephallus polymorphus* в верхневолжских популяциях тюльки *Clupeonella cultriventris*

Период наблюдений	n, рыб	Распределение метацеркарий в выборках тюльки		
		E ± s, %	min–max (Cv, %)	M ± s, экз.
Горьковское водохранилище				
2000 г.	15	86.7±8.8	2 – 11 (56.5)	4.27±0.80
2005 г.	45	48.9±7.5	1 – 7 (75.1)	1.02±0.23
Шекснинское водохранилище				
2001 г.	27	59.3±9.5	1 – 5 (55.0)	1.33±0.28
Иваньковское водохранилище				
2003–2004 гг.	22	40.1±2.0	1 – 5 (72.2)	0.77±0.27
Рыбинское водохранилище (в среднем по водоему)				
2000–2001 гг.	85	76.5±4.6	1 – 13 (66.4)	2.99±0.31
2003–2004 гг.	180	65.0±3.6	1 – 28 (109.3)	3.48±0.40
2005 г.	156	44.9±4.0	1 – 15 (102.5)	0.94±0.14
Северо-восточный участок Рыбинского водохранилища				
2000–2001 гг.	51	78.4±5.8	1 – 11 (61.8)	2.94±0.36
2003–2004 гг.	24	41.7±10.1	1 – 5 (52.7)	1.00±0.29
2005 г.	85	47.1±5.4	1 – 9 (76.4)	0.86±0.14
Юго-западный участок Рыбинского водохранилища				
2000–2001 гг.	34	73.5±7.6	1 – 13 (72.7)	3.06±0.55
2003–2004 гг.	156	68.6±3.7	2 – 28 (107.3)	3.86±0.45
2005 г.	71	42.3±5.9	1 – 15 (116.6)	1.03±0.26

**Примечание.** Cv — коэффициент вариации интенсивности заражения, %. M ± s — индекс обилия (среднее число метацеркарий на одну исследованную рыбу) и его стандартная статистическая ошибка, экз. Остальные обозначения как в таблице 1.

плотностью поселений ее первого промежуточного хозяина — двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) (табл. 2). Миграции рыб вверх по течению из северо-восточной части Рыбинского водохранилища в Шекснинское водохранилище, а из юго-западной части в Иваньковское, а также массовый скат части молоди через шлюзы в расположенное ниже Горьковское водохранилище приводят к форми-рованию сходных по восприимчивости к заражению и

поведению группировок рыб, что косвенно прослеживается по показателям агрегированности распределения метацеркарий (высокие значения встречаемости и коэффициента вариации интенсивности заражения при невысоком индексе обилия).

Очевидно, что волжские популяции тюльки находятся под постоянным прессом селективного естественного отбора, который определяет столь дифференцированный характер заражения рыб.

Заметное доминирование метацеркарий трематод в паразитофауне черноморско-каспийской тюльки, вероятно, следует рассматривать как общую особенность, характерную для всех ее верхневолжских популяций. Например, в выборке из 45 рыб, пойманных в 2005 г. в раньше всего заселенном тюлькой Горьковском водохранилище, только у двух особей были встречены личинки нематод, зато были обнаружены метацеркарии 4-х видов: *Bucephalus polymorphus* (встречаемость  $48.7 \pm 7.5\%$ , при индексе обилия  $1.0 \pm 0.2$  экз.), *Diplostomum* sp. ( $2.2 \pm 2.2\%$ ,  $0.02 \pm 0.02$  экз.), *Paracoenogonimus ovatus* ( $11.1 \pm 4.7\%$ ,  $0.13 \pm 0.06$  экз.), *Apophallus muehlingi* ( $15.6 \pm 5.4\%$ ,  $0.4 \pm 0.2$  экз.).

Требует объяснения заметное снижение к 2005 г. встречаемости метацеркарий *Bucephalus polymorphus* у тюльки в крупном озеровидном Рыбинском водохранилище (табл. 2), которое вступает в кажущееся противоречие с тенденцией к росту встречаемости партенит данной трематоды в популяциях первого промежуточного хозяина – *Dreissena polymorpha*. По нашим данным, в выборках этого моллюска из Рыбинского водохранилища показатель встречаемости увеличился с 0.69% в 2000–2004 гг. (n=870) до 2.21% в 2005 г. (n=317), а в Горьковском водохранилище – с 1.32% в 2000 г. (n=228) до 1.79% в 2005 г. (n=112). Дефинитивными хозяевами трематоды *Bucephalus polymorphus* являются хищные рыбы (преимущественно судак *Sander lucioperca* с зараженностью на уровне 100%), а в качестве второго промежуточного хозяина, помимо тюльки, может выступать молодь местных карповых и окуневых рыб. Поэтому, не вызывая сомнения, что снижение встречаемости метацеркарий у тюльки связано с постепенным замещением местного вида дрейссенид *Dreissena polymorpha* не восприимчивой к заражению мирацидиями бугской дрейссены *Dreissena bugensis*

(Andrusov, 1897). За период до 2007 г. было исследовано 63 выборки (n=995 экз.) бугской дрейссены, но случаев адаптации к паразитированию у нее аборигенных гельминтов (*Bucephalus polymorphus* Baer, 1827, *Phyllostomum folium* (Olfers, 1926), *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834) не было отмечено.

Особенно интересно появление в верхневолжских водохранилищах нового для региона вида трематод – *Apophallus muehlingi*. Метацеркарии этого вида впервые были обнаружены в мускулатуре тюльки в 2004–2005 гг. сразу в четырех водохранилищах (Иваньковское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское) [Tyutin, Slynko, 2010]. Однако на первом этапе исследований факт натурализации первого промежуточного хозяина этого гельминта (черноморского литоглифа *Lithoglyphus naticoides*) был подтвержден только для относящегося к Средневолжскому бассейну Чебоксарского водохранилища. Здесь, в устье р. Ока, в выборке взрослых моллюсков этого вида (n=110) с длиной раковины 5–9 мм были зарегистрированы партениты 4 видов трематод с относительно высокими значениями встречаемости: 34.5% для *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898), 15.5% для *Parasymphylodora markewitschi* (Kulakowskaja, 1947), 3.6% для *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), 1.8% для *Nicolla skrjabini* Iwanitzky, 1929. В Рыбинском водохранилище из-за высокого уровня воды в 2006–2008 гг. удалось найти всего 7 экз. *Lithoglyphus naticoides* в гидробиологических пробах. Только через год было выявлено крупное поселение литоглифов в прибрежье пришлюзового участка Волжского плеса и проведено исследование его паразитофауны, которая оказалась весьма сходной со средневолжской [Извекова, Тютин, 2011]. У одной из 223 исследованных в июле-августе 2009 г. взрослых особей (возраст 1+ и 2+) найдены спороцисты с

короткохвостыми церкариями *Nicolla skrjabini* Iwanitzky, 1929. У  $12.1 \pm 2.2\%$  особей присутствовали редии, выделяющие церкариеумы *Parasymphylodora markewitschi*. Для выявления партенит *Sanguinicola volgensis* выборка оказалась слишком мала, зато средняя встречаемость спороцист с церкариями *Apophallus muehlingi* оказалась достаточно высокой ( $63.7 \pm 3.2\%$ ). Встречаемость этого доминирующего вида трематод характеризовалась относительно небольшой вариабельностью в возрастных группах моллюсков-двухлетков с высотой раковины 5–7 мм и трехлетков (7–9 мм):  $57.5 \pm 4.4\%$  и  $71.9 \pm 4.6\%$ , соответственно.

В 2010 г. в выборке из 163 экз. моллюсков *Lithoglyphus naticoides* из Рыбинского водохранилища были обнаружены партениты четырех видов трематод, но их встречаемость оказалась невысокой. Только у одной особи ( $0.6 \pm 0.6\%$ ) были встречены спороцисты с короткохвостыми церкариями *Nicolla skrjabini* Iwanitzky, 1929. У трех литоглифов ( $1.8 \pm 1.1\%$ ) были найдены партениты с вилохвостыми церкариями *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). У  $8.0 \pm 2.1\%$  особей выявлены выделяющие бесхвостых личинок редии *Parasymphylodora markewitschi* (Kulakowskaja, 1947). Очень низкой по сравнению с предыдущим годом оказалась встречаемость партенит *Apophallus muehlingi* –  $10.4 \pm 2.4\%$ . В группе моллюсков-двухлетков показатель встречаемости этого вида упал до  $3.3 \pm 1.9\%$ , у трехлетков – до  $19.4 \pm 4.7\%$ . Таким образом, черноморско-азовская трематода *Apophallus muehlingi* оказалась относительно плохо адаптирована к континентальному варианту региональных климатических условий.

Межгодовые различия встречаемости трематоды-субдоминанта *Parasymphylodora markewitschi* в 2009–2010 гг. выражены менее заметно как в группе мелких моллюсков-литоглифов

(снижение с  $11.0 \pm 2.8\%$  до  $6.6 \pm 2.6\%$ ), так и у более крупных особей (с  $13.5 \pm 3.4\%$  до  $9.7 \pm 3.5\%$ ). Как следствие, в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2010 г. метацеркарии *A. muehlingi* не были обнаружены у взрослых особей уклей *Alburnus alburnus* (L.), хотя годом раньше они встречались у значительной части рыб этого вида ( $16.7 \pm 4.8\%$ ,  $n=60$ ). Судя по сохранению на обычном уровне зараженности основного пелагического планктофага – черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann), ситуация с зараженностью моллюсков-литоглифов в удаленных от берега глубоководных участках водоема изменилась в меньшей степени. По результатам траловых уловов в удаленном Волжском плесе Рыбинского водохранилища встречаемость метацеркарий *Apophallus muehlingi* в 2010 г. составила  $0.4 \pm 0.2\%$  ( $n=694$ ) у сеголетков этого вида рыб и  $0.8 \pm 0.6\%$  ( $n=245$ ) у двухлетков, при близких показателях 2009 г. ( $0.8 \pm 0.6\%$  для  $n=253$  и  $0.6 \pm 0.4\%$  для  $n=475$ , соответственно).

Следует отметить, что выявленное поселение моллюска *Lithoglyphus naticoides* в Рыбинском водохранилище, расположенное в прибрежной зоне южной части водоема, отличается невысокой плотностью (около 50 экз./м<sup>2</sup>) и пока явно носит локальный характер, что подтверждается низкими средними значениями встречаемости метацеркарий *Apophallus muehlingi* в популяциях рыб. Для сравнения, в более южном Чебоксарском водохранилище, где отсутствуют озеровидные участки и существенные колебания уровня воды, в 2005 г. метацеркарии *Apophallus muehlingi* были найдены у всех 11 исследованных в прибрежной зоне видов рыб: плотвы, жереха, ельца, леща, пескаря, бычка-кругляка, ерша, щиповки, судака, окуня, тюльки [Тютин, Медянцева, 2008]. Несмотря на высокую плотность в Рыбинском водохранилище прибрежных и пелагических скоплений окуня *Perca fluviatilis*, как дополнительного хозяина

другого представителя рода – *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), единичные метацеркарии этого вида были обнаружены у него пока только два раза, что не позволяет говорить о полноценной натурализации гельминта в Рыбинском водохранилище. Распространение в бассейне Верхней Волги трематоды *Nicolla skrjabini*, для которого окунь стал одним из дефинитивных хозяев, очевидно, лимитируется непостоянством численности основных промежуточных хозяев – бокоплава *Gmelinoides fasciatus* Stebb и водяного ослика *Azellus aquaticus* Linne. Помимо местного окуня *Perca fluviatilis* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), метацеркарии *Apophallus donicus* одновременно с маритами *Nicolla skrjabini* были выявлены только у недавнего вселенца – трубконосого бычка *Proterorhinus semilunaris*. С момента появления в Рыбинском водохранилище в 2002 г. паразитофауна этого трубконосого бычка значительно обогатилась за счет местных широкоспецифичных видов на фоне увеличения радиуса его расселения более чем на 50 км от исходного места натурализации, что охватывает до 1/3 береговой линии водоема. При этом, по результатам вскрытий 130 экз. бычка из разных участков водоема, установлено, что встречаемость большинства видов паразитов остается невысокой. Чаще всего в разных местообитаниях регистрировали эктопаразитических инфузорий: *Epistilys lwoffii* Faure-Fremiet, 1943 (25.0–81.4%), *Apiosoma campanulatum* (Timofeev, 1962) (до 6.8%), *Ambiphrya ameiuri* (Thompson, Kirkegaard, Jahn, 1946) (до 2.3%), *Trichodina acuta* Lom, 1961 (2.3–26.7%). Реже встречались другие эктопаразиты: *Gyrodactylus* sp. (до 6.82%), пиявка *Piscicola geometra* Linnaeus, 1761 (до 4.5%), глохидии *Pseudanadonta* sp. (до 9.1%), молодые рачки *Caligus lacustris* Steenstrup et Lutken, 1861 (до 2.3%). Редко встречались эндопаразиты: молодые цестоды *Proteocephalus* sp. (до

1.2%), мариты *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1926) (до 2.3%). Наиболее длинный список составили метацеркарии трематод: *Diplostomum* spp. (до 13.6%), *Ichthyocotylurus variegatus* (Creplin, 1825) (до 1.2%), *I. platycephalus* (Creplin, 1852) (1.2–4.5%), *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914 (1.2–47.7%), *Holostephanus cobitidis* Opravilova, 1968 (до 11.6%), *Apatemon gracilis* Szidat, 1928 (до 4.5%), *Apophallus donicus* (до 2.3%), *Vucephalus polymorphus* (до 4.5%).

По нашим данным, совершенно другая паразитофауна характерна для более крупного представителя сем. Gobiidae – бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pall., уже сформировавшего большую по численности постоянную популяцию в северной части Чебоксарского водохранилища. При исследовании выборки рыб этого вида (n=30) из участка вблизи устья реки Ока в сентябре 2005 г. обнаружено 14 паразитов. При этом заметно обеднена фауна эктопаразитов: не встречены паразитические ракообразные и пиявки, а из простейших обнаружены в небольшом количестве только жаберные инфузории *Trichodina nigra* (встречаемость 6.7%). Для целого ряда гельминтов выявлены минимальные показатели встречаемости и индекса обилия паразитов (3.3%, при индексе обилия M=0.03 экз.): по одному разу встретились трематода *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1926) и связанные в жизненном цикле с планктонными копеподами кишечные нематоды (*Camallanus lacustris* и *C. truncatus*), а также скребень *Acanthocephalus lucii* (Mueller, 1776), промежуточным хозяином которого является изопода *Azellus aquaticus* Linne, 1758. Чаще отмечали 3 вида гельминтов, промежуточными хозяевами которых являются амфиподы. Скребни *Pomphorhynchus laevis* (Mueller, 1776) обычно встречались в инцистированном состоянии в полости тела рыб (16.7%, M=0.17). В кишечниках кругляков присутствовали



взрослые скребни *Pseudoechinorhynchus borealis* (6.7%, M=0.07) и половозрелые мариты трематоды *Nicolla skrjabini* (26.7%, M=0.37). Следует отметить, что в рационе питания бычка-кругляка моллюски составляют относительно небольшую часть и, как следствие, в кишечниках рыб редко встречались *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834 (3.3%, M=0.03) и *A. conchicola* Baer, 1928 (3.3%, M=0.17). Наиболее распространены у кругляка личинки 4-х видов гельминтов, паразитирующих на стадии взрослых особей у рыбоядных птиц. Доминирующей в этой группе паразитов можно считать нематоду *Contracoecum microcephalum* (Rudolphi, 1819), личинки которой (до 37 экз.) находили в капсулах на серозных покровах органов брюшной полости, на кишечнике, реже в печени у большинства особей кругляка (60.0%, M=5.83). Учитывая, что зараженность самцов по сравнению с самками была несколько ниже, можно предположить наличие различий в интенсивности или спектре питания у рыб разного пола. Для личиночных стадий трематод, заражающих рыб активно, без участия дополнительных хозяев, таких различий не выявлено, хотя метацеркарии *Diplostomum* spp. (до 34 экз.) встречены в хрусталиках глаз почти у половины бычков-кругляков (46.7%, M=2.27). Реже в мускулатуре присутствовали 1–2 экз. метацеркарий *Paracoenogonimus ovatus* (6.7%, M=0.10), а на плавниках по 5–7 экз. метацеркарий *Apophallus donicus* (6.7%, M=0.4). Возможно, именно достаточно высокая восприимчивость к заражению местными широкоспецифичными гельминтами и большой суммарный уровень паразитарной нагрузки отчасти ограничивают темпы расселения бычка-кругляка в бассейне Волги. Наиболее высокие темпы натурализации кругляка отмечены в середине 1990-х гг. в регионах, максимально удаленных от материнских водоемов: бассейн Балтийского моря, некоторые озера Северной Америки [Jude, 2003; Kvach, Stepien, 2008].

Появление в водоеме новых видов гельминтов также в первую очередь должно негативно сказываться на популяциях местных видов гидробионтов, не имевших ранее контакта с данными паразитами. Для водоемов бассейна Верхней Волги эта проблема может стать достаточно актуальной в ближайшие годы. Например, в лабораторных условиях было установлено, что при экспериментальном заражении личинками трематоды *Apophallus muehlingi* молоди карповых рыб можно обнаружить заметные отклонения в биохимических показателях хозяина [Извекова, Тютин, 2011]. В частности, у сеголетков серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch, уже на третьей сутки опыта содержание гликогена в мускулатуре в процентах от влажной массы ткани у зараженных рыб составило  $0.29 \pm 0.03\%$ , при фоновых значениях у незараженных  $0.24 \pm 0.01\%$ . После семи суток без кормления в опытных и контрольных группах мальков этот показатель снизился до  $0.13 \pm 0.01\%$  и  $0.09 \pm 0.01\%$ , соответственно. Уменьшенный на 20–40% расход гликогена в мышцах может быть прямым следствием спада двигательной активности хозяина из-за нарушения структуры мускулатуры личинками гельминта. В природе мальки рыб с высоким уровнем зараженности и сниженной подвижностью будут более доступным объектом питания как для птиц (основных окончательных хозяев трематод рода *Apophallus* наряду с млекопитающими), так и для хищных рыб-элиминаторов.

Данные наших полевых наблюдений свидетельствуют, что исследованные гидробионты-вселенцы в большинстве случаев на начальных этапах натурализации в верхневолжских водохранилищах утрачивают специфичную паразитофауну, а срок их пребывания в этих водоемах пока недостаточен для формирования устойчивых отношений с местными видами паразитов.

Часть исследований выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 10 – 04 – 00204 – а).

### Литература

- Извекова Г.И., Тютин А.В. Встречаемость партенит у моллюсков и влияние метацеркарий *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) и *Posthodiplostomum cuticola* (Nordman, 1832) на некоторые биохимические характеристики рыб // Биология внутренних вод. 2011. № 3. С. 72–77.
- Кияшко В.И. Трофоэкологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* в водохранилищах Средней и Верхней Волги // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 6. С. 811–820.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-пуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 36–40.
- Тютин А.В. Сравнительный анализ паразитофауны двух видов пелагических рыб-вселенцев в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2003. № 2. С. 86–91.
- Тютин А.В., Щербина Г.Х. Медянцева Е.Н. Многолетняя динамика зараженности *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) партенитами трематод в верхневолжских водохранилищах // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО РДП, 2005. С. 374–384.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала трематоды *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) в бассейне Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 2 (приложение). С. 41–46.
- Jude D.J. The impact of round (*Neogobius melanostomus*) and tubenose (*Proterorhinus marmoratus*) gobies on Great Lakes native species // Invasion of alien species in Holarctic. Proceedings of U.S. – Russia Invasive Species Workshop. Borok, Russian Academy of Sciences. 2003. P. 515–522.
- Kiyasko V.I., Slynko Yu.V. Distribution of kilka in the Upper Volga reservoirs and determination of its trophic state under the new ecological conditions // Invasion of alien species in Holarctic. Proceedings of U.S. – Russia workshops. Borok, Russian Academy of Sciences. 2003. P. 535–545.
- Kvach Yu., Stepien C.A. Metazoan parasites of introduced round and tubenose gobies in the Great Lakes: support for the “Enemy Release Hypothesis” // J. Great Lakes Res. 2008. Vol. 34. P. 23–35.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae, Teleostei): evidence for new cryptic species // Biological Journal of the Linnean Society. 2009. Vol. 96. P. 664–684.
- Slynko Yu., Korneva L., Rivier I., Papchenkov V., Scherbina G., Orlova M., Therriault T. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Invasive aquatic species of Europe – distribution, impact and management. London: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 399–411.
- Slynko Yu.V., Lapushkina E.E. Genetic strategies of range expansion of pelagic fish in the riverine ecosystem // Invasion of alien species in Holarctic. Proceedings of U.S. – Russia workshops. Borok, Russian Academy of Sciences. 2003. P. 554–560.
- Tyutin A.V. New examples of parasites exchanges between alien and aboriginal fish species in the ecosystem of Upper Volga (Russia) // Invasion of alien species in Holarctic. Proceedings of U.S. – Russia workshops. Borok, Russian Academy of Sciences. 2003. P. 561–565.
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper Volga Basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, № 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091.

## PARASITES OF ALIEN AQUATIC ANIMALS IN THE UPPER VOLGA BASIN

© 2012 Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N.

Institution of the Russian Academy of Sciences Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742,  
Borok, Yaroslavl Region, Russia; [tyutin@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:tyutin@ibiw.yaroslavl.ru)

The climate warming has provided ideal conditions for the range expansion of many southern Ponto-Caspian fish and mollusks through the Caspian-Volga-Baltic “invasion corridor”. Some parasites can be used as “biological tags” of migration activity and genetic similarity of new host populations in the Middle and Upper Volga. This study shows a low biodiversity of parasites even in the most common estuarial invaders sampled from the northern reservoirs, such as the Ponto-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (16 species), tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (19 species), round goby *Neogobius (=Apollonia) melanostomus* (14 species). During 2000–2010, only a few examples of increase in incidence (up to 80–100%) and abundance indices approximating to epizootic levels were registered for some non-specific parasites. Those included the following: three peritricha ciliates *Epistilys lwoffii*, *Trichodina acuta* and *Ambiphrya ameiuri* on the gills of tubenose goby; the nematode *Contracoecum microcephalum* and the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* from the round goby; metacercariae of trematodes *Bucephalus polymorphus* and *Apophallus muehlingi* from the muscles of kilka. In some water bodies, a tendency to a decrease in incidence of *Bucephalus polymorphus* after partial replacement of zebra mussel *Dreissena polymorpha* (unique first intermediate host) with other alien species *D. bugensis* (quagga mussel) has appeared. High incidence of parthenites of *Apophallus muehlingi* in *Lithoglyphus naticoides* (the first intermediate host) was observed: up to 70% in the Upper Volga versus 34% in the Middle Volga. The effects of fish with considerable degree of muscle affection by both trematode species may differ by lowered mobility and ought to be more vulnerable prey for birds and carnivorous fishes.

**Key words:** range expansion, fish, mollusks, parasitefauna.