

INSS 1996–1499

2013 №4



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Виноградова Ю.К., Галкина М.А., Майоров С.Р.</i> Изменчивость таксонов рода <i>Bidens</i> L. и проблема гибридизации	2
<i>Гладунова Н.В., Варгом Е.В., Ханугин А.А.</i> <i>Oenothera biennis</i> L. (Onagraceae) в Республике Мордовия (Россия)	17
<i>Гринцов В.А.</i> Динамика популяционной структуры нового для Чёрного моря вида амфиподы <i>Dexamine thea</i> (Dexaminidae, Amphipoda) в прибрежье бухты Ласпи (Чёрное море, Севастополь)	27
<i>Костина М.В., Минькова Н.О., Ясинская О.И.</i> О биологии клёна ясенелистного в зелёных насаждениях Москвы	32
<i>Орлова М.В.</i> Инвазия специфических эктопаразитов сибирско-дальневосточных видов рукокрылых на Урал	44
<i>Орлова-Беньковская М.Я.</i> Европейский ареал жука <i>Agrilus planipennis</i> (Coleoptera: Vuprestidae) расширяется: зона массовой гибели ясеня охватила северо-западное Подмосковье и часть Тверской области	49
<i>Понкратов С.Ф.</i> Инвазии чужеродных видов рыб в бассейн ангарских водохранилищ	59
<i>Сафонкин А.Ф., Акентьева Н.А., Триселёва Т.А.</i> Распределение мух рода <i>Meromyza</i> Mg. (Diptera: Chloropidae) на зерновых культурах Монголии	70
<i>Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Дацык Н.А., Романова З.А., Аннинский Б.Е.</i> Влияние состава пищи и температуры на скорость питания гребневика-вселенца <i>Mnemiopsis leidyi</i> A. Agassiz <i>in situ</i>	78
<i>Чумак П.Я.</i> Биоморфологическая изменчивость <i>Frankliniella occidentalis</i> Pergande в связи с его инвазией в оранжереи и теплицы Киева	91

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАКСОНОВ РОДА *VIDENS* L. И ПРОБЛЕМА ГИБРИДИЗАЦИИ

© 2013 Виноградова Ю.К.¹, Галкина М.А.¹, Майоров С.Р.²

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

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет,
119899 Москва, Ленинские горы, saxifraga@mail.ru

Поступила в редакцию 19.03.2013

Охарактеризован комплекс микровидов рода *Bidens*, относимых ранее к гибриду *B. × garumnae*. Дочерние особи не наследуют «распластанную» форму роста и цельные листья, которые характерны для материнских растений, но каждый из образцов единообразен и имеет свой набор морфобиологических характеристик. В изученном локалитете, по всей вероятности, произрастает лишь один гибрид – *B. radiata × B. frondosa*, доказательств гибридного происхождения других образцов не найдено. Предложено провести молекулярно-генетический анализ растений, относимых ранее к *Bidens × garumnae*, и описать их в дальнейшем в качестве самостоятельных микровидов или внутривидовых таксонов.

Ключевые слова: *Bidens*, микровиды, изменчивость, гибридизация.

Введение

Одна из гипотез, пытающихся объяснить успех инвазионных видов, основана на том факте, что чужеродные растения нередко образуют гибриды с аборигенными, в результате чего возникает новый вид, способный к дальнейшей экспансии, а иногда и к вытеснению родительских видов. По данным программы DAISIE, 41 заносный вид внеевропейского происхождения (2% видов, чуждых Европе), является продуктом спонтанной гибридизации с вовлечением одного или обоих чужеродных родителей [Lambdon et al., 2008]. Во флоре Чехии [Pyšek et al., 2012], например, гибриды составляют 14% общего числа чужеродных видов.

Самый известный пример подобной микроэволюции инвазионного вида относится к североамериканскому злаку *Spartina alterniflora*, который при скрещивании с европейским *S. maritima* образовал в 1890-х гг. на североатлантическом побережье Европы аллотетраплоидный гибрид *S. × anglica*. Этот таксон, способный расти в более широком

диапазоне условий, стал почти космополитом, захватив колоссальные пространства на побережье Англии, Франции, Северной и Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии [Guénéguou, Levasseur, 1993]. В Германии при гибридизации заносной *Rorippa austriaca* с аборигенной *R. sylvestris* образовался комплекс гибридных форм с уровнями плоидности 3x – 5x, размножающихся половым путём и распространяющихся в регионах, где родительские виды не встречаются [Bleeker, 2003].

Из видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России, гибридными являются *Reynoutria × bohémica* = *R. japonica × R. sachalinensis*, *Symphytum × uplandicum* = *S. officinale × S. asperum* и, по-видимому, *Amelanchier spicata* = *A. canadensis × A. ovalis* [Виноградова и др., 2010].

В последнее время по территории России активно распространяется однолетний североамериканский вид *Bidens frondosa* L., вытесняя аборигенных представителей рода *Bidens* L. (в средней полосе – *B. tripartita* L., южнее –

B. cernua L.). В естественном ареале благодаря широкому ареалу и экологической пластичности *B. frondosa* представляет собой полиморфный вид, внутри которого описаны более пяти разновидностей. Биотип, ставший впоследствии в Европе инвазионным, впервые отмечен в 1896 г. в Германии, в 1950-х гг. он появился на территории европейской части России [Виноградова и др., 2010].

Сведения о гибридогенной активности *B. frondosa* довольно противоречивы. Гибрид этого вида с местной *B. tripartita* L. – *B. × garumnae* Jean. et Debr. – был отмечен во Франции в окрестностях г. Сомюр – департамент Мэн и Луара [Debray, 1942]. С тех пор в Европе этот гибрид упоминался лишь трижды на основе работ М. Дебрея [Debray, Thonet, 1958]; в обобщающих базах данных новых сведений об этой череде нет [Muséum..., 2013]. Таксономический статус *B. × garumnae* до сих пор остаётся неопределённым [Hegi, 1975; Filoche et al., 2011]. В гербарии Национального музея естественной истории (P) нам не удалось найти ни типовых материалов этого таксона, ни гербарных образцов с таким определением.

В бассейне Верхней Волги В.Г. Папченков обнаружил растения, которые, по его мнению, имеют промежуточные признаки между *B. frondosa* и *B. tripartita* и для которых им предложено название *B. × garumnae*. На основе многолетних наблюдений он отмечает высокую гибридогенную активность *B. frondosa*, а также значительную конкурентоспособность гибридов, что позволяет *B. × garumnae* постепенно вытеснять *B. tripartita* из естественных фитоценозов в бассейне Волги. Им же в водохранилищах Волги найдены и другие гибриды: *B. frondosa* × *B. radiata* Thuill., *B. cernua* L. × *B. frondosa* и возвратный гибрид *B. frondosa* × *B. garumnae* [Васильева, Папченков, 2007; 2011]. Вслед за В.Г. Папченковым в бассейне Волги гибриды череды стали находить и другие ботаники [Петушкова и др., 2009; Соловьева, 2009].

Однако наличие у *B. frondosa* агамоспермии (тогда как нормальное оплодотворение происходит лишь в редких случаях) и существенная разница в фенологии этих видов – *B. frondosa* зацветает в среднем на 3 недели позже *B. tripartita*, вызывают существенные трудности для процесса гибридизации [Crowe, Parker, 1981; Виноградова и др., 2010]. Большинство исследователей не отмечали гибридов *B. frondosa*. Например, в окрестностях Киева найдено всего несколько экземпляров гибридогенного происхождения на несколько тысяч особей череды, при этом признаки, характерные для *B. garumnae*, практически укладывались в амплитуду модификационной изменчивости аналогичных признаков для *B. frondosa* [Мосякин, 1988].

В сентябре 2010 г. в Ярославской обл. (г. Мышкин) на песчаном берегу р. Волга в разреженной рудеральной растительности при любезном содействии В.Г. Папченкова мы собрали семена с 7 растений из рода *Bidens*, описанных в его работах как гибриды, возвратные гибриды или «восстановленные» после гибридизации таксоны. В задачи настоящей работы входило: 1) установить различия между потомством этих растений, 2) определить, наследуемы ли те или иные признаки и 3) найти доказательства (или их отсутствие) гибридогенного происхождения данных таксонов.

Методика

Изучали 7 образцов, каждый образец – семянки, собранные с одной особи, принадлежность которой к тому или иному таксону определял В.Г. Папченков. Образец 1 – «восстановленная» *B. frondosa* (*B. frondosa* × *B. garumnae*, который скрещивался с *B. frondosa* ещё не менее 4 раз), образец 1а – «настоящая» *B. frondosa*, образец 2 – *B. radiata* × *B. frondosa* и образцы 3–6 – *B. × garumnae*. У каждого образца определяли длину и ширину семянков, а также длину остей. Если семянки имели только 2 ости, измеряли наиболее

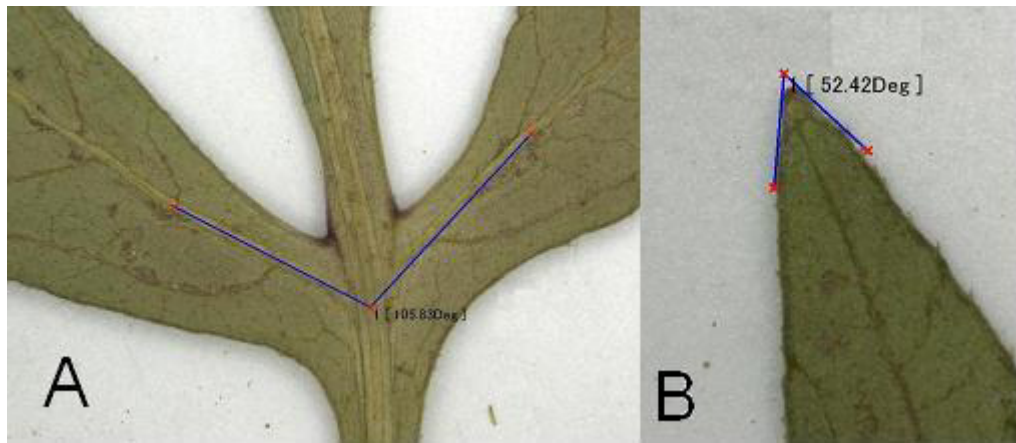


Рис. 1. А – угол, образованный главными жилками нижних боковых долей листа. В – угол, образованный краями верхушки листовой пластинки.

длинную, хотя обычно ости по длине равны. Изучали также степень опушённости семянков, наличие бородавочек и пр. Объём выборки составлял 25 семянков для каждого образца.

Через 2 недели после сбора, 24 октября 2010 г., семена высели в однородные условия на экспериментальном участке в д. Носоново (Московская обл., окр. г. Звенигород). В течение следующего вегетационного сезона определяли темпы и продолжительность периода роста, фенологический ритм развития и морфометрические параметры растений в различных фазах онтогенеза:

- всходы (до появления первой пары настоящих листьев);
- ювенильные особи (до сохранения семядолей);
- иматурные особи (растения без семядолей, обычно образуют боковые побеги);
- генеративные особи (стадии бутонизации, цветения, плодоношения, семеношения).

У ювенильных и генеративных особей форму листа определяли путём измерения угла, образованного главными жилками нижних долей листа, а форму окончания листовой пластинки – путём измерения угла, образованного краями верхней доли листа (рис. 1).

В стадии начала семеношения все растения выкопали с целью предотвращения дальнейшего расселения и провели сравнительный анализ семянков

родительских и дочерних образцов (объём выборки 25 семянков). Поскольку одним из важных отличительных признаков является опушение плодов, поверхность семянков детально изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа LEO 1430 VP (Германия). Материал просматривали в режиме высокого вакуума при ускоряющем напряжении в 20 kV и рабочем расстоянии 9 мм. В процессе работы использовалась воздушная сушка препаратов, далее образцы наклеивались на медные пластины и напылялись золотом методом катодного напыления в среде аргона. В связи с проведением воздушной сушки фиксацию материала не проводили, что обеспечило максимальное сохранение нативной структуры исследованных объектов.

Результаты

Семянки. Степень опушения плодов определяли по числу волосков в поле зрения микроскопа размером 100x100 мкм. Самыми опушёнными оказались семянки образца 1 – 0.62 волоска (табл. 1). Выявлено два типа волосков (рис. 3): дуплексные двухклеточные волоски, состоящие из длинной и короткой клетки (образец 1) и многоклеточные однорядные волоски (все остальные образцы). Семянки с очень малым числом волосков в поле зрения микроскопа (меньше 0.05) мы условно считаем голыми.



Рис. 2. Изменчивость семянок образцов *Bidens* (А – группа 1, В – группа 2, С – группа 3, D – группа 4).

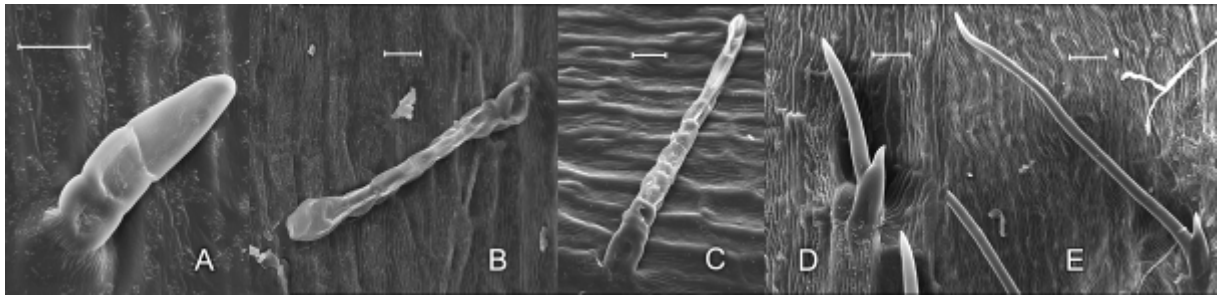


Рис. 3. Строение волосков у образцов рода *Bidens*. А, В, С – многоклеточные; D, E – дуплексные. Размер масштабной линейки на всех фотографиях – 20 мкм.

Семянки у родительских растений, собранных в г. Мышкин, разделились на 4 группы (рис. 2).

1 группа (образец 1) имеет семянки, опушённые дуплексными волосками, с бородавочками, только с 2 остями.

2 группа (образцы 2 и 5) имеет голые или слабо опушённые многоклеточными волосками семянки, с бородавочками, только с 2 остями. Образцы, однако, различаются по форме семянки: у образца 2 отношение длины семянки к её ширине – 2, а у образца 5 – 2.6.

3 группа (образец 3) имеет практически голые семянки без бородавочек. Семянки наиболее округлые. Только в этом образце имеется больше семянок с 3 остями, чем с 2 остями – 56%, а также наиболее длинная средняя ость.

4 группа (образцы 4 и 6) имеет голые или слабо опушённые многоклеточными волосками семянки без боро-

давочек, с 2, реже с 3 остями. У образца 4 процент семянок с 3 остями заметно выше, чем у образца 6 (табл. 1).

Признаки семянок полностью наследуются: дочерние особи имели точно такие же признаки, что и родительские. У образца 3 дочерние особи также сформировали более половины семянок с 3 остями (54%). Различия между дочерними и родительскими сеянками несущественны: у образца 4 снизилась доля семянок с 3 остями (с 28 до 4%), а у образцов 3–5 боковые ости у семянок дочерних особей более длинные, чем у семянок родительских особей.

Всходы появились одновременно. В первую очередь (01.05.2011) – у образцов 1, 2 и 4, а через неделю – у образцов 3, 5 и 6. Семядоли различаются по форме и окраске (рис. 4). У образца 1 серо-зелёные, без выемки на верхушке, линейные (длина 15–24 мм; отношение

Таблица 1. Некоторые параметры образцов рода *Bidens* на разных стадиях развития

Номер образца	1	2	3	4	5	6	
С е мя н к и							
Длина семянки (l), мм	$\frac{6.2 \pm 0.1}{5.0-6.9}$	$\frac{5.5 \pm 0.1}{5.1-6.2}$	$\frac{5.3 \pm 0.1}{4.2-6.6}$	$\frac{5.5 \pm 0.1}{4.9-7.4}$	$\frac{6.9 \pm 0.1}{6.0-8.3}$	$\frac{5.7 \pm 0.1}{4.9-7.1}$	
Ширина семянки (d), мм	$\frac{2.5 \pm 0.1}{2.1-2.7}$	$\frac{2.7 \pm 0.1}{1.8-2.5}$	$\frac{2.8 \pm 0.1}{2.4-3.3}$	$\frac{2.7 \pm 0.1}{2.3-3.1}$	$\frac{2.7 \pm 0.0}{2.4-3.0}$	$\frac{2.5 \pm 0.1}{1.7-2.9}$	
l/d	2.5	2.0	1.9	2.0	2.6	2.3	
Длина боковой оси, мм	$\frac{2.6 \pm 0.1}{1.7-3.2}$	$\frac{2.7 \pm 0.1}{2.0-3.3}$	$\frac{2.8 \pm 0.1}{1.8-3.4}$	$\frac{2.5 \pm 0.0}{2.0-3.2}$	$\frac{2.7 \pm 0.0}{2.1-3.2}$	$\frac{2.3 \pm 0.0}{1.7-2.9}$	
Число волосков в поле зрения 100x100 мкм, шт.	0.62	0.01	0.03	0.05	0.21	0.19	
Длина волоска, мкм	Длинная клетка	$\frac{247 \pm 15}{158-405}$	$\frac{135 \pm 20}{112-176}$	$\frac{164 \pm 15}{131-219}$	$\frac{187 \pm 10}{111-279}$	$\frac{162 \pm 25}{105-207}$	$\frac{126 \pm 8}{96-156}$
	Короткая клетка	$\frac{72 \pm 5}{42-121}$					
В с х о д ы							
Длина семядоли (l), мм	$\frac{20.9 \pm 1.6}{15.0-24.0}$	$\frac{11.8 \pm 0.7}{8.1-15.3}$	$\frac{11.4 \pm 0.8}{9.4-15.7}$	$\frac{13.1 \pm 0.4}{11.3-16.5}$	$\frac{13.5 \pm 0.4}{12.1-14.9}$	$\frac{14.3 \pm 0.4}{12.6-16.1}$	
Ширина семядоли (d), мм	$\frac{2.9 \pm 0.2}{2.0-3.5}$	$\frac{2.7 \pm 0.1}{2.0-3.5}$	$\frac{3.3 \pm 0.2}{2.8-4.4}$	$\frac{3.4 \pm 0.1}{2.8-4.1}$	$\frac{3.5 \pm 0.2}{3.0-4.0}$	$\frac{3.5 \pm 0.2}{2.8-4.5}$	
l/d	7.2	4.4	3.5	3.9	3.9	4.1	
Ю в е н и л ь н ы е р а с т е н и я							
Высота при 1–2-х парах листьев, см	$\frac{5.2 \pm 0.7}{4.0-6.0}$	$\frac{2.4 \pm 0.3}{1.4-3.4}$	$\frac{1.3 \pm 0.5}{1.0-3.3}$	$\frac{4.0 \pm 0.4}{2.0-5.0}$	$\frac{3.4 \pm 0.4}{2.2-3.9}$	$\frac{2.5 \pm 0.3}{1.7-3.7}$	
Длина первого настоящего листа, см	$\frac{4.0 \pm 0.6}{1.3-6.1}$	$\frac{2.7 \pm 0.3}{1.7-3.7}$	$\frac{3.0 \pm 0.2}{2.3-4.3}$	$\frac{2.7 \pm 0.2}{1.4-3.6}$	$\frac{2.5 \pm 0.2}{1.7-3.2}$	$\frac{2.9 \pm 0.1}{1.9-3.8}$	
Ширина первого настоящего листа, см	$\frac{0.8 \pm 0.1}{0.3-1.2}$	$\frac{0.6 \pm 0.1}{0.3-1.0}$	$\frac{0.7 \pm 0.1}{0.4-1.1}$	$\frac{0.7 \pm 0.1}{0.3-1.0}$	$\frac{0.6 \pm 0.1}{0.3-0.7}$	$\frac{0.7 \pm 0.0}{0.4-0.9}$	
Угол, образованный главными жилками нижних боковых долей листа, градусы	68±10	84±10	72±13	100±4	71±8	80±12	
Угол, образованный краями верхней доли листа, градусы	48±4	87±2	86±3	95±2	83±5	72±11	
Г е н е р а т и в н ы е р а с т е н и я							
Высота, см	$\frac{88.2 \pm 4.0}{47-120}$	$\frac{22.6 \pm 2.3}{7-43}$	$\frac{51.7 \pm 2.0}{26-65}$	$\frac{34.4 \pm 1.3}{14-56}$	$\frac{24.2 \pm 1.3}{10-35}$	$\frac{36.4 \pm 2.3}{13-65}$	
Число междоузлий, шт.	7–12	3–8	6–10	6–9	4–8	4–8	
Число боковых побегов, шт.	4–22	0–15	4–15	0–19	4–16	2–18	
Длина листа (l) срединной формации, см	$\frac{9.3 \pm 0.4}{7.7-10.5}$	$\frac{4.9 \pm 0.2}{4.3-5.5}$	$\frac{7.0 \pm 0.8}{4.3-8.9}$	$\frac{6.3 \pm 0.4}{5.2-7.7}$	$\frac{5.6 \pm 0.1}{5.2-5.8}$	$\frac{6.0 \pm 0.4}{4.6-7.0}$	
Ширина верхней доли листа (d) срединной формации, см	$\frac{2.3 \pm 0.1}{2-2.5}$	$\frac{0.6 \pm 0.0}{0.5-0.7}$	$\frac{1.1 \pm 0.1}{0.8-1.4}$	$\frac{1.2 \pm 0.1}{0.9-1.5}$	$\frac{0.8 \pm 0.0}{0.7-0.9}$	$\frac{1.0 \pm 0.1}{0.9-1.3}$	
Угол, образованный главными жилками нижних боковых долей листа, градусы	120±4	109±5	109±11	119±11	137±18	117±9	
Угол, образованный краями верхней доли листа, градусы	44±3	57±6	44±2	71±3	59±13	47±3	
Число корзинок, шт.	$\frac{60.0 \pm 13.7}{7-267}$	$\frac{6.1 \pm 1.7}{1-28}$	$\frac{30.0 \pm 3.5}{6-72}$	$\frac{13.1 \pm 1.1}{2-33}$	$\frac{13.5 \pm 4.2}{6-33}$	$\frac{24.0 \pm 3.6}{3-84}$	
Длина верхушечной корзинки (l), мм	$\frac{12.5 \pm 0.5}{12-13}$	$\frac{7.0 \pm 0.3}{7-8}$	$\frac{8.3 \pm 0.9}{7.2-10}$	$\frac{8.4 \pm 0.5}{7-10}$	$\frac{7.9 \pm 0.3}{7.1-8.3}$	$\frac{7.9 \pm 0.6}{5.8-10}$	
Ширина верхушечной корзинки (d), мм	$\frac{11.0 \pm 1.0}{9-13}$	$\frac{11.0 \pm 1.0}{9-13}$	$\frac{17.4 \pm 0.8}{14.9-20}$	$\frac{16.0 \pm 1.3}{12-21}$	$\frac{10.2 \pm 1.4}{6.9-13.8}$	$\frac{14.1 \pm 1.4}{10.4-20}$	
l/d	1.1	0.6	0.5	0.5	0.8	0.6	
Длина листочков 1-го круга внутренней обёртки, мм	$\frac{9.0 \pm 1.0}{8-10}$	$\frac{7.0 \pm 0.3}{6-8}$	$\frac{8.3 \pm 0.9}{7.2-10}$	$\frac{8.4 \pm 0.5}{7-10}$	$\frac{7.9 \pm 0.3}{7.1-8.3}$	$\frac{7.9 \pm 0.6}{5.8-10}$	
Длина листочков 2-го круга внутренней обёртки, мм	$\frac{9.0 \pm 1.0}{8-10}$	$\frac{12.5 \pm 0.2}{12-13}$	$\frac{16.3 \pm 0.4}{15.1-17}$	$\frac{14.0 \pm 0.5}{13-16}$	$\frac{19.0 \pm 1.3}{16-22}$	$\frac{17.6 \pm 1.7}{14-25}$	
Длина листочков наружной обёртки, мм	$\frac{32.8 \pm 1.1}{30-34}$	$\frac{15.3 \pm 1.8}{12-20}$	$\frac{16.6 \pm 2.3}{13-25}$	$\frac{21.3 \pm 1.9}{15-30}$	$\frac{20.8 \pm 2.7}{13-27}$	$\frac{21.0 \pm 1.9}{15-28}$	

Ширина листочков наружной обёртки, мм	6.7 ± 0.7 6–8	2.5 ± 0.3 2–3	3.2 ± 0.5 2–5	3.5 ± 0.3 3–5	3.6 ± 0.8 2–6	5.2 ± 0.6 4–7
Отношение длины листочков наружной обёртки к ширине	4.9	6.1	5.2	6.1	5.8	4.0

длины к ширине 7.2), у образца 2 ярко-зелёные, с выемкой на верхушке, узколанцетные (длина 8–15 мм; отношение длины к ширине 4.4), у остальных образцов ярко-зелёные, без выемки на верхушке, ланцетные (длина 9–16 мм; отношение длины к ширине 3.5–4.1), Первая пара настоящих листьев появилась через две недели после прорастания семян.

Ювенильные растения делятся на группы по форме листовой пластинки и характеру опушения (рис. 5). У образца 1 лист состоит из трёх цельных продолговато-яйцевидных долей практически равного размера: верхняя доля лишь немного крупнее остальных. Доли настолько выражены, что их главные жил-

ки у основания практически не окружены листовой пластинкой и представляют собой подобие черешка, а лист выглядит не трёхраздельным, а тройчато-сложным. Верхушка листа заострённая (угол 48°). Стебель голый, нижняя сторона листовой пластинки опушена по жилкам.

У остальных образцов листовая пластинка рассечена на 3–5 долей, причём верхняя доля значительно крупнее остальных. Верхушка листа острая (угол равен $72\text{--}95^\circ$). Далее среди этих образцов можно выделить три группы по степени опушения. Образцы 3, 4 и 5 имеют опушённые стебель и нижнюю сторону листовой пластинки. У образца 2 нижняя сторона листовой пластинки



Рис. 4. Форма семядолей у образцов рода *Bidens* № 1–3.

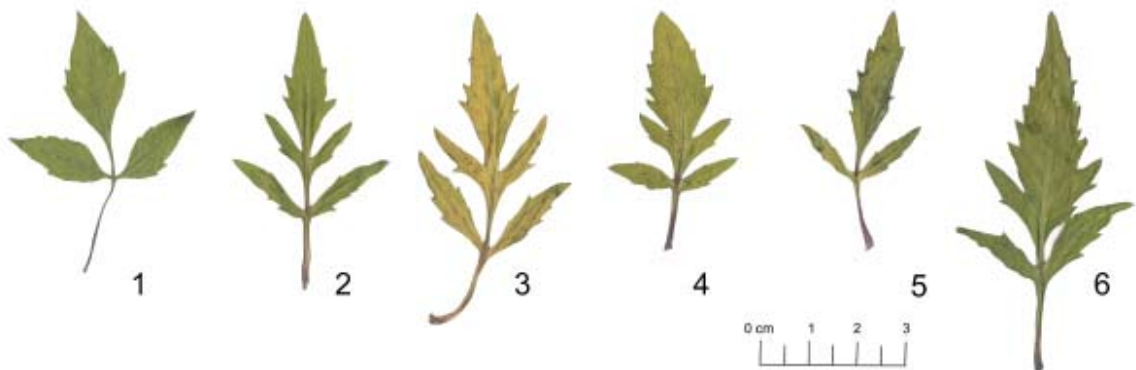


Рис. 5. Второй настоящий лист ювенильных растений разных образцов *Bidens*.

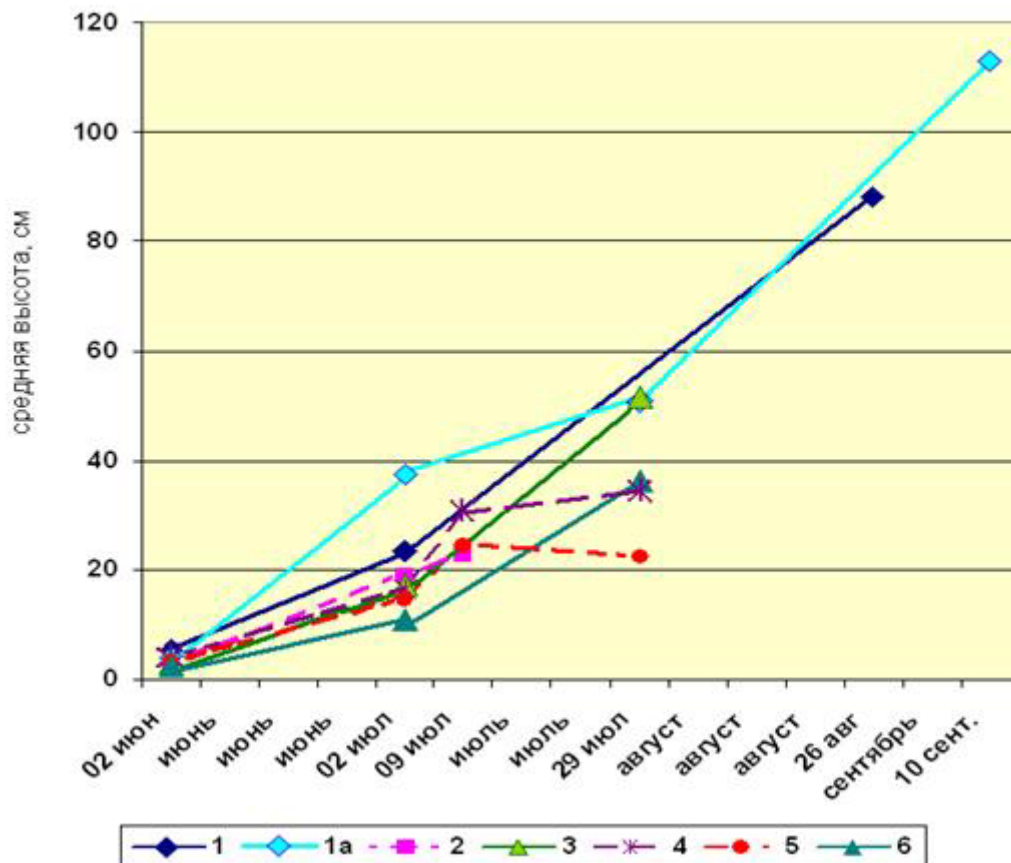


Рис. 6. Ход роста исследуемых образцов растений рода *Bidens*.

покрыта редкими короткими шипиками с широким основанием (средняя длина шипика 130.5 ± 18.1 ; диаметр основания 55.5 ± 8.1 мкм). Образец 6 имеет голые стебель и нижнюю поверхность листовой пластинки без каких-либо волосков или шипиков.

Имматурные растения различаются по темпам роста (рис. 6). Наиболее быстрым темпом и продолжительным периодом роста отличается образец 1: растения интенсивно росли до конца августа, и их средняя высота достигла к этому времени 0.9 м, а число междуузлий 7–12. Наиболее коротким периодом роста отличался образец 2: растения прекратили расти к началу июля (на 2 месяца раньше, чем образец 1), и их средняя высота не превышала к этому времени 0.2 м, а число междуузлий 3–8. Самый низкий темп роста наблюдался у образца 5: хотя период роста был более длительным, средняя высота растений

также не превышала 0.2 м, а число междуузлий 4–8. Образцы 3, 4 и 6 росли до конца июля; их средняя высота к этому времени составляла 0.3–0.5 м, а число междуузлий 4–10.

Генеративные растения демонстрируют различия по феноритмотипам (рис. 7). Раньше всех в генеративный период развития вступил образец 2: бутоны образовались в первой декаде июня – на 2 недели раньше образцов 4 и 5, на 3 недели раньше, чем образцы 3 и 6 и на полтора месяца раньше, чем образец 1. Аналогичное опережение отмечено и в отношении последующих фаз развития. Так, зрелые семена у образца 2 сформировались на 2 недели раньше, чем у образцов 3–6 и на 5 недель раньше, чем у образца 1.

Число корзинок на одном растении – наиболее варибельный из изученных нами признаков ($CV=57-127\%$). Наибольшее число корзинок отмечено

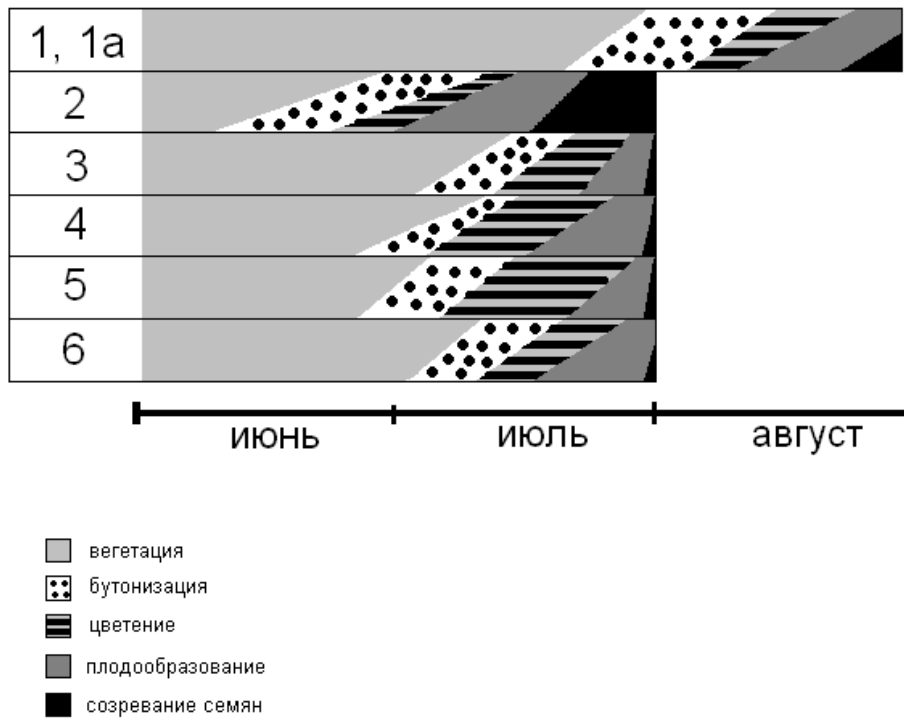


Рис.7. Фенологические спектры различных образцов рода *Bidens*.

у образца 1 (в среднем 60 шт./особь), наименьшее – у образца 2 (6 шт./особь). Образцы 3–6 формируют в среднем 13–30 корзинок/1 особь. Следует вновь отметить, что растения вырывали в то время, когда у них созревали семена ещё только лишь в верхушечной корзинке, так что в природе растения могут формировать и большее число соцветий.

У всех образцов листочки первого внутреннего круга обёртки корзинки имели среднюю длину 7.0–8.4 мм. Листочки второго внутреннего круга обёртки более вариабельны: средняя длина от 9 до 19 мм. Листочки внешнего круга обёртки могут превышать корзинку в 2.1 раза (образцы 2 и 3), в 2.6 раз (образцы 4–6) и в 2.8 раз (образец 1). Отмечены корзинки яйцевидной и узкояйцевидной формы. Узкояйцевидные корзинки (отношение длины к ширине 0.8–1.1) отмечены у образцов 1 и 5, остальные образцы имели яйцевидные корзинки (отношение длины к ширине корзинки 0.5–0.6).

Морфометрические параметры изученных образцов на разных стадиях развития суммированы в таблице 1. Согласно критерию Стьюдента, образец

1 достоверно отличается от образцов 2–6 по 13–16 количественным признакам; образец 2 достоверно отличается от образца 4 по 16 количественным признакам, остальные образцы достоверно различаются между собой по 6–9 количественным признакам (табл. 2).

Обсуждение

Сравнительный анализ растений 6 образцов на разных стадиях развития позволил дать им следующую характеристику:

Образец 1. Семянки только двухостные, обильно опушённые дуплексными волосками, покрыты бородавочками. Семядоли линейные, серозелёные, без выемки на верхушке. Лист состоит из трёх цельных долей практически равного размера. Главные жилки у основания долей практически лишены листовой пластинки и представляют подобие черешка, так что лист выглядит тройчатосложным. Верхушка листа заострённая. Стебель голый, нижняя сторона листа опушена только по жилкам. Растения вступают в генеративный период развития через 11 недель после прорастания семян. Средняя высота

Таблица 2. Критерий Стьюдента количественных признаков, обобщённых в таблице 1 (≥ 2.0), по которому сравниваемые пары достоверно различаются

Количественные признаки	Сравниваемые пары														
	1/2	1/3	1/4	1/5	1/6	2/3	2/4	2/5	2/6	3/4	3/5	3/6	4/5	4/6	5/6
Семянки	Длина семянки	5.0	6.4	5.0	6.4	3.6		10.0			11.4	2.9	10.0		8.6
	Ширина семянки		2.1		2.0							2.1			2.0
	Длина боковой ости					3.0			4.0	3.0		5.0	10.0	10.0	20.0
	Длина волоска	Дуплексные волоски													
Всходы	Длина семядоли	5.2	5.3	4.7	4.5	4.0		2.1	3.1		2.4	3.3		2.1	
	Ширина семядоли			2.3	2.1	2.1	2.7	5.0	3.6						
Ювенильные растения	Высота особи		4.5		2.2	3.6		3.2	5.6		4.2	3.3	2.1	2.5	3
	Длина листа														
	Ширина листа	2.0													
	Угол ниж.			3.0							2.1			3.3	
	Угол верх.	6.5	7.6	4.7	5.5	2.1		2.8			2.5			2.2	2.1
	Высота особи	14.3	8.2	12.8	15.2	11.2	9.5	4.5		4.3	7.3	11.5	5.0	5.5	
Генеративные растения	Длина листа	9.3	2.6	5.3	9.0	5.8	3.1	7.7	2.4						2.0
	Ширина листа	17.0	8.6	7.9	15.0	9.3	5.0	6.0	10.0	4.0	3.0		3.0		2.0
	Угол ниж.														
	Угол верх.			6.4			2.1	2.1			7.5				5.7
	Число корзинок	3.9	2.1	3.4	3.3	2.5	6.2	3.5		4.5					
	Длина верхушечной корзинки	9.5	4.1	5.8	7.9	5.9		2.4	2.1						
Дл. листочков 1-го круга внутр. обёртки	Ширина верх. корзинки		5.0	3.1			5.0	3.1				4.5	2.1		
	Дл. листочков 1-го круга внутр. обёртки						2.4	2.1							
	Дл. листочков 2-го круга внутр. обёртки	3.4	6.8	4.5	6.1	4.4	8.4	2.8	4.9					3.6	2.0
	Длина листочков наружной обёртки	8.3	6.4	5.2	4.1	5.4		2.3		2.2					
	Ширина листочков наружной обёртки	5.5	4.1	4.2	2.9			2.4		4.0			2.6		2.5

в конце вегетации наибольшая, число корзинок наибольшее. Корзинки узкояйцевидные, листочки внешнего круга обёртки почти втрое превышают корзинку.

К этой же группе относится образец 1а, посеянный семенами, взятыми из одной корзинки. Потомство состояло всего из 10 особей, имеющих значительно большую площадь питания, чем растения остальных образцов. В связи с этим растения в фазе созревания семян (10.09.2011) достигли высоты от 1.1 до 1.2 (1.1 ± 0.0) м, имели от 21 до 25 боковых побегов, на главном побеге было 11–12 (11.8 ± 0.3) междоузлий. Суммарная длина всех побегов составляла для одной особи от 10 до 15 (12.7 ± 1.2) м. На одной особи было от 349 до 898 корзинок, максимальное число корзинок на один побег – 67. В статистический анализ параметры этих растений не включали.

Образец 2. Семянки только двухостные, голые, с бородавочками. Семядоли ярко-зелёные узколанцетные ($l/d=2$), с выемкой на верхушке. Листья 3–5-рассечённые, верхняя доля значительно шире боковых, верхушка листа острая. Нижняя сторона листовой пластинки покрыта редкими короткими шипиками. Растения вступают в генеративный период развития через 5 недель после прорастания семян. Средняя высота в конце вегетации наименьшая, число корзинок наименьшее. Корзинки яйцевидные, листочки внешнего круга обёртки вдвое превышают корзинку.

Образец 3. Семянки без бородавочек, практически голые. 56% семян имели 3 ости. Семядоли ярко-зелёные, ланцетные, без выемки на верхушке. Листья 3–5-рассечённые, верхняя доля значительно шире боковых, верхушка листа острая. Стебель и нижняя сторона листа опушённые. Растения вступают в генеративный период развития через 8 недель после прорастания семян. Корзинки яйцевидные, листочки внешнего круга обёртки вдвое превышают корзинку.

Образец 4. Семянки практически голые, без бородавочек. Остей 2, реже 3. Семядоли ярко-зелёные, ланцетные, без выемки на верхушке. Листья 3–5-рассечённые. Стебель и нижняя сторона листа опушённые, верхушка листа закруглённая (угол= 95°). Растения вступают в генеративный период развития через 8 недель после прорастания семян. Корзинки яйцевидные, листочки внешнего круга обёртки превышают корзинку в 2.6 раза.

Образец 5. Семянки слабо опушённые многоклеточными волосками, с бородавочками. У родительского растения семянки только двухостные, у дочерних растений отмечено 20% семян с 3 остями. Семядоли ярко-зелёные, ланцетные ($l/d=2.6$), без выемки на верхушке. Листья 3–5-рассечённые. Стебель и нижняя сторона листа опушённые, верхушка листа острая. Растения вступают в генеративный период развития через 8 недель после прорастания семян. Корзинки узкояйцевидные (отношение длины к ширине 0.8). У этого образца отмечены наиболее длинные листочки второго внутреннего круга обёртки. Листочки внешнего круга обёртки превышают корзинку в 2.6 раза.

Образец 6. Семянки слабо опушённые многоклеточными волосками, без бородавочек. У родительского растения отмечено 4% семян с 3 остями, правда, третья ость едва заметна; у дочерних растений семянки только двухостные. Семянки этого образца обладают самыми короткими боковыми остями (2.3 ± 0.1 мм). Семядоли ярко-зелёные, ланцетные, без выемки на верхушке. Листья 3–5-рассечённые, верхняя доля в 2 раза крупнее боковых. Стебель и нижняя сторона листа голые, верхушка листа острая. Растения вступают в генеративный период развития через 8 недель после прорастания семян. Корзинки яйцевидные, листочки внешнего круга обёртки превышают корзинку в 2.6 раза.

Особо следует отметить, что дочерние особи, выросшие из семян растений, определённых В.Г. Папченковым как

× *B. garumnea*, обладали несколько иным обликом, чем материнские растения: они имели не распластанные, а прямостоячие побеги, и цельные листья у них отсутствовали. Так что, по-видимому, данные признаки являются модификационными и определяются либо периодическим затоплением в первые недели жизни, либо загрязнённой сточными водами речкой, впадающей в этом месте в Волгу, либо представляют собой осеннюю расу. Для проверки гипотезы об осенней расе в середине августа 2012 г. были высеяны семена родительских растений, но, к сожалению, всходов они не дали.

Отметим также, что эти дочерние особи имели семянки только с многоклеточными волосками, как и у *B. tripartita*; дуплексные волоски, характерные для второго предполагаемого родителя, не найдены. Между тем, у натурализующейся в настоящее время *B. connata*, рассматриваемой рядом авторов как гибрид, на сеянках имеются оба типа волосков – и много-

клеточные, и дуплексные [Рябченко и др., 2013].

Характеристика верхушки листовой пластинки по углу, образованному краями листовой пластинки, позволила нам перевести этот признак из разряда субъективных в объективные. Этот показатель у одной и той же особи изменяется в зависимости от положения листа на побеге. Наиболее существенные различия между образцами отмечены в ювенильной фазе развития.

Угол, образованный жилками нижних боковых долей листа, также варьирует в пределах одной особи: чем выше на побеге расположен лист, тем больше этот угол. Наиболее «разлапистые» листья у растений в ювенильной фазе развития отмечены для образца 4, у которых этот угол тупой (100°).

Мы провели кластерный анализ данных по исследованным образцам, учитывая признаки, перечисленные в таблицах 1 и 3. Кластерный анализ проводили в программе PAST 2.10 с использованием Евклидова расстояния.

Таблица 3. Качественные признаки образцов рода *Bidens*

Номер образца	1	2	3	4	5	6
Опушение семянков: 0 – нет, 1 – слабое, 2 – есть	2	0	0	0	1	1
Волоски: 0 – дуплексные, 1 – многоклеточные	0	1	1	1	1	1
Бородавочки на сеянках: 0 – нет, 1 – есть	1	1	0	0	1	0
Третья ость: 0 – нет, 1 – есть меньше, чем у 50%, 2 – есть больше, чем у 50%	0	0	2	1	0	1
Семядоли: 0 – линейные, 1 – узколанцетные, 2 – ланцетные	0	1	2	2	2	2
Семядоли: 0 – серо-зелёные, 1 – ярко-зелёные	0	1	1	1	1	1
Семядоли: 0 – с верхушкой без выемки, 1 – верхушка с выемкой	0	1	0	0	0	0
Листья: 0 – раздельные, 1 – рассечённые	0	1	1	1	1	1
Стебель: 0 – голый, 1 – опушённый	0	0	1	1	1	0
Нижняя сторона листа: 0 – голая, 1 – опушена по жилкам или есть шипики, 2 – опушённая	1	1	2	2	2	0
Вершина листа ювенильных растений: 0 – заострённая, 1 – острая, 2 – закруглённая	0	1	1	2	1	1
Угол, образованный главными жилками нижних боковых долей листа ювенильных растений: 0 – меньше 90°, 1 – больше 90°	0	0	0	1	0	0
Средняя высота растений в фазе цветения: 0 – 0.2 м; 1 – 0.3–0.5 м; 2 – 0.9 м	2	0	1	1	0	1
Среднее число корзинок/одно растение: 0 – 6; 1 – 13–30; 2 – 60	2	0	1	1	1	1
Корзинки: 0 – яйцевидные, 1 – узкояйцевидные	1	0	0	0	1	0
Листочки внешнего круга обёртки превышают корзинку: 0 – в 2.1 раза; 1 – в 2.6 раза; 2 – в 2.8 раза	2	0	0	1	1	1
Жизненный цикл: 0 – короткий (70 дней), 1 – средний (84 дня), 2 – длинный (112 дней)	2	0	1	1	1	1

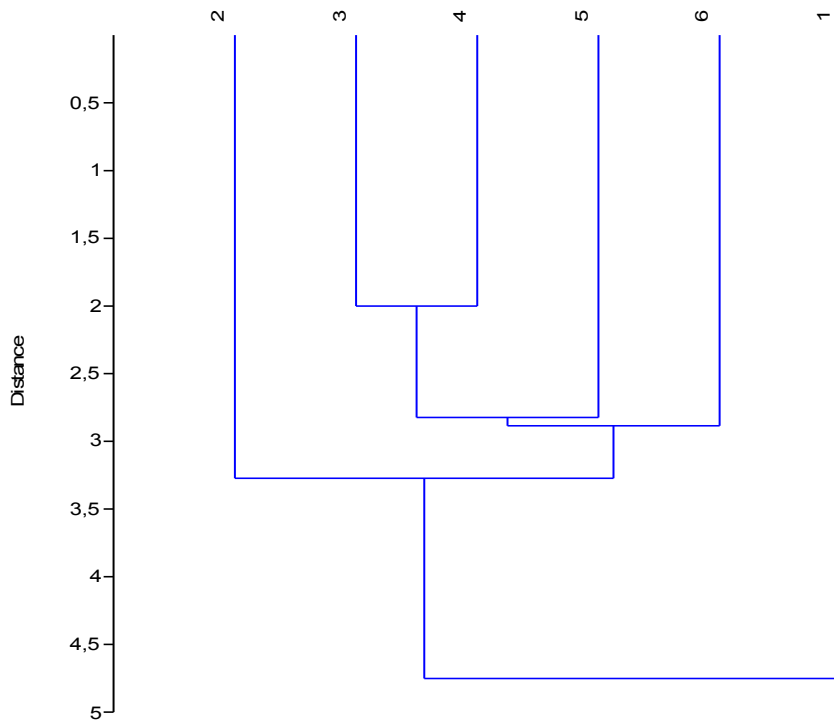


Рис. 8. Кластерный анализ морфологических признаков различных образцов *Bidens*.

По результатам проведённого анализа (рис. 8) четко выделяется образец 1, не только отличающийся от остальных групп по большинству морфологических признаков, но и обладающий наиболее длинным жизненным циклом.

Хорошо выделился и образец 2: он имеет узколанцетные семядоли с выемкой на вершине, наиболее высокий темп роста в сочетании с самым коротким периодом роста, опережает остальные образцы по ритму фенологического развития, формирует наименьшее число корзинок.

Материнские особи образцов 3–6 В.Г. Папченков относил к одному виду – *B. × garumnea*, однако между потомством четырёх материнских растений имеются довольно значительные расхождения по ряду признаков, причём все дочерние растения сильно отличаются от материнских. Наиболее близки друг к другу образцы 3 и 4, но и они имеют различия по количественным показателям. Образец 6 отделился от образцов 3–5 в связи с отсутствием

опущения побегов и нижней стороны листовой пластинки.

Образцы 1 и 1a однозначно определяются как *B. frondosa*. Никаких признаков *B. tripartita* и доказательств гибридного происхождения образца 1 мы не обнаружили. Образец 2, как и описывал В.Г. Папченков, скорее всего, является гибридом *B. radiata × B. frondosa*, по крайней мере, семянки этого образца имеют явно выраженные бородавочки, как и *B. frondosa*. Образцы 3–6 нельзя однозначно определить как *B. × garumnea*, поскольку каждый из четырёх образцов чётко отличается от остальных по морфологическим признакам, которые, к тому же, явно наследуются. Несомненно, в этом локалитете интенсивно идёт процесс видообразования. Однако мы склонны отнести его к результатам не гибридных, а мутационных процессов. Так как растения рода *Bidens* размножаются путём агамоспермии, признаки растений в потомстве закрепляются с образованием морфологических рас, таксономический

ранг которых требует дальнейшего изучения и обсуждения. В связи с этим нам кажется оправданным описать изученные нами образцы в качестве новых таксонов (микровидов или, по крайней мере, форм). Авторство таксонов, несомненно, должно принадлежать В.Г. Папченкову, который первый выделил их в природных ценозах. Для дальнейшего решения этой проблемы следует привлечь данные молекулярно-генетического анализа, что мы и планируем сделать в будущем.

Выводы

Не все характеристики, по которым диагностировали *Bidens* × *garumnae*, наследуются. К модификационным признакам относятся, в частности, «распластанная» форма роста и цельные листья.

Потомство F₁ одного материнского растения единообразно и имеет свой специфический набор морфобиологических характеристик.

В изученном локалитете, по всей вероятности, произрастает лишь один гибрид – *B. radiata* × *B. frondosa*.

Поскольку доказательств гибридного происхождения других образцов не найдено, растения, относимые ранее к гибриду *Bidens* × *garumnae*, следует, по-видимому, рассматривать как комплекс микровидов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность В.Г. Папченкову, без помощи которого это исследование просто не было бы проведено.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 12-04-00965.

Литература

Васильева Н.В., Папченков В.Г. Распространение в бассейне Волги и биологические особенности *Bidens frondosa* L. // В сб.: Естественные и инвазийные процессы формирования водных и наземных экосистем. Тез. докл. международ. науч. конф. Ростов-на-Дону, 2007. С. 64–65.

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

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

Мосякін С.Л. Рід *Bidens* у флорі УРСР // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. №6. С. 63–64.

Петушкова Т.П., Дементьева С.М., Нотов А.А. Флора некоторых озёр Удомельского района Тверской области // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2009. Вып. 14. С. 167–173.

Соловьёва В.В. Адвентивная флора естественных и искусственных водоёмов Самарской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11. № 1(4). С. 611–616.

Рябченко А.С., Виноградова Ю.К., Коломейцева Г.Л., Галкина М.А. Применение методов сканирующей электронной микроскопии в исследованиях морфологии плодов и семян // Бюл. Гл. ботан. сада. 2013. Вып. 199. № 1. С. 73–80.

Bleeker W. Hybridization and *Rorippa austriaca* invasion in Germany // Mol. Ecol. 2003. Vol. 12. Is. 7. P. 1831–1841.

Crowe D.R., Parker W.H. Hybridization and agamospermy of *Bidens* in northwestern Ontario // Taxon. 1981. Vol. 30. № 4. P. 749–760.

Debray M. *Bidens frondosa* L. et *Paspalum longipilum* Nash dans la vallée de la Loire // Bull. Soc. Bot. Fr. 1942. Vol. 89. P. 43–44.

Debray M., Thonet V. Observations nouvelles sur le genre *Bidens* dans la région parisienne // Cahiers des Naturalistes: bulletin des Naturalistes parisiens 1958. T. 14. P. 105–109.

Filoché S., Rambaud M., Auvert S., Beylot A., Hendoux F. Catalogue de la flore Vasculaire d'Ile-de-France (rareté,

protections, menaces et statuts). Version complète 1a / avril 2011. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, 2011. 172 p.

Guénégon M.C., Levasseur J.E. La nouvelle espèce amphiploïde *Spartina anglica* C.E. Hubbard: son origine, argumentation et implications // Biogeographica. 1993. Vol. 69. P. 125–133.

Hegi G. *Bidens* Linnaeus // Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Berlin; Hamburg: «Paul Parey», 1964–1979. Bd. VI. T. 3. S. 219–237.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S.,

Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph. E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. № 2. P. 101–149.

Muséum national d'Histoire naturelle [Ed]. 2003–2013. National inventory of natural heritage, website // (<http://inpn.mnhn.fr>) March 5, 2013.

Pyšek P., Danihelka J., Sádlo J., Chrtek J. Jr., Chytrý M., Jarošík V., Kaplan Z., Krahulec F., Moravcová L., Pergl J., Štajerová K., Tichý L. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns // Preslia. 2012. Vol. 84. P. 155–255.

THE VARIABILITY OF *BIDENS* L. TAXA AND THE PROBLEM OF HYBRIDIZATION

© 2013 Vinogradova Yu.K.¹, Galkina M.A.¹, Mayorov S.R.²

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

² Moscow State University
GSP-1, Moscow, 119899 Russia. e-mail: saxifraga@mail.ru

The complex of microspecies of the genus *Bidens* referred earlier to the *B.* × *garumnae* is characterized. Generation F₁ doesn't inherit the "split" form of growth and integral leaves of P- plants, but each specimen is uniform and has a set of morphological and biological characteristics. In the studied locality only one hybrid grows, *B. radiata* × *B. frondosa*. Proofs of a hybrid origin of other microspecies were not found. It is offered to carry out the molecular and genetic analysis of specimens referred earlier to *Bidens* × *garumnae*, and to describe them further as self-sustained microspecies or intraspecific taxa.

Key words: *Bidens*, microspecies, variability, hybridization.

***OENOTHERA BIENNIS* L. (ONAGRACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ МОРДОВИЯ (РОССИЯ)**

© 2013 Гладунова Н.В.², Варгот Е.В.^{1,2,3}, Хапугин А.А.^{1,2}

¹ Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича, Республика Мордовия, Темниковский район, пос. Пушта 431230;

² Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва, Саранск 430005;

³ Национальный парк «Смольный»,

Республика Мордовия, Ичалковский район, пос. Смольный, 431660.

e-mail: gladunova.nadya@yandex.ru, vargot@yandex.ru, hapugin88@yandex.ru.

Поступила в редакцию 13.8.2013

Внедрение агрессивных чужеземных растений в естественные сообщества часто сопровождается угнетением и вытеснением видов местной флоры. Изучение биологии и экологии инвазионных видов необходимо для принятия мер по борьбе с ними. *Oenothera biennis* L. – европейский инвазионный вид, включённый в Чёрную книгу Средней России. В Республике Мордовия встречается в 12 административных районах из 23. На исследуемой территории *Oenothera biennis* придерживается почв лёгкого механического состава – песчаных, супесчаных, щебнистых, приурочен к аллювиям пойм рек. Установлено, что семена *Oenothera biennis* обладают промежуточным покоем. Лучшую всхожесть они показывают на песчаных субстратах, худшую – на суглинистых. Повышение температуры воздуха сокращает этот период до 4–5 суток. Масса семян в условиях Республики Мордовия меньше таковой в условиях естественного ареала.

Ключевые слова: *Oenothera*, Onagraceae, Чёрная книга, всхожесть семян, энергия прорастания, масса семян, плодообразование, инвазия.

Введение

Инвазия чужеземных видов становится глобальной проблемой, которая признана в настоящее время во многих странах. Растения-вселенцы в глобальном масштабе представляют опасность для биоразнообразия, устойчивости естественных экосистем, здоровья людей [Биологические инвазии..., 2004]. В настоящее время появляются работы, отмечающие ускорение инвазионных процессов [Борисова, 2010; Акатов, Акатова, 2012], что связывается с постоянным ростом числа нарушенных местообитаний, заносом по многочисленным транспортным путям новых диаспор чужеземных растений, адаптацией их к новым (в том числе естественным) типам местообитаний, что закономерно сопровождается расширением их вторичных ареалов [Ткачева и др., 2011; Виноградова и др., 2009].

Особое беспокойство вызывают инвазии чужеродных растений на особо охраняемые природные территории (ООПТ), чему в последние годы посвящается всё большее число работ во всём мире [Allen et al., 2009; Стародубцева, 2011; Хапугин и др., 2013].

В этой связи встаёт проблема определения степени инвазивности (способности внедряться в естественные ценозы) видов и инвазительности (способности включать в себя то или иное число чужеродных видов) тех или иных растительных сообществ [Виноградова, 2008; Акатов, Акатова, 2012]. Л.В. Хорун предлагает рассматривать по отношению к адвентивным видам растений не столько понятие их инвазионной опасности, сколько степень её отсроченности – промежуток времени, в течение которого вид потенциально способен внедриться во флору и дос-

тичь в ней высокой степени натурализации [Хорун, 2011].

В любом случае, для определения условий, способствующих инвазии и натурализации чужеземных видов, выявления степени их натурализации, инвазийности или степени её отсроченности необходимы исследования биологии и экологии видов: их ценотической приуроченности, особенностей репродуктивной биологии, отношения к экологическим факторам среды и т. д. При этом наибольший приоритет должны иметь исследования видов растений, включённых в Чёрную книгу Средней России [Виноградова и др., 2009], являющихся наиболее агрессивными вселенцами.

В их число входит ослинник двулетний (*Oenothera biennis* L., Onagraceae) – представитель рода *Oenothera*, являющегося в Европе одним из наиболее распространённых родов североамериканского происхождения. Это двулетнее растение высотой, как правило, до 1.5 м, обычно с простым неветвящимся стеблем, покрытым простыми и железистыми волосками. Прикорневые листья длинночерешковые, длиной 10–20 см, шириной 2–6 см; стеблевые – очередные, на коротких черешках 5–7 см длиной и около 2 см шириной; верхние листья – почти сидячие. Соцветие – длинная кисть с крупными жёлтыми цветками. Плод – 4-гнездная коробочка длиной 2–4 см. Семена многочисленные, мелкие, длиной около 1.5 мм. Европейский вид, возникший в результате гибридогенных процессов.

В Республике Мордовия вид известен из 12 административных районов. Произрастает по сухим разбитым пескам, вырубкам, обочинам песчаных дорог, борovým полянам [Сосудистые растения..., 2010]. Встречается единичными особями или, чаще, группами с достаточно высокой плотностью – до 72 особей на 1 м², где доля растений второго года достигает 89.8% особей [Гладунова и др., 2012].

В настоящей работе нами проводится исследование экологической приуро-

ченности, популяционных и морфологических характеристик, репродукционной биологии *Oenothera biennis*, а также отношения её на начальных стадиях онтогенеза к эдафическим условиям, световому режиму в условиях Республики Мордовия; анализируется совокупность всех мест находок *Oenothera biennis* с целью прогнозирования дальнейшего распространения растения в Мордовии.

Материал и методы исследования

Распространение *Oenothera biennis* в Республике Мордовия оценивалось на основе анализа материала Гербариев Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарёва (GMU) и Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича (HMNR) и современных литературных источников по флоре региона [Сосудистые растения..., 2010; Хапугин и др., 2013].

Для изучения *Oenothera biennis* в Республике Мордовия была выбрана популяция в окрестностях биостанции Мордовского госуниверситета в долине р. Сура, в среднем её течении (Большеберезниковский район, 54.173475° с. ш., 46.167091° в. д.).

Для популяционных исследований было заложено 5 учётных площадей размером 1×1 м на стационарной площади размером 50 м². Изучены морфометрические показатели вида, определена плотность ценопопуляции, выявлен уровень плодообразования, состав флоры, сопутствующей инвазионному виду.

Материалом для исследования репродуктивной биологии послужили семена *Oenothera biennis*, собранные на учётных площадях. После сбора семена хранили 6 месяцев в холодильной камере при 3–4 °С (холодная стратификация). Затем высевали семена в растительные в 6 сериях опыта по 100 семян в девяти вариантах, представленных на рисунке 1.

Проросшими семенами считали те, у которых корешок имел длину не менее длины семени, а росток не менее



Рис. 1. Схема эксперимента.

половины длины семени [Николаева и др., 1985]. Каждую серию опыта проводили до полного прекращения прорастания семян в растильнях.

Фиксировались период от момента закладки семян на проращивание до начала их прорастания, продолжительность прорастания, устанавливались сроки учёта энергии, энергия прорастания и всхожесть семян.

Проведено сравнение некоторых показателей (высота растения, вес семян, количество плодов) популяции *Oenothera biennis* в Большеберезниковском районе Республики Мордовия (вторичный ареал) и, по данным литературы [Kromer, Gross, 1987], популяции в штате Огайо («Neotoma-Clear Creek Valley, Hocking County») со схожими эдафическими условиями [Soil Regions..., 2013]; для этого была взвешена 51 навеска из 100 случайным образом выбранных семян ослинника двухлетнего с точностью до 0.1 мг.

Результаты обрабатывали статистически по общепринятым биометрическим формулам с использованием пакетов прикладных программ *Microsoft Excel*.

Результаты и обсуждение

Экология и распространение вида в Республике Мордовия. В настоящее время *Oenothera biennis* известна в республике Мордовия из 12 административных районов: Ардатовского, Большеберезниковского, Дубенского, Zubovo-Полянского, Ичалковского, Ковылкинского, Кочкуровского, Рузаевского, Старошайговского, Темниковского, Теньгушевского, окрестностей г. Саранск [Сосудистые растения..., 2010]. При сопоставлении всех известных на настоящий момент мест находок с картой механического состава почв Республики Мордовия становится видно, что они связаны с песчаными, супесчаными, щебнистыми почвами и с аллювием пойм рек. Менее всего интенсивность распространения вида наблюдается на почвах глинистого и суглинистого механического состава (рис. 2).

Кроме того, в пределах крупных населённых пунктов под влиянием человеческой деятельности механический состав почв может значительно изменяться, почвы подвергаются эрозиям (водной, ветровой и т. д.). В результате верхние слои почв становятся доступ-



Рис. 2. Местонахождения *Oenothera biennis* (отмечены чёрными кружками) на карте механического состава почв Республики Мордовия (из: [Географический атлас..., 2012]): 1 – песчаный и супесчаный, 2 – щебнистый, 3 – суглинистый, 4 – аллювий пойм рек.

ными для вселения чужеземных видов растений, в том числе и *Oenothera biennis*. Поэтому, если на песчаных почвах распространению и инвазии вида способствуют его особенности биологии (как показано в результате эксперимента по проращиванию семян на субстрате различного механического состава), то в условиях антропогенных ландшафтов этому содействует пониженный уровень конкуренции со стороны местных видов.

Поэтому в дальнейшем можно ожидать находок *Oenothera biennis* в Республике Мордовия, в первую очередь, в районе распространения песчаных, супесчаных, щебнистых почв и аллювия пойм рек (рис. 3) – в Большеигнатовском, Атюрьевском, Ельниковском, Инсарском, Краснослободском, Чамзинском районах, а также новых местонахождений в административных районах, где *Oenothera biennis* уже отмечен ранее. Естественно, не исключены находки вида в других административных районах, но предполагаемая инвазионная активность его здесь, на наш взгляд, будет ниже.

Сравнительная характеристика некоторых морфометрических показате-

лей Oenothera biennis из естественного и вторичного ареалов. К таковым нами были отнесены высота особей ослинника двулетнего, количество плодов на каждом генеративном побеге и масса семян.

Высота особей *Oenothera biennis*, согласно результатам наших исследований в окрестностях биологической станции Мордовского университета в Большеберезниковском районе Республики Мордовия, в среднем составила 78.8 см с колебаниями значений этого показателя в пределах 45–138 см [Гладунова и др., 2012]. Согласно литературным данным о параметрах особей *Oenothera biennis* в пределах естественного ареала [Kromer, Gross, 1987], высота растений колеблется от 66 до 142 см. В той же работе авторами показана зависимость высоты особей от плотности популяций. Но даже при плотности 16 особей ослинника двулетнего на 506.4506 см² (в переводе: ~316 особей на 1 м²) высота их не была ниже 86.7 см. Меньшая высота растений ослинника двулетнего в Большеберезниковском районе Республики Мордовия, на наш взгляд, не может объясняться только значением плотности ценопопуляции,

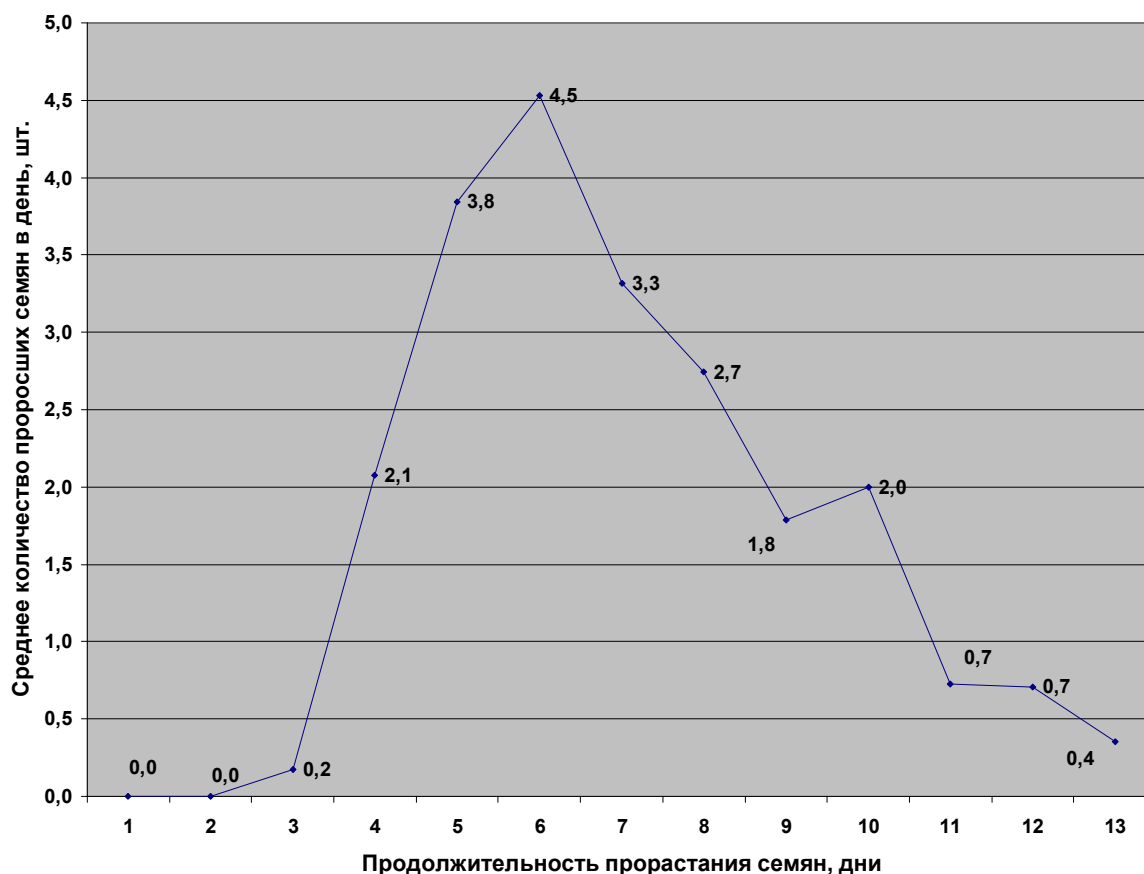


Рис. 3. Продолжительность прорастания семян *Oenothera biennis* L.

так как она значительно меньше (в среднем, 38.2 особи/м²) рассматриваемой М. Kromer и К.Л. Gross [1987]. Вероятно, здесь действует комплекс факторов, в том числе плотность популяции вида.

Плодообразование *Oenothera biennis*, согласно результатам наших исследований в Большеберезниковском районе Республики Мордовия [Гладунова и др., 2012], колеблется от 1 до 29 (в среднем 5.6) коробочек на генеративный побег. Этот показатель значительно ниже таковых, представляемых в российских источниках литературы [Виноградова и др., 2009] (84±16 на один генеративный побег), но он меньше уступает приводимым М. Kromer и К.Л. Gross [1987] для популяций в пределах естественного ареала (приводятся значения 12, 16, 26, 43, 47 коробочек на 1 побег). Возможно, это связано с менее благоприятными условиями для *Oenothera biennis* в исследованном нами административном районе Республики Мордовия.

Масса семян ослинника двулетнего. Определялась средняя масса 100 семян, ошибка среднего арифметического и максимальное и минимальное значения (табл. 1).

Как видно из таблицы 1, средняя масса семян из Большеберезниковского района Республики Мордовия (вторичный ареал) вдвое ниже таковой, представленной в работе по штату Огайо [Kromer, Gross, 1987] (естественный ареал). Возможно, это связано с адаптацией растений к местным условиям окружающей среды путём образования большего числа семян меньшей массы. Необходимо также отметить, что амплитуда значений массы 100 семян в условиях Республики Мордовия ($\Delta=11.2$ мг) значительно меньше таковой в пределах естественного ареала ($\Delta=92.1$ мг).

Прорастание семян. Оно фиксировалось визуально, путём отбора из растений проросших семян. Прорастание в зависимости от условий продолжалось

Таблица 1. Соотношение показателей массы 100 семян *Oenothera biennis* L. из Республики Мордовия и штата Огайо [Kromer, Gross, 1987] (N=51)

Показатель	Масса семян (Республика Мордовия), мг	Масса семян по: [Kromer, Gross, 1987], мг
M	25.4	49.9
m	0.35	11.47
max	30.1	104.3
min	18.9	12.2

Примечание. M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического, min – минимальное значение признака, max – максимальное значение признака

Таблица 2. Прорастание семян *Oenothera biennis* при разных условиях

Субстрат	Варианты проращивания	Период до начала прорастания, дни	Срок учёта энергии прорастания, дни	Продолжительность прорастания, дни	Энергия прорастания (средняя), %	Всхожесть (средняя), %
Вода (контроль)	1.1	2	5	8	19.7	27.3
	1.2	2	6	10	13.0	18.3
	1.3	3	9	13	21.8	31.8
среднее		2	6	10	18.2	25.8
Песок	2.1	2	7	10	10.5	13.3
	2.2	3	7	11	19.7	27.5
	2.3	2	7	13	28.7	50.0
среднее		2	7	11	19.6	30.3
Почва	3.1	2	7	11	4.8	7.2
	3.2	3	7	11	10.7	17.3
	3.3	3	8	13	10.8	18.3
среднее		3	7	12	8.8	14.3

от 10 до 13 дней (в среднем 11), как видно из таблицы 2.

Минимальный период до начала прорастания семян (вне зависимости от варианта опыта) составил 2–3 дня, что показано в таблице 2. Однако необходимо отметить, что в разных сериях опыта период до начала прорастания семян был больше или семена не проросли совсем. А именно: в 7 сериях опыта период до начала прорастания составил 2 дня, в 23 сериях – 3 дня, в 14 сериях – 4 дня, в 6 сериях – 5 дней, в 4 сериях опыта ни одно семя не проросло.

Срок учёта энергии прорастания определяли опытным путём, сравнивая значения «дружности» прорастания семян ослинника двулетнего. То есть, регистрировался такой показатель, как максимальное количество проросших семян за один день учёта. В разных вариантах проращивания этот показатель

колебался от 5 до 9 дней (см. табл. 2), но в среднем составил 7 дней. Наибольшая изменчивость этого показателя отмечена в вариантах с контролем (вода), тогда как в вариантах на песке или почве срок учёта энергии прорастания семян для *Oenothera biennis*, на наш взгляд, составляет почти строго 7 дней. Энергия прорастания семян в каждой серии опыта определялась как отношение максимального количества проросших семян за один день учёта к общему числу семян в серии.

Наибольшей всхожестью характеризовались семена ослинника двулетнего, которые проращивались на песчаном субстрате, что, вероятно, может служить доказательством предпочтения этим растением песчаных и щебнистых субстратов на территории Республики Мордовия, так же, как в пределах естественного ареала. В таблице 2

Таблица 3. Всхожесть семян *Oenothera biennis* в каждой серии опыта

Субстрат	Варианты проращивания	№1	№2	№3	№4	№5	№6
Вода (контроль)	1.1	29	29	24	–	2	3
	1.2	18	19	18	–	–	–
	1.3	45	43	45	22	18	18
Песок	2.1	6	16	15	13	12	18
	2.2	9	17	28	36	28	47
	2.3	33	70	53	45	41	58
Почва	3.1	2	5	6	6	10	14
	3.2	8	15	18	19	22	22
	3.3	3	10	13	20	27	37

представлены данные, усреднённые по нескольким сериям опыта в пределах каждого варианта проращивания.

В таблице 3 приводятся сведения об общем числе семян, проросших за время проращивания в каждой повторности. Из неё видно, что максимальное число семян *Oenothera biennis* за время проращивания возшло в условиях 10-часового светового дня при наименьшей (26–27 °С) температуре из используемых нами в эксперименте.

Такое значительное число проросших семян ослинника двулетнего не согласуется с данными о том, что они обладают *неглубоким физиологическим покоем (В₁)*, имея низкую всхожесть даже спустя 9–12 месяцев сухого хранения [Николаева и др., 1985]. На наш взгляд, для семян ослинника двулетнего скорее характерен *промежуточный период покоя (В₂)*, при котором семенам для прорастания необходима довольно длительная (1–3 месяца) холодная стратификация. Зародыши, извлечённые из таких семян, обычно растут нормально, но иногда при некотором отклонении от благоприятных условий [Николаева и др., 1985] у них могут обнаружиться признаки торможения и ненормального роста, что, вероятно, характерно для семян *Oenothera biennis*. Полученные в настоящей работе данные о повышении всхожести семян при их проращивании при меньшем световом дне и более низкой температуре требуют дальнейших исследований в этом направлении

с целью установления более точных данных о биологии вида.

Изучение динамики прорастания семян *Oenothera biennis* показало, в первую очередь, что максимальное количество проросших семян в день наблюдается на 6-е сутки проращивания для большинства серий опыта (рис. 3), а прорастание семян начинается уже на 3-й день.

Отмечено, что в любом из вариантов проращивания семян *Oenothera biennis* с увеличением значений температуры максимальное число проросших семян в день наблюдается в более раннее время – на 4-е или 5-е сутки проращивания (см. рис. 4). Вероятно, это свидетельствует о том, что на начальных этапах прорастания семян *Oenothera biennis* наибольшее значение (наряду с характером субстрата) имеет температура воздуха и, вероятно, субстрата.

Заключение

Семена ослинника двулетнего характеризуются промежуточным периодом покоя (В₂); обладают большей всхожестью (30.3%) на песчаных субстратах, меньшей (14.3%) – на суглинистых. Опытным путём установлено, что начало прорастания семян вида начинается на 3-й день, на 6-е сутки наблюдается максимальное число проросших семян в день (при температуре свыше 30 °С – на 4–5-е сутки), срок учёта энергии прорастания приходится на 7-е сутки проращивания.

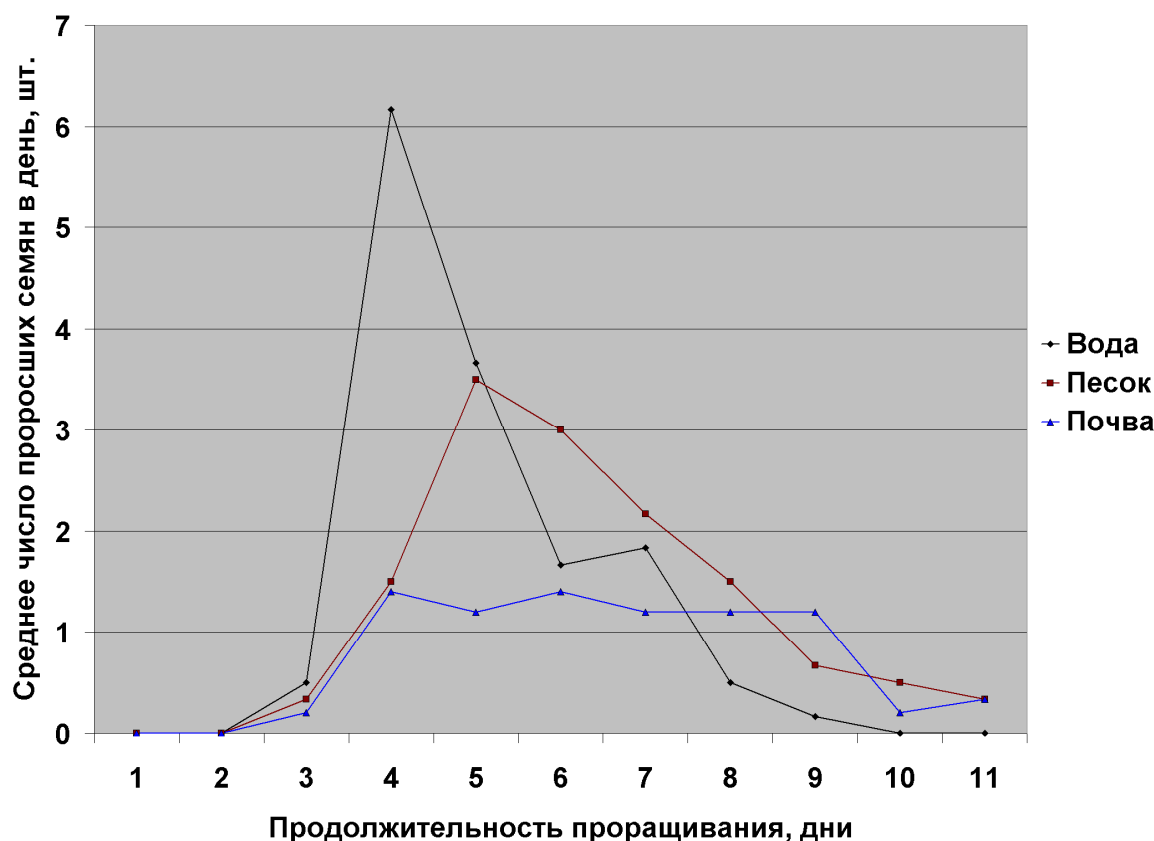


Рис. 4. Изменение среднего числа проросших семян / день в течение периода прорастания семян ослиника двулетнего в условиях повышенной температуры (29–35 °С).

Высота особей и показатель плодообразования в условиях Республики Мордовия ниже таковых в условиях естественного ареала *Oenothera biennis*. Масса 100 семян составила в среднем 25.4 мг, что вдвое меньше таковой в пределах естественного ареала [Kromer, Gross, 1987]. Вероятно, это связано с приспособлением растения к условиям среды в пределах вторичного ареала.

Oenothera biennis в Республике Мордовия приурочен к песчаным, супесчаным, щебнистым почвам, к аллювиям пойм рек. Предполагается его дальнейшее распространение и нахождение, в первую очередь, в Большеигнатовском, Атюрьевском, Ельниковском, Инсарском, Краснослободском, Чамзинском районах Мордовии, новые находки в административных районах, где вид уже известен.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность в проведении полевых исследований А.А. Семчук, Г.Г. Чугунову

(все – Саранск, МГУ им. Н.П. Огарёва), за помощь в проведении лабораторных исследований – Д.И. Башмакову (Саранск, МГУ им. Н.П. Огарёва). Авторы выражают благодарность независимому рецензенту за полезные советы и замечания.

Литература

Акатов В.В., Акатова Т.В. Видовой пул, видовое богатство, эффект компенсации плотностью и инвазибельность растительных сообществ // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 2–19.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.

Борисова Е.А. Особенности распространения инвазионных видов растений по территории Верхневолжского региона // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 2–10.

Виноградова Ю.К. Инвазибельность естественных фитоценозов и конкурент-

- ные отношения между аборигенными и инвазионными видами // Сб.: Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы конференции. Пенза, 2008. С. 17–19.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС. 2009. 494 с.
- Географический атлас Республики Мордовия / Редкол.: А.А. Ямашкин, С.М. Вдовин, Н.П. Макаркин [и др.]. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2012. 204 с.
- Гладунова Н.В., Хапугин А.А., Варгот Е.В. О ценопопуляции *Oenothera biennis* L. в окрестностях биостанции МГУ им. Н.П. Огарёва // Сборник научных трудов SWorld. Материалы международной научно-практической конференции «Научные исследования и их практическое применение. Современное состояние и пути развития. 2012». Одесса: КУПРИЕНКО, 2012. Выпуск 3. Т. 31. ЦИТ 312–370. С. 15–17.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): монография / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Стародубцева Е.А. Чужеродные виды растений на особо охраняемых территориях (на примере Воронежского биосферного заповедника) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 36–40.
- Ткачева Е.В., Виноградова Ю.К., Павлова И.В. Изменчивость морфометрических признаков *Galega orientalis* Lam. в некоторых популяциях естественного и вторичного ареала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. 186–193.
- Хапугин А.А., Варгот Е.В., Чугунов Г.Г., Дементьева А.Е. Дополнения и замечания к адвентивной флоре Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 2. С. 60–71.
- Хорун Л.В. О возможностях определения степени отсроченности инвазионной опасности заносных видов растений // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 89–104.
- Allen J.A., Brown C.S., Stohlgren T.J. Non-native plant invasions of United States National Parks // Biol. Invasions. 2009. Vol. 11. P. 2195–2207.
- Kromer M., Gross K.L. Seed mass, genotype, and density effects on growth and yield of *Oenothera biennis* L. // Oecologia (Berlin). 1987. Vol. 73. P. 207–212.
- Soils regions of Ohio (Брошюра) // (http://www.dnr.state.oh.us/portals/12/soils/pdf/Soil_Regions_of_Ohio_brochure.pdf)
Проверено 26.04.2013.

***OENOTHERA BIENNIS* L. (ONAGRACEAE) IN THE REPUBLIC OF MORDOVIA (RUSSIA)**

© 2013 Gladunova N.V.², Vargot E.V.^{1,2,3}, Khapugin A.A.^{1,2}

¹ Mordovian State Nature Reserve, 431230, Russia, Republic of Mordovia, Temnikov district, Pushta;

² Mordovian State University, 430005, Russia, Republic of Mordovia, Saransk;

³ National park «Smolny», 431660, Russia, Republic of Mordovia, Ichalki district, Smolny.
e-mail: gladunova.nadya@yandex.ru, vargot@yandex.ru, hapugin88@yandex.ru.

Invasion of aggressive alien plant species in natural plant communities is often accompanied by oppression and disappearance of native plant species. Study of the biology and ecology of these species is required for taking actions against invasive species. *Oenothera biennis* L. is a European invasive species included in the Black Data Book of Central Russia, which known in the Republic of Mordovia in the 12 of 23 administrative districts. On the studied area *Oenothera biennis* is confined to soils of light texture, such as sandy, loamy, gravelly soils, and alluvium in floodplains. It is established that *Oenothera biennis* seeds have intermediate dormancy type. They show better germination on a sandy substrate and the worst – on a loamy one. Increasing temperatures reduce this period to 4–5 days. Under conditions of the Republic of Mordovia the seed mass is lesser than that in conditions of the native range.

Key words: *Oenothera*, Onagraceae, the Black Data Book, seed germination, germination energy, seed mass, fruit productivity, invasion.

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ НОВОГО ДЛЯ ЧЁРНОГО МОРЯ ВИДА АМФИПОДЫ *DEXAMINE THEA* (DEXAMINIDAE, AMPHIPODA) В ПРИБРЕЖЬЕ БУХТЫ ЛАСПИ (ЧЁРНОЕ МОРЕ, СЕВАСТОПОЛЬ)

© 2013 Гринцов В.А.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной Академии наук Украины, 99011, пр. Нахимова 2, Севастополь, Крым, Украина VGrintsov@gmail.com

Поступила в редакцию 9.02.2012

Представлены результаты исследования популяционной структуры холодолюбивого вселенца *Dexamine thea* Воеск, 1861. Приводятся данные размерного состава, соотношения самцов и самок, яйценоскость самок в период пребывания особей в прибрежье Крыма (Чёрное море) с февраля по май.

Ключевые слова: амфиподы, *Dexamine thea* Воеск, 1861, популяционная структура, вселение, Чёрное море.

Введение

В настоящее время актуальным является исследование видов-вселенцев в различных регионах Мирового океана, поскольку такие виды могут представлять опасность для местной биоты. Кроме того, виды-вселенцы могут повлиять на сложившиеся экосистемы в новом местообитании. Среди различных исследований подобных видов важное место занимает изучение динамики популяционных характеристик, поскольку она тесно связана со стратегией выживания. Особенно интересно исследование видов, заселивших среду с другими климатическими характеристиками, например видов из холодных вод, поселившихся в умеренной зоне. Именно таким типичным холодолюбивым видом является *Dexamine thea* Воеск, 1861 обычно населяющий воды северной части Атлантики и крайне редко регистрируемый в Средиземном море [Bellan-Santini, 1982]. В Чёрном море этот вид был впервые обнаружен в 2004 г. весной в районе бухты Ласпи [Grintsov, 2010]. В весенний период 2011 г. удалось проследить динамику

популяционных характеристик этого вида. Данная статья посвящена результатам исследования популяционной динамики *D. thea*.

Материал и методы

Особей *D. thea* отбирали из смыва обрастания бетонных конструкций бухты Ласпи (рис. 1).

Обрастание сдирали с поверхности бетонных конструкций скребком. Площадь соскоба около 1.5 м². Даты взятия проб обрастания: 22.02.2011; 18.03.2011; 20.04.2011; 16.05.2011. После отбора обрастание в лаборатории промывали и смыв фиксировали 75%-м алкоголем. Весь смыв просматривался с использованием МБС-9 при увеличении 2*8. Особей *D. thea* отбирали в отдельную склянку для дальнейшего анализа. Всего просмотрено 2500 особей данного вида. С каждой пробы отбирали по 50 особей для анализа размерного состава (кроме сбора с мелководной части в апреле, где было обнаружено всего 35 особей и с мелководной части в мае, где было зарегистрировано всего 10 особей). Там где возможно, провели



Рис. 1. Расположение полигона исследования на Крымском полуострове.



Рис. 2. Внешний вид самки *Dexamine thea* Voeck, 1861 из бухты Ласпи.

дополнительные промеры самок с яйцами и самцов. Всего было промерено 568 особей этого вида, из них промерено 383 экз. молоди и самок без яиц, 62 самки с яйцами и 123 взрослых самца. У всех яйценосных самок подсчитывали число яиц. По полученным материалам были сформированы матрицы первичных данных. При анализе использовали следующие статистические показатели: среднее арифметическое, стандартное отклонение, доверительный интервал, дисперсию. По полученным показателям анализировали динамику размерного состава всей выборки, размерного состава самок с яйцами, размерного состава самцов, соотношение самцов и самок с яйцами, соотношение взрослых и молоди.

Результаты и обсуждение

Холодолюбивый вид *D. thea* был впервые обнаружен в Чёрном море в прибрежье бухты Ласпи (Севастополь) в 2004 г. [Grintsov, 2010]. Этот вид характерен для северной части Атлантического океана от Великобритании до Гренландии. В Средиземном море данный вид встречается крайне редко в ночном планктоне [Bellan-Santini, 1982]. В бухте Ласпи особи данного вида встречаются с января по май в сообществе обрастания в диапазоне глубины 0–3 м и более. В другое время года *D. thea* уходит из прибрежной зоны, скорее всего, в более холодные глубинные воды. Именно такое поведение особей достоверно отмечено для другого холодолюбивого вида Чёрного моря *Gammarellus carinatus* [Грезе, 1985].

Таблица. Средняя длина особей *D. thea* (мм) в выбранные месяцы периода исследований (средняя \pm доверительный интервал)

Месяц	Кут внешнего мола	Глубоководная часть конструкций дельфинариума	Мелководная часть конструкций дельфинариума
Февраль	2.52 \pm 0.14	2.39 \pm 0.13	2.31 \pm 0.13
Март	2.88 \pm 0.12	3.03 \pm 0.14	2.82 \pm 0.12
Апрель	3.51 \pm 0.14	3.40 \pm 0.17	3.19 \pm 0.16
Май	2.19 \pm 0.16	2.10 \pm 0.19	?

Примечание: «?» – данных не имеется.

Кроме бухты Ласпи особи вида в последующие годы были обнаружены в районе мыса Плака и в районе Севастополя (открытое побережье вблизи бухты Омега). Таким образом, возможно сказать, что ареал вида в последние годы расширяется.

Динамика размерного состава популяции. Результаты анализа размерного состава популяции этого вида представлены в таблице.

Доверительные интервалы средней длины особей пересекаются между исследованными местообитаниями, что позволяет рассматривать местообитания как единый биотоп. Внутри отдельных месяцев все доверительные интервалы пересекаются. Исходя из этого для трёх выбранных мест, возможно рассмотреть в целом динамику изменения среднего размера в пределах февраль – май. Наибольший средний размер особей отмечается в апреле. Поскольку количество обнаруженных особей в апреле наибольшее в сочетании с наибольшим средним размером, возможно сказать, что это самый благоприятный месяц для вида в прибрежных водах. В феврале – марте и мае средний размер значительно ниже, при этом самый минимальный размер отмечается в мае. Поскольку в июне особей этого вида в побережье практически нет, в мае, вероятно, начинается миграция особей данного вида в более холодные глубинные воды. На этот процесс указывает резкое снижение числа обнаруженных особей в побережье в мае.

Динамика размерного состава самок с яйцами. Количество обнару-

женных самок с яйцами не позволило рассмотреть ситуацию по каждой зоне исследования отдельно. Однако, поскольку район исследований представляет для данного вида единый континуум, мы посчитали возможным рассмотреть динамику самок с яйцами в целом в марте и апреле. В феврале и мае малое число самок с яйцами не позволило оценить размерный состав. В марте средняя длина самок (в мм) с доверительным интервалом составляла 3.64 ± 0.14 при среднем числе яиц на самку 5.71 ± 1.73 . В апреле средняя длина самок с яйцами составила 3.98 ± 0.10 , что почти совпадает со средним и доверительным интервалом в марте. Среднее число яиц на 1 самку в апреле составило 4.35 ± 1.20 , что несколько ниже, чем в марте, хотя разница незначима. Таким образом, возможно сказать, что в пределах наиболее активного периода функционирования популяции средний размер яйценосных самок и число яиц на одну самку остаётся одним и тем же.

Динамика размерного состава самцов. Количество обнаруженных самцов не позволяет сравнить данные по отдельным станциям в исследованные месяцы. Рассмотрим их динамику по месяцам для всего полигона исследования. В феврале средняя длина самцов (в мм) составляла 3.24 ± 0.13 . В марте эта величина составила 3.08 ± 0.10 . В апреле средняя длина самцов равнялась 3.25 ± 0.04 . В мае этот показатель составил 2.88 ± 0.16 . Все полученные величины весьма близки, хотя в мае средняя длина значительно ниже, чем в апреле и феврале. Возможно отметить, что сред-

няя длина самцов является весьма стабильным и вероятно важным показателем, который слегка снижается только перед миграцией особей в более глубокие воды к началу лета.

Соотношение самцов и самок с яйцами. По полученным данным в феврале на 1 самку приходилось 6 самцов. В марте на 1 самку приходилось только 2 самца. В апреле на 1 самку с яйцами приходилось 2 самца, наконец, в мае на 1 самку приходилось 5 самцов. Данная динамика отражает процесс увеличения доли яйценосных самок в период наибольшей активности популяции в прибрежье. В начале и конце формирования популяции в прибрежье доля самок снижается. Однако за данным снижением стоят разные процессы. В начале формирования поселения в феврале популяция только наращивала свою численность в прибрежье, а в конце периода развивался процесс ухода особей от прибрежья в глубинные воды.

Соотношение молоди и взрослой части популяции. Данное соотношение особенно показательно для понимания состояния популяции. При преобладании молоди популяция находится в стадии возрастания будущего репродуктивного потенциала, при преобладании взрослой части поселения в популяции преобладает нынешний репродуктивный потенциал. Молодь в выборке определяли исходя из минимального размера взрослых особей. Размер молоди был ниже, чем минимальный размер взрослых особей. По полученным данным, популяция находится в двух дискретных состояниях с преобладанием молоди (февраль 80% от всего состава популяции и май – 74%), и преобладанием взрослой части (март 27% молоди и апрель – 12% молоди). Данные со-

стояния отражают стратегию выживания особей в прибрежной зоне. В феврале преобладание молоди обеспечивает активное развитие популяции в последующие март и апрель. В мае преобладание молоди, вероятно, становится важным потенциалом для будущей миграции в более глубокие воды в летне-осенний период.

Таким образом, возможно описать состояние популяции данного вида в период пребывания особей в прибрежье. В феврале молодь мигрирует из более глубоких вод в прибрежье. В течение марта – апреля популяция активно развивается, в результате чего в популяции присутствуют все размерные, возрастные и половые группы. Взрослые особи марта – апреля продуцируют молодь, которая в мае мигрирует в более глубокие воды из мелководья. Учитывая, что полноразмерная популяция, взрослые самцы и самки с яйцами встречаются уже в течение ряда лет, возможно сказать, что данный вид прижился в Чёрном море и активно принимает участие в функционировании сообществ прибрежной зоны.

Литература

- Гресе И.И. Бокоплавы // Высшие ракообразные. Фауна Украины. Киев: Наук. Думка, 1985. 26. Вып. 5. С. 1–172.
- Bellan-Santini D. Genus *Dexamine* Leach, 1814. The Amphipoda of the Mediterranean // Memoires de l'Institut oceanographique. Monaco, 1982. V. 13. Part 1. P. 220–225.
- Grintsov V.A. On finding *Dexamine thea* (Dexaminidae, Amphipoda) in the Ukrainian territorial waters (Crimea, Black Sea) // Vestnik zoologii. 2010. V. 44. № 3. С. 281–283.

**DYNAMICS OF POPULATION STRUCTURE
OF A NEW FOR THE BLACK SEA AMPHIPOD
DEXAMINE THEA (DEXAMINIDAE, AMPHIPODA)
FROM THE COASTAL WATER OF LASPI BAY
(THE BLACK SEA, SEVASTOPOL)**

© 2013 Grintsov V.A.

The A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern seas,
the National Academy of Sciences of Ukraine,
2 Nakhimov ave., Sevastopol, 99011, Ukraine VGrintsov@gmail.com

The results on population structure study of a new for the Black Sea amphipod *Dexamine thea* Boeck, 1861 are presented. The data of dimensional structure, a parity of males and females, eggs number of females during the stay of individuals in the coastal water of Crimea (the Black Sea) from February to May are cited.

Key words: Amphipoda, *Dexamine thea* Boeck, 1861, population structure, introduction, the Black Sea.

О БИОЛОГИИ КЛЁНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО В ЗЕЛЁНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ МОСКВЫ

© 2013 Костина М.В., Минькова Н.О., Ясинская О.И.

ФГБОУ ВПО Московский государственный гуманитарный университет
им. М.А. Шолохова, г. Москва, 109240; mkostina@list.ru

Поступила в редакцию 13.06.2013

Установлено, что *Acer negundo* L. имеет в Москве широкий диапазон жизненных форм, которые по классификации И.Г. Серебрякова относятся к типу «Дерево». Наклоны и изгибы ствола у *A. negundo* надо рассматривать как одну из особенностей его жизненной стратегии, позволяющих вынести крону в благоприятные условия. Высокая всхожесть семян под пологом деревьев и длительный период их прорастания способствуют формированию многоярусных зарослей, состоящих из тесно расположенных искривлённых и наклонённых в разной степени деревьев, представляющих опасность для людей и машин. Доля *A. negundo* клёна ясенелистного в Москве (на улицах и магистралях, в скверах и на бульварах, во дворах) от других деревьев, используемых в озеленении, в целом составляет 37%, а в некоторых дворах может достигать до 80%, при этом число мужских растений *A. negundo* (53%) немного превышает число женских (47%). Предложен научно обоснованный подход к использованию этой древесной породы в городских посадках.

Ключевые слова: *Acer negundo* L., жизненная форма, жизненная стратегия, половой состав, чужеродный вид.

Введение

В Российской Федерации планомерные фундаментальные и прикладные исследования инвазионных (чужеродных) видов начаты сравнительно недавно. В то же время проблема проникновения чужеродных организмов имеет исключительно важное социально-экономическое значение для России. Инвазия агрессивных чужеродных видов в настоящее время нередко приводит к снижению биологического разнообразия. Внедрение инвазионных видов в городское озеленение является одной из сторон этого процесса. Число чужеродных древесных видов значительно меньше, чем травянистых. Среди чужеродных древесных видов особенно агрессивно ведёт себя в Москве клён ясенелистный, или американский (*Acer negundo* L.).

Клён ясенелистный – листопадное дерево, обычно 12–15 м высотой и 30–60 см в диаметре. Листорасположение

супротивное, листья непарноперисто-сложные. На родине произрастает от Канады до Флориды и от Скалистых гор до Атлантического побережья, преимущественно в зоне прерий и широколиственных лесов, по берегам рек и озёр и в низинных местах. Кроме того, благодаря высокой толерантности к дефициту почвенной влаги и нехватке питательных веществ этот вид легко захватывает антропогенные местообитания, и его обычно называют деревом-сорняком. Дичание клёна ясенелистного в Средней России началось во второй половине XX в. [Виноградова и др., 2010].

В настоящее время клён ясенелистный буквально заполонил собой многие улицы, скверы и дворы в Москве, на глазах меняя внешний зелёный облик города и вытесняя местные виды. Однако численность этого вида в настоящее время в городе не регулируется; его подрост не уничтожают, а вырубать выросшие деревья не разрешается.

С другой стороны, полностью исключить этот вид из озеленения, по всей видимости, нельзя, поскольку он, имея высокую толерантность к дефициту почвенной влаги и нехватке питательных веществ в почве и выдерживая сильную загазованность воздуха, может произрастать в наиболее сложной экологической обстановке, давая при этом высокий прирост биомассы.

Цель исследования состояла в выявлении биологических особенностей клёна ясенелистного для разработки научно обоснованного подхода к регуляции его численности в городе.

Материал и методы исследования

Наблюдения проводились в течение 2011–2012 гг. Биоморфологический анализ жизненных форм выполнен на основе работ И.Г. Серебрякова [1962]. При этом основное внимание было уделено причинам, вызывающим смену главного побега дочерними, а также динамике их развития. Выявление половой структуры популяции клёна ясенелистного в Москве проводилось путём подсчёта мужских и женских растений в разных районах Москвы (в скверах, на улицах, во дворах и на пустырях). Всего было обследовано 7100 растений этого вида. Таким же образом проводилось и выявление процентного соотношения *Acer negundo* с другими деревьями, встречающимися в озеленении Москвы (было подсчитано 19 383 дерева). При выяснении особенностей жизненной стратегии клёна ясенелистного использовались следующие биометрические показатели: высота дерева, диаметр, угол наклона и длина плагиотропной части ствола.

Изучение особенностей семенного возобновления клёна ясенелистного проводилось путём заложения экспериментальных площадок и подсчёта числа семян в начале и в конце вегетационного периода. Определение всхожести семян проводилось также в чашках Петри.

Результаты и обсуждение

Особенности нарастания и формирования ствола и ветвей клёна ясенелистного

Результаты исследования показали, что у клёна ясенелистного побеги обычно завершаются верхушечной почкой, благодаря чему могут длительно нарастать моноподиально. При повреждении верхушечной почки из одной, реже двух пар супротивно расположенных почек, находящихся под повреждённой верхушкой материнского побега, формируются мощные боковые побеги. Последствия этого события могут быть разными. Рассмотрим два основных варианта:

1) Один из двух побегов со временем начинает преобладать в росте. Из него формируется мощная ось, которая принимает направление роста материнской и участвует в формировании скелетной оси. Вторая, более слабая, со временем отходит в сторону и становится боковой ветвью, отличаясь от других боковых ветвей этого порядка ветвления более крупными размерами. В этом случае моноподиальное нарастание скелетной оси сменяется на симподиальное.

2) Два побега сохраняют одинаковую силу роста, и ось, раздваиваясь на более или менее равнозначные оси, образует развилку. Это частный случай симподиального нарастания – ложная дихотомия.

Спящие почки

По нашим данным, у клёна ясенелистного спящие почки играют существенную роль в жизни растения. При старении дерева из них формируется вторичная крона. За счёт спящих почек клён ясенелистный быстро и легко восстанавливает крону после любого рода повреждений, в том числе и после омолаживающей обрезки, при проведении которой у дерева на высоте 3–4 м спиливается практически вся крона. У сильно наклонённых деревьев побеги, формирующиеся из спящих почек,

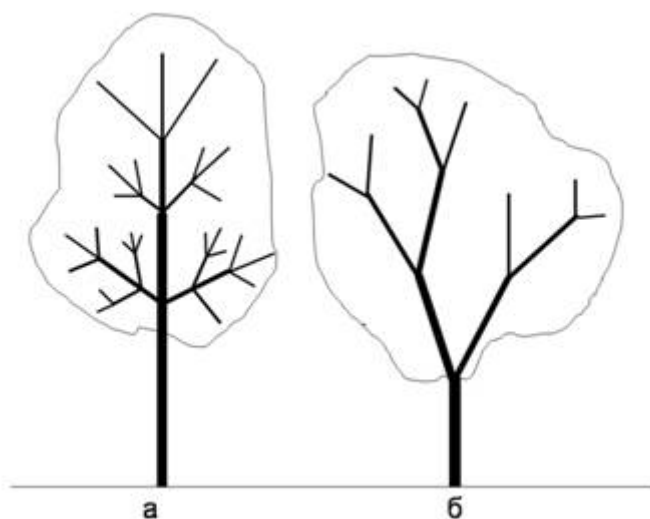


Рис. 1. Одноствольное прямостоящее дерево (а), дерево плодового типа (б).

могут расти в сторону, противоположную наклону, уравнивая таким образом свешивающуюся крону.

Однако в отличие от кустарников, для которых в течение онтогенеза характерна закономерная вызванная эндогенными факторами многократная смена всех основных скелетных осей, в том числе и стволиков, у клёна ясенелистного спящие почки у основания ствола дают сестринские стволы только в случае повреждения или срубания главного ствола. Этот признак лежит в основе разграничения деревьев и кустарников, и в соответствии с классификацией жизненных форм И.Г. Серебрякова [1962] клён ясенелистный следует отнести к типу «Деревья».

Жизненные формы клёна ясенелистного в Москве

Одноствольное прямостоящее дерево. Данная жизненная форма у *Acer negundo* формируется на плодородных почвах, в условиях хорошего увлажнения и равномерного освещения. Так до недавнего времени клён ясенелистный использовали в озеленении Москвы, высаживая вдоль улиц. В условиях соблюдения норм высадки саженцев и ухода за ними ствол этой древесной породы нередко длительно нарастал моноподиально. В тех же случаях, когда

происходила гибель верхушечной почки, одна из боковых ветвей развивалась сильнее другой, так что ствол продолжал выделяться среди боковых ветвей и сохранял лидирующее положение. Деревья достигали высоты 15 м и более, имели равномерно развитую, эстетически красивую крону и доживали до 60 лет (рис. 1, а).

Дерево плодового типа. В Москве деревья с хорошо выраженным стволом встречаются редко. Более распространены экземпляры, у которых ствол на высоте 2–5 м от поверхности земли начинает ветвиться (обычно вильчато), что связано с повреждением верхушки. Раздвоение материнской оси в процессе онтогенеза может повторяться неоднократно. Ствол быстро теряет своё лидирующее положение, переставая выделяться среди боковых ветвей. По этому признаку данную жизненную форму можно отнести к деревьям плодового типа [Серебряков, 1962]. При благоприятных условиях произрастания такие деревья достигают значительных размеров, имеют высокую продолжительность жизни и с эстетической точки зрения выглядят вполне удовлетворительно (рис. 1, б).

Следует отметить, что в Москве нередко встречаются экземпляры, у которых ствол может ветвиться уже на высоте 0.5–1 м, то есть почти у основания.

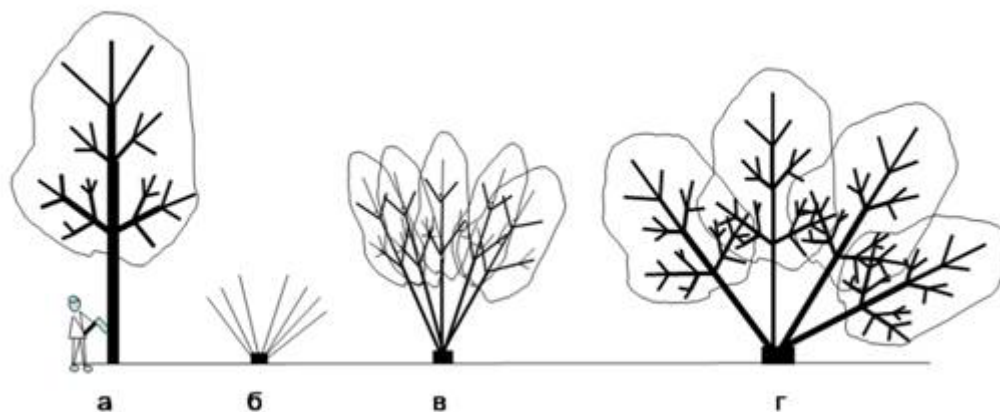


Рис. 2. Формирование многоствольного дерева (а–г). Объяснение в тексте.



Рис. 3. Древоподобный комплекс: а – плоды; б – женское растение; с – мужское растение.

Немного- и многоствольные деревья. Многоствольные формы у клёна ясенелистного развиваются после повреждения материнского ствола. Обычно такая картина наблюдается при попытках озеленителей вырубить дерево под корень (рис. 2, а). В этом случае из спящих почек, расположенных в самом основании ствола, одновременно вырастает множество побегов, которые за один вегетационный период нередко достигают 2 м и более (рис. 2, б). Со временем большая часть таких побегов отмирает, а оставшиеся превращаются в дочерние стволы, число которых может достигать 5–7 (рис. 2, в). С возрастом такие деревья начинают «разваливаться», при этом часть стволов сильно наклоняется (рис. 2, г).

Данная жизненная форма развивается у клёна ясенелистного и в случае гибели верхушки главного побега у молодых деревьев в результате повреждения морозами, вредителями или болезнями.

Древоподобные комплексы. Древоподобные комплексы состоят из очень близко расположенных 2–5 деревьев, соприкасающихся своими стволами. Такие комплексы, внешне похожие на многоствольные деревья, могут образовываться даже из семян одного соцветия или одной двукрылатки. В состав древоподобных комплексов могут входить только мужские или только женские растения, или те и другие (рис. 3).

Куртинообразующее дерево. Во влажных местообитаниях (вдоль рек, на

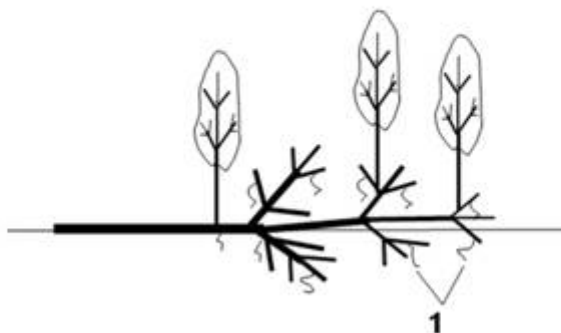


Рис. 4. Куртинообразующее дерево: 1 – придаточные корни. Объяснение в тексте.

дне оврагов) у клёна ясенелистного на части побегов кроны упавших деревьев из почек возобновления формируются ортотропные побеги и придаточные корни на них. У молодых деревьев в рост могут тронуться и спящие почки ствола. В результате образуется целая «рощица» деревьев, связанных между собой системой плагиотропных побегов [Kunster, 1999] (рис. 4). Данная жизненная форма представляет собой куртинообразующее дерево [Чистякова, 1988].

В соответствии с классификацией А.А. Чистяковой [1988], учитывающей вегетативную подвижность растений, клён ясенелистный относится к вегетативно неподвижным или малоподвижным растениям. Корневые отпрыски у данной древесной породы образуются обычно при старении дерева на расстоянии не более 1 м от ствола. Вегетативная подвижность несколько увеличивается при формировании куртинообразующей жизненной формы.

Таким образом, клён ясенелистный имеет в Москве широкий диапазон жизненных форм, которые по классификации И.Г. Серебрякова относятся к типу «Деревья».

Особенности семенного размножения

Для клёна ясенелистного характерна высокая всхожесть семян [Майтулина, 1980; Виноградова, 2006]. По нашим данным, семена этого вида в Москве имеют очень длительный период про-

растания. Так, первые всходы появляются весной, сразу после схода снега, а последние можно наблюдать и в середине июня, а по сырым местам – и в начале июля. Возможно, эта особенность связана с тем, что плоды *Acer negundo* облетают с деревьев не сразу. Большая их часть всю зиму висит на деревьях, выдерживая низкие температуры, а массовое опадение плодов начинается с конца зимы и продолжается до начала лета, так что плоды распространяются и по насту, и талыми водами, и ветром [Виноградова и др., 2010]. Наши наблюдения показали, что прошлогодние плоды могут находиться на деревьях до осени, и 65% семян при этом не теряют способности к прорастанию. Таким образом, клён ясенелистный относится к древесным видам, у которых формируется напочвенный банк семян.

На незадернованных почвах под пологом деревьев проростки *Acer negundo* нередко формируют сплошной покров. Так, на одной из двух заложённых нами пробных площадках, расположенных под пологом клёна ясенелистного и клёна остролистного (*A. platanoides*) (сомкнутость крон 0.6–0.7) в середине мая насчитывалось 242 проростка на 1 м², а на другой (сомкнутость крон 0.8) составляла 160 проростков на 1 м². Однако уже к концу мая число проростков на обеих площадках сократилось на 30%, а к концу лета осталось по 30 растений на 1 м². На первом участке сеянцы имели большие размеры (средняя

высота сеянцев 8.3 см), чем на втором (средняя высота – 7 см). Сеянцы, проросшие на освещённых, незадернованных участках (вдоль забора), достигли в среднем 15 см и могли иметь тройчато-сложные листья, что свидетельствует об их переходе в ювенильную стадию. Следует отметить, что по сравнению с клёном ясенелистным, клён остролистный, проростки которого взошли на первой пробной площадке, имеет менее длительный период прорастания семян (до середины мая) и меньшую плотность проростков (14 проростков на 1 м²), большая часть которых сохраняется до конца сезона.

Таким образом, наибольшая всхожесть семян и продолжительность их прорастания наблюдается под пологом деревьев при высокой сомкнутости крон, что, очевидно, связано с тем, что почва там долго сохраняется влажной. В этих же условиях происходит и наиболее высокий отпад сеянцев, но при этом процент выживших сеянцев сохраняется достаточно высоким. В целом наши данные о развитии сеянцев клёна ясенелистного в разных экологических условиях согласуются с данными И.В. Ефимовой и И.С. Антоновой [2012].

Длительный период прорастания семян *Acer negundo*, их высокая всхожесть и теневыносливость способствуют формированию многоярусных зарослей, состоящих из тесно расположенных отклонённых и искривлённых деревьев.

Жизненная стратегия клёна ясенелистного

Под жизненной стратегией мы понимаем специфическое поведение вида в экосистеме, обусловленное его морфофизиологическими особенностями.

Одной из наиболее бросающихся в глаза особенностей габитуса клёна ясенелистного являются наклонённые и искривлённые стволы, на что обращали внимание R.F. Sutton и C.W. Johnson [1974].

Следует отметить, что все деревья в той или иной степени способны отклонять и изгибать ствол, вынося, таким

образом, крону в более благоприятные условия освещения. Однако обычно у древесных пород ствол при неравномерном освещении сохраняет способность к вертикальному направлению роста, а к свету тянутся ветви разных порядков ветвления.

У клёна ясенелистного способность ствола к отклонению от вертикали и формированию изгибов выражена, по сравнению с другими древесными породами, широко используемыми в озеленении Москвы, в большей степени. Вертикальное направление роста у этой древесной породы сохраняется, если дерево растёт на открытом месте и равномерно освещено со всех сторон, или, наоборот находится в тени. При неравномерном освещении угол отклонения ствола от вертикали может достигать 30–40° и даже 50°. Кроме того, стволы нередко имеют ещё и в разной степени выраженный горизонтальный участок длиной до 5–6 м. Благодаря такой пластичности роста крона дерева оказывается на значительном расстоянии от основания ствола и может выйти в более благоприятные условия освещения.

Следует отметить, что кривые и наклонённые стволы нередко формируются у ивы белой (*Salix alba* L.), ивы ломкой (*S. fragilis* L.) и некоторых других древесных пород, обычно произрастающих вдоль рек. Однако эти древесные породы, в отличие от клёна ясенелистного, растут только на увлажнённых почвах, поэтому редко встречаются в городских посадках. Ясень пенсильванский (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) также может демонстрировать сходную жизненную стратегию, но в настоящее время данная древесная порода в Москве и в Подмосковье резко сократила свою численность из-за поражения ясеновой изумрудной узкотелой златкой [Виноградова и др., 2010].

Описанную выше особенность клёна ясенелистного – реагировать на неравномерное освещение – можно продемонстрировать, сравнивая направления роста стволов других древесных пород,

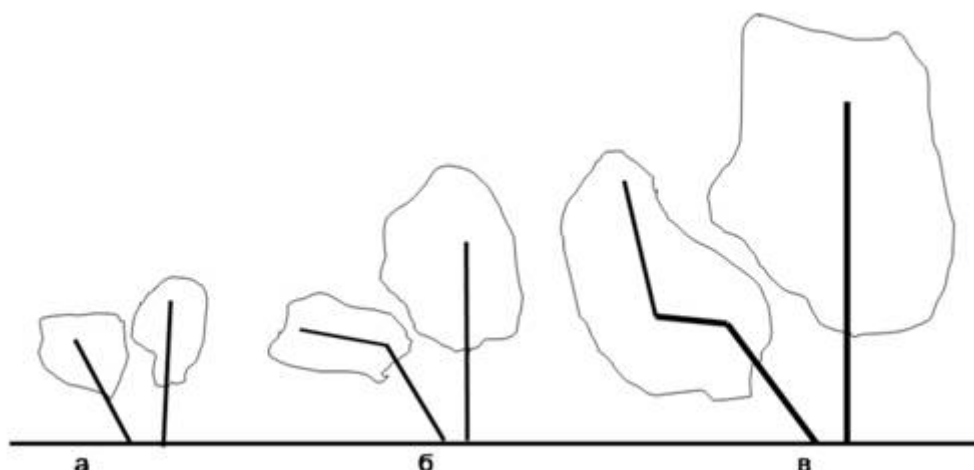


Рис. 5. Изменение направление роста ствола клёна ясенелистного (а–в) при совместном произрастании с клёном остролиственным. Объяснение в тексте.

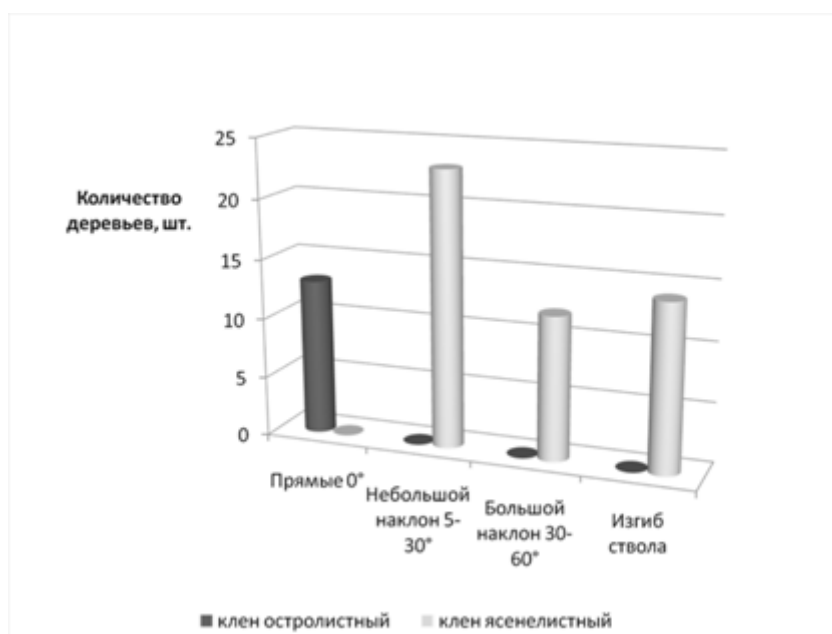


Рис. 6. Соотношения между прямоствольными деревьями клёна остролиственного и клёна ясенелистного и деревьями тех же видов с отклоненными от вертикали и изогнутыми стволами.

произрастающих в одинаковых с *Acer negundo* условиях, или сравнивая форму стволов клёна ясенелистного, находящихся в условиях равномерного и неравномерного освещения.

Так, в одном из дворов Москвы примерно 20–25 лет назад с интервалом 1.5–2 м были высажены в один ряд, чередуясь, клён ясенелистный и клён остролиственный. Эта однолинейная посадка была вытянута в широтном направлении. Деревья той и другой породы имели примерно одинаковый разброс величин длины и диаметра

стволов. Однако деревья клёна остролиственного сохранили вертикальное направление роста, а стволы у всех деревьев клёна ясенелистного отклонились от вертикали (рис. 5, а), затем имели горизонтальный участок (рис. 5, б), а далее – вертикальный (рис. 5, в). В результате такой зигзагообразной формы ствола деревья *Acer negundo* вынесли свои кроны из-под кроны клёна остролиственного. Полученные данные отражены на диаграмме (рис. 6). Следует отметить, что большая часть деревьев клёна ясенелистного отклонила свои стволы на юг.

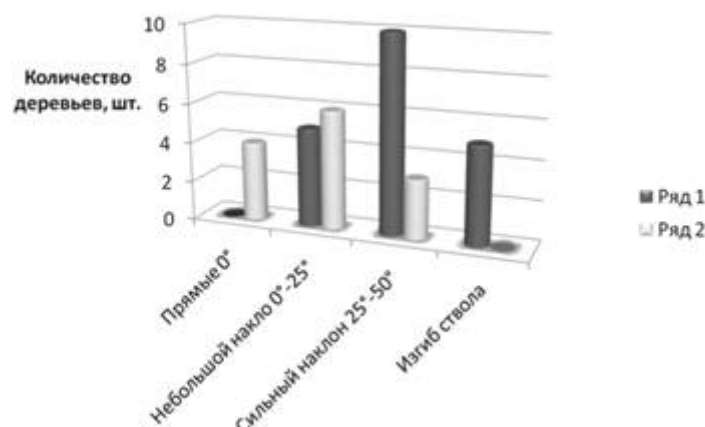


Рис. 7. Соотношение между прямоствольными и отклоненными от вертикали и изогнутыми стволами деревьев клёна ясенелистного, расположенными в разных условиях освещения.

Другой пример. Деревья клёна ясенелистного (нынешний возраст – примерно 25 лет) были тесно высажены в два близко расположенных ряда. Одной стороной эта аллея обращена к газону, а другой – в сторону сквера. Таким образом, деревья, стоящие ближе к газону, были освещены неравномерно, а деревья второго ряда, наоборот, со всех сторон оказались затенёнными. В результате почти все деревья, находившиеся ближе к газону, имели разной степени зигзагообразные стволы, в то время как деревья второго ряда сохраняли более или менее вертикальное направление роста. Полученные данные отражены на диаграмме (рис. 7).

Механические воздействия также нередко определяют изгибы и наклоны стволов клёна ясенелистного, которые возникают, например, если растения произрастают вплотную к стене дома, к забору, или располагаются так близко друг к другу, что их стволы начинают тесно соприкасаться. Подвижка субстрата, которая может произойти при рытье траншей, прокладывании дорожек и т. п. также может вызвать наклон стволов у этой древесной породы. Способствуют усилению наклонов ствола снегопады и сильные ветры.

Во вторичном ареале клён ясенелистный демонстрирует сочетание разных жизненных стратегий. Как эксплерент он массово заселяет нарушенные территории, при этом сохраняет способность к семенному размножению, даже находясь в угнетённом состоянии. Однако, обладая довольно высокой теневыносливостью и пластичностью роста ствола, *Acer negundo* способен расти под пологом как других древесных пород, так и своих сородичей, при любой возможности вынося крону в образующиеся просветы между кронами. В этом он проявляет себя как пациент. И, наконец, клён ясенелистный способен долго удерживать территорию, поскольку не пускает под свой полог другие древесные породы, а сам может возобновляться самосевом, демонстрируя таким образом черты жизненной стратегии виолента.

Благодаря описанным выше особенностям роста ствола, клён ясенелистный выносит свою крону в более благоприятные условия произрастания. Высокая семенная продуктивность и всхожесть семян позволяют ему создавать популяции с высокой плотностью, в которых за счёт понижения общей жизненности составляющих её особей, но с сохране-

нием способности к семенному возобновлению, создаётся возможность длительного удержания территории.

Половой состав популяции клёна ясенелистного в Москве

Результаты исследования показали, что в Москве на улицах и магистралях, во дворах и на пустырях, то есть в тех местообитаниях, для которых характерна нехватка питательных веществ и дефицит влаги, чаще преобладают мужские растения *Acer negundo*. В целом, из 7100 учтённых нами растений клёна ясенелистного мужские особи составили 53%, а женских растений было немного меньше – 47%.

Наши данные не противоречат исследованиям американских учёных [Dawson, Ehleringer, 1993; Ward et al., 2002], которые установили, что вдоль рек и озёр преобладают женские особи, а на более сухих почвах – мужские. Это объясняется тем, что женские растения лучше используют водный потенциал, поэтому во влажных местообитаниях они растут быстрее мужских и вытесняют их. Однако женские растения хуже мужских переносят дефицит влаги, поэтому на сухих почвах мужские растения, наоборот, вытесняют женские благодаря более быстрому росту.

Интересно отметить, что среди двудомных травянистых растений у одних видов преобладают женские особи, у других – мужские. Однако женские экземпляры обнаруживают большую требовательность к условиям местообитания, и, прежде всего, к лучшему почвенному увлажнению в сравнении с мужскими особями, и в благоприятных условиях обитания их численность возрастает [Демьянова, 2012].

Распространение клёна ясенелистного в Москве

Клён ясенелистный в настоящее время является одной из самых распространённых древесных пород в Москве. По данным мониторинга, проведённого в 2000–2004 гг., доля его в целом по городу составила 5.85%, а в микрорайонах

достигала 10.93% [Состояние..., 2005]. Наши исследования показали, что доля клёна ясенелистного в Москве (на улицах и магистралях, в скверах и на бульварах, в парках, во дворах) в целом составляет 37%.

По нашим данным, вид наиболее широко распространился в тех районах Москвы, в которых давно не проводились озеленительные работы, например в Марьиной Роще. Наши наблюдения показали, что в этом районе более 50% всех древесных насаждений составляет клён ясенелистный, а в некоторых дворах доля этой древесной породы достигает 80%.

В результате бесконтрольного размножения *Acer negundo* во многих дворах сформировались многоярусные насаждения, в которых ведущую роль играет этот вид. Первый ярус составляют посаженные 35–45 лет назад такие древесные породы, как тополя, клён остролистный, берёзы, липы, вязы, изредка клён ясенелистный. Второй ярус образуют густо расположенные, выросшие из семян 20–25 лет назад, деревья клёна ясенелистного с плохо развитыми и зачастую наклонёнными в разные стороны кронами. Третий ярус составляют экземпляры *Acer negundo*, у которых уже на высоте 1–1.5 м ствол может изгибаться и расти горизонтально. Однако и эти сильно угнетённые деревья сохраняют способность к цветению и плодоношению (рис. 8). Вся картина таких самопроизвольно сформировавшихся насаждений усложняется многочисленными деревьями и древовидными комплексами клёна ясенелистного. На площади 5 м² могут совместно существовать более 20 деревьев, принадлежащих к этому виду, высотой от 5 до 8 м с диаметром ствола от 6 до 19 см.

Под пологом клёна ясенелистного медленно угасают небольшие деревья и кустарники, такие как сливы, вишни, яблони, жёлтая акация, сирень и др. Кроме того, *Acer negundo* нередко внедряется в живые изгороди, портит их внешний вид и вызывает их вырождение.

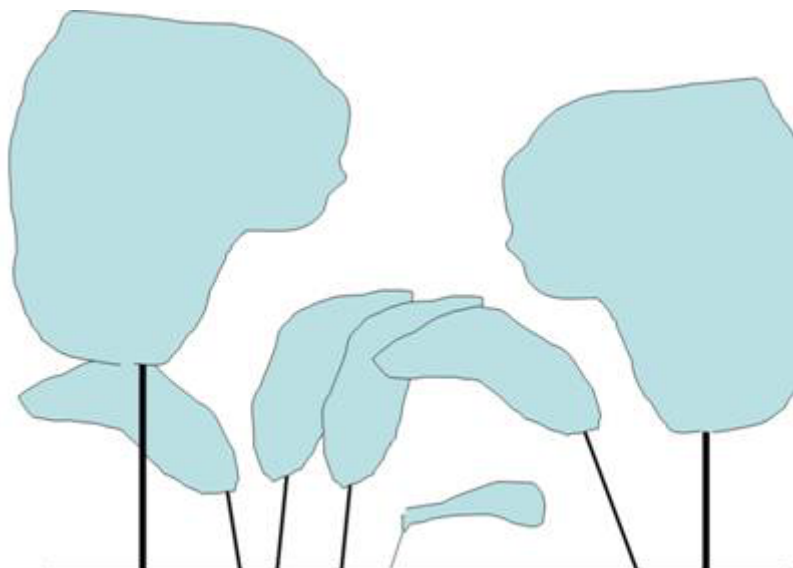


Рис. 8. Многоярусные самопроизвольно сформировавшиеся насаждения с преобладанием клёна ясенелистного. Объяснение в тексте.

Использование клёна ясенелистного в озеленении Москвы: «за» и «против»

Сначала перечислим все положительные стороны широкого распространения клёна ясенелистного в Москве.

Этот вид оказался по сравнению с традиционными древесными породами более устойчивым к неблагоприятным экологическим условиям. Его спонтанно выросшие заросли создают барьер между жилыми домами и оживлёнными городскими магистралями.

Клён ясенелистный – это находка для озеленителя, поскольку не требует больших денежных вложений: сам сеется, сам растёт и требует только прореживания.

Однако сильно наклонённые над дорогами и детскими площадками деревья представляют собой опасность, как для людей, так и для автомашин. Кроме того, самопроизвольно сформировавшиеся густые заросли имеют малоэстетичный вид. Особенно досадно, когда клён ясенелистный своим неухоженным и малопривлекательным внешним видом ухудшает впечатление от исторической части Москвы. Например, в центре Москвы перед домом Пашковых он вторгся в кусты сирени. Театр Российской Армии полностью окружен клёном ясенелистным и т. д.

Рекомендации для озеленителей

В настоящее время у озеленителей отсутствует научно аргументированный практический подход к данной породе. Необходимость разработки такого подхода очевидна. В качестве первоочередных мер можно рекомендовать следующие:

1. Создание благоприятных условий произрастания за счёт сокращения плотности зарослей, образовавшихся в результате самосева, путём удаления, прежде всего, женских экземпляров и сильно наклонённых деревьев.

2. При вырубке клёна ясенелистного следует обязательно применять гербициды (глифосфаты) [Шутов, Мартынов, 1982; Виноградова и др., 2010] для того, чтобы на месте вырубленного дерева не выросло многоствольное дерево.

3. Контролировать численность клёна ясенелистного в парках и скверах, около исторических зданий, где следует выращивать эстетически более ценные древесные породы, путём удаления сеянцев, подроста и вырубки взрослых деревьев.

Заключение

Эстетическая ценность клёна ясенелистного как древесной породы определяется условиями произрастания и может варьировать от весьма высокой до крайне низкой.

Способность ствола клёна ясенелистного менять направление роста в зависимости от условий освещения следует, по всем видимости, рассматривать не как отклонение от нормы, а как один из аспектов его жизненной стратегии. Пластичность роста, наряду с возможностью возобновляться самосевом, как под собственным пологом, так и под пологом других деревьев, относятся к тем биологическим характеристикам, которые позволяют *Acer negundo* удерживать лидирующее положение в городских посадках Москвы. В настоящее время во многих районах Москвы, особенно там, где давно не проводились озеленительные работы, данный вид сформировал многоярусные насаждения, состоящие, в основном, из искривленных и наклонённых в разной степени деревьев, представляющих опасность для людей и автомашин. Регуляция численности клёна ясенелистного позволит уменьшить негативные последствия его внедрения в городское озеленение и максимально использовать положительные стороны этой древесной породы.

Выражаем благодарность за помощь в сборе материала магистрантам первого и второго года обучения (специальность биология) факультета экологии и естествознания МГГУ им М.А. Шолохова.

Литература

Виноградова Ю.К. Формирование вторичного ареала и изменчивость инвазивных популяций клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Бюл. Гл. ботан. сада. 2006. Вып. 190. С. 25–47.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Демьянова Е.И. О половой структуре популяций некоторых двудомных растений // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 9. С. 1163–1174.

Ефимова И.В., Антонова И.С. Развитие однолетних проростков *Acer negundo* L. в разных климатических и экологических условиях // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2012. Вып. 3. С. 31–37.

Майтулина Ю.К. О морфологии и прорастании семян клёна ясенелистного из различных географических пунктов // Бюл. Гл. ботан. сада. 1980. Вып. 117. С. 85–89.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Состояние зелёных насаждений в Москве (по данным мониторинга 2000–2004 гг.): Аналитический доклад. М.: Прима-М, 2005. С. 170–176.

Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 6. С. 93–105.

Шутов И.В., Мартынов А.Н. Применение арборицидов в лесу. М.: Лесная пром-сть, 1982. 207 с. ил.

Dawson T.E., Ehleringer J.R. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo* // Ecology. 1993. Vol. 7. P. 798–815.

Kunstler P. The role of *Acer negundo* L. in the structure of floodplain forests in the middle course of the Vistula river // Proceedings of the 5-th International Conference on the Ecology of the Invasive Alien Plants. La Maddalena, Sardinia, Italy. 1999.

Sutton R.F., Johnson C.W. Landscape plants from Utah's mountains. EC-368. 1974. Logan, UT. 135 SS.

Ward J.K., Dawson T.E., Ehleringer J.R. Responses of *Acer negundo* genders to Wein K. 1931. Die Einfuhrung nordamerikanischer Geholze in Europa II. // Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft. 2002. Bd. 3. S. 95–154.

SOME BIOLOGICAL FEATURES OF *ACER NEGUNDO* L. IN GREEN PLANTATIONS OF MOSCOW

© 2013 Kostina M., Minkova N., Yasinskaya O.

Moscow State Humanitation University of M.A. Sholohov
Moscow, 109240. e-mail: mkostina@list.ru

Acer negundo L. in Moscow is represented by a wide range of life forms which are classified as 'trees' according to Serebryakov. The inclinations and bends of the trunk of *Acer negundo* L. must be considered as one of the features of its life strategy, which permits to carry out the crown into auspicious conditions. The high germinating ability of the seeds under trees' cover and the long period of their sprouting contribute to formation of multi-tier thickets, consisting of closely arranged, differently inclined and bended trees hazardous to humans and vehicles. The proportion of *A. negundo* trees in the streets, avenues and yards of Moscow on average is about 37%, but may amount to 80% in some yards. The proportion of male trees (53%) is slightly higher than females (47%). We suggest a new reasonable approach to the use of this kind of wood in the urban tree planting.

Key words: *Acer negundo* L., life forms, life strategy, sex structure, alien species.

ИНВАЗИЯ СПЕЦИФИЧЕСКИХ ЭКТОПАРАЗИТОВ СИБИРСКО-ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ НА УРАЛ

© 2013 Орлова М.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, masha_orlova@mail.ru

Поступила в редакцию 16.07.2013

Представлены первые данные по инвазии эктопаразитов рукокрылых сибирско-дальневосточной хироптерофауны на запад (Уральский регион), рассмотрены предполагаемые причины проникновения данных видов.

Ключевые слова: эктопаразиты рукокрылых, *Macronyssus charusnurensis*, *Steatonyssus superans*, сибирско-дальневосточная хироптерофауна.

Введение

Фауна рукокрылых Северной Палеарктики характеризуется наличием двух в значительной степени изолированных комплексов: европейско-уральского и сибирско-дальневосточного. Представителями европейско-уральской хироптерофауны являются такие виды, как водяная ночница *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), ночница Брандта *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845), бурый ушан *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758), малый нетопырь *Pipistrellus pygmaeus* Leach, 1825, нетопырь-карлик *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774), нетопырь Натузиуса *Pipistrellus nathusii* (Keyserling, Blasius, 1839), рыжая вечерница *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774). Сибирско-дальневосточный фаунистический комплекс включает восточную ночницу *Myotis petax* Hollister, 1912, сибирскую ночницу *Myotis sibiricus* Kastschenko, 1905, восточного кожана *Vespertilio sinensis* Peters, 1880, сибирского трубконоса *Murina hilgendorfi* Peters, 1880, ушана Огнёва *Plecotus ognevi* Kishida, 1927, восточного длинокрыла *Miniopterus fuliginosus* (Hodgson, 1835).

Находки специфических эктопаразитов рукокрылых на несвойственных им хозяевах, принадлежащих другому

фаунистическому комплексу, интересны и нуждаются в изучении, поскольку иллюстрируют возможность контакта между представителями европейской и сибирской фаун летучих мышей.

Материал и методы

Отлов рукокрылых производился на территории Урала в летний период в следующих местонахождениях:

1. Свердловская область: г. Екатеринбург; деревня Чусовая; окрестности г. Новоуральска.

2. Челябинская область: окрестности г. Кыштыма; штольня посёлка Слюдорудник; Серпиевская пещера.

3. Пермский край: Дивья пещера; учебно-научная база Пермского государственного научно-исследовательского университета «Предуралье».

Эктопаразиты собирались при помощи препарировальной иглы и пинцета и переносились в 70%-й раствор этанола. Затем в лабораторных условиях гамазовые клещи заключались в жидкость Фора-Берлезе [Брегетова, 1956]. Определение эктопаразитов проводили с помощью световой микроскопии (Nikon Eclipse 50i) в проходящем свете по определителям и другим таксономическим публикациям [Radovsky, 1967; Stanyukovich, 1997].

Изготовленные постоянные препараты хранятся в Зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН.

Результаты и обсуждение

Ранее было высказано предположение, что разделение хироцерофаун на территории Северной Палеарктики обусловлено барьерной ролью Западно-Сибирской равнины [Orlov, Orlova, 2013].

Русская равнина, являясь пластовой равниной [Алпатъев и др., 1976; Давыдова и др., 1989], предоставляет различные формы микрорельефа в качестве потенциальных естественных убежищ. Проживание на территории Русской равнины оседлого населения в течение последних двух тысяч лет обуславливает наличие дополнительных убежищ антропогенного происхождения представителям оседлых видов рукокрылых.

Западная Сибирь представляет собой обширную аккумулятивную равнину, заболоченную и лишённую карстовых форм рельефа. Вплоть до середины XX в. людское население было представлено, преимущественно, кочевниками-оленоводами. Следовательно, потенциальных антропогенных убежищ, способствующих распространению рукокрылых, было недостаточно. Таким образом, Западно-Сибирская равнина препятствует распространению западнопалеарктических видов на восток и восточнопалеарктических видов на запад [Orlov, Orlova, 2013].

Единичные транспалеарктические виды, которым удаётся пересечь эту территорию (либо «обойти» её с юга): прудовая ночница *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) (ареал простирается от Центральной Европы на восток до Енисея), двухцветный кожан *Vespertilio murinus* (Linnaeus, 1758) (обитает от побережья Атлантического до берегов Тихого океана), северный кожанок *Eptesicus nilsoni* (Keyserling, Blasius, 1839) (аналогично двухцветному кожану).

Близкая картина наблюдается и у эктопаразитов рукокрылых Северной

Евразии, обитание большинства которых также приурочено либо к европейско-уральской территории, либо сибирско-дальневосточной [Орлова и др., 2013].

Немногочисленные виды эктопаразитов, имеющие транспалеарктический (голарктический) ареал, ассоциированы с указанными выше транспалеарктическими видами летучих мышей либо – полифаги. Это гамазовые клещи *Spinturnix myoti* (Kolenati, 1856) (вид, паразитирующий на летучих мышах рода *Myotis* (ночницы)), *Spinturnix kolenatii* Oudemans, 1910 (специфический эктопаразит рода *Eptesicus* (кожанки)), *Spinturnix plecotinus* (Koch, 1839) (специфический эктопаразит рода *Plecotus*), *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) (специфический эктопаразит прудовой ночницы, распространён строго в границах её ареала), *Macronyssus crosbyi* (Ewing et Stover, 1915) (полифаг без выраженных предпочтений), *Steatonyssus spinosus* Willmann, 1936 (полифаг, вероятно, предпочитающий перелётные виды, прежде всего, двухцветного кожана (Орлова, 2013)), блоха *Ischnopsyllus (H.) hexactenus* (Kolenati, 1856) (повидимому, ассоциирована с видами рода *Plecotus* [Медведев, 1996]).

Случаи обнаружения специфических эктопаразитов рукокрылых европейско-уральской хироцерофауны на востоке России, равно как и находки в Западной и Центральной Палеарктике эктопаразитов, прокормителями которых выступают летучие мыши сибирско-дальневосточной фауны, крайне редки.

Ранее гамазовые клещи *Macronyssus charusnurensis* Dusbábek, 1966 и *Steatonyssus superans* Zemskaya, 1951 не были обнаружены западнее 75° в. д.

Macronyssus charusnurensis Dusbábek, 1966

Был описан в Монголии, затем обнаружен в Северо-Восточном Казахстане (Зайсанская котловина) [Сенотрусова, Тагильцев, 1968], Дальнем Востоке [Медведев и др., 1991], восточной части Ханты-Мансийского автономного окру-

га (ХМАО) (собственные данные), Северном Алтае [Орлова, 2013б]. С учётом новых данных по видовой принадлежности водяной ночки Сибири и Дальнего Востока России (*Myotis daubentonii* s. lato) [Орлова и др., 2013] можно утверждать, что *M. charusnurensis* является специфическим эктопаразитом восточной ночки (криптического вида водяной ночки).

M. charusnurensis собран нами на Северном и Южном Урале, где восточная ночница не обитает, а ближайшая её находка сделана на востоке ХМАО:

16 особей (одна ♀ и 15 N1) собраны в Дивьей пещере (Пермский край) с ночки Брандта;

1 особь (N1) в штольне пос. Слюдорудник (Челябинская область) с ночки Брандта;

3 особи (N1) в Серпиевской пещере (Челябинская область) с ночки Наттерера.

Steatonyssus superans Zemskaya, 1951

Ареал охватывает Восточную Палеарктику: Западную Сибирь, Казахстан, Таджикистан, Корею, Дальний Восток, Японию [Till, Evans, 1964; Ah, Radovsky, 1967; Uchikawa, Kumada, 1977; Teng, 1980; Медведев и др., 1991; собственные данные]. В Корею *S. superans* массово паразитирует на восточном кожанае [Ah, Radovsky, 1967], но к западу, по всей видимости, начинает паразитировать и на двухцветном кожанае.

Все находки в Уральском регионе (27 особей) сделаны на двухцветном кожанае:

1 экземпляр (N1) найден в окрестностях г. Кыштыма (Челябинская область);

18 особей (8 ♂, 4 ♀♀ (все с внутриутробными яйцами), 6 N1) в окрестностях г. Новоуральска (Свердловская область);

4 особи (2 ♀♀ (обе с внутриутробными яйцами) и 2 N1) в черте г. Екатеринбург;

3 особи (♂, ♀ с внутриутробным яйцом и N1) в деревне Чусовая (Свердловская область);

1 особь (♀ с внутриутробным яйцом) на учебно-научной базе Пермского государственного научно-исследовательского университета «Предуралье» (Пермский край).

Находки клеща *M. charusnurensis* на значительном удалении от границы ареала его основного хозяина (восточной ночки) объяснить пока сложно. Возможно, данный эктопаразит имеет тенденцию к олигофагии, и в круг его хозяев в условиях отсутствия основного прокормителя включаются другие виды рода *Myotis* (ночки). Подобная ситуация описана для кровососущей мухи-никтерибиды *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900, которая, по всей видимости, является плотностно-зависимым олигофагом и в условиях низкой численности/отсутствия основного хозяина – прудовой ночки – паразитирует на других видах данного рода [Орлова, 2013а].

Появление на Урале гамазового клеща *S. superans*, очевидно, связано с его способностью паразитировать на двухцветном кожанае – транспалеарктическом, повсеместно распространённом виде летучих мышей. Кроме того, находки *S. superans* свидетельствуют о совершении двухцветными кожанами миграции в широтном, а не только в меридиональном направлении, как считалось ранее [Большаков и др., 2005].

Необходимы дальнейшие исследования распространения эктопаразитов рукокрылых, поскольку они позволяют моделировать процесс формирования фауны летучих мышей в географическом и историческом аспектах.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 12-04-31270.

Литература

Алпатьев А.М., Архангельский А.М., Подоплелов Н.Я., Степанов А.Я. Физическая география СССР: (зоны СССР, Европейская часть СССР, Кавказ и Урал). М.: Высш. шк., 1976. 272 с.

- Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитыко В.П. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 176 с.
- Брегетова Н.Г. Гамазовые клещи (Gamasoidea): Краткий определитель. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 243 с.
- Давыдова М.И., Раковская Э.М., Тушинский Г.К. Физическая география СССР: (общий обзор, Европ. часть СССР). М.: Просвещение, 1989. 240 с.
- Медведев С.Г. Блохи сем. *Ichnopsyllidae* (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран // Энтомологическое обозрение. 1996. Т. 75 (2). С. 438–454.
- Медведев С.Г., Станюкович М.К., Тиунов М.П., Фарафонова Г.В. Эктопаразиты летучих мышей Дальнего Востока // Паразитология. 1991. Т. 25 (1). С. 27–37.
- Орлова М.В. Фауна и экология эктопаразитов рукокрылых Урала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2013а. 20 с.
- Орлова М.В. Эктопаразиты рукокрылых Северо-Западного Алтая // Материалы Пятой Международной конференции «Экологические особенности биологического разнообразия». Худжант, 2013б. С. 94–95.
- Орлова М.В., Орлов О.Л., Крусков С.В., Берников К.А. Возможность диагностики криптических видов рукокрылых по специфическим эктопаразитам // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. №1. С. 108–110.
- Сенотрусова В.Н., Тагильцев А.А. Новый вид гамазоидного клеща *Ichoronyssus mirabilis* Senotrusova et Tagiltsev (Acariformes, Gamasoidea) с усатых ночниц из Зайсанской котловины // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 1. С. 134–136.
- Ah H.S., Radovsky F.J. Notes on *Steatonyssus Kolenati* in Korea with description of a new species (Acarina: Macronyssidae) // The J. of parasitology. 1967. Vol. 53, issue 2. P. 419–431.
- Orlov O.L., Orlova M.V. The role of meso- and microrelief in bat fauna forming in the Urals and Western Siberia // Bats in the Anthropocene: 3rd International Berlin Bat Meeting: Abstracts. Berlin. 2013. P. 78.
- Radovsky F. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. Berkeley: Univ. of Califor., 1967. 288 p.
- Stanyukovich M.K. Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssidae et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries // Rudolst. natur. histor. Schriften. 1997. № 7. P. 13–46.
- Teng K.F. Notes on the genus *Steatonyssus* in China (Acarina: Macronyssidae) // Acta Zootaxonomica Sinica. 1980. Vol. 5, N 1. P. 59–62.
- Till W.M., Evans G.O. The genus *Steatonyssus Kolenati* (Acari: Mesostigmata) // Bull. Br. Mus. nat. Hist. 1964. Vol. 11. P. 511–582.
- Uchikawa K., Kumada N. Studies on mesostigmatid mites parasitic on mammals and birds in Japan: VI. Bat mites of the genus *Steatonyssus Kolenati*, with redescription of *Steatonyssus longispinosus* Wang, 1963 // Medical entomology and zoology. 1977. Vol. 28, N 4. P. 423–429.

INVASION OF SPECIFIC ECTOPARASITES OF SIBERIAN-FAR-EASTERN BAT SPECIES TO THE URALS

© 2013 Orlova M.V.

Institute of plant and animal ecology UB RAS, masha_orlova@mail.ru

The first data on the invasion of Siberian-Far-Eastern bat ectoparasites to the West (Ural Region) are presented, the suspected causes of invasion are reviewed.

Key words: bat ectoparasites, *Macronyssus charusnurensis*, *Steatonyssus superans*, Siberian-Far Eastern chiroptera fauna.

ЕВРОПЕЙСКИЙ АРЕАЛ ЖУКА *AGRILUS PLANIPENNIS* (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) РАСШИРЯЕТСЯ: ЗОНА МАССОВОЙ ГИБЕЛИ ЯСЕНЯ ОХВАТИЛА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЕ ПОДМОСКОВЬЕ И ЧАСТЬ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2013 Орлова-Беньковская М.Я.

УРАН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Ленинский пр. 33, marinaorlben@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.5.2013

Ясенева изумрудная узкотелая златка *Agrilus planipennis* – вредитель ясеня, занесённый в 1990-е гг. в Москву. В мае 2013 г. были обследованы насаждения ясеня в городах, расположенных к северо-западу от Москвы. В Зеленограде (расстояние от Москвы: 20 км), в Клину (70 км) и в Конаково (100 км) подавляющее большинство ясеней погибло или серьёзно повреждено златкой. Очевидно, что в ближайшие годы будет наблюдаться полное выпадение ясеня из зелёных насаждений этих городов. В Твери (в 145 км от Москвы) следов деятельности вредителя не обнаружено. Граница инвазийного ареала златки существенно продвинулась на северо-запад и в настоящее время проходит по Тверской области.

Ключевые слова: *Agrilus planipennis*, ясенева изумрудная узкотелая златка, ясень, *Fraxinus*, вредитель, инвазия, Московская область, Тверская область, ареал.

Введение

Ясенева изумрудная узкотелая златка *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera, BUPRESTIDAE) (ЯИУЗ) – опасный вредитель ясеня, быстро расселяющийся по территории Европейской России и Северной Америки и внесённый в карантинный список Европейской и Средиземноморской Организации по защите растений [EPPO, 2013].

Зона естественного обитания ЯИУЗ – лиственные леса Восточной Азии: Кореи, северо-восточного Китая, Японии, Монголии, Тайваня, а также Приморского и Хабаровского краёв [Jendek, 2006; Юрченко и др., 2007]. Там жук не является экономически значимым вредителем, так как встречается довольно редко и развивается только в стволах отмирающих или сильно ослабевших деревьев [Юрченко и др., 2007].

Когда златка была занесена в США, она стала заселять здоровые деревья и быстро расширять свой инвазийный

ареал, истребляя ясеневае посадки и леса. Личинки питаются камбиальным слоем, что почти в 100% случаев ведёт к гибели дерева в течение 2–6 лет [Knight, Brown, 2013]. ЯИУЗ была впервые отмечена в Америке в 2002 г. Сейчас она распространилась в 19 штатах США и в двух провинциях Канады, уничтожив десятки миллионов деревьев [Emerald ash borer website, 2013]. Действенных методов борьбы пока не разработано. Поэтому в Америке владельцам ясеневае лесов рекомендуется планировать полное замещение ясеня другими древесными породами [Ash Management..., 2012].

В Европе ЯИУЗ пока акклиматизировалась только в Московской области и некоторых примыкающих регионах. Предполагают, что жуки были занесены в 1990-е гг. из Северной Америки с посадочным материалом [Мозолевская, Ижевский, 2007] или же из Китая с тарой из досок, не очищенных от коры

[Baranchikov et al., 2008]. Область массового поражения ясеня вредителем постоянно растёт, так как в Центральной России у златки нет паразитов, а преобладающие в посадках виды ясеней *F. pennsylvanica* Marshall и *F. excelsior* L. не способны противостоять новому вредителю [Баранчиков, Куртеев, 2012].

История расселения златки в Центральной России

2003 г. – Найден первый экземпляр *A. planipennis* в Москве [Шанхиза, 2007].

2004 г. – Появились отдельные очаги усыхания ясеней в городе [Исмаилов, 2008].

2006 г. – Златка была впервые обнаружена за пределами Москвы – вдоль железных дорог ближайшего Подмосковья [Шанхиза, 2007].

2009 г. – Область массового поражения деревьев расширилась на запад до Можайска, на юг до Серпухова, и на север до Мытищ, обнаружены первые следы наличия златки в Пушкино [Баранчиков, 2009; Баранчиков, Куртеев, 2012].

2012 г. – ЯИУЗ повсеместно заразила ясени в Пушкино и продолжила расселяться на север: в Сергиевом Посаде найдены два дерева со следами деятельности вредителя. Область поражения расширилась в западном направлении, захватив Вязму [Баранчиков, Куртеев, 2012]. На юго-западе граница достигла Обнинска [Сообщение информационного агентства «Regnum», 2012], на юге подошла к Туле [Гниненко, 2012]. В южной части ареала ЯИУЗ вплотную приблизилась к регионам, где ясени встречается не только в посадках, но и в лесах. Что касается Москвы, то здесь уже не приходится говорить о локальных очагах: заражение златкой стало сплошным. По мнению Мозолевской [2012], со временем мы будем наблюдать полное выпадение ясеня из городских посадок Москвы и Подмосковья.

В мае 2013 г. мы провели обследование зелёных насаждений четырёх городов, расположенных к северо-западу

от Москвы: Зеленограда, Клина, Конаково и Твери, чтобы определить, где сейчас проходит граница расселения ЯИУЗ в этом направлении и оценить, насколько массовым является поражение деревьев.

Симптомы поражения дерева

Златка откладывает яйца на стволы деревьев толщиной более 10 см. Вылупившиеся личинки проникают в кору. До первого вылета жуков поражённое дерево практически не отличается от здорового. О присутствии личинок могут свидетельствовать поклёвы птиц (рис. 1).

Личинка проделывает в камбиальном слое плоский зигзагообразный ход, который по мере её роста расширяется до 5 мм (рис. 2). Иногда на ослабленных златкой деревьях селятся короеды (рис. 3).

Осенью личинка старшего возраста обычно начинает продвигаться вверх, от чего на конце хода образуется характерная петля. Затем личинка проделывает в древесине углубление и строит куколочную колыбельку, в которой зимует. Выход молодых жуков происходит в конце мая – июне. Выгрызаясь из дерева, жуки оставляют на коре лётные отверстия характерной D-образной формы шириной около 4 мм и высотой около 3.5 мм. Одна из сторон отверстия почти прямая, а противоположная – выпуклая (рис. 4).

Жуки повторно откладывают на кору яйца. У поражённого вредителем дерева отслаивается кора, появляются водяные побеги и корневая поросль, крона становится разреженной. Верхушка дерева усыхает (рис. 5). Нет смысла удалять сухие верхушки, так как дерево все равно гибнет (рис. 6).

Затем ствол и ветви ясеня полностью отмирают. Живыми остаются только побеги корневой поросли.

Результаты обследования зелёных насаждений

Область сплошного поражения ясеней охватила Зеленоград, Клин и



Рис. 1. Следы деятельности птиц, поедавших личинок из-под коры.



Рис. 2. Личиночные ходы златки под корой.

Конаково, но в Твери следов деятельности вредителя пока не обнаружено (таблица 1).

Осенью 2010 г. усохли ветви у некоторых ясеней на улице Болдов ручей в Зеленограде. В июле 2011 г. там был



Рис. 3. Дерево, повреждённое ЯИУЗ и короедами. Вверху виден характерный «рисунки» ходов короедов, а внизу – широкие ходы златки.



Рис. 4. Лётное отверстие.

найден первый экземпляр имаго златки *A. planipennis*. Летом 2012 г. поражение ясеней на улице приобрело массовый характер. У деревьев появились характерные симптомы – водяные побеги, корневая поросль и усыхание верхушек. Верхушки на многих деревьях были удалены, однако это не помогло. В мае 2013 г. стало очевидно, что все ясени на улице погибают. Листья распустились только на некоторых ветвях, кора отслоилась. При осмотре стволов обнаружены лётные отверстия златки, а под

корой – характерные личиночные ходы с петлей на конце и остатки имаго *A. planipennis*. Обследование других зелёных насаждений Зеленограда показало, что ясени гибнут по всему городу. Мёртвые и сильно повреждённые деревья обнаружены на Панфиловском, Центральном и Московском проспектах, в Зеленоградском лесопарке, а также в микрорайонах Андреевка и МЖК.

В Клину были обследованы деревья в районе железнодорожного вокзала. Практически все они уже погибли.



Рис. 5. Ясень с корневой порослью, водяными побегами и усохшей верхушкой.

Удалось найти всего одно дерево без сильных повреждений.

В Конаково мы обследовали ясени на улице Энергетиков и проспекте Ленина. Доля деревьев без видимых симптомов заражения оказалась несколько выше, чем в Зеленограде и Клину. Однако большая часть ясеней всё равно уже погибла.

К северо-западу от Москвы ясени заражены не только в городских посадках. Отдельные усыхающие деревья с корневой порослью были обнаружены вдоль Октябрьской железной дороги у станций Рижская, Останкино, Петровско-Разумовское, НАТИ, Левобережье, Химки, Сходня, Малино, Крюково, Поваровка, Поварово, Подсолнечная, Головково, Фроловская, Клин, Завидово и Кузьминка. Таким образом, на северо-

западе Московской области и в примыкающих районах Тверской области не приходится говорить об отдельных очагах размножения вредителя. Поражение ясеней ЯИУЗ носит сплошной характер.

В Твери усохших деревьев найти не удалось. Многочисленные ясени, высаженные на Привокзальной площади, на проспекте Чайковского, на центральной части набережной левого берега Волги, на Тверском проспекте и на улице Маяковского выглядят здоровыми. Осмотрена кора 144 деревьев в разных районах города. Характерных лётных отверстий и личиночных ходов не обнаружено. Однако массовое нашествие вредителя на Тверь ожидается в ближайшие годы, так как поражены ясени всего в 10 км от города (станция Кузьминка).



Рис. 6. Дерево, погибшее, несмотря на удаление сухих верхушек.

Таблица 1. Состояние деревьев, обследованных в мае 2013 г.

	Московская область		Тверская область	
	Зеленоград	Клин	Конаково	Тверь
Расстояние от Московской кольцевой автомобильной дороги	20 км	70 км	100 км	145 км
Доля деревьев без сильных повреждений (%)	4.4	1.1	11.7	100
Доля сильно повреждённых деревьев (%)	32.3	11.4	25	0
Доля погибших деревьев (%)	63.3	87.5	63.3	0
Число обследованных деревьев	161	88	128	144

Обсуждение

Осенью 2012 г. крайней северной точкой массового поражения ясеней считался город Пушкино, расположенный в 14 км от Московской кольцевой автодороги [Баранчиков, Куртеев, 2012]. В Сергиевом Посаде, в 50 км к северу от Москвы, было обнаружено всего два дерева со следами деятельно-

сти вредителя. Наши данные показывают, что ЯИУЗ расселилась значительно дальше: северо-западная граница её распространения проходит по Тверской области на расстоянии более 100 км от Москвы. Судя по состоянию деревьев в Клину и Конаково, златка появилась в этих городах не менее двух лет назад. Вероятно, скачкообразное расселение

вредителя по обширной территории произошло из-за массового ослабления деревьев во время аномальной засухи 2010 г. Коридорами для проникновения златки из одних городов в другие могли послужить ряды деревьев, высаженные вдоль шоссейных и автомобильных дорог. Уже в 2006 г. «полумёртвые ясени цепочкой тянулись за пределы Москвы в соседние города и посёлки области» [Шанхиза, 2007].

Целесообразно провести обследование зелёных насаждений в городах Центральной России, чтобы определить современные границы инвазийного ареала. Необходимо как можно шире информировать население о вредителе через Интернет и другие средства массовой информации, чтобы случаи гибели ясеня в новых регионах не оставались без внимания. Особенно важно отслеживать, насколько далеко златка продвинулась на юг. Весьма вероятно быстрое расселение вредителя именно в этом направлении, так как естественный ареал ЯИУЗ в Азии находится значительно южнее Москвы. Проникновение златки в зону широколиственных лесов европейской России, где ведётся заготовка древесины ясеня, может нанести огромный ущерб лесной промышленности. Если же златка проникнет ещё дальше: в лесостепную и степную зоны, то могут пострадать лесополосы и как следствие – почвенный покров.

В настоящее время проводятся испытания феромонных ловушек, а также пробные выпуски энтомофагов, однако действенных мер борьбы пока не создано ни в нашей стране, ни в США [Гниненко, 2012; Emerald ash borer website, 2013]. Наиболее ценные экземпляры ясеней, например, в ботанических садах, можно защитить, установив на них инъекторы с пестицидом [McCullough et al., 2005]. Однако широкомасштабное применение пестицидов в населённых пунктах невозможно. Опыт показывает, что удаление сухих ветвей и верхушек не может спасти дерево. Строгий внутренний карантин, принятый в США, оказался не эффекти-

вен [Emerald ash borer website, 2013]. Несмотря на запрет вывоза саженцев и изделий из ясеня из поражённых регионов, ЯИУЗ продолжает распространяться по Соединённым Штатам. Поэтому не ясно, могут ли карантинные мероприятия предотвратить распространение вредителя по европейской России.

В ближайшие годы придётся провести крупномасштабную вырубку ясеня в Московской области и примыкающих поражённых регионах, как это делается в заселённых златкой штатах США [Ash Management..., 2012]. В противном случае в городах сложится чрезвычайная ситуация из-за большого количества мёртвых деревьев. Падение стволов и ветвей представляет угрозу для жителей. Кроме того, погибающие ясени служат рассадниками различных вредителей и болезней, которые могут поразить другие древесные породы. Следует отказаться от высадки ясеня в Подмосковье и прилегающих областях, а, возможно, и во всей Центральной России.

Энтомогенные катастрофы последних лет, в частности, массовая гибель пихтовых лесов Сибири из-за инвазии уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford [Баранчиков, 2012], и уничтожение московских ясеней златкой наглядно показывают, насколько важно вовремя выявлять очаги новых вредителей. Отдельные сельскохозяйственные, лесохозяйственные и экологические организации не могут сами по себе справиться с этой задачей. Необходимо объединить их усилия и создать общую базу данных. России нужна специальная служба мониторинга энтомофауны, подобная той, которая есть во многих развитых странах, например, в Великобритании [National Biodiversity Network, 2013].

Благодарности

Я глубоко признательна А.О. Беньковскому за помощь. Исследование частично поддержано Программой президиума РАН «Живая природа» – «Инвазии».

Литература

- Баранчиков Ю.Н. Интродукция златки *Agrius planipennis* в Европу: возможные экологические и экономические последствия // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2009. Вып. 1. С. 36–43.
- Баранчиков Ю.Н. Инвазии дендрофильных насекомых – источник хозяйственных проблем и полигон для эколого-эволюционных исследований // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 6–11.
- Баранчиков Ю.Н., Куртеев В.В. Инвазийный ареал ясеневой узкотелой златки в Европе: На западном фронте без перемен? // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 91–94.
- Гниненко Ю.И. Стенограмма оперативного совещания Федерального агентства лесного хозяйства и подведомственных организаций (21 августа 2012 года, 16:00) // Официальный сайт Федерального агентства лесного хозяйства. 2012. (<http://www.rosleshoz.gov.ru/media/stenogram/27>). Проверено 22.05.2013.
- Исмаилов А.И. Особенности развития и методы локализации очагов стволовых вредителей вяза и ясеня в городских насаждениях Москвы: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУЛ, 2008. 23 с.
- Мозолевская Е.Г. Значимые виды дендрофильных насекомых в городских насаждениях Москвы в современный период // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 23–24.
- Мозолевская Е.Г., Ижевский С.С. Очаги ясеневой златки в Московском регионе // Защита и карантин растений. 2007. № 5. С. 28–30.
- Сообщение информационного агентства «Regnum». Жучок, причинивший вред подмосковным деревьям, перебрался в калужский Обнинск – прокуратура // Информационное агентство «Regnum» 4.09.2012. (<http://www.regnum.ru/news/ecology/1567880.html>). Проверено 22.05.2013.
- Шанхиза Е.В. Инвазия узкотелой златки *Agrius planipennis* в Московском регионе // Сайт Зоологического института РАН. 2007 // (<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/ru/s/fraxxx.htm>). Проверено 24.05.2013.
- Юрченко Г.И., Турова Г.И., Кузьмин Э.А. К распространению и экологии ясеневой изумрудной узкотелой златки (*Agrius planipennis* Fairmaire) на Дальнем Востоке России // В сб.: Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Владивосток: Дальнаука, 2007. Вып. 18. С. 94–98.
- Ash Management Guidelines for Private Forest Landowners // University of Minnesota Extension and the Minnesota Department of Natural Resources. 2012 // (<http://www.emeraldashborer.info/silviculture.cfm#sthash.v4rtC0h0.dpuf>). Проверено 25.05.2013.
- Baranchikov Y., Mozolevskaya E., Yurchenko G., Kenis M. Occurrence of the emerald ash borer (*Agrius planipennis*) in Russia and its potential impact on European forestry // EPPO Bulletin. V. 38. № 2. 2008. P. 233–238.
- Emerald ash borer website. 2013 // (<http://www.emeraldashborer.info>). Проверено 25.05.2013.
- EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). 2013 (<http://www.eppo.int/>). Проверено 20.05.2013.
- Jendek E. New nomenclatorial and taxonomic acts, and comments. Buprestidae: *Agrius*. // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Stenstrup: Apollo Books. 2006. V. 3. P. 60.
- Knight K.S., Brown J.P.R., Long P. Factors affecting the survival of ash (*Fraxinus* spp.) trees infested by emerald ash borer (*Agrius planipennis*) // Biological Invasions. 2013. V. 15. № 2. P. 371–383.

McCullough D.G., Poland T.M., Cappaert D.L., Lewis P., Molongowski J. Evaluation of trunk injections for control of emerald ash borer // Emerald Ash Borer research and Technology Development meeting / Eds V. Mastro, R. Reardon. Romulus:

Forest Health Technology Enterprise Team. 2005. P. 38–39.

National Biodiversity Network. 2013. // (<http://www.searchnbn.net>). Проверено 26.05.2013.

EUROPEAN RANGE OF THE EMERALD ASH BORER *AGRILUS PLANIPENNIS* (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) IS EXPANDING: THE PEST DESTROYS ASHES IN THE NORTH-WEST OF MOSCOW REGION AND IN PART OF TVER REGION

© 2013 Orlova-Bienkowskaja M.Ja.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, Leninski pr. 33, marinaorlben@yandex.ru

Emerald ash borer *Agrilus planipennis* is a serious pest of ash. It was accidentally introduced to Moscow in 1990s. In May 2013 ashes in four cities located to the north-west of Moscow were examined. In Zelenograd (20 km far from Moscow), Klin (70 km far from Moscow) and Konakovo (100 km far from Moscow) the most of ashes have been already killed or severely damaged by the pest. Obviously, within coming several years ashes will be entirely eliminated from green plantations of these cities. Ashes, examined in Tver (145 km far from Moscow), are not damaged. The European range of the pest has significantly expanded to the northwest. Its border crosses now Tver Region.

Key words: *Agrilus planipennis*, emerald ash borer, ash, *Fraxinus*, pest, invasion, Moscow Region, Tver Region, range.

ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ В БАССЕЙН АНГАРСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

© 2013 Понкратов С.Ф.

ФГУП «Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства»
(Байкальский филиал),
670034 Россия, г. Улан-Удэ, ул. Хахалова, 4 «б»; fish_develop@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2013

Приводятся данные по биологическим инвазиям рыб в ангарские водохранилища: виды вселенцев, интродукция, саморасселение и натурализация чужеродных видов рыб. Описываются основные векторы инвазии, возможность ската рыб через плотины ангарских гидроэлектростанций. Анализируется динамика вселения новых видов в природные экосистемы. Установлено, что в настоящее время основными факторами изменения ихтиофауны служат последствия хозяйственной деятельности человека. С учётом хозяйственной значимости ряда вселенцев и наличия в водоёмах значительных запасов кормовых организмов, рассматривается возможность использования некоторых из вселенцев в качестве объектов пастбищного рыбоводства для увеличения рыбопродуктивности водохранилищ.

Ключевые слова: биологические инвазии, регулирование стока, ангарские водохранилища, Иркутская область.

Введение

Во второй половине прошлого столетия в результате интенсивного гидростроительства на р. Ангаре образовался ряд крупных водохранилищ. Регулирование Ангары обусловило полное изменение гидрологического режима и условий обитания речных рыб за счёт исчезновения течения и увеличения глубин. В настоящее время реофильные виды рыб (осётр, стерлядь, таймень, ленок, тугун, голец, шиповка, пескарь и минога) в водохранилищах практически не встречаются или встречаются единично. В то же время резкое изменение гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов в новых водоёмах создали благоприятные условия для размножения лимнофильных видов – плотвы и окуня, в результате чего в водохранилищах начали преобладать частиковые виды рыб, и ихтиоценозы сформировались как плотвично-окуневые, возникли новые, обеднённые по сравнению с исходной, фауны рыб [Понкратов, 1981]. Перестройка структуры сообществ, включая

изменение видового состава и экологического разнообразия биоты, сопровождается снижением биоразнообразия и проникновением рыб-мигрантов в обеднённые сообщества искусственных водоёмов.

Первый обзор хронологии и объёмов интродукции чужеродных видов в водоёмы и водотоки бассейна оз. Байкал и Забайкалья сделан Г.Л. Карасёвым [1974]. Несколько лет спустя, был поставлен вопрос об экологических последствиях акклиматизационных работ в бассейне оз. Байкал, приводящих к биологическому загрязнению [Пронин, 1982]. Под биологическим загрязнением этот автор подразумевал «...введение в состав биома таких новых организмов, которые вносят нарушения в функционирование сложившихся взаимосвязей в отдельных биоценозах или экосистемах в целом с негативными последствиями для непосредственного хозяйственного использования водоёмов и для существования определённой экосистемы как целостного природного явления» [Пронин, 1982, с. 14]. В настоящее

время для водоёмов бассейна оз. Байкал имеются обобщающие работы как по распространению отдельных чужеродных видов, таких как ротан [Пронин, Болонев, 2006] так и анализ процесса натурализации всех видов рыб-вселенцев [Пронин, Матвеев, Самусёнок и др., 2007].

Озеро Байкал является головным водохранилищем Ангарского каскада и водоёмом-донором биоинвазий, однако публикации о видах-вселенцах в бассейн бывшей р. Ангара имеют казуальный характер: о вылове радужной форели [Широбоков, 1993], начале распространения ротана [Дёмин, 2000] или некоторые данные о натурализации вселенцев [Купчинский и др., 1996; Купчинский, Купчинская, 2007; Понкратов, Панасенков, 2008; Матвеев, Самусёнок, 2009]. Поэтому автор данного сообщения представляет анализ особенностей биологических инвазий гидробионтов в водохранилища р. Ангара и пространственно-временную характеристику, основных коридоров и векторов расселения чужеродных организмов.

Материал и методика

В основу анализа инвазионного процесса положены данные, полученные при проведении ихтиологических работ по оценке состояния запасов водных биологических ресурсов в зоне ответственности ФГУП «Госрыбцентр» (2003–2012 гг.). Общий объём выборки из водоёмов Иркутской области составил 13 956 особей рыб 11 видов-вселенцев, также использовались результаты многолетних полевых исследований автора на ангарских водохранилищах за период с 1970-х гг. по настоящее время [Понкратов, Панасенков, 2008].

Обзор работ по изменению ареала некоторых видов рыб, а также по вселению ценных промысловых объектов в водоёмы региона выполнен с использованием литературных материалов; при подготовке работы применялись ежегодные данные официальной рыбопромысловой статистики.

Краткая характеристика ангарских водохранилищ

Протяжённость р. Ангара составляет 1779 км, её бассейн вытянут с юго-востока на северо-запад, на юге он граничит с бассейном Байкала, на западе и севере – с бассейном Енисея, на востоке – с бассейном р. Лена [Ресурсы поверхностных вод..., 1972]. Уникальность Ангара, её водного режима во многом определяется Байкалом (ежегодный сток более 60 км³ чистой пресной воды), который обеспечивает равномерность стока воды в течение всего года. На р. Ангара расположен каскад из четырёх ангарских водохранилищ (Иркутское, Братское, Усть-Илимское, в 2013 г. заканчивается наполнение Богучанского), общей длиной 1308 км (табл. 1).

Площадь мелководий до 2 м, наиболее благоприятных для нереста рыб и нагула молоди, составляет около 5%. Относительно невелика общая площадь литоральной зоны (0–10 м), благоприятной для нагула рыб-бентофагов, – около 40%. Почти половина от общей площади акватории водохранилищ приходится на глубины свыше 20 м. На глубоководных участках при отсутствии перемешивания водной массы существуют устойчивые термические зоны с образованием слоя температурного скачка. Летом водные массы водохранилищ прогреваются значительно лучше, чем в реке. В июле-августе средняя температура воды в верхнем слое (0–10 м) – 17.3°C, в слое 10–20 м – 10.5°C, придонные воды холодные (4–6°C) и летним прогревом не охватываются.

Создание каскадов водохранилищ существенно сглаживает амплитуду колебаний минерализации воды и, что особенно важно, снижает их пиковые значения. В меньшей степени это проявляется в головных водохранилищах и в большей мере – в замыкающих [Водохранилища и их воздействие..., 1986]. Формирование газового режима в водохранилище отличается от речного и происходит под влиянием ряда факторов: замедленного течения водных масс,

Таблица 1. Морфометрические показатели водохранилищ ангарского каскада

Параметры	Водохранилища [Авакян и др., 1987, Богучанское водохранилище..., 1979]				Всего
	Иркутское	Братское	Усть-Илимское	Богучанское (строящееся)	
Высота плотины, м	44.0	125.0	105.0	96.0	
Площадь, кв. км	154	5470	1922	2330	9787
Объём, куб. км	2.1	169.7	58.9	58.1	289.3
Протяжённость, км	55	570	302	381	1308
Макс. ширина, км	7	25	12	13	–
Макс. глубина, м	35.0	155	94.0	75	–
Средняя глубина, м	14.0	31.0	32.0	25.0	–
Макс. сработка, м	4.5	8.0	3.5	4.0	–
Длина берега, км	276	6000	2500	2430	–
Водообмен, раз/год	24.0	1.82	1.65		–
Наполнение, годы	1956–1962	1961–1967	1974–1977	2012–2013	–

ветрового перемешивания, изменения термического режима, взаимодействия ложа с природной водой. При формировании гидрохимического режима водохранилищ происходит глубокая трансформация химического стока реки, разбавление веществ естественного и антропогенного происхождения [Авакян и др., 1994].

Современный состав фауны чужеродных видов рыб и векторы инвазий

Ихтиологические исследования, проведённые на водоёмах бассейна Ангары в XIX–XX вв., выявили обитание 38 видов и подвидов рыб, относящихся к 31 роду, 14 семействам и 9 отрядам [Матвеев, Самусёнок, 2009]. Изменение речных биотопов вследствие прямого антропогенного воздействия (гидростроительство) предоставляет мигрантам возможность проникновения и формирования устойчивых популяций в экосистемах-реципиентах.

К вселенцам в настоящее время относится 11 видов рыб (табл. 2).

Основными векторами (способами) вселения чужеродных видов в бассейны водоёмов являются: преднамеренная или случайная интродукция человеком; саморасселение (часто из смежных бассейнов в связи с гидростроительством) [Болотова, Коновалов и др., 2010; Слынько, Дгебуадзе и др., 2010].

В ангарских водохранилищах отмечены преднамеренно интродуцированные в результате акклиматизационных работ – байкальский омуль, пелядь, лещ, сазан; случайно интродуцированные – микижа, верховка, ротангоголовешка; саморасселившиеся – амурский сом, желтокрылая, длиннокрылая и каменная широколобки.

Преднамеренно вселённые виды

Байкальский омуль. Вселялся в Иркутское, Братское и Усть-Илимское водохранилища, начиная с 1959 г. на стадии личинки и подрощенного малька (Братское). В Иркутском водохранилище небольшие скопления омуля отмечались у плотины Иркутской ГЭС, однако промысла не велось из-за круглогодичного запрета [Тугарина, 1977]. В уловах встречается изредка [Купчинский, Купчинская, 2007].

В Братском водохранилище омуль расселился по всему водоёму, характеризуется высоким темпом роста, ранним созреванием [Поляков, 1989; Купчинский и др., 1996]. Максимальные уловы достигали 50–55 т (1990–1991 гг.). Эффективность его естественного размножения крайне низка и формирование популяции происходит практически исключительно за счёт искусственного воспроизводства. После прекращения широкомасштабных

Таблица 2. Чужеродные виды рыб в бассейне ангарских водохранилищ

Виды и их таксономическое положение	Водохранилища		
	Иркутское	Братское	Усть-Илимское
SALMONIFORMES Salmonidae RAFINESQUE. 1815			
1. <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792) – микижа	+	+	+
Coregonidae COPE. 1872			
2. <i>Coregonus peled</i> (Gmelin. 1789) – пелядь		+	+
3. <i>Coregonus migratorius</i> (Georgi. 1775) – байкальский омуль	+	+	+
CYPRINIFORMES Cyprinidae BONAPARTE. 1832			
4. <i>Abramis brama</i> (Linnaeus. 1758) – лещ	+	+	+
5. <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843) – обыкновенная верховка	+	+	
6. <i>Cyprinus rubrofuscus</i> La Celede, 1803 – амурский сазан	+	+	
PERCIFORMES Eleotrididae REGAN. 1911			
7. <i>Percottus glenii</i> Dybowski. 1877 – ротан	+	+	
8. <i>Silurus asotus</i> (Linnaeus. 1758) – амурский сом	+	+	+
SCORPAENIFORMES Cottidae			
9. <i>Cottomephorus Grewingki</i> (Dybowski, 1874) – желтокрылая широколобка	+	+	+
10. <i>Cottomephorus inermis</i> (Jakowlew, 1890) – длиннокрылая широколобка	+	+	+
11. <i>Paracottus knerii</i> (Dybowski, 1874) – каменная широколобка	+	+	+

работ по искусственному воспроизводству омуля вылов его не превышает 0.5–0.75 т.

В Усть-Илимском водохранилище на верхнем (речном) участке отмечены небольшие нерестовые скопления омуля с половыми продуктами на IV–V стадии зрелости, отмечены случаи поимки отнерестившихся самок [Понкратов, Панасенков, 2008].

Пелядь. Вселялась в Братское водохранилище на стадии личинки и подрощенного малька, в Усть-Илимское – на стадии личинки. После прекращения интродукции численность значительно снизилась, единично встречается в осенний период, промысловый вылов в 2012 г. составил 0.1 т.

Лещ. В Иркутское водохранилище из оз. Убинского в 1956–1962 гг. было

завезено 27.7 тыс. производителей леща [Купчинский, 1987]. Численность леща в водохранилище незначительна, много его молоди и производителей вылавливается в местах нереста и нагула, часть стада выходит из водохранилища в оз. Байкал, отмечены случаи поимки леща в Малом Море.

В Братское водохранилище в 1962–1971 гг. было выпущено 38 512 экз. разновозрастных особей из оз. Убинского, Новосибирского водохранилища и оз. Бийликуль Казахской ССР [Пушкина, 1977]. В Усть-Илимское водохранилище не вселялся.

Сазан амурский. В первые годы существования Иркутского водохранилища в него было выпущено 8 тыс. экз., при этом 6.5 тыс. производителей [Понкратов, Панасенков, 2008]. Из-за небольшой среднегодовой суммы тепла сазан достигает половозрелости только к 8–9-годовалому возрасту. Процесс акклиматизации сазана в Иркутском водохранилище – продолжительный и малоэффективный [Тугарина, 1977].

В Братское водохранилище в 1962 г. было выпущено 4847 разновозрастных особей. Стал отмечаться в промысловых уловах с 2000 г. [Понкратов, Панасенков, 2008]. В Усть-Илимское водохранилище не вселялся.

Случайно интродуцированные виды

Микижа. Расширение области распространения интродуцентов без их естественного воспроизводства происходит при выращивании товарной рыбы. Примером случайной интродукции является попадание в бассейны всех ангарских водохранилищ микижи (радужной форели) из водоёмов рыбноводных хозяйств [Широбоков, 1993]. Однако данный вид вряд ли способен сформировать устойчивую самовоспроизводящуюся популяцию и отмечается в составе ихтиофауны за счёт систематического попадания молоди из прудов хозяйств.

Ротан-головешка. Ротан завезён в оз. Гусиное (бассейн Селенги) с рыбопосадочным материалом амурского

сазана из Хабаровского рыбхоза в 1969 г. [Пронин, 1982]. Из оз. Гусиное ротан широко саморасселился в бассейн р. Селенги и прибрежно-соровую систему Байкала [Пронин и др., 1998; Пронин, Болонев, 2006; Пронин, Матвеев, Самусёнок, 2007]. С конца 1990-х гг. начал отмечаться в Иркутском водохранилище, куда проник из Байкала. В настоящее время его численность в ряде заливов водохранилища достаточно высока [Дёмин, 2000]. В последние годы появление ротана-головешки зафиксировано ниже плотины Иркутской ГЭС в водоёмах городской черты Иркутска.

Верховка. В бассейн Ангары была завезена вместе с карпом из европейской части страны в 1950–1970-е гг. и первоначально была обнаружена в подпорных прудах при товарном выращивании карпа [Матвеев, Самусёнок, 2009]. В настоящее время отмечена в основном русле рек Ангары и Иркуты, нижнем течении его притоков – Каи и Олхи – в верхней части Братского водохранилища. В начале 2000-х гг. была произведена несанкционированная интродукция в пруды на притоках Ийской части Братского водохранилища.

Саморасселившиеся виды

Амурский сом. Служит характерным примером самостоятельного расширения ареала видом после преднамеренной его интродукции. В 1932 г. из р. Онон (бассейн Амура) было пересажено в оз. Шакшу (система Арахлейских озёр в бассейне Байкала) 22 экз. амурского сома [Егоров, 1985]. Здесь сом размножился и по р. Хилок проник в соседние озёра Иргень, Ундугун и далее в р. Селенгу. В 1947 г. сом впервые был обнаружен в оз. Гусином, тогда же появился и в оз. Байкал. В 1953 г. в оз. Гусином было выловлено 0.2 т, в 1960 г. вылов здесь и в р. Селенге составил 0.8 т, а в 1962 г. – 8.3 т [Егоров, 1985]. С конца 1950-х гг. появился в Иркутском водохранилище, а с середины 1960-х – в Братском водохранилище. В 2000 г. нами впервые была выловлена половозрелая самка сома на верхнем участке

Таблица 3. Видовой состав рыб, отловленных на глубинных водозаборах, %

Виды рыб	Усть-Илимское водохранилище	Братское водохранилище
Окунь	5.9	0.6
Ёрш	–	0.3
Песчаная широколобка	85.3	90.0
Желтокрылая широколобка	5.9	6.1
Каменная широколобка	2.9	3.1

Усть-Илимского водохранилища, в последующие годы встречается единично.

Байкальские широколобки. Неоднократно отмечалось проникновение в Ангару из Байкала 4-х эндемичных байкальских видов рогатковидных рыб (желтокрылой, длиннокрылой, красной и большеголовой широколобок) [Матвеев, Самусёнок, 2009].

В настоящее время эти виды отмечаются, главным образом, в истоковой части Ангары. Желтокрылая и каменная широколобки образовали в Иркутском, Братском и Усть-Илимском водохранилищах постоянные самовоспроизводящиеся, довольно многочисленные популяции, длиннокрылка встречается в Братском и Усть-Илимском водохранилищах значительно реже.

Преднамеренно и случайно интродуцированных и саморасселившихся рыб в бассейне Иркутского водохранилища насчитывается 9 видов, в бассейне Братского – 11, в бассейне Усть-Илимского – 8 видов. Непосредственный контакт Иркутского водохранилища с оз. Байкал дал возможность для проникновения и расселения байкальских бычков, головешки ротана и амурского сома.

Характерной особенностью гидрологического режима водохранилищ является образование вблизи водозабора плотин ГЭС участков, в пределах которых скорости течения превышают среднюю скорость стокового течения в водоёме. Этот участок и является основной зоной влияния водозабора или районом изъятия стока. Попадание рыбы в зону влияния водозабора влечёт за собой реализацию покатной миграции, которая представляет собой адаптивную реакцию, направленную

на расселение вида в пределах ареала. Покатная миграция реализуется при совпадении пространственной структуры рыб со структурой стокового течения [Павлов, Пахоруков, 1983]. Согласно классификации Д.С. Павлова [Павлов, 1979] различные виды рыб, имеют свои особенности распределения молоди по экологическим зонам.

В небольшом по размерам, относительно мелководном, проточном (водообмен 24 раза в год) Иркутском водохранилище, где в мае происходит значительный сброс водных масс и осушается до 50% площади заливов, молодь всех видов вселенцев попадает в зону изъятия стока, и отмечается её массовый снос в нижерасположенное Братское водохранилище.

Подача воды из Братского и Усть-Илимского водохранилищ на агрегаты ГЭС осуществляется через водозаборные окна плотин, расположенные на глубине 35–40 м. На этой глубине вода даже в самое жаркое время года не прогревается выше 10°C. В стоковое течение вовлекается вся толща воды приплотинной зоны, вплоть до максимальных глубин (80 м). Видовой состав рыб, задержанных заградительной вращающейся сеткой в марте-октябре 2011–2012 гг. на крупных водозаборах предприятий целлюлозно-бумажной промышленности, расположенных на тех же глубинах приплотинных участках Братского и Усть-Илимского водохранилищ приводится в таблице 3.

Учитывая глубинное размещение водозабора, в зону изъятия стока попадает пелагиальная часть слабозаселённых глубоководных приплотинных участков Братского и Усть-Илимского водохранилищ. Из вселенцев здесь

встречаются только бычки, относящиеся, согласно классификации Д.С. Павлова [1979] к монозональному бентальному типу. Молодь этих рыб держится у дна и по мере роста расселяется по батиалям, где попадает в стоковое течение, которое захватывает всю толщу воды приплотинной зоны, вплоть до максимальных глубин.

Амурский сом, амурский сазан, лещ относятся к монозональному литоральному типу распределения. Эти виды нерестятся в литорали, их икра и личинки приклеиваются к субстрату, обитание молоди и взрослых особей связано с литоралью. Таким образом, наименьшее влияние сброса воды сказывается на видах, постоянно обитающих в литорали и вероятность их ската через высоконапорные плотины Братской и Усть-Илимской ГЭС крайне незначительна. Характерно, что ниже плотины Братской ГЭС – в Усть-Илимском водохранилище – амурский сом и лещ встречаются крайне редко, а амурский сазан отсутствует.

Экологический эффект биологических инвазий

Реальный экологический эффект биологических инвазий чужеродных видов возникает только в случае успешной натурализации чужеродного вида, когда новый вид встраивается в экосистему, становится полноправным элементом нативного сообщества [Слынько, Дгебуадзе и др., 2010]. К настоящему времени из всех выявленных по бассейну чужеродных видов широко натурализовались во всех водохранилищах байкальские бычки (желтокрылая, каменная и длиннокрылая широколобки), высокая численность которых отмечается на участках с низкой температурой воды (нижние бьефы плотин ГЭС и глубоководные участки свыше 30 м).

В Братском водохранилище натурализовались лещ, амурский сом, амурский сазан. В Иркутском и Братском сформировались локальные популяции ротана и верховки, в Иркутском – леща, амурского сома, амурского сазана.

Лещ в Братском водохранилище расселился по всему водоёму и его крупным притокам, сформировались нерестовые стада, размножение происходит путём естественного воспроизводства. Колебания численности популяции, урожайности поколений и величины промыслового запаса зависят от условий воспроизводства, обусловленных уровнем режимом водохранилища. Урожайные поколения леща появляются в годы, следующие за маловодными, когда заливаются водой прибрежные участки с появившейся растительностью [Понкратов, 2011]. Промысловый вылов в 2012 г. составил 116.8 т.

Часть чужеродных видов рыб, в том числе микижа, не смогли натурализоваться в естественных условиях ангарских водохранилищ и сформировать самовоспроизводящиеся популяции.

Сиговые, при искусственном разведении в разнотипных водоёмах различных климатических зон, хорошо растут, созревают, и даже нерестятся, однако в результате гибели икры и личинок под воздействием биотических и абиотических факторов их натурализация осуществляется чрезвычайно редко [Кузьмин, 1978]. Устойчивые самовоспроизводимые популяции у сиговых в результате интродукции возникли в ограниченном количестве случаев, причём, в условиях сложных ихтиоценозов сиговые не приживаются, и лишь в водоёмах, где ограничен состав местных рыб или их не было совсем, отмечена натурализация. Естественное воспроизводство пеляди отмечено в ряде озёр и водохранилищ европейской и азиатской частей России, но это лишь биологическое явление и какого-либо влияния на хозяйственные результаты не оказывает [Кудерский, 2001].

Омуль в Усть-Илимском водохранилище по темпу роста и скорости полового созревания превосходит исходную форму из оз. Байкал в 2–3 раза. Он образует небольшие маточные стада на верхнем речном участке водохранилища, где отлавливаются отнерестившиеся самки. Однако естественного воспроиз-

водства омуля в промышленных масштабах не происходит. Возможно, одной из причин низкой эффективности естественного воспроизводства является высокая численность на этом участке песчаной широколобки и гаммарид, в массе потребляющих отложенную икру омуля. Подобное положение сложилось и на Братском водохранилище, где с естественных нерестилищ на р. Белой скатывается не более 0.01–0.04% от потенциально отложенной икры [Поляков, 1984]. На нерестовых реках Байкала выход личинок омуля от возможного фонда икры колеблется от 0.4 до 37.0% [Афанасьев, 1980].

Примерно такая же ситуация сложилась и с пелядью, которая нерестится на песчаных грунтах на глубине от 1.5 до 3.5 м [Жданкина и др., 1984]. Плановая средняя зимняя сработка уровня Братского водохранилища – 2–3 м, и большая часть икры к концу зимы оказывается на осушенной зоне подо льдом и вымерзает.

Общим положительным итогом акклиматизационных мероприятий с пелядью и омулем в ангарских водохранилищах является создание искусственно формируемых и постоянно культивируемых маточных стад за счёт систематических посадок жизнестойкой молоди.

Заключение

Зарегулирование Ангары и образование ряда водохранилищ обусловило появление новых разнообразных биотопов. Изменение биотопов и возникновение новых, обеднение фауны рыб по сравнению с исходной, обеспечивают проникновение мигрантов в сообщества рыб новых искусственных водоёмов и приводят к увеличению таксономического разнообразия.

Преднамеренно и случайно интродуцированных и саморасселившихся рыб в бассейне Иркутского водохранилища насчитывается 9 видов, в бассейне Братского – 11, в бассейне Усть-Илимского – 8. Озеро Байкал через исток р. Ангары стало донором рассе-

ления байкальских широколобок, ротана и амурского сома в Иркутское водохранилище. Широколобки, относящиеся к монозональному бентальному типу распределения, попадают в зону изъятия стока и скатываются через плотины Ангарского каскада. Наименьшее влияние сброса воды сказывается на видах, постоянно обитающих в литорали. Вероятность их ската через высоконапорные плотины Братской и Усть-Илимской ГЭС крайне незначительна.

Наибольшие последствия для экосистемы может иметь возможная инвазия крупного хищника – судака – относящегося к полизональному постоянному типу распределения, и его молодь вместе с молодью окуня и ерша может скатываться через плотины ГЭС.

Сложившееся сочетание природных и антропогенных факторов, благоприятствующих распространению вселенцев, может вызвать дальнейшую экспансию чужеродных видов в инвазионном коридоре Ангарских водохранилищ. Усиление миграций вселенцев в бассейн Енисея и их массовое развитие способно через перестройку структуры сообществ вызвать вытеснение уникальных енисейских нативных видов и форм рыб и существенное снижение их численности.

Литература

Авакян А.Б., Кочарян А.Г., Майрановский Ф.Г. Влияние водохранилищ на трансформацию химического стока рек // Водные ресурсы. 1994. Т. 21. №2. С. 144–153.

Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.

Афанасьев Г.А. Некоторые данные по биологии и численности селенгинского стада омулей в современный период // Труды Востсибрыбниипроект. 1980. Т. 1, вып. 2. С. 66–78.

Богучанское водохранилище. Подземные воды и инженерная геология

- территории / Под ред. М. М. Одинцова. Новосибирск: Наука, 1979. 156 с.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Думнич Н.В. Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 13–32.
- Водохранилища и их воздействие на окружающую среду. М.: Наука, 1986. 368 с.
- Дёмин А.И. Головешка ротан в Иркутском водохранилище / А.И. Дёмин, А.Б. Купчинский // Тезисы Вестника Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. Иркутск, 2000. Вып. 19. С. 9–10.
- Егоров А.Г. Рыбы водоёмов юга Иркутской области. Иркутск. Изд-во Иркут. ун-та, 1985. Ч. 1. 361 с.
- Жданкина Н.П., Олифер С.А., Соловьёва Г.А. Структура нерестового стада, рост и плодовитость пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) Братского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 5. С. 781–784.
- Карасёв Г.Л. Распространение фауны рыб в водоёмы Забайкалья // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 2 (85). С. 191–210.
- Кудерский Л.А. Акклиматизация рыб в водоёмах России // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2. № 1(5). С. 6–85.
- Кузьмин А.Н. Эмбриональное развитие пеляди // Экологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1978. С. 148–164.
- Купчинский А.Б., Купчинская Е.С. Редкие виды рыб Иркутского водохранилища // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. 2007. 2 (54). С. 56–58.
- Купчинский Б.С. Лещ водоёмов Байкало-Ангарского бассейна. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1987. 143 с.
- Купчинский Б.С., Купчинская Е.С., Тютрина Л.И., Рыжова Л.Н. Некоторые эколого-физиологические показатели байкальского омуля в Братском водохранилище // В сб.: Ихтиологические исследования озера Байкал и водоёмов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1996. С. 19–28.
- Матвеев А.Н., Самусёнок В.П. Круглоротые (Cyclostomata) и рыбы (Pisces) водоёмов бассейна реки Ангары // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна: В 2 т. Новосибирск: Наука, 2009. Т. 2: Водоёмы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. С. 396–416.
- Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 320 с.
- Павлов Д.С., Пахоруков А.М. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 264 с.
- Поляков О.А. Биологическая характеристика байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* в Братском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 3. С. 416–422.
- Поляков О.А. Результаты вселения байкальского омуля в Братское водохранилище // В сб.: Вклад молодых биологов Сибири в решение вопросов продовольственной программы и охраны окружающей среды. Улан-Удэ, 1984. С. 77–78.
- Понкратов С.Ф. Формирование запасов основных промысловых рыб Усть-Илимского водохранилища // Тр. / Госниорх. 1981. № 165. С. 102–109.
- Понкратов С.Ф. Результаты и перспективы рыбоводно-акклиматизационных работ на Ангарских водохранилищах // Аквакультура Европы и Азии: реалии и перспективы развития и сотрудничества. Мат-лы междунар. науч.-практ. конф. Улан-Удэ, оз. Байкал (Россия), 1–7 августа 2011 г. Тюмень: ФГУП Госрыбцентр, 2011. С. 15–17.

- Понкратов С.Ф., Панасенков Ю.В. Акклиматизация и воспроизводство ценных видов рыб в ангарских водохранилищах. Иркутск: Изд-во гос. ун-та, 2008. 139 с.
- Пронин Н.М. Об экологических последствиях акклиматизационных работ в бассейне озера Байкал // Биологические ресурсы Забайкалья и их охрана / Отв. ред. В.Н. Прокопьев. Улан-Удэ: Изд-во БФ СО АН СССР, 1982. С. 3–18.
- Пронин Н.М., Болонев Е.М. О современном ареале вселенца ротана *Perccottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) в Байкальском регионе и проникновении его в экосистему открытого Байкала // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 4. С. 564–566.
- Пронин Н.М., Матвеев А.Н., Самусёнок В.П. и др. Рыбы озера Байкал и его бассейна. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2007. 284 с.
- Пронин Н.М., Селгеби Д.Х., Литвинов А.Г., Пронина С.В. Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озёра мира: ротана-головешки (*Perccottus glehni*) в оз. Байкал и ерша (*Gymnocephalus cernuus*) в оз. Верхнее // Сибирский экологический журнал. 1998. № 5. С. 397–406.
- Пушкина Р.Г. Основные направления повышения рыбопродуктивности Братского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири / Изв. ГосНИОРХ. Л. 1977. Т. 115. С. 55–64.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Ангаро-Енисейский район. Л.: Гидрометеиздат, 1972. Т. 16, вып. 2. 594 с.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.
- Тугарина П.Я. Иркутское водохранилище и продуктивность его ихтиоценозов // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 44–54.
- Широбоков И.И. О непреднамеренной интродукции радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в Иркутское водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33(6). С. 841–843.

BIOLOGICAL INVASIONS OF ALIEN FISH SPECIES INTO THE BASIN OF ANGARA RESERVOIRS

© 2013 Ponkratov S.F.

Baikal branch of Federal State Unitary Enterprise "State Research and Production Center of Fishery"
670034 Russia, Ulan-Ude, Hahalov's st., 4 «b»; fish_develop@mail.ru

The paper presents the data on biological invasions of fish species into the reservoirs of the Angara River, i.e. introduction, range expansion, and naturalization of alien species. The basic vectors of the invasion, the possibility of fish slipping past the dams on the Angara River are described. The analysis of dynamics of a new species establishment in the native ecosystem is given. It is established that the main factors of ichthyofauna change are the consequences of human activity. Taking into account economic importance of several invaders and the presence of significant supply of forage organisms in reservoirs, the possibility of usage of some invaders as the objects of graze fish breeding for augmentation in a fish productivity of the water reservoirs is considered.

Key words: biological invasions, water reconstruction, reservoirs of the Angara River, Irkutsk Region.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУХ РОДА *MEROMYZA* Mg. (DIPTERA: CHLOROPIDAE) НА ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУРАХ МОНГОЛИИ

© 2013 Сафонкин А.Ф., Акентьева Н.А., Триселёва Т.А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Москва, 119071, Ленинский пр., 33
andrej-safonkin@yandex.ru, akentewa@mail.ru

Поступила в редакцию 11.09.2013

Исследовано распределение массовых видов злаковых мух *Meromyza acuminata* и *M. nigrofasciata* на полях зерновых в северной части Монголии. На промышленных пшеничных полях к началу июля преобладала *M. acuminata*, мигрирующая с дикорастущих злаков перед полями. *M. nigrofasciata* преимущественно аккумулировалась на дикорастущих злаках. Наиболее высокая численность *M. acuminata* была на пшенице, меньшая – на ячмене и, особенно, ржи. Малочисленный вид *M. elongata* может конкурировать с *M. nigrofasciata*. *M. conifera* был отмечен только на одном пшеничном поле, одновременно с *M. acuminata* и *M. nigrofasciata*. Развиваясь на житняке (*Agropyron* sp.), родственном с пшеницей злаке, *M. acuminata* легко переходит на зерновые культуры, реализуя аналогичную стратегию хлебной меромизы *Meromyza nigriventris*, массового вредителя зерновых на территории Европы.

Ключевые слова: злаковые мухи, *Meromyza*, вредители злаков, биотопы Монголии.

Введение

Злаковые мухи рода *Meromyza* Mg. (Diptera: Chloropidae) распространены по всему Северному полушарию. Особенность их биологии состоит в том, что личинка мухи способна развиваться только внутри стебля злаков (сем. Poaceae). Поэтому, в зависимости от времени начала питания, личинка повреждает либо точку роста одного побега, либо формирующийся колос [Лескова 1952, 1953; Федосеева, 1969]. Известно 97 видов злаковых мух этого рода, однако к опасным вредителям зерновых относится один вид – хлебная меромиза *Meromyza nigriventris*. Остальные виды развиваются на дикорастущих или пастбищных кормовых злаках. В то же время, *M. nigriseta* может повреждать пшеницу [Нарчук, Федосеева, 2011], а *M. variegata*, при определённых условиях, в том числе при засорённости

поля дикорастущими злаками, факультативно повреждать ячмень [Сафонкин и др., 2013].

Среди 28 видов злаковых мух, известных из Монголии [Нарчук, Федосеева, 2011], там достаточно широко распространены два вида *M. acuminata* и *M. nigrofasciata* [Нарчук, Федосеева, 1982]. Эти виды входят в группу дауро-монгольских степных видов, заселяющих степные луга и остепнённые склоны. Кормовым растением для *M. acuminata*, по видимому, является житняк (*Agropyron* sp.), для *M. nigrofasciata* – колосняк (*Leymus chinensis*) [Нарчук, Федосеева, 1982]. Несмотря на длительное изучение злаковых мух Монголии, их подробное биотопическое распределение в районах пахотного земледелия, не проводилось. Не исследованы возможные переходы массовых видов на питание зерновыми культурами.

Цель работы – изучение видового состава и особенностей биотопического распределения злаковых мух рода *Meromyza* Mg. на полях зерновых культур в северной части Монголии.

Материал и методика

Сборы злаковых мух проведены в 2011–2012 гг. в северной части Монголии в районах выращивания зерновых культур. Укосы, в среднем в 9-кратной повторности (50 взмахов сачком на укос), проведены на промышленных полях с пшеницей в окрестностях г. Дархан и сомонов Салхит и Угий-Нур, на опытных полях НИИ растениеводства и земледелия (г. Дархан) и перед каждым полем на дикорастущих злаках. Промышленные поля занимают большие пространства и характеризуются севооборотом с чередованием площадей, засеянных пшеницей и оставленных под паром. Ширина каждой полосы составляет 50 м, длина может достигать более 1 км. Поэтому сборы проводились в среднем на расстоянии от 10 до 200 м от края поля. Особенность опытных полей заключалась в их небольших размерах (до 10 га), регулярном поливе и интенсивных химических обработках против насекомых и сорных растений.

Определение злаковых мух проведено по Нарчук, Федосеевой [1982, 2010]. Название злаков дано по Губанову и др. [1995].

Материал обработан в программе Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

За два года работы на полях и в биоценозах около них было собрано 7 видов злаковых мух: *M. acuminata* (84.7%), *M. nigrofasciata* (11.7%), *M. conifera* (2.36%), *M. nartshukae* (0.1%), *M. elongata* (0.98%), *M. pluriseta* и *M. tuvinensis* (по 0.08%). Стабильно высокую долю в уловах занимают два первых вида. *M. acuminata* (2011 г. – 84.4% и 2012 г. – 84.8%) и *M. nigrofasciata* (2011 г. – 8.2% и 2012 г. – 13.5%). Остальные виды редки и были

отловлены в один из годов, например, *M. elongata* встречалась в единичных экземплярах на зерновых в 2012 г. *M. conifera* была собрана на одном промышленном пшеничном поле в 2011 г. Её обилие (3.0 особи на укос) равнялось 24.4%. Отношение самок к самцам составляло 0.63. В биоценозе, прилегающем к полю, этот вид собран не был.

Сравнительный анализ обилия массовых видов выявил динамику увеличения их численности в сезоне. В последней декаде июня (2011 г.) – первой декаде июля (2012 г.) численность *M. acuminata* резко возрастает, что может быть связано с массовых вылетом имаго первого поколения (рис. 1). Это совпадает с выходом 4–5 листа у яровой пшеницы.

Обилие массовых видов варьировало в различных агроценозах, но особенно большая численность отмечена для промышленных пшеничных полей, наименьшая – для полей ржи (Таблица). Среднее количество мух *M. acuminata* на укос на пшеничных полях составляет 13.27 ± 5.72 , в биоценозах, прилегающих к полям, – 2.25 ± 0.73 .

Преобладание *M. acuminata* на пшенице по сравнению с участками степи перед ней указывает на неслучайное преобладание этого вида на промышленных полях. Стратегия расселения *M. acuminata* может заключаться в откладке яиц на молодые растения, стебли которых не повреждены другими видами злаковых мух.

Например, у широко распространённого вредителя зерновых, хлебной меромизы *M. nigriventris*, вредоносность может быть связана с исходным питанием личинок на пырее [Нарчук, устное сообщение]. Известно, что генетическая близость родов *Agropyron* и *Triticum* обеспечивает развитие некоторых видов хлоропид на представителях того и другого рода [Карпова, 1965]. Предполагается, что злаковые мухи – олигофаги [Нарчук, Федосеева, 2011]. Поэтому переход на питание близкородственным злаком – пшеницей, для хлебной меромизы не представлял трудностей.

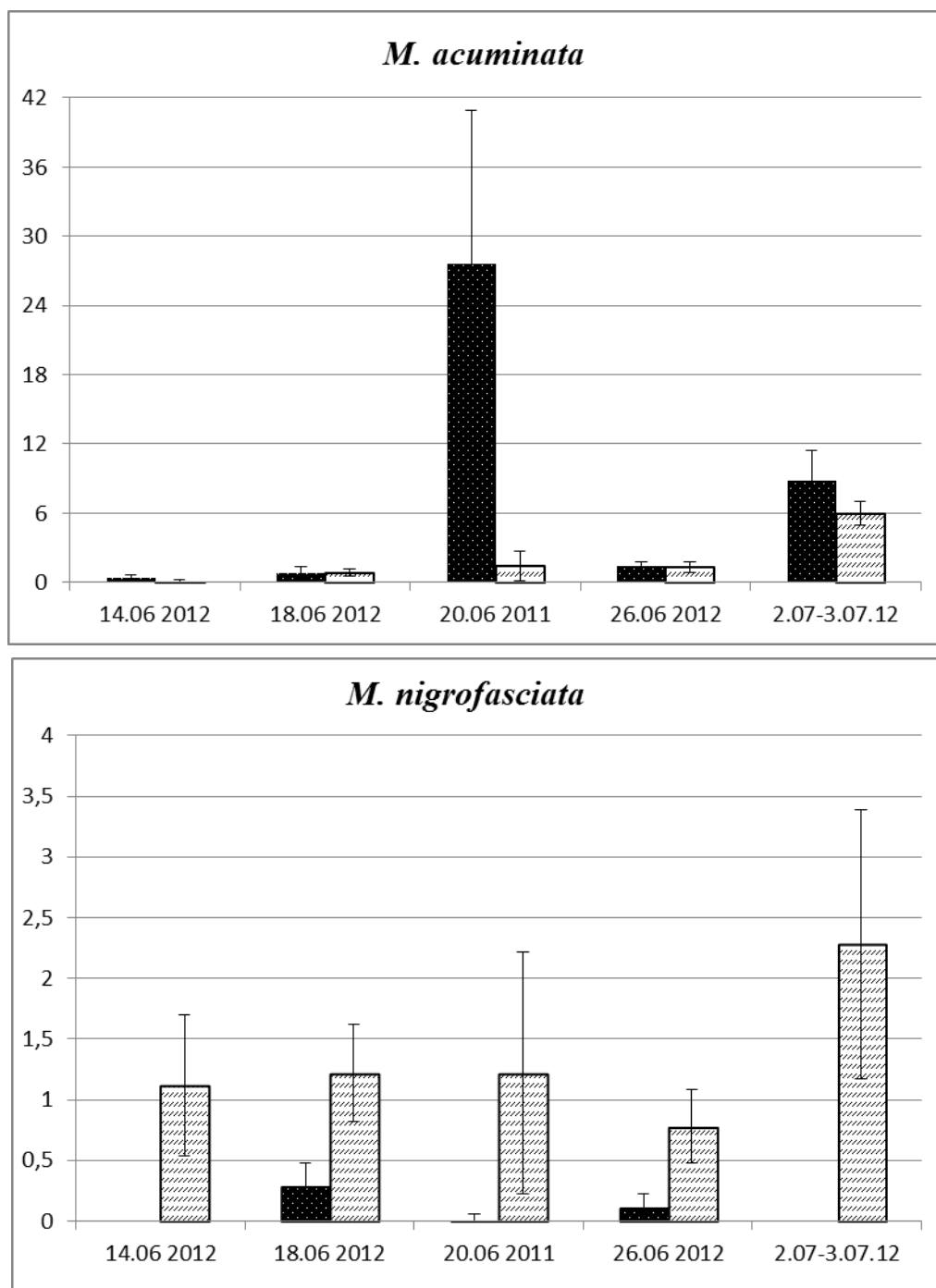


Рис. 1. Распределение *M. acuminata* и *M. nigrofasciata* на промышленных полях пшеницы Монголии. По оси ординат показано среднее количество мух на учёт. Темный столбик – сбор мух на полях, светлый столбик – в биоценозах, прилегающих к полям.

Аналогичная ситуация обнаруживается и для вида *M. acuminata*. Её возможное развитие на житняке [Нарчук, Федосеева, 2011] также не препятствует переходу к питанию культурными злаками, тем более что данный вид злаков отмечен перед полями пшеницы. Зимовка личинок *M. acuminata* происходит вблизи корневой шейки злака, соответственно, на участках неспаханного

разнотравья перед полями. Первоначальное место отрождения мух – участки неспаханной степи. Поэтому обилие имаго пропорционально возрастает и при укусах на поле и перед ним ($t=1.91$, $d.f.=20$, $p=0.07$). Однако 6-кратное преобладание взрослых злаковых мух на пшенице предполагает направленный лёт имаго с дикорастущих злаков на растущие зерновые. Более того, к началу

Таблица. Распространение злаковых мух рода *Meromyza* на промышленных и опытных полях Монголии ($\bar{X} \pm Sx$)

Дата	Поле с зерновой культурой	<i>M. acuminata</i>		<i>M. nigrofasciata</i>	
		поле	биоценоз, прилегающий к полю	поле	биоценоз, прилегающий к полю
2011 г.					
20.06	Пшеница	10.3	0.2	0.1	0.1
	Пшеница	41.0	2.68	0	2.18
	Пшеница	58.0	0.06	0	0.4
2012 г.					
14.06	Пшеница	0.4±0.24	0.1±0.1	0	1.12±0.58
15.06	Пшеница*	1.62±1.08	2.75±1.8	0.12±0.12	0
	Ячмень*	0.5±0.29	3.33±1.36	0	0.5±0.5
	Рожь*	1.08±0.31	0	0.37±0.26	3.0±1.0
18.06	Пшеница	1.93±0.51	0.5±0.26	0.29±0.19	1.21±0.4
	Пшеница	0	1.57±0.78	3.0±3.0	2.86±0.96
26.06	Пшеница	1.4±0.34	1.28±0.47	0.11±0.11	0.78±0.3
2.07	Пшеница	9.33±3.8	7.11±2.19	0	0.11±0.11
	Пшеница	16.33±11.46	6.33±2.85	0	6.67±6.17
3.07	Пшеница	7.9±3.67	2.17±0.98	0	3.33±1.14
	Пшеница*	7.83±3.48	34.0±9.45	0	0.33±0.33
	Ячмень*	2.0±2.0	9.5±4.5	0	0.5±0.5
	Рожь*	0	4.6±1.69	0	1.2±0.58

* – опытные поля НИИ растениеводства и земледелия.

массового лёта меняется соотношение полов на промышленных полях пшеницы и в биоценозах перед ними. В середине июня отношение самок к самцам составляло на поле 0.68 и перед ним 0.86. В период массового лёта (последняя декада июня 2011 г. и первая декада июля 2012 г.) соответственно 1.51 и 0.95. Это свидетельствует о привлекательности растущей пшеницы для самок и, таким образом, способности *M. acuminata* наносить ущерб урожаю зерновых культур.

На опытных полях (таблица, рис. 2) отмечена обратная зависимость: среднее количество мух на поле 2.35±1.84, в биоценозе, прилегающем к полю, 12.86±7.17 ($t=1.42$, $d.f.=6$, $p=0.21$). Эта ситуация могла возникнуть из-за многократных поливов и обработок против сорняков и насекомых-вредителей на опытных полях. Сбор имаго на опытных полях показал, что *M. acuminata* действительно предпочитает преимущественно пшеницу. На низких растениях

(в начале лёта) её можно было собрать и с ячменя, и со ржи, на высоких стеблях этих растений (в начале массового лёта) мухи не отлавливались.

Иной стратегии, а именно стратегии использования не вспахиваемых участков степи в качестве кормового ресурса, придерживается вид *M. nigrofasciata*. Имаго *M. nigrofasciata* встречались преимущественно в местах отрождения, расположенных в биоценозах перед полями. Среднее количество мух *M. nigrofasciata* на укос на пшеничных полях составляет 0.08±0.06, в биоценозе, прилегающем к полю 1.64±0.45 ($t=3.27$, $d.f.=4$, $p=0.03$). На опытных полях отмечена такая же зависимость: среднее количество мух на поле 0.03±0.03, в биоценозе, прилегающем к полю, 1.01±0.53 ($t=1.79$, $d.f.=4$, $p=0.15$) (рис. 2). Соотношение полов в уловах в июне 2012 г. составляло 1.33 на поле и 0.92 перед ним. В последней декаде июня (2011 г.) – начале июля (2012) в биоценозе, прилегающем к полю,

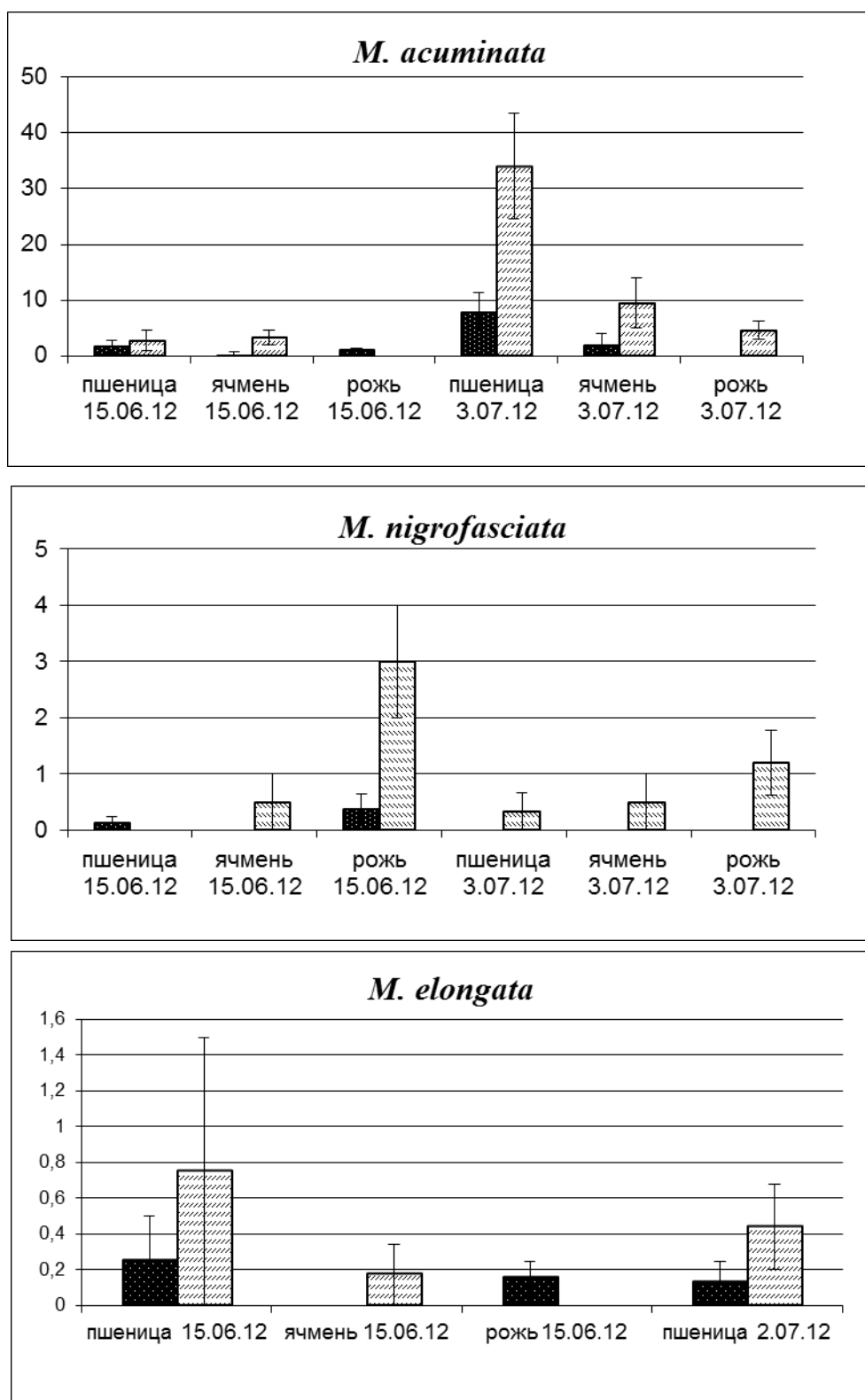


Рис. 2. Распределение злаковых мух (на примере 3-х видов) на полях с зерновыми культурами Монголии. По оси ординат показано среднее количество мух на учёт. Темный столбик – сбор на полях, светлый столбик – биоценоз, прилегающий к полю.

соотношение было равно 0.75, а на самих полях была отловлена только 1 самка, что свидетельствует о незначительной миграции на всходы культурных злаков. Перед полями кроме жит-

няка были распространены колосняк (*Leymus chinensis*), колосняк Пабо (*L. paboanus*), костёр безостый (*Bromus inermis*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), мятлик кистевидный (*Poa botryoides*),

бескильница крупнопыльниковая (*Puccinellia macranthera*), ноня тёмно-бурая (*Nonea pulla*), ковыль Крылова (*Stipa krylovii*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*). Присутствие кормового растения, колосняка, около полей аккумулировало имаго *M. nigrofasciata* на этих стациях.

Стратегия преимущественного распространения в естественных степных биотопах злаковых мух выдвигает на первый план фактор наличия определённого кормового растения. Например, перед опытными полями *M. nigrofasciata* не была отмечена в двух сборах – перед пшеницей и перед ячменём, что может отражать отсутствие подходящего злака в этой станции. С другой стороны, в этих местах отловлены имаго *M. elongata*. Хотя кормовое растение для *M. elongata* пока неизвестно, она встречалась на опытных (15.06.2012), на промышленных полях (2.07.2012) и перед ними в окрестностях г. Дархана (рис. 2). Локальность в распределении и малочисленность особей этого вида в сборах может быть связана также с конкуренцией за пищевой субстрат между близкородственными видами злаковых мух, например с той же *M. nigrofasciata*.

Таким образом, в районах посева зерновых культур отмечено 7 видов злаковых мух. Из них 5 видов встречаются преимущественно на дикорастущих злаках, а на культурных злаках в массе отмечено два. Однако только один вид – *M. acuminata* реализует стратегию хлебной меромизы, вредящей зерновым на Европейской территории России. Переход на питание пшеницей, для хлебной меромизы и для *M. acuminata* не представлял трудностей в связи с генетической близостью родов *Agropyron* и *Triticum*. Анализ распространения *M. acuminata* по биотопам свидетельствует о потенциальной способности данного вида злаковых мух наносить ущерб урожаю пшеницы в районах высева этой культуры на территории Монголии.

Благодарности

Авторы выражают благодарность всем сотрудникам Совместной Российско-Монгольской комплексной экспедиции (СРМКБЭ), лично д.б.н., проф. П.Д. Гунину, а также водителю энтомологического отряда СРМКБЭ Н.А. Парфиевицу, к.б.н. Д. Турмунх (Институт защиты растений, Монголия) за предоставленную возможность сбора материала, а также – д.б.н. Т.И. Казанцевой (БИН) и асп. С. Нямдорж (Аграрный университет им. Тимирязева) за определение дикорастущих злаков Монголии.

Особая благодарность к.б.н. Л.И. Федосеевой (МГУ) за консультации по определению злаковых мух.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 12-04-00381а).

Литература

Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель соцветных растений центра европейской России. М.: Аргус, 1995. 560с.

Карпова А.И. К познанию фауны злаковых мух (Diptera, Chloropidae) на посевах пшеницы и в невозделанной степи в областях Северного Казахстана // Тр. ВЭО. 1965. Т. 50. С. 73–88.

Лескова А.Я. Разработка системы агротехнических и химических методов борьбы с меромизой – вредителем ячменей и пшениц: Автореф. дисс. ... канд. наук. Л., 1952.

Лескова А.Я. Некоторые биологические особенности злаковой мухи меромизы – *Meromyza saltatrix* L. // Тр. Белорусской с.-х. академии. 1953. Вып. 19. С. 44–53.

Нарчук Э.П., Федосеева Л.И. Злаковые мухи рода *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) в фауне Монгольской народной республики // Насекомые Монголии. 1982. Вып. 8. С. 454–482.

Нарчук Э.П., Федосеева Л.И. Обзор злаковых мух рода *Meromyza* Mg., 1830 (Diptera, Chloropidae) фауны Палеарктики с определительной таблицей, анализом синонимии, пищевой специализации и географического распространения

ния. Часть 1. // Энтومол. обзор. 2010. Т. 99, вып. 4. С. 890–911.

Нарчук Э.П., Федосеева Л.И. Обзор злаковых мух рода *Meromyza* Mg., 1830 (Diptera, Chloropidae) фауны Палеарктики с определительной таблицей, анализом синонимии, пищевой специализации и географического распространения. Часть 2 // Энтومол. обзор. 2011. Т. 40. № 2. С. 458–463.

Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А., Акентьева Н.А. Распределение злаковых мух (Chloropidae: *Meromyza* Mg.) в Вологодской области и Восточной Польше // Известия РАН. Серия Биологическая. 2013. № 5. С. 1–10.

Федосеева Л.И. *Meromyza nigriventris* Macq. (Diptera, Chloropidae) – её систематическое положение, развитие и вредоносность // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 5. С. 701–708.

DISTRIBUTION OF MEROMYZA FLIES (DIPTERA: CHLOROPIDAE) IN THE CEREAL CROPS OF MONGOLIA

© 2013 Safonkin A.F., Akent'eva N.A., Triselyova T.A.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences.

Leninsky av., 33, Moscow, 119071 Russia.

E-mail: andrej-safonkin@yandex.ru, akentewa@mail.ru

We have studied distribution of mass species of fruit flies *Meromyza acuminata* and *M. nigrofasciata* on the cereal fields of Mongolia. By the beginning of July, coming from the areas near the industrial wheat fields *M. acuminata* had dominated on those fields. *M. nigrofasciata* was found on wild cereals. The highest number of *M. acuminata* was on the wheat, the lesser on the barley and rye. Few in number *M. elongata* can compete with *M. nigrofasciata*. *M. conifera* was registered only on one wheat field together with *M. acuminata* and *M. nigrofasciata*. *M. acuminata* develops on *Agropyron* sp. (relative genius to the wheat) and easy migrates to cereal crops. In such a way it realizes the same strategy as *M. nigriventris* (a mass pest of cereals) does in Europe.

Key words: fruit flies, *Meromyza*, pests of cereals, biotopes of Mongolia.

ВЛИЯНИЕ СОСТАВА ПИЩИ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ ПИТАНИЯ ГРЕБНЕВИКА-ВСЕЛЕНЦА *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ *IN SITU*

© 2013 Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Дацык Н.А., Романова З.А., Аннинский Б.Е.

Институт биологии южных морей Национальной Академии Наук Украины, Севастополь, пр. Нахимова, 2; e-mail: gfinenko@gmail.com

Поступила в редакцию 21.02.2013

На основе изучения качественного и количественного состава пищи гребневи́ков *Mnemiopsis leidyi* оценена интенсивность питания животных в шельфовой зоне северо-западной части Черного моря в 2009–2010 гг. Показано, что интенсивность потребления различных видов жертв, показателем которой служит величина осветлённого гребневи́ками в единицу времени объёма воды, определяется видовой принадлежностью пищевых объектов. Максимальная величина отмечена при потреблении личинок *Bivalvia* – $400 \text{ л} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ и минимальная — при потреблении копепод – около $35 \text{ л} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$. Интенсивность питания гребневи́ков в диапазоне температур $13\text{--}27^\circ\text{C}$ увеличивается с повышением температуры, но при повышении температуры выше $27\text{--}28^\circ$ наблюдается снижение интенсивности питания. Полученные данные использованы для оценки скорости выедания популяцией гребневи́ков отдельных групп пищевых организмов и всего кормового зоопланктона в целом. Выедание групп, как и всего мезопланктона, в 2009–2010 гг. было значительно ниже, чем в предыдущие годы, что свидетельствует о снижении пресса популяции мнемии́псиса на зоопланктонное сообщество.

Ключевые слова: гребневи́ки, состав пищи, осветлённый объём, скорость питания, суточный рацион, выедание.

Введение

Численность некоторых видов желетелых и частота их появления в отдельных районах Мирового океана в последние десятилетия увеличиваются, расширяются географические границы их распространения, что приводит порой к разрушительным последствиям для экосистемы [Brodeur et al., 1999; Mills, 2001; Lynam et al., 2004; Purcell, 2005]. *Mnemiopsis leidyi*, гребневи́к, вселившийся в Чёрное море в 1980-х гг., постоянно расширяет свой ареал и обнаруживается всё в новых районах. Он проник в большинство южных морей: в Азовское, Мраморное, Эгейское, Каспийское, различающихся по пищевым и температурным условиям; в 2006 г. был обнаружен в Северном и Балтийском морях [Voersma et al., 2007] и в

2005–2009 гг. – в разных районах Средиземного [Воеро et al., 2009].

Температура является важнейшим фактором, определяющим условия развития популяции желетелых [Kremer, 1994]. Так, при высокой температуре отмечены высокие величины численности и продукции у гребневи́ка *Mnemiopsis leidyi*, пяти видов сцифомедуз, 6 видов гидромедуз и 2 видов сифонофор [Purcell, 2005]. Тем не менее, до сих пор действие температуры на энергетические параметры мнемии́псиса и, в частности, на параметры пищевого поведения недостаточно изучены.

Скорости питания желетелых (и не только) значительно более вариабельны, чем скорости метаболизма, что связано с различиями в морфологии жертв и их поведении. В экспериментальных

исследованиях, как правило, в качестве пищи для мнемииопсиса использовали копепод, однако, в природе состав пищи гребневиков значительно более разнообразен. Показано, что скорость потребления разных видов жертв может сильно различаться. Так, рацион медузы *Aurelia aurita* и осветлённый объём на личинках моллюсков были соответственно в 10 и 100 раз выше, чем на ракообразных [Purcell, 1997]. Таким образом, состав пищи может в значительной степени определять скорость её потребления, вклад хищника в скорость смертности всех функциональных групп зоопланктона и его влияние на видовую структуру планктонного сообщества.

Цель работы – на основе исследования питания гребневика *Mnemiopsis leidy in situ* определить скорость потребления различных групп пищевых организмов и влияние температуры на интенсивность питания, а также оценить трофический пресс популяции мнемииопсиса на отдельные группы и всего кормового мезопланктона в прибрежных районах Крымского побережья Чёрного моря.

Материал и методы

Пищевой спектр и скорость потребления пищи гребневиками *M. leidy* в естественных условиях изучали с марта 2009 по сентябрь 2010 г. Мнемииопсисов с жертвами в гастральной полости отбирали на 3-х станциях на шельфе Чёрного моря у Севастополя, фиксировали 4%-м формалином и в лаборатории в камере Богорова под бинокуляром определяли количество и видовой состав пищевых организмов стандартным методом счёта зоопланктона. На основе полученных результатов и определённых ранее в лабораторных экспериментах величин времени переваривания пищи [Финенко и др., 2010] рассчитывали две основные количественные характеристики питания гребневиков: величину осветлённого в единицу времени объёма воды, то есть объёма воды, содержащего количество пищевых объектов, равное потреблённому,

и суточные рационы. Сырой вес личинок (< 10 мм) и взрослых гребневиков (> 10 мм) определяли по уравнениям регрессии, связывающим длину и вес животных [Finenko et al., 2003]. Содержание сухого вещества в теле мнемииопсисов всех размеров принимали равным 2.2% сырого.

Одновременно на одной мониторинговой станции в шельфовой зоне сетью Джеди отбирали пробы зоопланктона вертикальными ловами от дна до поверхности (60–0 м). Пробы фиксировали 4%-м формалином и обрабатывали в лаборатории счётно-весовым методом. Общую биомассу мезозоопланктона рассчитывали по численности и индивидуальной массе планктонных организмов и их стадий [Петипа, 1957]. К кормовому зоопланктону относили всех планктонных животных, кроме динофлагеллят *Noctiluca scintillans* и желетелых организмов.

Скорость выедания популяцией гребневиков отдельных групп и всего кормового зоопланктона была рассчитана на основе величин осветлённого объёма, численности и размерной структуры популяции мнемииопсиса, а также видового состава мезопланктона в исследуемый период.

Статистическую обработку данных проводили с использованием математического аппарата программы Microsoft Excel 2002.

Результаты

Пища гребневиков в течение периода наблюдений включала мезозоопланктон – все стадии планктонных копепод *Acartia clausi* и *A. tonsa*, *Oithona similis* и *O. davisae*, *Calanus euxinus*, кладоцер *Penilia avirostris* и *Pleopis polyphemoides*, аппендикулярий *Oikopleura dioica*, а также меропланктон – велигеры *Bivalvia* и *Gastropoda* (рис.1). Доля копепод в гастральной полости гребневиков снижалась от зимы к лету с 70–80% до 30% общей численности, кладоцер, напротив, увеличивалась с мая по сентябрь. Аналогичные изменения наблюдали и в планктоне

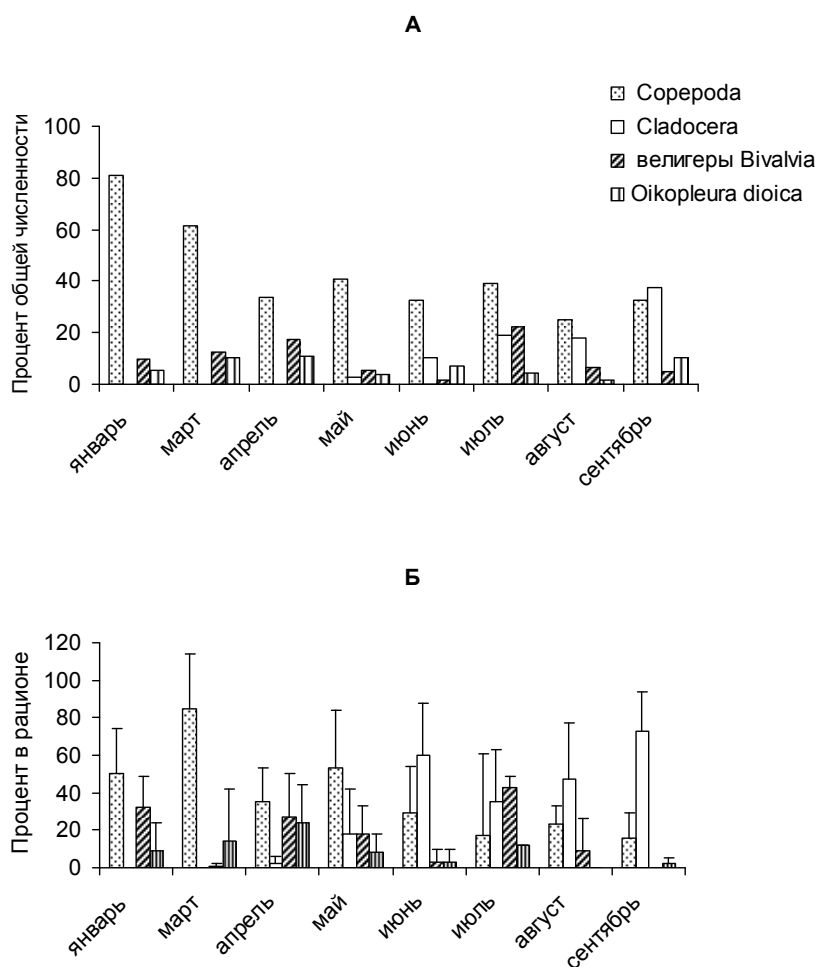


Рис. 1. Процентное соотношение отдельных групп кормового зоопланктона в гастральной полости *M. leidy* (А) и в планктоне шельфа (Б) (среднее \pm стандартное отклонение) в январе – сентябре 2010 г.

шельфовой зоны. Наряду с копеподами и кладоцерами личинки двустворчатых моллюсков и *O. dioica* составляли значительную долю пищи в разное время года – максимальная доля велигеров двустворчатых моллюсков была в апреле (18%) и июле (22%), ойкоплевры (10–11%) – в марте – апреле и сентябре и совпадала по времени с максимальным развитием их в планктоне.

Интенсивность потребления различных видов жертв, показателем которой может служить величина осветлённого гребневиками в единицу времени объёма воды, при прочих равных условиях определяется видовой принадлежностью пищевых объектов. Максимальная величина отмечена при потреблении личинок *Bivalvia* – $400 \text{ л} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ и минимальная – при потреблении копе-

под – около $35 \text{ л} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$. Величина осветлённого объёма на Copepoda достоверно отличается от таковой на других видах пищи ($p < 0.01$), различия между величинами при потреблении Cladocera, велигеров *Bivalvia* и ойкоплевры не достоверны ($p > 0.05$). Отметим, что эти величины очень вариабельны как при потреблении одного вида жертв (Cv от 80% на Copepoda до 242% на *Bivalvia*), так и на разных пищевых объектах (рис. 2).

Связь между величиной осветлённого мнемипсисом объёма воды и содержанием углерода в теле потребителей была проанализирована в 3-х температурных интервалах (11–15, 19–25 и 26–29°C) на 4-х группах жертв (копеподы, кладоцеры, личинки *Bivalvia* и общий кормовой зоопланктон) (рис. 3). При

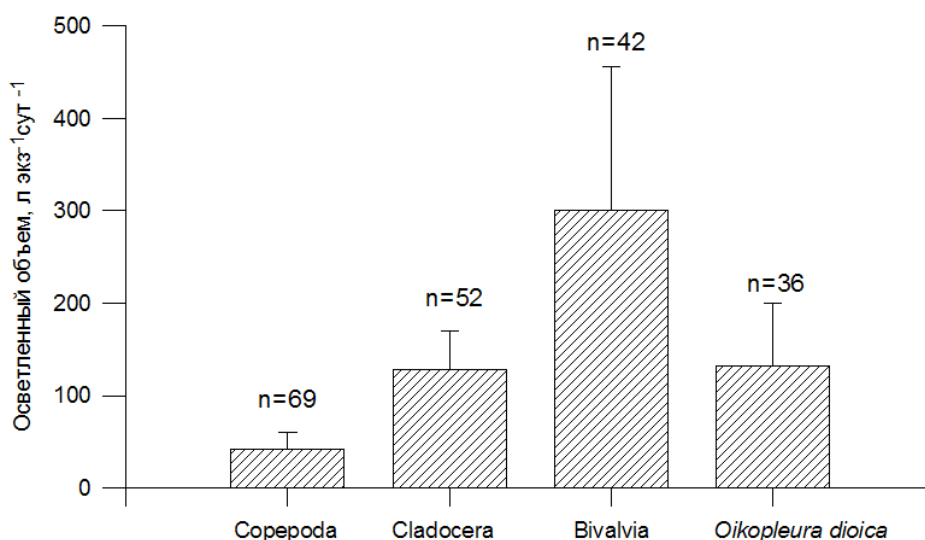


Рис. 2. Величины осветлённых объёмов воды (средняя \pm стандартная ошибка) при потреблении *M. leidy* разных групп кормового зоопланктона.

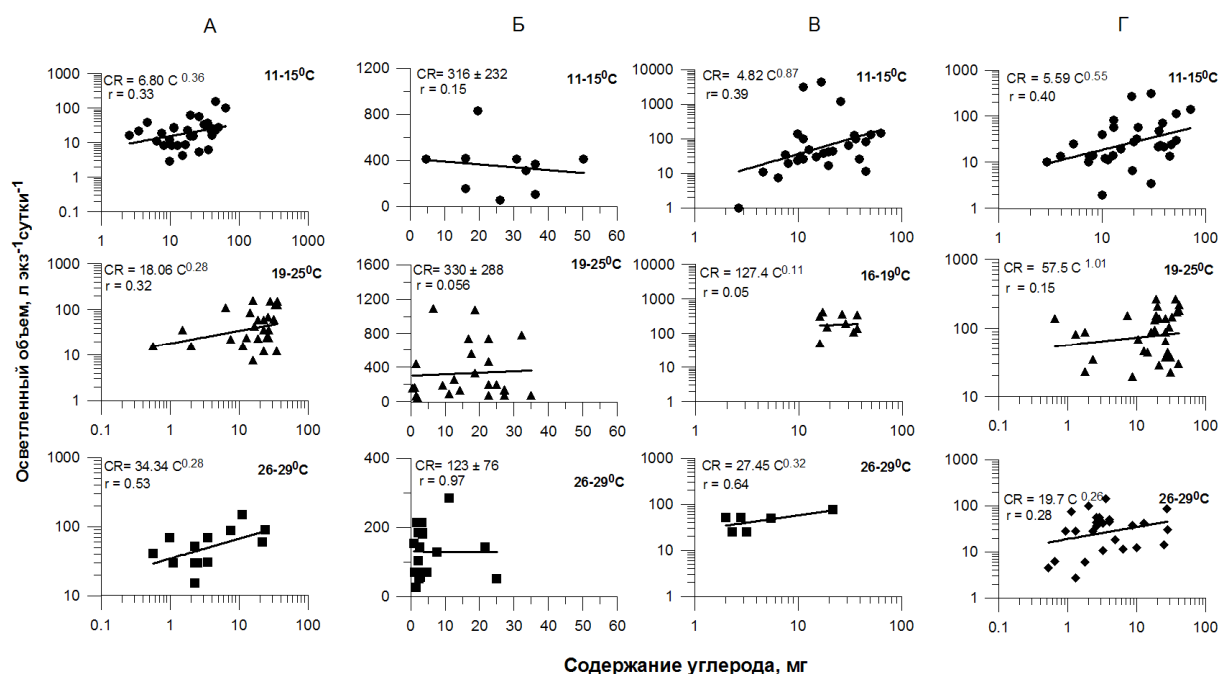


Рис. 3. Связь между величиной осветлённого объёма и содержанием углерода в теле *M. leidy* при потреблении Copepoda (А), Cladocera (Б), велигеров Bivalvia (В), кормового зоопланктона (Г) в трёх температурных диапазонах.

всех температурах величина осветлённого объёма несколько увеличивается по мере увеличения массы гребневиков при потреблении Copepoda, Bivalvia и всего кормового зоопланктона, в то время как при потреблении кладоцер она остаётся постоянной с характерными значениями в каждом температурном диапазоне (рис. 3Б).

На примере копепод (так как они всегда присутствуют в рационе) приве-

дена общая картина связи между величиной осветлённого объёма и факторами, её определяющими: массой тела гребневиков, численностью кормового зоопланктона и температурой (рис. 4). Как показано выше, прослеживается некоторая тенденция к повышению величины осветлённого объёма с увеличением массы тела гребневиков (рис. 4А) и постоянство её во всём диапазоне пищевых концентраций (рис. 4Б).

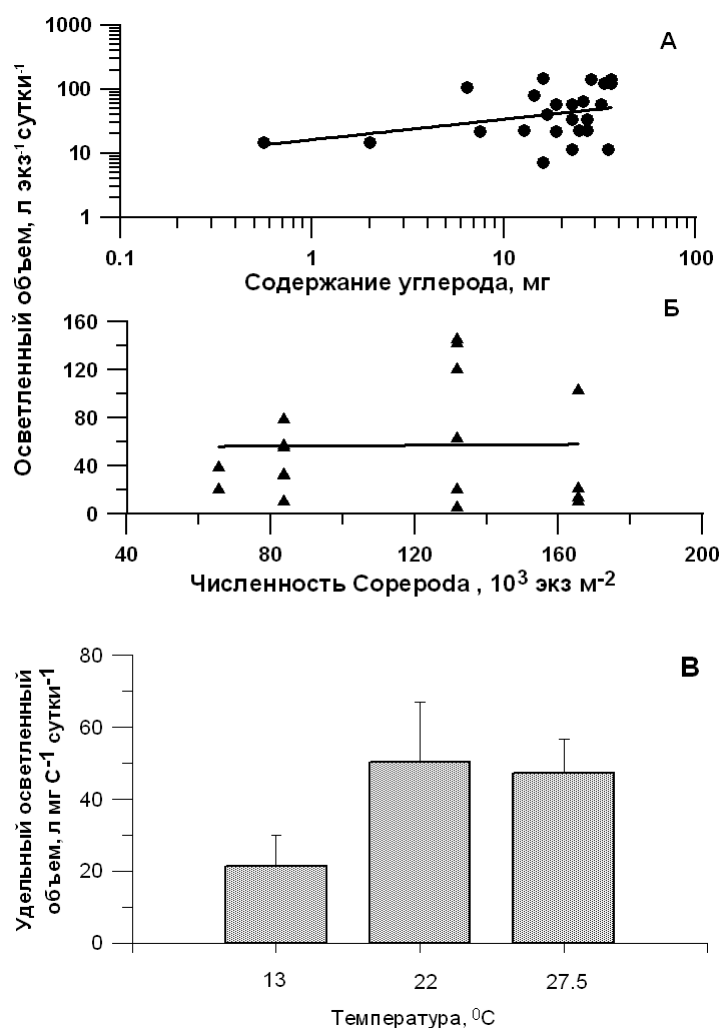


Рис. 4. Связь между величиной осветлённого объёма и содержанием углерода в теле *M. leidyi* (А), численностью копепод (Б) и температурой (В), А и Б – при температуре 15–19 °С.

При анализе температурной зависимости интенсивности питания мы объединили данные в три группы: 1. температурный диапазон 10–15 °С (средняя температура 13 °С), 2. диапазон 19–25 °С (средняя температура 22 °С), 3. средняя температура 27.5 °С (интервал 26–29 °С) (рис. 4В). Наибольшее влияние на интенсивность питания гребневиков оказывает повышение температуры от 13 до 22 °С с Q_{10} равным 4.5 (рис. 5), выше 27 °С наблюдается некоторое снижение. Во всём исследованном температурном диапазоне (13–27 °С) Q_{10} осветлённого объёма составляет около 1.5. По-видимому, можно полагать, что оптимальной температурой для питания мнемнописиса является температура 24–25 °С.

Второй ключевой показатель интенсивности питания животных – суточный рацион, являющийся производной величины осветлённого объёма и концентрации пищи. В отличие от величины осветлённого объёма, эта величина в природных условиях обнаруживает более тесную корреляцию с массой хищника, особенно в широком диапазоне весов при высокой температуре, когда в популяции наряду с крупными появились мелкие животные (рис. 6). Удельные суточные рационы гребневиков в температурном диапазоне 10–15 °С изменялись от 0.05 до 39% (среднее 4.8 ± 1.1), от 0.25 до 153% (среднее 16.3 ± 4.7) и от 0.25 до 16.3% С тела (среднее 19.8 ± 8.4) в интервале 19–25 °С и 26–29 °С соответственно.

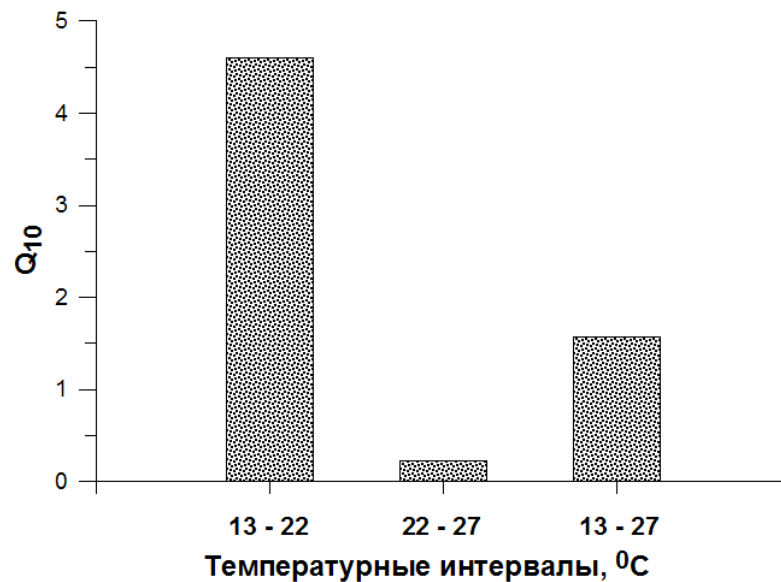


Рис. 5. Значения величины Q_{10} осветлённого мнемипсисом объёма воды при потреблении кормового зоопланктона в диапазоне температур 13–27 °C.

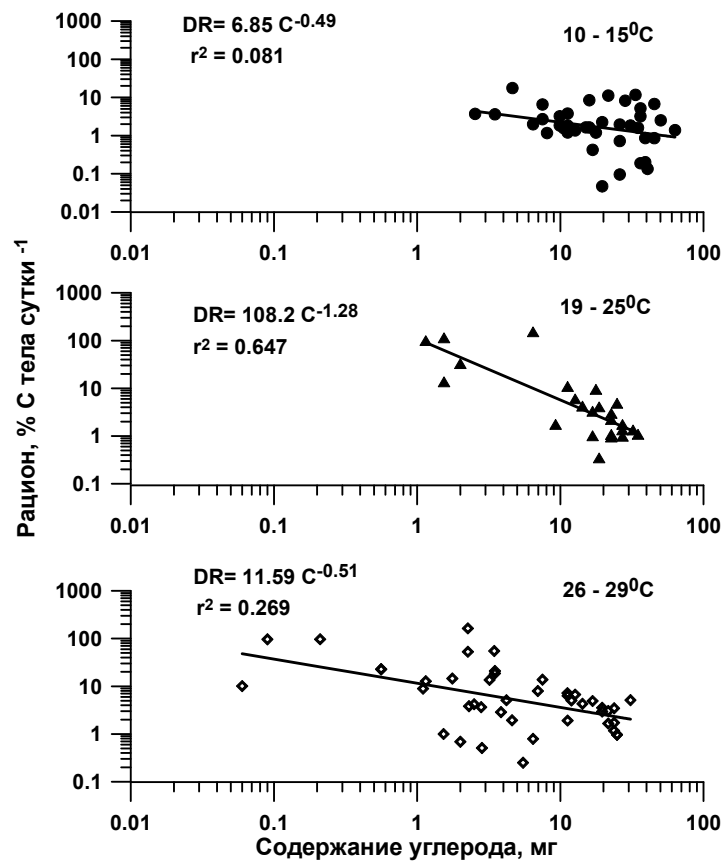


Рис. 6. Связь между удельным суточным рационом и содержанием углерода в теле *M. leidy* в трёх температурных диапазонах.

Рассчитанные для каждой группы жертв уравнения связи между величиной облавливаемого объёма, массой тела гребневиков и температурой, а также размерный состав и численность популяции гребневиков (рис. 7) были

положены в основу определения скорости выедания отдельных групп и всего кормового зоопланктона популяцией мнемипсиса в летние месяцы (май – сентябрь) 2009–2010 гг. (рис. 8).

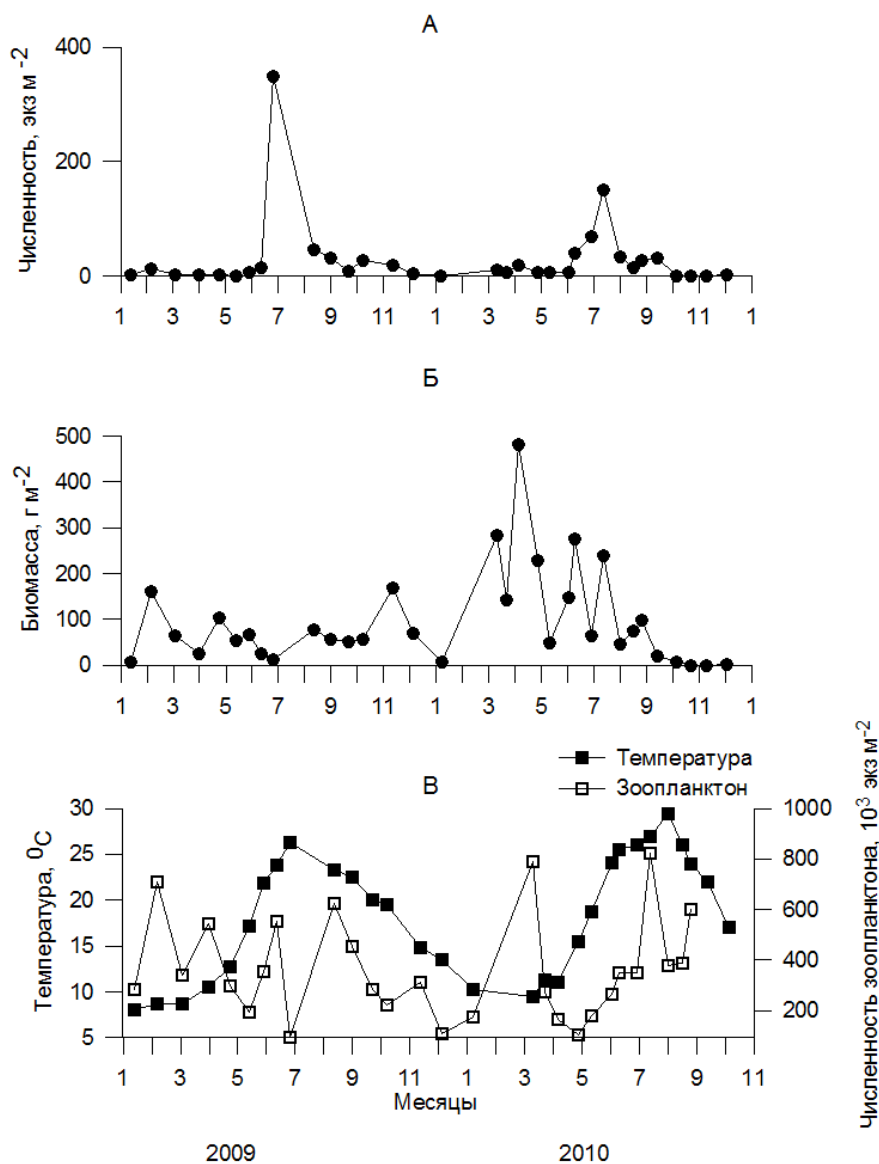


Рис. 7. Численность, биомасса *M. leidy* (А, Б), численность кормового мезопланктона и температура воды (В) на шельфе Чёрного моря в 2009–2010 гг.

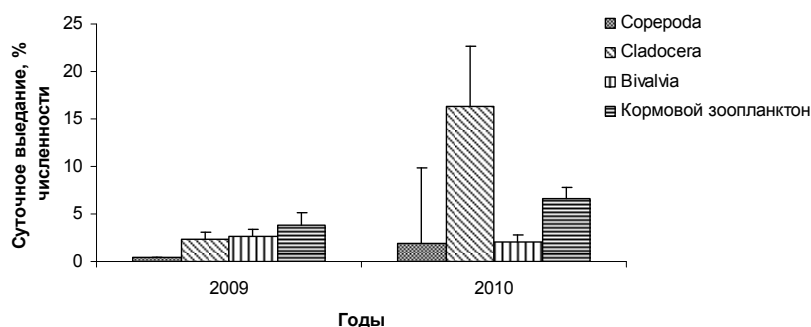


Рис. 8. Суточное выедание отдельных групп и всего кормового зоопланктона (средняя \pm стандартная ошибка) популяцией *M. leidy* в летние месяцы 2009–2010 гг.

Все группы в оба года выедались с очень небольшой скоростью: в 2009 г. не более 3% численности кладоцер и велигеров *Bivalvia* в сутки, и лишь 1% –

копепод. В 2010 г. выедание кладоцер было значительно выше, чем других групп. Выедание всего кормового зоопланктона популяцией гребневиков в

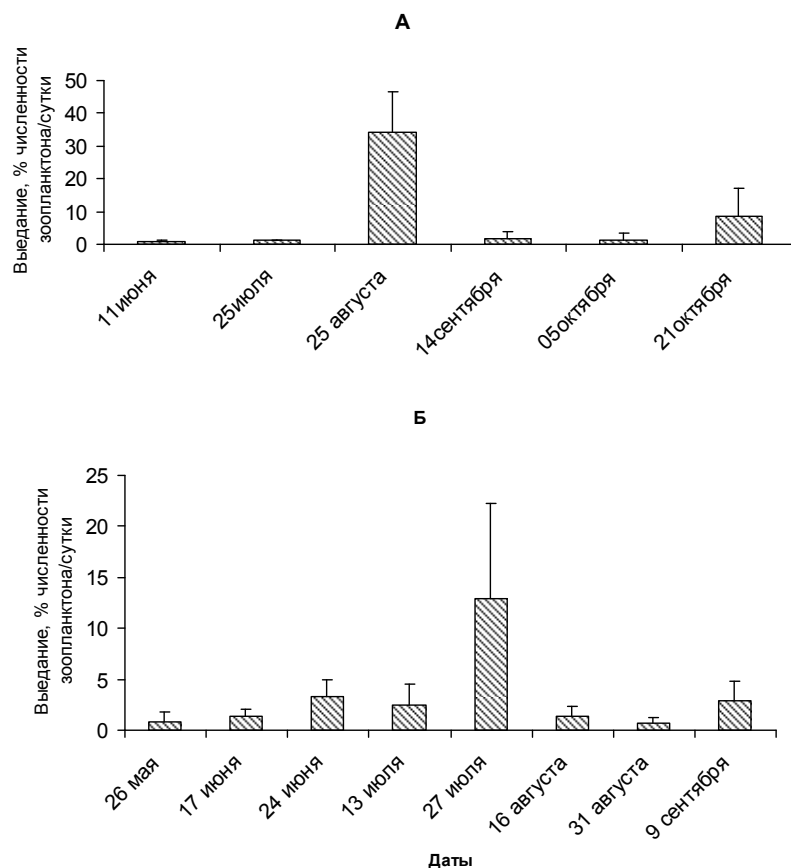


Рис. 9. Выведение кормового зоопланктона популяцией *M. leidy* (среднее \pm стандартное отклонение) в шельфовой зоне Чёрного моря в 2009 (А) и 2010 (Б) гг.

среднем за лето в 2009 и 2010 гг. также было очень низким (3.8 ± 1.3 и 6.6 ± 1.2 соответственно) с кратковременным увеличением в конце июля – августе (рис. 8, 9). Среднелетняя численность и биомасса гребневиков в эти годы была достаточно близка (49.8 и 53.2 экз \cdot м $^{-2}$ и 39.1 и 37.9 г \cdot м $^{-2}$). Надо отметить, что в 2009 г. сезонная динамика мнемипсиса отличалась от всех предшествующих лет: максимальная биомасса на шельфе отмечена зимой – в феврале (около 200 г \cdot м $^{-2}$), летом она не превышала 100 г \cdot м $^{-2}$. В оба года численность *M. leidy* в летние месяцы (май – сентябрь) была значительно ниже, чем в предшествующие годы (в среднем 146 и 39 экз \cdot м $^{-2}$ в 2009 и 2010 гг. против 250 экз \cdot м $^{-2}$ в 2008 г.), одной из причин чего было раннее появление – в первой декаде июля в период интенсивного размножения *M. leidy* – другого гребневика – *Beroe ovata*, быстро подавившего развитие популяции мнемипсиса. Таким образом, в эти годы популяция мнемипсиса

не контролировала зоопланктонное сообщество в изучаемом районе.

Обсуждение

Оценка скорости питания по содержанию гастральной полости характеризует особенности питания животных в рассматриваемый период времени в изучаемом районе, так как основана на истинном потреблении в естественных пищевых условиях, включающих различные типы жертв и их концентрацию.

Напротив, лабораторные пищевые эксперименты могут приводить к артефактам из-за ограничения, как в объёме, так и в типе жертв и их плотности. Результаты лабораторных пищевых экспериментов могут быть широко экстраполированы, в то время как результаты по содержанию гастральной полости ограничены специфическим местом и условиями в момент сбора. Такие исследования очень трудоёмки, так как для них требуется большое количество животных, включающих

соответствующий диапазон типов жертв и концентраций, но они дают объективную информацию о пищевом статусе популяции и пищевых отношениях в планктонной цепи в данном районе.

Наши наблюдения показали, что диета гребневи́ков в шельфовой зоне Чёрного моря в период наблюдений была представлена большим количеством типов жертв с сезонной сменой доминирующих пищевых организмов. Копепо́ды преобладали в зимне-весенние месяцы, составляя от 40 до 70% общей численности жертв в гастральной полости. *Cladocera* заняли доминирующее положение в пищевом комке гребневи́ков в летние месяцы, несмотря на то, что их численность в планктоне была сравнима с численностью копепод. Личинки моллюсков были значительно более многочисленны в диете по сравнению с морем. Вместе с тем, их доля в общем рационе была ниже, чем в разовом пищевом комке. Причина этого – значительно более продолжительное время переваривания снабжённых жёсткой раковиной велигеров по сравнению с планктонными ракообразными. Если среднее время переваривания ракообразных при температуре $22 \pm 2^\circ\text{C}$ составляло около 1 ч, то велигеров – в 6 раз больше.

Различия в величинах скорости облова разных пищевых организмов связаны, с одной стороны, с поведенческими особенностями жертв (скоростью движения, способностью избегать хищников и частотой столкновений с ними) и их распределением в пространстве, то есть со степенью агрегированности. С другой стороны, использование разных способов лова жертв (с помощью реснитчатого покрытия аурикул в случае мелких и малоподвижных жертв – икры рыб, велигеров *Bivalvia*) и захватом оральными лопастями (в случае крупных подвижных – копепод) также может определять эффективность и скорость лова пищевых организмов [Wagett, Costello, 1999]. Ларсон [Larson, 1987] показал, что медленно плавающие объекты, такие, как велигеры моллю-

сков, улавливаются чаще, чем взрослые копеподы. Это хорошо согласуется с величинами эффективности лова, приведёнными в работе Мадсен и Риисгард [Madsen, Riisgård, 2010]: велигеры моллюсков улавливались со 100%-й эффективностью, коловратки (*Brachionus plicatilis*) и взрослые копеподы (*Acartia tonsa*) – менее эффективно (70 и 47%, соответственно).

Что касается полученной нами относительно слабой связи между величиной осветлённого объёма и массой тела гребневи́ков в разных температурных условиях, то нужно заметить, что диапазон весов животных различался в исследованных интервалах температур. Наиболее полно, с массой $4.6\text{--}50.2 \text{ мг}\cdot\text{С}\cdot\text{экз}^{-1}$ (длина 22–70 мм), были представлены животные в популяции при температуре 11–15 °С. При температуре 19–25 °С популяция состояла из гребневи́ков средних размеров длиной 11–50 мм ($0.6\text{--}35.0 \text{ мг}\cdot\text{С}\cdot\text{экз}^{-1}$). В результате летнего размножения при 26–29 °С в популяции появляются мелкие гребневи́ки и диапазон весов сдвигается в сторону низких величин $1.0\text{--}20.0 \text{ мг}\cdot\text{С}\cdot\text{экз}^{-1}$. Возможно, узкий диапазон весов, различающихся только на порядок, обусловил невысокие коэффициенты корреляции между рассматриваемыми величинами. Тем не менее, отношение между массой тела и величиной осветлённого объёма было статистически достоверным при температуре 10–15 °С для копепод, бивальвий и всего кормового зоопланктона, а также при 26–29 °С – для копепод ($p < 0.05$). Более высокая достоверность отмечена между величиной суточного рациона и массой тела при 16–19 °С и 26–29 °С ($p < 0.001$). В целом, величины осветлённого объёма, оцененные по содержанию гастральной полости гребневи́ков, оказались выше, чем полученные в лабораторных экспериментах при ограниченных объёмах контейнеров [Финенко и др., 2005; Purcell, 2009; Granhag et al., 2011].

Исследования влияния температуры на пищевые характеристики желетелых

очень немногочисленны. В острых опытах (кратковременная акклимация гребневиков к температуре эксперимента) по скорости потребления и переваривания пищи, проведённых на *M. leidy* из Каспийского моря в температурном диапазоне 12–27 °С выявлено, что влияние температуры на величину осветлённого объёма было значительным: Q_{10} в интервале 12–20 °С составляло 3.81, в интервале 20–27 °С – 1.91 [Rowshantabari et al., 2012], что близко к полученным нами для природных условий. Время переваривания пищи уменьшалось с повышением температуры с Q_{10} равным 1.67 во всём исследованном температурном диапазоне. Однако, одновременно с сокращением времени переваривания в опыте увеличивалось количество потреблённых жертв: при 12 °С пятимиллиметровый *M. leidy* в течение 10 мин в среднем потреблял 1.4 *Acartia*, в то время как при 27 °С – 3.5. Возможно, этими различиями в числе жертв, особенно у таких мелких гребневиков, можно объяснить более низкое Q_{10} времени переваривания по сравнению с Q_{10} величины осветлённого объёма. Тенденция к снижению интенсивности питания *M. leidy* при температуре выше 27 °С, отмеченная нами, наблюдалась также Парселл [Purcell, 2009]. Некоторым подтверждением нашего заключения о неблагоприятном воздействии высокой температуры на жизнедеятельность *M. leidy* может служить тот факт, что в 2010 г. при повышении температуры поверхностного слоя до 30 °С основная масса гребневиков находилась значительно ниже – в слое 25–60 м (устное сообщение С. Игнатьева). Плодовитость при этом была самой низкой за все годы наблюдений (около 5 яиц/день).

Более обширные исследования проводились по влиянию температуры на метаболизм животных. Установлено, что скорость дыхания и экскреции у мнемииописа чувствительны к температуре: в широком температурном диапазоне 7–23 °С Q_{10} составляло 2.1

[Svetlichny et al., 2004], более высокую величину Q_{10} , равную 4.0, приводит Кремер [Kremer, 1977] в интервале 10.3–24.5 °С. Скорость дыхания другого вида гребневиков *Beroe ovata* возрастала по мере повышения температуры с 10 до 28 °С независимо от размера тела со средней величиной Q_{10} 2.17 ± 0.5 [Svetlichny et al., 2004]. В наших наблюдениях в природных условиях Q_{10} величины осветлённого объёма у *M. leidy* был значительно ниже – 1.5 – во всём исследованном температурном диапазоне (13–27 °С); в интервале высоких температур 22–27 °С Q_{10} близок к 1.

В отличие от общепринятого представления о зависимости метаболизма от температуры, Парселл [Purcell, 2009] установила, что она не всегда очень тесная или очевидная в естественных популяциях пойкилотермных животных. Так, величины дыхания трёх видов сцифомедуз – *Aurelia* sp., *Chrysaora* sp., *Cyanea* sp. – и гребневика *M. leidy*, измеренные в эксперименте при температуре, близкой к температуре окружающей среды, практически не зависели от температуры, то есть не подчинялись закономерностям, установленным в острых опытах при отсутствии или кратковременной акклимации животных к температурным условиям опыта. К сожалению, отсутствие достаточного количества данных не позволяет нам судить о том, насколько справедливо такое заключение по отношению к пищевым характеристикам гребневиков. Однако заметим, что реакция на температуру у адаптированных животных и животных в острых опытах может сильно различаться, что связано с физиологической адаптацией к температуре среды.

Выедая в разной степени отдельные компоненты мезопланктона, популяция мнемииописа может определять видовой состав зоопланктонного сообщества, следствием чего могут быть изменения во всей пищевой цепи. Выедая с разной интенсивностью отдельные виды и группы кормовых организмов, изменяя видовой состав зоопланктона,

гребневики могут модифицировать видовой и размерный состав фитопланктона. Выедая большую долю тонких фильтраторов, преимущественно Cladocera, они могут создать благоприятные условия для развития мелких видов водорослей. Межгодовая изменчивость пресса популяции мнемипсиса на отдельные группы кормовых организмов чётко проявилась в исследуемые годы: если в 2008 г. в летний период велигеры *Bivalvia* и ветвистоусые раки выедались на 20% в сутки [Финенко и др., 2013], то в 2009 г. – только на 2–5%. В целом, выедание всего кормового зоопланктона в последние 2 года было значительно ниже, чем в 2008 г. (3.8 и 6.6% против 12.7% численности в сутки), что обусловлено низкой численностью мнемипсиса в летние месяцы из-за раннего появления берое.

Как было показано нами ранее, критическая биомасса гребневиков, не приводящая к уменьшению численности мезозоопланктона, должна быть не выше 14 г/м³ или 420 г/м² (если основная часть популяции обитает в верхнем слое до 30 м) [Финенко и др., 2013]. Как следует из наших наблюдений, в последние годы биомасса мнемипсиса даже в период его массового развития не превышает этой величины.

Выводы

1. Пищевой спектр популяции мнемипсиса изменяется от года к году: в 2009 в гастральной полости превалировали Copepoda, в 2010 – Cladocera (до 60% общего количества жертв). Значительную долю потреблённой пищи в последние годы составляет *Oikopleura dioica* – от 2 до 5%.

2. Температура и вес животных слабо влияют на интенсивность питания в природе в диапазоне температур 22–27 °С. Основным фактором, определяющим количество потреблённой пищи, является концентрация жертв.

3. Выедание мнемипсисом всех групп кормового зоопланктона (Copepoda, велигеры *Bivalvia*, Cladocera) в летний период 2009–2010 гг. было

значительно ниже, чем в предшествующие годы за счёт его низкой численности, что свидетельствует о снижении пресса гребневиков на кормовой зоопланктон.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке 7 рамочной программы ЕС проект PERSEUS no: 287600.

Литература

Петипа Т.С. О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря // В сб.: Труды Севастопольской биологической станции / Под ред. В.А. Водяницкого. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1957. Т. 9. С. 39–57.

Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. и др. Влияние условий питания на скорость потребления и переваривания пищи у лопастного гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Морской экологический журнал. 2005. Т. 4. № 1. С. 75–83.

Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. и др. *Mnemiopsis leidyi*: скорость питания гребневиков в море и пищевой пресс популяции на кормовой зоопланктон // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 73–83.

Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А. и др. Динамика популяции гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и её воздействие на зоопланктон в прибрежных районах Чёрного моря у берегов Крыма в 2004–2008 гг. // Океанология. 2013. Т. 53. № 1. С. 88–97.

Boero F., Putti M., Trainito E. et al. First records of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) from the Ligurian, Tyrrhenian and Ionian Seas (Western Mediterranean) and first record of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria) from the Western Mediterranean // Aquatic Invasions. 2009. V. 4: 675–680. DOI 10.3391/ai.2009.4.4.13

Boersma M., Malzahn A.V., Greve W. et al. The first occurrence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North Sea // Helgoland Marine Research. 2007. V. 61. № 2. P. 153–155.

- Brodeur R.D., Mills C.E., Overland J.E. et al. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change // Fisheries Oceanography. 1999. № 8. P. 296–306.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // Journal Plankton Research. 2003. V. 25. N 5. P. 539–549.
- Granhag L., Friismoller L., Hansson L.J. Size-specific clearance rates of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* based on in situ gut content analyses // Journal Plankton Research. 2011. V. 33. N. 7. P. 1043–1052.
- Kremer P. Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Marine Biology. 1977. 44: 43–50.
- Kremer P. Pattern of abundance for *Mnemiopsis* in US coastal waters: a comparative overview // ICES. Journal Marine Science. 1994. V. 51. P. 347–354.
- Larson R.J. *In situ* feeding rates of the Ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* // Estuaries. 1987. V. 10. N. 2. P. 87–91.
- Lynam C.P., Hay S.J., Brierley A.S. Interannual variability in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation // Limnology and Oceanography. 2004. V. 49. P. 637–643.
- Madsen C.V., Riisgard H.U. Ingestion-rate method for measurement of clearance rates of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Aquatic Invasions. 2010. V. 5. P. 357–361.
- Mills E. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? // Hydrobiologia. 2001. V. 451. P. 55–68.
- Purcell J.E. Pelagic cnidarians and ctenophores as predators: selective predation, feeding rates, and effects on prey populations // Ann Inst Oceanogr. 1997. V. 73. P. 125–137.
- Purcell J. E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms // A review. Journal Marine Biological Association UK. 2005. V. 85. P. 461–476.
- Purcell J.E. Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research // Hydrobiologia. 2009. V. 616. P. 23–50.
- Rowshantabari M., Finenko G.A., Kideys A.E. et. al. Effect of temperature on clearance rate, daily ration and digestion time of *Mnemiopsis leidyi* from the southern Caspian Sea // Caspian Journal Environmental Science. 2012. V. 10. N. 2. P. 157–167.
- Svetlichny L.S., Abolmasova G.I., Hubareva E.S. et. al. Respiration rates of *Beroe ovata* in the Black Sea // Mar. Biol. 2004. V. 145. P. 585–593.
- Waggett R., Costello J.H. Capture mechanisms used by the lobate ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, preying on the copepod *Acartia tonsa* // Journal Plankton Research. 1999. V. 21. P. 2037–2052.

**EFFECT OF FOOD COMPOSITION AND
TEMPERATURE ON CTENOPHORE-INVADER
MNEMIOPSIS LEIDYI A. AGASSIZ
FEEDING RATE *IN SITU***

© 2013 **Finenko G.A., Abolmasova G.I., Datsyk N.A.,
Romanova Z.A., Anninskii B.E.**

Institute of Biology of the Southern Seas, the National Academy of Sciences,
Ukraine, Sevastopol, Ukraine; e-mail: gfinenko@gmail.com

On the basis of the study of abundance and food composition of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* the animals' feeding intensity in inshore waters of the northwestern Black Sea in 2009–2010 was estimated. It was shown that clearance rate varied in different food item groups. Maximum values were observed under *M. leidyi* consumption of *Bivalvia* veligers ($400 \text{ l ind}^{-1} \text{ day}^{-1}$) and the minimum one – under Copepoda consumption ($35 \text{ l ind}^{-1} \text{ day}^{-1}$). The feeding rate in a temperature range of 13–27 °C increased along with the temperature while at temperatures higher than 27–28 °C it decreased. These data were used to calculate the predatory impact of the *M. leidyi* population on the different forage groups and the forage zooplankton community in the whole. The predatory pressure on all forage groups as well as on zooplankton in 2009–2010 was noticeably lower than that in the previous years, which testified to reduction of the predatory impact of *M. leidyi* population on zooplankton community.

Key words: ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, food composition, clearance rate, feeding rate, daily ration, predatory impact.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *FRANKLINIELLA OCCIDENTALIS* PERGANDE В СВЯЗИ С ЕГО ИНВАЗИЕЙ В ОРАНЖЕРЕИ И ТЕПЛИЦЫ КИЕВА

© 2013 Чумак П.Я.

Ботанический сад им. академика А.В. Фомина Киевского государственного университета
им. Тараса Шевченко, Киев, 01032, Украина; chumakp@i.ua

Поступила в редакцию 9.07.2013

Представлены результаты изучения распространения в условиях оранжерей и теплиц г. Киева и трофических связей трипса западного цветочного. На основании морфометрических исследований осуществлён сравнительный анализ пластических признаков популяций с двуполым и партеногенетическим способом размножения.

Ключевые слова: закрытый грунт, *Frankliniella occidentalis*, трипс западный цветочный, вариабельность, пластические признаки, популяция, инвазия, кластерный анализ.

Введение

Распространение насекомых-вселенцев, в том числе трипса западного цветочного, является одним из актуальных вопросов энтомологии и защиты растений от опасных фитофагов. Трипс западный цветочный (*Frankliniella occidentalis* Pergande, 1895) широко распространён в закрытом грунте Европы, в том числе в оранжереях и теплицах Украины. Вид впервые выявлен в 1997 г. на гвоздике у цветоводов-любителей из г. Бровары. Необходимо отметить, что вредоносность трипса может достигать 30–40% стоимости партии гвоздики [Чумак, 2010].

Материал и методы

Объектом данного исследования является трипс западный цветочный (*Frankliniella occidentalis* Pergande), опасный вредитель оранжерейных, цветочно-декоративных и тепличных культур. В эколого-морфологических исследованиях обычно используют признаки, функционально или экологически значимые, или предположительно они таковыми являются [Яблоков, 1980]. У трипса западного цветочного

морфологическая изменчивость коррелирует с разнообразием условий местобитания. Это делает его интересным объектом для количественной оценки состояния сравнительно недавно образовавшихся популяций в закрытом грунте.

Основой исследования послужили сборы трипса западного цветочного, проведённые (2000–2012 гг.) в оранжереях Ботанического сада имени академика А.В. Фомина и теплицах агрокомбината «Пуща-Водица» города Киева. Имаго трипсов выявляли методом визуального обследования и собирали их, постукивая по раскрытому цветку над листом бумаги. Для мониторинга использовали тарелки различного цвета, наполненные водой слоем 3–4 см, в воду добавляли одну каплю моющего средства «Fairy» для смачивания крыльев имаго трипсов. Ловчие тарелки размещали под растениями из расчёта одна ловушка на 10 м². Трипсов, попавших в тарелки с моющим раствором, фильтровали, промывали водой, тщательно выбирали имаго, подсчитывали, изготавливали постоянные или временные препараты (в капле глицерина, на пред-

метном стекле) [по: Дядечко, 1964]. Для определения морфометрических параметров признаков особь трипса размещали на предметном стекле спинкой вверх, накрывали стеклом и, не прижимая, переносили под микроскоп. Размеры признаков измеряли с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0,001 мм или – микроскопа «Primo Star» с соответствующей программой измерений. Объём выборки для определения морфометрических параметров трипсов становил 30 особей.

Всего проанализировано 8 пластических признаков: длина тела (Т.д.); ширина тела (Т.ш.); длина головы (Г.д.); ширина головы (Г.ш.); длина антенн (Ант.); длина голени задних ног (Гол.); длина яйцеклада (Яйц.); размах передних крыльев (Кр.).

За основной количественный показатель изменчивости параметров признаков брали коэффициент вариации (CV, %), который определяли по формуле:

$$CV = s/x \cdot x 100,$$

где s – стандартное отклонение; \bar{x} – среднее арифметическое.

Для сравнения степени варибельности признаков, как правило, используют шкалу [Мамаев, 1974], разработанную для растений с учётом диапазона их изменчивости (от <7 до 40). Известно, что насекомые отличаются от других организмов незначительной варибельностью показателей своих признаков. Поэтому мы разработали шкалу уровня изменчивости насекомых с учётом диапазона варибельности параметров их признаков: <3 – очень низкая; 3.1–5.0 – низкая; 5.1–7.0 – средняя; 7.1–9.0 – повышенная; 9.1–11.0 – высокая; >11.1 – очень высокая.

Индекс морфологической интеграции, что оценивает общую зависимость корреляционной матрицы параметров признаков, определяли по формуле:

$$G = (\sum_{|r| \geq a} |r|) / n,$$

где G – индекс морфологической интеграции; $|r|$ – статистически значимые коэффициенты ($r > 5$); n – количество исследуемых признаков [Злобин, 1989].

Для определения жизнеспособности популяции использовали индекс качества (Q), проанализированного с учётом критерия «хи – квадрат». Индекс качества вычисляли по формуле [Злобин, 1989]:

$$Q = (A+B) / 2,$$

где A и B – количество особей соответственно первого и второго классов жизнеспособности. Полученное значение сравнивали с количеством особей третьего класса жизнеспособности (C). Если $Q > C$ – популяция имеет высокую жизненную структуру, $Q < C$ – депрессивную, а $Q = C$ – равновесную.

Соотношение полов определяли методом подсчёта количества самцов, попавшихся не менее чем в 10 колониях, на 100 самок на определённом виде кормового растения.

Латинские названия растений приведены соответственно справочника [Тропические..., 1988].

Кластерный анализ полученных данных проводили по методике В.Г. Шуметова, Л.В. Шуметовой [2000]. Цифровые данные проанализированы при помощи пакета программ Statistica Ph 6.0 и Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждение

При проведении фитосанитарного мониторинга теплиц и оранжерей города Киева трипс западный цветочный выявлен в оранжереях Ботанического сада имени академика А.В. Фомина и в теплицах агрокомбината «Пуща-Водица».

В оранжереях Ботанического сада трипс зарегистрирован на 60 видах растений из 16 семейств и двух классов (Magnoliopsida и Liliopsida): *Adenium obesum* (Forsk) Roem. et Schult. (Apocynaceae), *Aeonium arboreum* (L.) Webb et Berth. (Crassulaceae), *Aeonium canariense* (L.) Webb et Berth. (Crassulaceae), *Aeonium cuneatum* Webb. (Crassulaceae), *Aeonium manriqueorum* Bolle (Crassulaceae), *Aeonium subplanum* Praeg. (Crassulaceae), *Agave polyacantha* Jacobi. (Agavaceae), *Aloe cemperi* Schoweinf (Asphodelaceae), *Aloe elegans*

Tod. (Asphodelaceae), *Aloe grandidentata Salm-Dyck* (Asphodelaceae), *Bergeranthus artus* L.Bol. (Aizoaceae), *Bergeranthus multiceps* (Salm) Schwant. (Aizoaceae), *Bergeranthus vespertinus* (Brg.) Schwant. (Aizoaceae), *Chrysanthemum indicum* L. (Asteraceae), *Cheiridopsis difformis* (Thunlog.) N.E.Br. (Aizoaceae), *Crassula gillii* Schoenl. (Crassulaceae), *Crassula hemisphaerica* Thunbg, (Crassulaceae), *Crassula intermedia* Schoenl. (Crassulaceae), *Crassula marnieriana* Huber et Jacobs. (Crassulaceae), *Crassula marginalis* Sol. (Crassulaceae), *Crassula nealiana* V.Higgins (Crassulaceae), *Crassula portulacea* Lam (Crassulaceae), *Crassula rosularis* Haw. (Crassulaceae), *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae), *Dais cotinifolia* L. (Thymelaceae), *Ebracteola montis-moltkei* (Dt.) Dtr. Et Schwant. (Aizoaceae), *Echeveria pulidonis* Walten (Crassulaceae), *Echinocereus chlorophytamus* (Hook) Br.et.R. (Cactaceae), *Echinocereus pentalophus* (DC.) Rumphl. (Cactaceae), *Faucaria albidens* N. E. Br. (Aizoaceae), *Faucaria bosscheana* Var.haagei(Tisch.) Jacobs. (Aizoaceae), *Faucaria paucidens* N. E. Br. (Aizoaceae), *Faucaria subindurata* L. Bol. (Aizoaceae), *Faucaria tigrina* (Haw.) Schwant. (Aizoaceae), *Furcraea foetida* (L.) Haw. (Agavaceae), *Gibbaeum velutinum* (L.Bol) Schwant. (Aizoaceae), *Glottiphillum longum* (How.) N. E. Br. (Aizoaceae), *Haemanthus albiflos* Jacq. (Amaryllidaceae), *Haworthia cymbiformis* (Haw.) Duv. (Asphodelaceae), *Kalanchoe blossfeldiana* V. Poelln. (Crassulaceae), *Kalanchoe schimperiana* A. Rich. (Crassulaceae), *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae), *Opuntia inamoena* K.Sch (Cactaceae), *Parodia catamarcensis* Backbg. (Cactaceae), *Pleiospilos bolusii* (Hook. F.) N. E. Br. (Aizoaceae), *Rhinophyllum comptonii* L. Bol. (Aizoaceae), *Rhinophyllum velutinum* L. Bol. (Aizoaceae), *Rosa* spp. (Rosaceae), *Sansevieria grandis* Hook. (Dracaenaceae), *Sedum chontalense* Alexanden (Crassulaceae), *Sedum palmeri* S. Wats. (Crassulaceae), *Sedum treleasei* Rose (Crassulaceae), *Senecio medley-woodii*

Hutchins. (Asteraceae), *Solanum melongena* L. (Solanaceae), *Stellaria media* (L.) Vill. (Caryophyllaceae), *Tagetes* sp. (Asteraceae), *Trichodiadema densum* (Haw.) Schwant (Aizoaceae), *Zantedeschia aethiopica* (L.) Spreng. (Araceae)».

Степень заселения большинства видов растений трипсом западным цветочным находится на очень слабом или среднем уровне. Наиболее сильно трипс повреждает *Chr. indicum*, *C. sativus*, *E. pulidonis*, *H. albiflos*, *O. inamoena*, *S. media*, *Z. aethiopica*.

В теплицах агрокомбината «Пуща-Водица» трипс западный цветочный выявлен на *Cucumis* spp. (Cucurbitaceae), *Solanum melongena* (Solanaceae), *Rosa* spp. (Rosaceae), а также впервые на некоторых сорных растениях – *Bidens tripartite* L. (Asteraceae), *Sonchus arvensis* L. (Asteraceae), *Stellaria media* (L.) Vill. (Caryophyllaceae). В теплицах агрокомбината «Пуща-Водица» на всех кормовых растениях самцов трипса не выявлено, что свидетельствует о партеногенетическом способе размножения особей этой популяции.

В оранжереях Ботанического сада самцов в сборах часто не обнаруживали или их соотношение с количеством выявленных самок было очень низкое: *Sainpaulia ionantha* – 1:52, *Cheiridopsis inspersa* – 1:12, *Stellaria media* – 1:11, *Kalanchoe blossfeldiana* – 1:8, *Aeonium glandulosum* – 1:5.

Многие партеногенетические формы насекомых характеризуются способностью к заселению биотопов, которые, как правило, не пригодны для существования амфимиктических форм [Kearney, 2005; Ben-Ami, Heller, 2007]. Поэтому интерес вызывают исследования стабильности развития этих форм и способность их к захвату новых территорий. Заселение новых мало пригодных территорий предполагает повышенную жизнеспособность партеногенетических форм животных. Но, на основании положения популяционной генетики о генетическом однообразии партеногенетических форм, можно

Таблица. Статистическая характеристика параметров признаков *Frankliniella occidentalis* Pergande из популяций с различным способом размножения (размер выборки – 30 n)

Признак	Амфимиктическая форма		Апомиктическая форма		Среднее CV, % по популяциям
	X±Sx, мм	CV, %	X±Sx, мм	CV, %	
Т.д.	1.52±0.11	6.67	1.68±0.495	5.67	6.17
Т.ш.	0.28±0.03	9.56	0.33±0.276	7.61	8.58
Г.д.	0.12±0.059	8.75	0.12±0.373	5.94	7.34
Г.ш.	0.15±0.042	5.26	0.16±0.434	5.14	5.2
Ант.	0.28±0.087	5.64	0.31±0.055	3.25	4.45
Гол.	0.29±0.08	8.54	0.24±0.287	4.80	6.67
Яйц.	0.18±0.067	5.54	0.20±0.525	5.42	5.48
Кр.	1.69±0.11	6.01	1.88±0.621	3.02	4.51

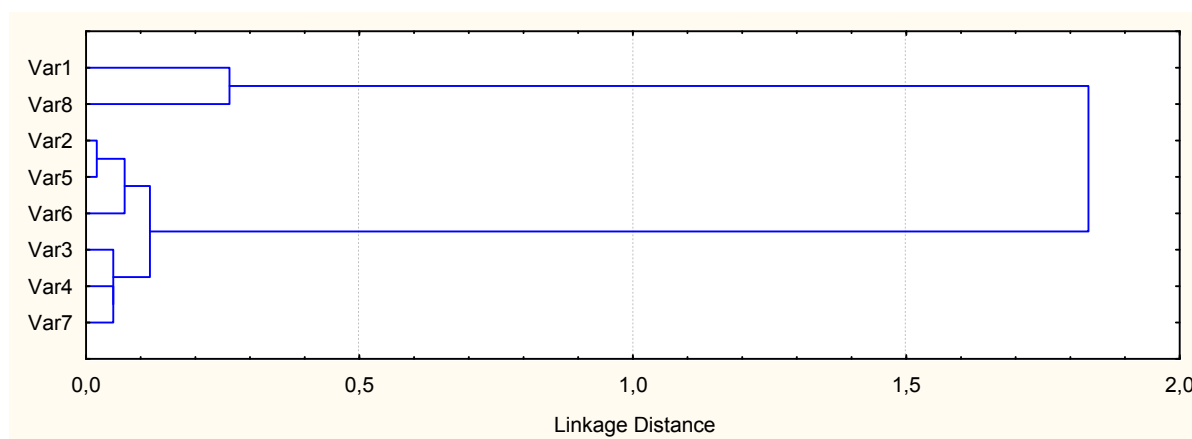


Рис. 1. Гистограмма сходства исследуемых признаков самок трипса западного цветочного из оранжерей Ботанического сада и теплиц «Пуща-Водица»: Var 1 – Т.д.; Var 2 – Т.ш.; Var 3 – Г.д.; Var 4 – Г.ш.; Var 5 – Ант.; Var 6 – Гол.; Var 7 – Яйц.; Var 8 – Кр.

утверждать, что образующиеся из них новые популяции относительно недолговечны [Ли, 1978].

При сопоставлении параметров изучаемых признаков насекомых из популяций с партеногенетическим (апомиктические формы) и двуполым способом размножения (амфимиктическая форма) установлено снижение варибельности всех изучаемых признаков у партеногенетических форм трипса западного цветочного (см. таблицу).

Таким образом, полученные данные варибельности признаков форм трипса западного цветочного с различными способами размножения указывают на повышенную стабильность развития партеногенетической формы по сравнению с двуполой формой.

С целью определения возможной иерархии связей между признаками

трипса западного цветочного создана диаграмма результатов кластеризации корреляционной матрицы (рис. 1). В полученном кластере признаки разделились на две группы. В первой группе на наименьшем расстоянии объединены ширина тела и длина антенн. К ним на незначительном расстоянии присоединена длина голени задних ног, длина и ширина головы, длина яйцевода. Во второй группе на значительном расстоянии от первой объединены длина тела и размах передних крыльев. Следует отметить, что во вторую группу входят крылья, которые функционально отвечают за миграцию особей, а в первую группу – яйцевод, который связан с функцией размножения трипсов.

Кластерный анализ сходства варибельности признаков самок трипса западного цветочного из оранжерей и

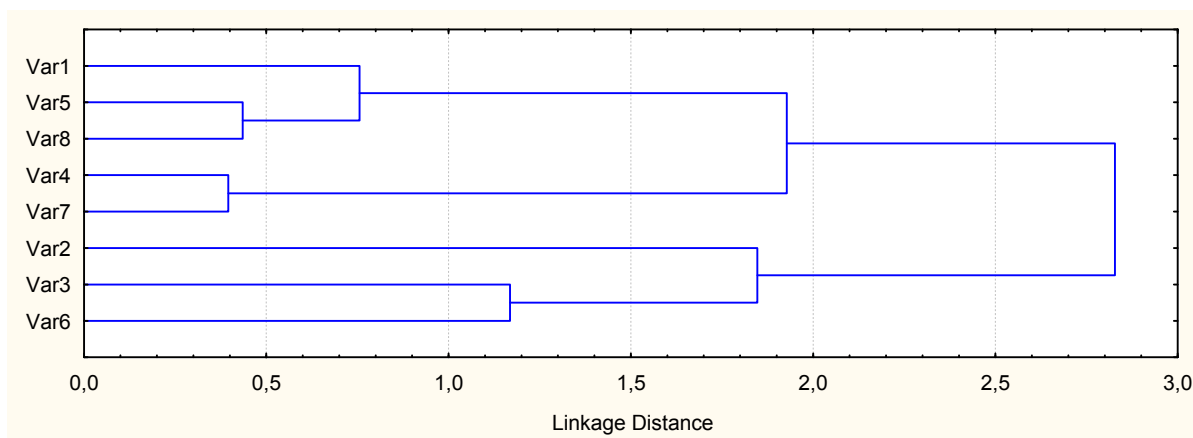


Рис. 2. Гистограмма сходства варибельности исследуемых признаков самок трипса западного цветочного из оранжерей Ботанического сада и теплиц «Пуща-Водица»: Var 1 – Т.д.; Var 2 –Т.ш.; Var 3 – Г.д.; Var 4 – Г.ш.; Var 5 – Ант.; Var 6 – Гол.; Var 7 – Яйц.; Var 8 – Кр.

теплиц дал почти такую же картину, что и при сравнении параметров признаков: изменчивость размаха передних крыльев (органа расселения) и изменчивость длины яйцеклада (репродуктивного органа) принадлежат к разным группам (рис. 2).

Таким образом, в оранжереях Ботанического сада (особи с двуполым способом размножения) и теплицах «Пуща-Водица» (особи с партеногенетическим способом размножения) сформировались популяции трипса западного цветочного, которые отличаются одна от другой по параметрам признаков и их варибельности. Особенно выраженное отличие между этими популяциями показал кластерный анализ изменчивости параметров исследуемых признаков.

Определение качественного состояния популяций трипса западного цветочного с различным способом размножения показало, что популяция с двуполым и популяция с партеногенетическим способом размножения характеризуются процветающей жизненной структурой ($G > C$). Характерной особенностью этих двух популяций является то, что в их жизненном спектре преобладают особи среднего класса. Популяция с двуполым способом размножения характеризуется более равномерным распределением особей с высоким, средним и низким классом

жизненности (31.5; 38.9 и 29.6% соответственно). Тогда как в популяции с партеногенетическим способом размножения преобладают особи среднего класса (59.3%) (рис. 3).

Эти две популяции трипса западного цветочного по индексу качества (G) достоверно отличаются друг от друга ($p < 0.01$).

В связи с тем, что трипс западный цветочный является полифагом и в условиях оранжерей Ботанического сада отмечен на 60 видах растений, важно определить влияние различных видов растений на жизненную структуру популяций этих насекомых. Установлено, что колония трипса с растений *Kalanchoe blossfeldiana* V. Poelln. значительно отличается ($G = 56.7$) от колонии насекомых на *Faucaria paucidens* N. E. ($G = 76.7$) (рис. 4).

Выводы

В оранжереях Ботанического сада трипс зарегистрирован на 60 видах растений из 16 семейств и двух классов (Magnoliopsida и Liliopsida), а в теплицах агрокомбината – на трёх видах культивируемых и на трёх сорных растениях – *Bidens tripartite* L. (Asteraceae), *Sonchus arvensis* L. (Asteraceae), *Stellaria media* (L.) Vill. (Caryophyllaceae). Установлено, что в теплицах агрокомбината популяция трипса западного цветочного

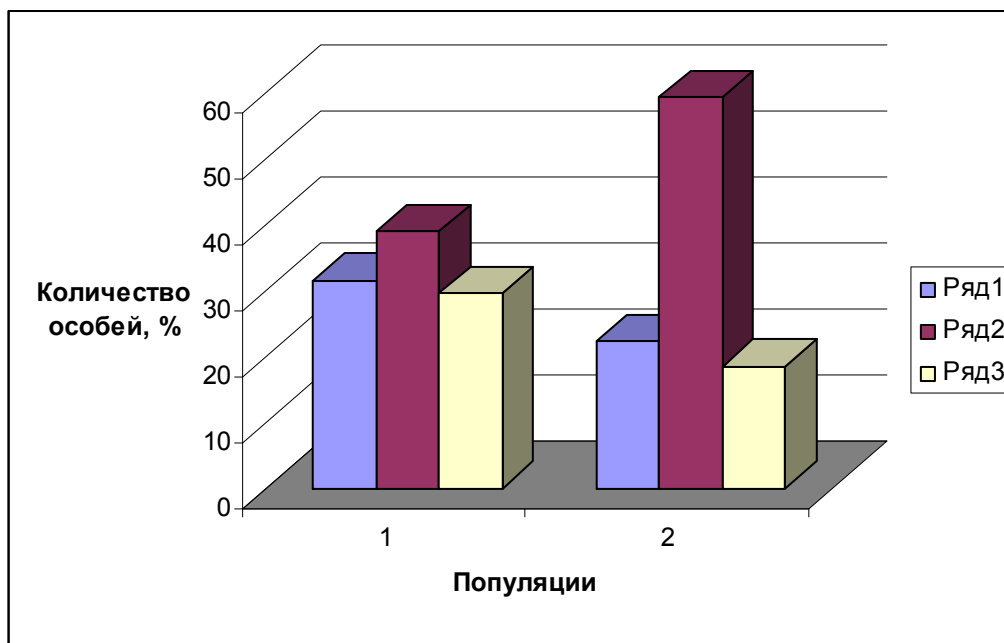


Рис. 3. Жизненный спектр популяций трипса западного цветочного с различным способом размножения: 1 – двуполовая популяция, 2 – партеногенетическая. Жизненный класс: ряд 1 – высокий; ряд 2 – средний; ряд 3 – низкий.

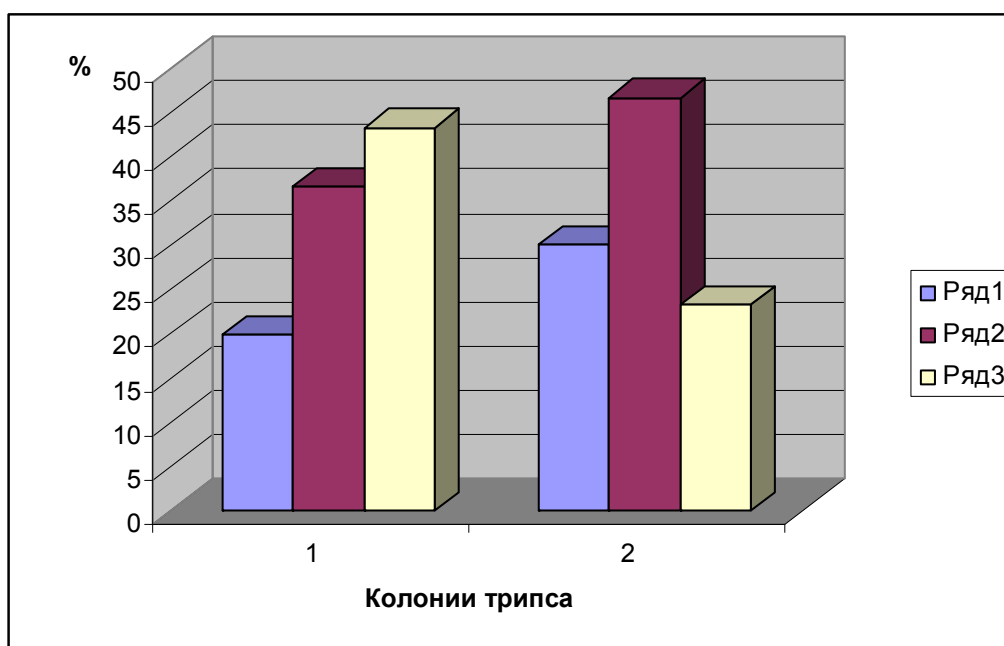


Рис. 4. Жизненный спектр колоний трипса западного цветочного с различных видов растений в оранжереях Ботанического сада имени акад. А.В. Фомина: 1 – *Kalanchoe blossfeldiana* V. Poelln., 2 – *Faucaria paucidens* N. E. Жизненный класс: ряд 1 – высокий; ряд 2 – средний; ряд 3 – низкий.

характеризуется партеногенетическим способом размножения.

Сопоставление параметров изучаемых признаков насекомых из популяций с партеногенетическим и двуполом способом размножения показало сни-

жение варибельности всех изучаемых признаков у партеногенетической формы трипса западного цветочного, что указывает на повышенную стабильность развития партеногенетической формы по сравнению с двуполой формой.

Кластерный анализ изменчивости параметров исследуемых признаков показал, что популяции трипса западного цветочного в оранжереях Ботанического сада (двуполый способ размножения) и теплицах «Пуща-Водица» (партеногенетический способ размножения) отличаются по параметрам признаков и их вариабельности.

Установлено, что популяция с двуполым способом размножения характеризуется более равномерным распределением особей с высоким, средним и низким классом жизнеспособности (31.5; 38.9 и 29.6% соответственно). В популяции с партеногенетическим способом размножения преобладают особи среднего класса (59.3%).

Определение влияния различных видов растений на жизненную структуру трипса показало, что колония трипса с растений *Kalanchoe blossfeldiana* V. Poelln. значительно отличается по показателям индекса качества ($G = 56.7$) от колонии насекомых на *Faucaria paucidens* N. E. ($G = 76.7$).

Литература

Дядечко Н.П. Трипсы, или бахромчатокрылые насекомые (Thysanoptera) Европейской части СССР. Киев: Урожай, 1964. 387с.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций

растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 144 с.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику / Пер. с англ. М.: Мир, 1978. 555 с.

Мамаев С.А. О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структуры популяций хвойных пород. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. С. 3–12.

Тропические и субтропические растения закрытого грунта: Справочник / Т.М. Черевченко, С.Н. Приходько, Т.К. Майко и др.; Под ред. А.М. Гродзинского. Киев: Наук. думка, 1988. 412 с.

Чумак П.Я. Західний квітковий трипс в оранжереях і теплицах України. Київ: Фітосоціоцентр, 2010. 195 с.

Шуметов В.Г., Шуметова Л.В. Кластерный анализ: подход с применением ЭВМ. Орёл: ОрёлГТУ, 2000. 118 с.

Яблоков А.В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 132 с.

Ben-Ami F., Heller J. Temporal patterns of geographic parthenogenesis in a freshwater snail // Biol. J. Lin. Soc. 2007. 91. P. 711–718.

Kearney M. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis // Trends Ecol. Evol. 2005. 20. P. 495–502.

**BIOMORPHOLOGICAL VARIABILITY OF
FRANKLINIELLA OCCIDENTALIS PERGANDE IN
CONNECTION WITH ITS INVASION IN
GREENHOUSES OF KYIV**

© 2013 Chumak P.Ya.

O.V. Fomin Botanical Garden of Taras Shevchenko Kyiv National University, Kyiv, 01032, Ukraine;
e-mail: chumakp@i.ua

The study results on distribution and the trophic connections of *Frankliniella occidentalis* under the conditions of greenhouses of Kyiv are given. On the basis of morphological and metrical studies the comparative analysis of plastic features of populations with bisexual and parthenogenetic mode of reproduction has been carried out.

Key words: greenhouse, *Frankliniella occidentalis*, western flower thrips, variability, plastic features, population, invasion, cluster analysis.