

INSS 1996–1499

**2014 №1**



Российский  
Журнал  
Биологических  
Инвазий

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



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

Российской академии наук  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН)

## Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN – 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

Главный редактор  
академик РАН Дгебуадзе Юрий Юлианович

Заместитель главного редактора  
д.б.н., Петросян Варос Гарегинович

Ответственный секретарь  
к.б.н., Дергунова Наталья Николаевна

### Редакционная коллегия

к.б.н., В.В. Бобров, д.б.н., Ю.К. Виноградова, д.б.н., А.Ю. Звягинцев,  
д.б.н., С.С. Ижевский, д.б.н., И.Н. Ильин, д.б.н., Крылов А.В.,  
к.б.н., В.Ю. Масляков, к.б.н., О.В. Морозова, академик РАН, Д.С. Павлов,  
д.б.н., А.Н. Пельгунов, д.б.н., Н.М. Пронин, к.б.н., Ю.В. Слынько,  
д.б.н., И.В. Телеш, к.б.н., И.Ю. Фенева, к.б.н., Л.А. Хляп, д.б.н., Шиганова Т.А.,  
д.б.н., Г.Х. Щербина

### Тематика журнала

*Теоретические вопросы биологических инвазий* (теория, моделирование, результаты наблюдений и экспериментов): инвазионные коридоры, векторы инвазий, адаптации видов-вселенцев, уязвимость аборигенных экосистем, оценка риска инвазий, генетические, экологические, биологические, биогеографические и эволюционные аспекты влияния чужеродных видов на биологическое разнообразие биосистем различных уровней организации.

*Мониторинг инвазионного процесса* (сообщения о нахождении организмов за пределами естественного ареала, динамике расселения, темпах натурализации).

*Методы, средства накопления, обработки и представления данных прикладных исследований* (новые разработки, моделирование, результаты исследований) с применением фактографических и геоинформационных систем.

*Использование результатов исследований биологических инвазий* (методы и новые фундаментальные результаты) при изучении морских, пресноводных и наземных видов, популяций, сообществ и экосистем.

*Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.*

Индексирование журнала – SCOPUS, РИНЦ, Google Scholar, Academic OneFile,  
Summon by Serial Solutions, OCLC, CAB International, Global Health

Адрес: Россия, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.  
тел. (495) 954-75-53; факс (495) 954-55-34;

Е-mail: [invasjour@sevin.ru](mailto:invasjour@sevin.ru)  
<http://www.sevin.ru/invasjour/>

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Дгебуадзе Ю.Ю.</i> <b>Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований</b>	<b>2</b>
<i>Корнева Л.Г.</i> <b>Инвазии чужеродных видов планктонных водорослей в пресных водах Голарктики (Обзор)</b>	<b>9</b>
<i>Леонтьев Д.Ф.</i> <b>Пространственно-временная динамика распространения ондатры (<i>Ondatra zibethicus</i>) и американской норки (<i>Neovison vison</i>) в Верхоленье и верховьях реки Нижняя Тунгуска</b>	<b>38</b>
<i>Николин Е.Г.</i> <b>Сорные и чужеродные растения Якутии</b>	<b>45</b>
<i>Попов И.Ю.</i> <b>Новые виды рыб в российской части Финского залива и в пресных водоёмах Санкт-Петербурга и Ленинградской области</b>	<b>52</b>
<i>Хорун Л.В.</i> <b>Роль механизма формирования вторичного ареала в обеспечении контактов между популяциями адвентивных видов растений</b>	<b>65</b>
<i>Bayanov N.G.</i> <b>Occurrence and Abundance level of <i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908) in lakes of the Nizhniy Novgorod region</b>	<b>83</b>
<i>Munteanu N., Moldovan A., Bacal S., Toderas I.</i> <b>Alien beetle species in the Republic of Moldova: a review of their origin and main impact</b>	<b>88</b>

# ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ В ГОЛАРКТИКЕ: НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2014 Дгебуадзе Ю.Ю.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
119071, Москва, Ленинский проспект, 33  
E-mail: [dgebuadze@sevin.ru](mailto:dgebuadze@sevin.ru)

Поступила в редакцию 02.10.2013

Представлен краткий обзор важных результатов исследований последних лет по инвазиям, проводимым прежде всего на территории России и в близлежащих странах, а также на объектах, которые являются чужеродными видами для многих регионов Земли. Некоторые из этих результатов были представлены на международном симпозиуме. «Инвазии чужеродных видов в Голарктике». В качестве перспективного подхода предложено выбирать и описывать опасные чужеродные виды, которые могут являться приоритетными мишенями для исследований и контроля. Обсуждаются некоторые терминологические вопросы.

**Ключевые слова:** Голарктика, Россия, чужеродные виды, приоритетные мишени.

Более 50 лет назад ученые обратили внимание на явление проникновения видов живых организмов в новые для них континенты, регионы и экосистемы. Конец XX-го – начало XXI-го веков ознаменовались интенсификацией инвазионного процесса во многих странах мира, чему в немалой степени способствовали глобальные климатические изменения, антропогенные нарушения естественных экосистем и рост транспортных перевозок. Все учащающиеся случаи расширения ареалов видов стали именовать *биологическими инвазиями чужеродных видов*, и для их исследования стало формироваться специальное направление биологии.

Несмотря на то, что глобальная проблема вселенцев не обошла водные и наземные экосистемы России, российскими биологами проблема чужеродных видов в современном ее понимании стала интенсивно обсуждаться и разрабатываться сравнительно недавно, с конца 1990-х годов. При этом перед исследователями

встал целый ряд вопросов как методического, так и терминологического характера. Следует, однако, отметить, что в России существуют богатые традиции (научные школы) в исследованиях животного населения и растительного покрова, которые стали серьезным фундаментом для изучения инвазионного процесса в стране. Проблема вселенцев, несомненно, является интернациональной, т.к. живые организмы при своем расселении не обращают внимания на границы между государствами. Как и другие страны, Россия стала и донором, и реципиентом чужеродных видов.

Перечисленные обстоятельства побудили ученых Российской академии наук (РАН), которые одними из первых начали интенсивные планомерные исследования биологических инвазий в России, выступить с инициативой по организации международных симпозиумов «Инвазии чужеродных видов в Голарктике», которые начали проводиться в поселке Борок Ярославской области на базе Института

биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН с 2001 года (подробнее см. Предисловие к первым трем номерам Российского журнала биологических инвазий за 2011 год, Дгебуадзе, 2011). В известной степени каждый из симпозиумов «Инвазии чужеродных видов в Голарктике», которые решили проводить регулярно, подводил итоги исследований в данном направлении за предыдущие 3-5 лет, проводимых прежде всего на территории России, в близлежащих странах и на объектах, которые являются чужеродными видами для многих регионов Земли.

Очередной четвертый международный симпозиум «Чужеродные виды в Голарктике» («Борок-4») прошел в поселке Борок, 22-28 сентября 2013 г. Как и предыдущий «Борок-3» это научное мероприятие организовывали Отделение биологических наук РАН, Секция «Инвазий чужеродных видов» Комиссии РАН по сохранению биоразнообразия, Научный совет по проблемам гидробиологии и ихтиологии РАН, Международный союз биологических наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН и Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. В симпозиуме приняли участие более 150 специалистов из 13 стран и 30 городов Российской Федерации; было заслушано 97 докладов и представлено 30 стендовых сообщений.

Презентации были организованы в рамках 5 секций:

- «инвазии в пресноводные экосистемы»;
- «инвазии в морские экосистемы»;
- «роль глобальных климатических и антропогенных процессов в биологических инвазиях»;
- «информационные системы мониторинга инвазионного процесса. Математическое моделирование процессов, связанных с инвазиями чужеродных видов»;
- «инвазии в наземные экосистемы».

В работе симпозиума Борок-4 принял участие вице-президент Международного союза биологических наук (МСОП/IUBS) профессор Жанг Жибинь (Zhibin Zhang) из Китая, который представил пленарный доклад о ходе выполнения Международной исследовательской программы МСОП/IUBS «Биологические последствия глобальных изменений» (Zhibin, 2013; Zhibin et al., 2013). В рамках этой программы в последние годы проводятся исследования по биологическим инвазиям чужеродных видов на территории России, Монголии и Китая. Симпозиум в Бороке также являлся частью этой Программы.

На симпозиуме был организован Круглый стол, на котором обсуждались теоретические и терминологические вопросы «инвазионной проблемы», а также способы организации борьбы с нежелательными для человека инвазиями.

Следует с сожалением отметить, что часто российские исследователи не очень хорошо ориентируются в современной терминологии по проблеме инвазий чужеродных видов. Причины терминологических недоразумений чаще всего возникают по двум причинам: несоответствие устарелой российской терминологии общепринятой в науке об инвазиях, часто закрепленной в международных природоохранных документах (об этом мы писали в уже упоминавшемся Предисловии к первым трем номерам Российского журнала биологических инвазий за 2011 год, Дгебуадзе, 2011); терминологические нововведения, которые используются на западе для привлечения внимания к проблеме и в известной степени для получения поддержки исследований, мониторинга и управления инвазионным процессом. Примером последнего может стать появление в странах Европейского Союза публикаций с акронимом NIS, что обозначает – non indigenous species (неместные виды). В ходе дискуссии на Круглом столе симпозиума не удалось

выяснить, чем отличается это понятие от термина чужеродный вид (*alien species*) или инвазионный вид (*invasive species*). Напоминаем, что к первым обычно относят все натурализовавшиеся за пределами своего естественного (исторического) ареала виды, а ко вторым – натурализовавшиеся виды, которые нанесли существенный ущерб аборигенным видам и экосистемам. Четкого определения NIS на Круглом столе симпозиума получить не удалось, однако было отмечено, что именно эта аббревиатура может внести известную путаницу в литературу по инвазиям. Дело в том, что некоторое время назад появилось аналогичное сокращение NIS, которое обозначало *nuisance invasive species* (неприятные инвазионные виды). Этот термин, в частности, использовался на совещаниях, организованных Комиссией по Великим озерам (*Great Lake Commission*) США и Канады. На Круглом столе симпозиума «Борке-4» было высказано мнение, что исследователь, безусловно, может использовать любую терминологию, но он должен дать четкое определение новым терминам, в котором обозначить отличие нововведения от уже принятых в данной области знаний понятий.

Представленные на «Борке-4» материалы показали существенный прогресс в развитии исследований биологических инвазий как в России, где работами по данной тематике теперь охвачены практически все регионы (83 российских участника представили результаты своих исследований), так и в других странах мира. Из интересных и важных результатов хотелось бы отметить:

- разработки российских и американских ученых по использованию молекулярно-генетических методов в исследованиях инвазионных коридоров, последствий и контроле инвазий;
- использование информационных технологий и моделирования динамики популяций видов-вселенцев России

(см. Петросян и др., 2012; Речной бобр..., 2012);

- новые данные европейских специалистов по инвазиям морских организмов через арктические моря;
- результаты украинских и российских ученых о ходе инвазионного процесса в Черном и Каспийском морях;
- анализ последствий вселений рыб в северные озерные системы, выполненный российскими и норвежскими учеными;
- данные по аккумуляции химических элементов видами-вселенцами и их влияние на качество воды (работы ученых из России, Турции и ЮАР);
- ускорение инвазии новых вредных лесных насекомых на территории России; в частности, распространение ясеновой изумрудной узкотелой златки (*Agrilus planipennis*) и уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*), наносящего ущерб сибирским пихтовым лесам.

По сложившейся традиции материалы симпозиума «Борке-4» будут опубликованы в Российском журнале биологических инвазий в 2014 году (начиная с этого номера). Программа симпозиума и тезисы докладов доступны на сайте: [http://www.sevin.ru/news/borok-4/PROGR\\_ABSTRACTS\\_Borok4.pdf](http://www.sevin.ru/news/borok-4/PROGR_ABSTRACTS_Borok4.pdf).

Симпозиум в Борке подтвердил, что продолжает остро стоять задача координации всех исследовательских групп, занимающихся проблемами инвазий чужеродных видов как в рамках отдельных стран, так и в глобальном масштабе. В этом плане большое значение имеют общедоступные интернет-ресурсы по проблеме чужеродных видов. Однако участие России в международных проблемно-ориентированных порталах остается минимальным, хотя российская база данных «Чужеродные виды на территории России» (сайт Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН <http://www.sevin.ru/>) уже существует. Можно надеяться,

что в ближайшем будущем появится возможность для поддержки развития единых информационных систем по исключительно актуальной проблеме биологических инвазий чужеродных видов.

Если говорить о нашей стране, то исследования последних лет показали, что в наибольшей степени чужеродные виды осваивают Европейскую часть России, где живет 78% населения страны и где проходят основные транспортные пути и наблюдается самый высокий уровень нарушенности природных экосистем. Учитывая масштабы инвазионного процесса, очевидно, что решить сразу все вопросы, связанные с оценками риска, прогнозом и контролем распространения чужеродных видов на территории этой части России очень сложно. В связи с этим особое значение приобретает определение приоритетных видов-мишеней, оценка рисков их вселения и воздействия на аборигенные экосистемы. На наш взгляд такой подход может служить основой обеспечения экологической безопасности территории РФ, предотвращения распространения чужеродных видов и снижения наносимого ими экологического и экономического ущерба. Выбор мишеней позволяет определить приоритеты в регулировании инвазионного процесса, что дает возможность сэкономить средства, а также избежать ликвидации чужеродных видов, которые не нанесли ущерба аборигенной экосистеме и даже выполняют в ней важные экологические функции.

На основе существующих методов оценки рисков с использованием имеющихся баз данных “Чужеродные виды на территории России” (<http://www.sevin.ru/invasive/dbases/plant/species.html>, <http://www.sevin.ru/invasive/dbases/insects.html>, <http://www.sevin.ru/invasive/invasion/mammals.html>, <http://www.sevin.ru/invasive/priortargets.html>), литературных источников (<http://www.sevin.ru/invasjour/>) и проведенных специальных исследо-

ваний, для Европейской части России нами было выделено 35 чужеродных вида, которые могут являться приоритетными мишенями для исследований и контроля (Dergunova et al., 2012). Перечень этих видов из различных таксономических групп представлен ниже.

**водоросли** – псевдонитшия (*Pseudonitzschia calliantha* Lundholm);

**сосудистые растения** – клен ясенелистный (*Acer negundo* L.); борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Mandenova); амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L.); амброзия голометельчатая (*Ambrosia psilostachya* DC.); амброзия трехраздельная (*Ambrosia trifida* L.); горчак ползучий (*Acroptilon repens* DC); повилики (*Cuscuta* spp.);

**насекомые** – картофельный колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say); западный (*Frankliniella occidentalis* Pergande); американская (*Hyphantria cunea* Drury), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), картофельная моль (*Phthorimaea operculella* Zeller.), калифорнийская щитовка (*Diaspidiotus perniciosus* Comstock), филлоксеры (*Viteus vitifolii* Fitch);

**водные беспозвоночные** – церкопагис (*Cercopagis pengoe* Ostroumov), гребневик мнemiопсис (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz), дрейссена полиморфная (*Dreissena polymorpha* Pallas), дрейссена бугская (*Dreissena bugensis* Andr.), рапана (*Rapana venosa* Valenciennes), свайный червь тереда навалис (*Teredo navalis* L.), червь псилотереда меготара (*Psiloteredo megotara* Hanley);

**рыбы** – ротан-головешка (*Perccottus glenii* Dybowski), микижа (*Parasalmo mykiss* Walbaum), амурский чебачок (*Pseudorasbora parva* Temminck et Schlegel);

**млекопитающие** – ондатра (*Ondatra zibethicus* L.), мышь полевая (*Apodemus agrarius* Pallas), мышь домовая (*Mus musculus* L.), крыса серая (*Rattus norvegicus* Berkenhout), крыса черная (*Rattus rattus* L.), собака

домашняя бродячая (*Canis familiaris* L.), собака енотовидная (*Nyctereutes procyonoides* Gray), норка американская (*Neovison vison* Schreber); – речной бобр (*Castor fiber* L.), бобр канадский (*Castor canadensis* Kuhl).

В настоящее время для каждого из видов-мишеней проводятся специальные исследования собирается и обобщается вся имеющаяся информация по их распространению, особенностям образа жизни (предпочитаемым местообитаниям, адаптированности к абиотическим и биотическим факторам среды, питанию, росту, времени достижения половой зрелости, плодовитости, продолжительности жизни, минимальной численности для создания устойчивой самовоспроизводящейся популяции, хищникам, паразитам), основным инвазионным коридорам и векторам расселения, воздействию на аборигенные виды и экосистемы, влиянию на здоровье и хозяйственную деятельность человека, методам контроля популяций. Кроме того, проводится анализ уязвимости экосистем, еще не подвергшихся инвазиям чужеродных видов-мишеней. Для этого устанавливается наличие в возможной экосистеме-реципиенте необходимых для существования и размножения вселенца абиотических факторов среды, дополнительных пищевых ресурсов. Необходимо также установить степень нарушенности экосистемы и уровень развития саморегуляции. На основе этих данных возможно создание моделей рисков вселения чужеродных видов на территорию Европейской части России. Большую роль в создании системы прогнозирования и контроля инвазионного процесса должны сыграть интерактивные базы данных. Полагаем, что перспективами исследований биологических инвазий может стать применение данного подхода ко всей территории России и, видимо, Голарктики в целом, а также расширение списка видов-мишеней. В частности, к списку особо опасных

насекомых должны быть добавлены, упоминавшиеся выше, ясеневая изумрудная узкотелая златка (*Agrius planipennis*) и уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus*), а также, азиатская божья коровка (*Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)) и элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.).

Касаясь прикладных аспектов инвазионной проблемы в пределах территории нашей страны, то с сожалением следует отметить, что несмотря на исключительную важность проблемы, единых государственных структур, отвечающих за практическую реализацию научных разработок вопросов, связанных с инвазиями чужеродных видов в России в настоящее время нет. Не организована система мониторинга распространения в РФ чужеродных (инвазионных) видов животных, растений и микроорганизмов (эту функцию в некоторой степени выполняют ученые РАН, ВУЗов и отраслевых исследовательских институтов), отсутствует и столь необходимая специальная Федеральная Целевая Программа. На симпозиуме «Инвазии чужеродных видов в Голарктике» в 2013 году (как и на предыдущем аналогичном мероприятии) не было представителей министерств и ведомств РФ, которые должны быть ответственными за решение вопросов, связанных с видами-вселенцами.

Будем, однако, надеяться, что научные результаты, полученные в последние годы, не только обогатят фундаментальную биологию, но и найдут свое применение в реализации мероприятий по прогнозированию, контролю и предотвращению последствий инвазий чужеродных видов. Без этого экологическая безопасность многих стран мира остается под серьезной угрозой.

#### Литература

Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал

биологических инвазий. 2011. № 1. С. 1-6. (<http://www.sevin.ru/invasjour/>).

Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). (Под. ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросяна В.Г., Завьялова Н.А.). 2012. М.: Т-во научных изданий КМК. 150 с.

Dergunova N.N., Petrosyan V.G., Dgebuadze Yu.Yu. 2012. Priority targets for alien species control in Russia // J. Ecology and safety. 2012 V.6. p. 372-389.

Петросян В.Г., Голубков В.В., Горайнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю. 2012. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber*) в бассейне малой реки Таденки притока Оки (Приокско-террасный заповедник) //Российский журнал

биологических инвазий. 2013. № 3. С. 44-60. (<http://www.sevin.ru/invasjour/>).

The IV International Symposium “Invasion of alien species in Holarctic” (Borok-4). (Yu. Yu. Dgebuadze, Yu. V. Slynko, A. V. Krylov eds.). Publisher's bureau “Filigran”, Yaroslavl, 2013. 204 p. [http://www.sevin.ru/news/borok-4/PROGR\\_ABSTRACTS\\_Borok4.pdf](http://www.sevin.ru/news/borok-4/PROGR_ABSTRACTS_Borok4.pdf).

Zhibin Zhang. Biological Consequences of Global Change: past and future // Integrative Zoology; Article first published online: 4 JUN 2013 | DOI: 10.1111/1749-4877.12043. p. 123.

Zhibin Zhang, Xinhai Li, Chunxu Han. Biological consequences of Global Change // The IV International Symposium “Invasion of alien species in Holarctic” (Borok-4). (Yu. Yu. Dgebuadze, Yu. V. Slynko, A. V. Krylov eds.). Publisher's bureau “Filigran”, Yaroslavl, 2013. P. 199. ([http://www.sevin.ru/news/borok-4/PROGR\\_ABSTRACTS\\_Borok4.pdf](http://www.sevin.ru/news/borok-4/PROGR_ABSTRACTS_Borok4.pdf)).

# INVASIONS OF ALIEN SPECIES IN HOLARCTIC: SOME RESULTS AND PERSPECTIVE OF INVESTIGATIONS

© 2014 Dgebuadze Yu.Yu.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russia, E-mail: [dgebuadze@sevin.ru](mailto:dgebuadze@sevin.ru)

This brief review includes information on recent important results of studies of invasions carried out first of all in Russian and adjacent territories, and for species which are aliens for many regions of the world. Some of these results were presented in International symposia "Invasion of alien species in Holarctic". The approach of choice and description of dangerous alien species as priority targets for study and control is proposed. Some terminology issues are discussed.

**Key words:** Holarctic, Russia, alien species, priority targets.

# ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРЕСНЫХ ВОДАХ ГОЛАРКТИКИ (ОБЗОР)

© 2014 Корнева Л.Г.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
Россия, Борок, Ярославская область 152742, [korneva@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:korneva@ibiw.yaroslavl.ru)

Поступила в редакцию 26.09.2013

На основании анализа литературных данных и материалов собственных исследований фитопланктона волжских водохранилищ представлены масштабы и темпы распространения некоторых чужеродных видов планктонных водорослей в пресные воды Евразии и Северной Америки и обсуждаются возможные причины их экспансии.

**Ключевые слова:** биологические инвазии, фитопланктон.

## Введение

В последние три десятилетия интенсивность проникновения чужеродных видов планктонных водорослей в несвойственные им ранее места обитания в Евразии и Северной Америке значительно увеличилась. Одни из них пока только регистрируются специалистами, другие – активно натурализуются, достигая массового развития в различных водоёмах. Учитывая биологию и экологию отдельных видов-вселенцев, можно говорить о наличии серьёзных изменений, происходящих в водоёмах-реципиентах, что позволяет легко адаптироваться аллохтонным видам к новым, благоприятным для них условиям водной среды. Чтобы оценить масштабы и возможные угрозы появления тех или иных чужеродных видов необходимо проанализировать, какие основные виды планктонных водорослей к настоящему времени начинают широко осваивать новые территории и какова причина столь быстрых, порой катастрофических по своим последствиям завоеваний.

## Материал и методы

Материалом для предстоящего анализа послужили многочисленные

литературные данные и результаты собственных исследований, проводившихся на водохранилищах и озёрах волжского бассейна с 1989 по 2007 г.

## Результаты и их обсуждение

Среди основных инвазийных видов планктонных водорослей следует прежде всего отметить представителей цианобактерий (цианопрокариот, синезелёных водорослей), которые вызывают или потенциально могут вызывать «цветение» воды: *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosz.) Seenayya et Subba Raju, *Anabaena bergii* Ostenfeld и *Sphaerospermum aphanizomenoides* (Forti) Zapomelova et al. comb. nov.

Тропический пресноводный вид ***Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosz.) Seenayya et Subba Raju** (Syn.: *Anabaena raciborskii* Wołoszyn'ska, *Anabaenopsis raciborskii* (Wołosz.) Elenkin) впервые описан из озера на о. Ява (Индонезия) в начале прошлого столетия [Woloszynska, 1912]. По сведениям Прошкиной-Лавренко А.И. и Макаровой И.В. [1968], на бывшей территории СССР вид встречался в устьях рек Дуная, Волги, в Таганрогском заливе Азовского моря,

в водохранилищах Нижнего Дона, в Казахской, Узбекской и Туркменской ССР, а также в Северном Каспии, а по данным Кондратьевой Н.В. [1968] – в Одесской области (Украина), а также в Нижнем Дону [Аксёнова, 1974], то есть в южных регионах страны. В 1964 и 1965 гг. этот вид был отмечен в Шекснинском водохранилище (Верхняя Волга) [Кузьмин, 1976]. В списке водорослей Волги, опубликованном в 1978 г., его указывали для всех участков реки [Волга..., 1978], а в списках, представленных в последних публикациях, – только для Куйбышевского водохранилища и Нижней Волги [Фитопланктон Нижней Волги..., 2003], из которых однако нельзя установить точные даты появления вида. *Cylindrospermopsis raciborskii* отмечен среди флористических находок в приазовских лиманах [Матишов, Фуштей, 2003], в эвтрофных озёрах и прудах Беларуси [Михеева, 1967, 1999], а также в Ленинградской области [Балашова и др., 1999]. На современной территории Украины вид встречается также в Днепре и дельте Дуная [Algae of Ukraine, 2006].

В Западной Европе *Cylindrospermopsis raciborskii* первоначально был обнаружен в 1930–1940-е гг. в северной части Греции (оз. Кастория) [Skuja, 1937] и в Венгрии (Körös River) [Szalai, 1942]. В 1960-е гг. он описан из водоёмов Австрии [Claus, 1961]. Начиная с 1970-х гг. *Cylindrospermopsis raciborskii* стал широко распространяться во многие внутренние водоёмы умеренной зоны Западной Европы [Padisák, 1997]. В 1972–1973 гг. он впервые обнаружен на территории Польши в оз. Патновске (Pałnowskie) [Burchardt, 1977]. В 1978 г. его появление отмечено в оз. Балатон (Венгрия), где с 1982 г. началось массовое развитие вида, вызывающее «цветение» воды в летний период [Padisák, Reynolds, 1998]. В 1978 г. вид был обнаружен также в карьерном озере Словакии и в Венгрии (около Дабаса) [Horecká, Komárek, 1979], а в 1980-е гг.

– в гипертрофном озере Испании [Romo, Miracle, 1994], а также в Словакии [Hindák, 1988]. В 1990-е гг. он был отмечен в прудах в окрестностях Шопрона в Венгрии [Padisák, 1991] и во Франции, где первоначально был обнаружен в 1994 г. в прудах около Парижа [Couté et al., 1997; Briand et al., 2002], а позднее, в августе 2001 г., в 10 км от города в р. Сене [Druart, Briand, 2002]. В настоящее время это широко распространённый вид во Франции [Cellamare et al., 2010]. В этот же период зарегистрированы первые находки вида в Германии: в 1990 г. в озере (Lieps) около Бранденбурга [Krienitz, Hegewald, 1996], а в 1993–1994 гг. – в эвтрофном озере (Alte Donau) около Вены (Австрия) [Dokulil, Mayer, 1996; Mayer et al., 1997]. В 1999–2001 гг. *Cylindrospermopsis raciborskii* доминировал в планктоне оз. Шармютцельзее (Scharmützelsee) в Германии [Nixdorf et al., 2003], а к настоящему времени он обнаружен в 62 различных водоёмах северо-восточной части страны [Stüken et al., 2006]. В 1990-е гг. вид отмечен в мелководных ветландах Болгарии [Stoyneva, 2003], в трёх водохранилищах и реке (1999 г.) Португалии [Saker et al., 2003]. В 1994–2000 гг. он доминировал в фитопланктоне эвтрофных-гипертрофных полимиктических и эвтрофном мономиктическом озёрах Греции [Vardaka et al., 2005], в 1998–1999 гг. – в высокоэвтрофном оз. Кастория, где был обнаружен впервые в 1930-е гг. [Moustaka-Gouni et al., 2007], а в 1995–2003 гг. – в озёрах Италии [Manti et al., 2005]. В 1991 г. впервые зарегистрирован в Нидерландах [Mooij et al., 2005]. Начиная с 2000 г. встречается в большом количестве в различных водоёмах Польши [Stefaniak, Kokocinski, 2005]. В Чехии в настоящее время насчитывается 23 мезо-эвтрофных водоёма, где обитает этот вид [Kastovský et al., 2010].

Активная колонизация *Cylindrospermopsis raciborskii* водоёмов Западной Европы в конце XX – начале

XXI вв. сопровождалась его динамичным расселением в озёра и реки Северной Америки. В северной части Американского континента *Cylindrospermopsis raciborskii* обнаружен в 1955 г. в США, штате Канзас [Prescott, Andrews, 1955], в 1960-е гг. в штате Миннесота, затем в 1980-е гг. – в Техасе [Lind, 1984] и Висконсин [Jones, Sauter, 2005], в 1990-е гг. – в гиперэвтрофных озёрах Флориды [Chapman, Schelske, 1997; Dobberfuhl, 2003] и в 2001 г. – в штате Индиана (Ball Lake) [Jones, Sauter, 2005]. В 2002 и 2003 гг. *Cylindrospermopsis raciborskii* отмечен в оз. Мона (Mona Lake) и в 2005 г. в оз. Маскигон (Muskegon Lake), расположенных в штате Мичиган [Hong et al., 2006], в 2005 г. – в оз. Эри [Conroy et al., 2007], где, возможно, известен с 1970 г. [Taft, Taft, 1971 цит. по: Kling, 2009]. К настоящему времени известные находки *Cylindrospermopsis raciborskii* охватывают в основном территорию центральной и восточной части США.

В Канаде этот вид впервые обнаружен в 1998–2001 гг. в мелководном мезо-эвтрофном Констанском озере (Constance Lake), расположенном около Оттавы (бассейн оз. Онтарио) [Hamilton et al., 2005], а летом 2004 г. – в реке (Assiniboine River), протекающей в провинции Манитоба [Kling, 2009]. Полагают, что современная колонизация *Cylindrospermopsis raciborskii* северных широт Северной Америки, включая Большие Лаврентийские озёра, берёт начало из Южной Америки [Gugger et al., 2005]. Обнаружено генетическое сходство между особями *C. raciborskii*, исследованными из Австралии и Европы, Африки и Австралии, Северной и Южной Америки [Dyble et al., 2002; Gugger et al., 2005].

Наиболее высокого развития *Cylindrospermopsis raciborskii* достигает в стратифицированных тропических озёрах и в летние месяцы в полимиктических мелководных высокотрофных озёрах умеренных широт [Padisák, 1997]. Вид отличается высокой

физиологической и экологической пластичностью, вызывает «цветение» воды и способен синтезировать нейротоксин сакситоксин, а также алкалоидный гепатотоксин цилиндроспермопсин [Humpage, 2008]. Потенциальная токсичность вида привлекает пристальное внимание специалистов к местам его появления или активного развития. Поэтому сведения об экологии и биологии этого вида достаточно обширны.

Жарким летом 2010 г. в Центральной России зарегистрирован первый случай массового развития *Cylindrospermopsis raciborskii* в гипертрофном оз. Неро, где проводится длительный экологический мониторинг [Бабаназарова и др., 2011].

Интенсивное развитие *Cylindrospermopsis raciborskii* сопряжено с низкими скоростью течения, уровнем воды, соотношением азота и фосфора, с устойчивой стратификацией, дефицитом кислорода, высокими температурой, рН, мутностью, концентрацией сульфатов и величиной падающей солнечной радиации [Ramberg, 1987; Bowling, 1994; Mayer et al., 1997; Bouvy et al., 1999, 2006; McGregor, Fabbro, 2000; Briand et al., 2002; Chellappa, Costa, 2003; Tucci, Sant'Anna, 2003; Bormans et al., 2004; Hamilton et al., 2005; Berger et al., 2006; Hong et al., 2006; Conroy et al., 2007]. Оптимальное развитие вида происходит при температуре 25–30°C, иногда при 15–35°C [Saker, Griffiths, 2000; Shafik et al., 2001; Chonudomkul et al., 2004; Briand et al., 2004]. Он выдерживает солёность до 4 г/л NaCl [Moisander et al., 2002]. Акинеты *Cylindrospermopsis raciborskii* могут сохраняться в донных осадках при широком диапазоне температур и высоком содержании реактивного фосфора [Moore et al., 2004, 2005]. В умеренных широтах их прорастание происходит обычно при температуре, достигающей 22–24°C [Padisák, 2003; Hong et al., 2006]. Согласно функциональной классификации фитопланктона [Reynolds et al.,

2002], которая широко используется для оценки адаптивных стратегий видов в различных экологических условиях, *Cylindrospermopsis raciborskii* причисляют к комплексу  $S_N$ , в который входят цианобактерии, обитающие в тёплых перемешиваемых слоях воды, толерантных к световому и азотному дефициту, чувствительных к проточности.

Другой вид из цианобактерий ***Sphaerospermum aphanizomenoides* (Forti) Zapomelova et al. comb. nov.** [Zapomelova et al., 2009] (Syn.: = *Aphanizomenon aphanizomenoides* Kom. et Horecka, *Anabaena aphanizomenoides* Forti, *Aphanizomenon sphaericum* Kisselev) первоначально был описан из озёр Анатолии (Турция) в начале XX в. [Horecká, Komárek, 1979], где его обнаруживают до сих пор, но в небольшом количестве [Cirikaltindag et al., 1992; Erganli, Gönülol, 2006]. С 1950–1960-х гг. вид известен из Северного Каспия [Левшакова, 1971], с 1970-х гг. – из водоёмов некоторых стран Западной Европы: Венгрии [Herodek et al., 1982; Padišák, Kovács, 1997; Borics et al., 1998; Kusel-Fetzmann, 1998] и Чешской республики (Моравии) [Kastovský et al., 2010]. В настоящее время это доминирующий компонент фитопланктона в более чем 20-ти водоёмах Чешской республики, особенно в эвтрофных рыболовных прудах. Имеются сведения об обнаружении этого вида в Японии [Hirose, Hirano, 1981]. Начиная с 2000-х гг. *Sphaerospermum aphanizomenoides* стали отмечать в Словакии [Hindák, 2000], Румынии [Caraus, 2002], Великобритании [The freshwater algal flora..., 2002], Нидерландах [Janse et al., 2005], Германии [Stüken et al., 2006], Франции [Brient et al., 2009] и Северной Америке (Сев. Каролина) [Moisander et al., 2002]. Полагают, что этот термофил, как и *Cylindrospermopsis raciborskii*, из тропических и субтропических водоёмов постепенно распространяется в бореальную область, где предпочитает развиваться в эвтрофных водах [Stüken et al., 2006].

***Anabaena bergii* Ostenfeld** (Syn.: *Anabaena bergii* var. *minor* Kiselev, *Anabaena bergii* f. *minor* (Kiselev) Kosinskaja [Hindák, 2000]) в 1950–1960-е гг. была отмечена в Аральском, Каспийском морях, Березанском лимане (северо-западное побережье Чёрного моря), в водоёмах Николаевской и Одесской областей, Средней Азии, а также дельте Дуная [Голлербах и др., 1953; Кондратьева, 1968; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968]. В волжском каскаде она обнаружена в водохранилищах Средней и Нижней Волги: Куйбышевском и Саратовском [Фитопланктон Нижней Волги..., 2003] и представлена в альгофлоре мезотрофных озёр Беларуси [Михеева, 1999]. *Anabaena bergii* предпочитает солёные водоёмы: обнаружена в Тилигульском лимане Чёрного моря [Теренько, 2005] и Таганрогском заливе Азовского моря [Макаревич, 2007], в солёных водоёмах Крыма [Неврова, Шадрин, 2008] и в солёных маршах Сербии [Cvijan, Krizmanić, 2009]. В 1990-е гг. она впервые отмечена в пресных водоёмах Западной Европы: Турции и Словакии [Cirikaltindag et al., 1992; Hindák, 1992]. В настоящее время рассматривается как инвазивный вид в Германии [Stüken et al., 2006] и Чехии [Kastovský et al., 2010]. На Северо-Американском континенте *Anabaena bergii* обнаружена в озёрах и реках Флориды [Yilmaz et al., 2008], относится к категории потенциально токсичных видов, способна продуцировать цилиндроспермопсин [Humpage, 2008]. Сведения о её экологии, распространении и физиологии весьма немногочисленны.

Из пресноводных динофлагеллат в последние годы привлекает внимание широкое распространение ***Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas 2001** (Syn.: = *P. corillionii* Leitaó, Ten-Hage, Mascarell et Coute, 2001; *P. rhomboides* Krakhmalny, 2002). Возможно, первоначально этот вид был обнаружен в р. Дунай, но впервые описан из притоков р. Тисса на территории Венгрии по данным

1986–1995 гг. [Grigorszky et al., 2001]. В этот же период вид был отмечен в Италии, Германии, Франции, Румынии, Австрии, Словакии и Сербии, Хорватии, Польше [Grigorszky et al., 2001; Kastovský et al., 2010]. В июле 1989 г. *Peridiniopsis kevei* был обнаружен в реках Молога, Вочкомка, впадающих в Моложский плёс Рыбинского водохранилища и в прибрежном мелководье Моложского плёса (не опубликованные данные автора). В 1994–1999 гг. вид описан из пресных водоёмов Украины как *Peridiniopsis rhomboides* Krakhmalny [Крахмальный, 2001]. В 2007 г. он был обнаружен в Чешской республике, где в 2009 г. встречался в больших эвтрофных водохранилищах [Kastovský et al., 2010]. Вызывал «цветение» воды в пруду в центральной Японии весной/летом 2003 г. [Horiguchi, 2004; Takano et al., 2008].

Анализ местообитаний *Peridiniopsis kevei* показал, что он распространён в больших и малых озёрах и водотоках различного трофического типа – от олиго- до эвтрофных, может развиваться в широком диапазоне концентраций общего азота и фосфора, но относительно узком диапазоне температуры и щёлочности. Обычно встречается летом или ранней осенью при температуре 15.8–26.1 °С. Наибольшей биомассы достигает в летний период и может вызывать «цветение» воды [Grigorszky et al., 2001].

Из рафидофитовых водорослей в последние десятилетия стал широко распространяться ***Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing**. Вид впервые описан в 1853 г. из мелководного пруда около Берлина (Германия), затем в 1894 г. – из прудов в окрестностях Хельсинки (Финляндия) и в 1945 г. – в озёрах Швеции. Массовое развитие вида впервые зарегистрировано в 1934 г. в болотном озере около Вудс-Хола штат Массачусетс (США) [Drouet, Cohen, 1935] и в 1948 г. в оз. Хельгашён около г. Векшё в южной Швеции. В дальнейшем вид был обнаружен в

Норвегии, Дании, Финляндии, Австрии, Чехии, Канаде, Южной Америке и Африке [Cronberg et al., 1988] и Польше [Hutorowicz, 1993].

На территории бывшего СССР в водоёмах России и Украины находки *Gonyostomum semen* описаны в первой половине XX в. [Аверинцев, 1901; Коршиков, 1917; Матвієнко, 1941; Комаренко, 1968]. Однако первый случай массового развития *Gonyostomum semen* отмечен в России в 1985 г. в небольших слабоминерализованных, высокоцветных реках левобережного Заволжья Нижегородской области [Ветрова, Охупкин, 1990]. Затем в 1989 г. – в полигумозном слабозакисленном эвтрофном оз. Кривое в Вологодской области [Korneva, 2001], в 1990–1993 гг. и 1997–2008 гг. в озёрах Южной Карелии [Kalugin, 1991; Никулина, 1997; Воякина, 2010], а в 2003–2006 гг. – в слабоминерализованных стратифицированных карстовых озёрах Владимирской области при рН 5.5–7.6, концентрации кальция 1.9–14.7 мг/л и цветности воды 13–70 град. [Гусев, 2007]. В 2000–2004 гг. этот вид доминировал в притоках Ладожского озера [Trifonova et al., 2007]. Летом 2009–2011 гг. в 4-х (Малое Луговое, Медведевское, Волочаевское и Охотничье) из 15-ти озёр центральной части Карельского перешейка отмечено массовое развитие *Gonyostomum semen*, который ранее в них не встречался [Трифонова и др., 2012].

С 1978 по 1989 г. в Финляндии *Gonyostomum semen* распространился в 110 озёрах, охватывающих территорию от юго-восточной части страны до Северного полярного круга, достигая массового развития в высокотрофных и цветных водах [Lepistö et al., 1994]. В 1987 г. *Gonyostomum semen* был обнаружен в большом количестве в высокогорном глубоководном слабоминерализованном мезотрофном оз. Перелуп во Франции [Le Cohu et al., 1989]. В Германии с 1956 по 1960 г. он встречался только на торфяниках и в болотных озёрах около Берлина после

первоначальных находок в XIX в. В 1982, 1988 и 1996 гг. вид обнаружен в северной Германии около Гамбурга [Geissler, Kies, 2003], в нижней Саксонии и на территории Шлезвиг-Гольштейна [Kusber, 2003] а в 1991–1992 гг. – в период летней стратификации в мезотрофном водохранилище Вальпараисо и некоторых горных озёрах в Испании [Negro et al., 2000]. В 1993–1994 гг. наблюдалось массовое развитие *Gonyostomum semen* в маленьком высокоцветном оз. 979, расположенном на территории экспериментальной озёрной области в районе северо-западного Онтарио [Findlay et al., 2005]. Высокие показатели количественного развития вида впервые зафиксированы летом в стратифицированном мезотрофном озере в центрально-восточной Польше в 1996–1997 гг. [Pęczuła, 2007]. С 1980-х по 2000-е гг. установлено прогрессирующее развитие этого вида в 80-ти высокоцветных мягководных озёрах Эстонии, где его биомасса достигала до 100 г/м<sup>3</sup>. До этого времени *Gonyostomum semen* (с 1950 до 1980-х гг.) встречался там лишь в единичных экземплярах [Laugaste, Nõges, 2005]. В последние десятилетия вид широко распространился в различных озёрах в окрестностях г. Риги, в водохранилищах северной и дистрофных озёрах восточной Латвии [Druvietis, 2007]. С 1990-х гг. (1992–2003 гг.) он доминирует в фитопланктоне гумусовых озёр, богатых минеральными питательными веществами при pH 5.5–7.0 в южной Швеции [Willén, 2003]. Встречается в гумусовых кислотных озёрах Великобритании [Pentecost, 2002], в торфяниках Венгрии [Grigorszky et al., 2010], известен также из китайских рыбоводных прудов [He, Li, 1983] и из 17-ти водоёмов Японии [Kato, 1991]. В 2000 г. в стратифицированном озере Японии *Gonyostomum semen* вызывал «цветение» воды [Takemoto et al., 2001]. Вид также обнаружен в Африке [Gerrath, Denny, 1980] и в прибрежных

закисленных (pH = 4.9) гумозных лагунах Бразилии [Alves-de-Souza et al., 2006].

Анализ экологических условий, сопровождающих высокое обилие вида, показал, что *Gonyostomum semen* – факультативный миксотроф (осмотроф), наибольшего развития достигающий в стратифицированных озёрах с высокой цветностью в период наибольшего прогрева воды [Eloranta, Råike, 1988; Findlay et al., 2005; Rengefors et al., 2008; Bloch, 2010]. Его рассматривают как инвазийный вид в бореальных озёрах [Lepistö et al., 1994]. Он положительно реагирует на увеличение в воде концентрации биогенных веществ [Lepistö, Saura, 1998; Takemoto et al., 2001], выдерживает низкую прозрачность и небольшую глубину проникающей солнечной радиации [Druvietis et al., 2010]. В морфофункциональной классификации [Reynolds et al., 2002] *Gonyostomum semen* присвоен код Q, представляющий виды, толерантные к высокой цветности воды. «Цветение» воды этим видом вызывает аллергическую реакцию у купающихся.

Из диатомовых водорослей как инвазийный вид широко известна ***Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge**. В начале прошлого столетия (1910–1911 гг.) *S. subsalsum* обнаружена в заливах и бухтах в окрестностях Стокгольма [Cleve-Euler, 1951]. По данным за 1956–1974 гг., вид был распространён в юго-восточной части Балтийского моря, в заливах у берегов Финляндии и Германии, а также в р. Вюмме (приток Везера, около Бремена, Северная Германия) и озёрах Карелии (Финляндия, около Хельсинки) [Hasle, Evensen, 1975]. В 1974 г. она была впервые обнаружена в р. Рейн [Friedrich, Pohlmann, 2009], а в 1980-х гг. отмечена в доминирующих комплексах фитопланктона устья р. Невы и Финского залива [Никулина, Генкал, 1990], осенью 1993–1994 гг. – в Померанском заливе (южное побережье Балтийского моря) и в 1997 г. – в

прибрежных водах Литвы [Wasmund et al., 2000].

Первые находки этого вида в эвтрофном оз. Ловер Лох Эрне, расположенном на северо-западе Ирландии, датировали 1980 г. [Gibson et al., 2003], где в 1991 г. отмечено его массовое развитие [Gibson et al., 1993]. Вид доминирует в фитопланктоне рек Нидерландов: Мёз и Рейн [Ibelings et al., 1998], Ваал – приток Рейна [Spraink et al., 1998], и Германии: Дунай, Неккар – приток Рейна [Gosselain et al., 1994]. В 2001–2003 гг. отмечено массовое развитие вида в южной части Ладожского озера, преимущественно в Волховской губе [Генкал, Трифонова, 2009]. *Skeletonema subsalsum* причисляют к инвазийным видам в больших Лаврентийских озёрах (США/Канада), где она впервые зарегистрирована в 1973 г. в оз. Эри [Hasle, Evensen, 1975], позднее в озёрах Онтарио, Мичиган и Гурон [Hasle, Evensen, 1976; Stoermer, 1978; Mills et al., 1993].

В 1991–1992 гг. *Skeletonema subsalsum* обнаружена в лагуне Мексиканского залива [Castillo et al., 1995], в 1999–2000 гг. – в р. Парана (Южная Америка) [Devercelli, 2006], в 2008–2009 гг. – в прибрежных водах Южной Кореи [Jung et al., 2009] и в 2004–2005 гг. – в водохранилище, расположенном в бухте Исахая моря Ариаке (Япония, остров Кюсю) [Ittisukananth, 2008].

На территории бывшего СССР в 1950-е гг. ежегодное массовое развитие *S. subsalsum* отмечалось в Таганрогском заливе Азовского моря. Также она была обнаружена в Днепровско-Бугском лимане Чёрного моря [Прошкина-Лавренко, 1963]. В настоящее время вид причисляют к возбудителям «цветения» воды водоёмов Азово-Черноморского бассейна [Рябушко, 2003]. Летом 1954–1964 гг. впервые было отмечено его массовое развитие в центральном районе Северного Каспия и в устье р. Волги [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968]. В конце 1950-х гг. началось постепенное проникновение *S. subsalsum*

в водохранилища Волги: летом 1958 г. она доминировала на участке от Нижнего Новгорода до плотины Куйбышевского водохранилища, а летом 1961 г. отмечена в значительном количестве в Нижней Волге. В 1964–1969 гг. *S. subsalsum* была обнаружена на всём протяжении Волги, но в массовом количестве – в Волгоградском водохранилище и Нижней Волге [Волошко, 1969; Кузьмин и др., 1970]. В 1969–1975 гг. максимальное развитие *S. subsalsum* наблюдалось в водохранилищах не только Нижней, но и Средней Волги [Генкал, Кузьмин, 1980], а в 1989–2004 гг. наибольшей относительной биомассы вид достигал в Верхней Волге [Korneva, 2007].

В Верхней Волге, в Рыбинском водохранилище, этот вид первоначально был отмечен в 1955 и 1959 гг. лишь на отдельных его участках, а с 1962 г. он начал развиваться по всей акватории водоёма. Максимальное обилие вида приурочено к более высокотрофным речным участкам водохранилища. В 1976–1977 гг. *S. subsalsum* впервые обнаружена в Шекснинском водохранилище и в озёрах Северо-Двинской системы, а в 1980-е гг. – в оз. Неро [Korneva, 2007].

*Skeletonema subsalsum* – космополит, теплолюбивый, пресноводный, солоноватоводный, планктонный вид, развивающийся в экспериментальных условиях при солёности до 35‰ [Paasche et al., 1975; Balzano et al., 2011], а в природных водах (реках, озёрах, внутренних морях, прибрежных морских водах и маршах) – часто в эвтрофных водах при солёности до 15‰ [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968; Hasle, Evensen 1975; Mills et al., 1993; Clarke, 1995; Gibson et al., 2003; List of Alien Species, s. a.].

В середине 1980-х гг. в водохранилищах Волги зафиксировано появление нового вида из диатомовых водорослей – космополита, обитающего в морях, эстуариях и пресных водах, галофила, предпочитающего эвтрофные воды [Krammer, Lange-Bertalot, 1991;

Van Dam et al., 1994]. *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. Первоначально его присутствие было отмечено в 1986 г. в водах Северного Каспия [Kiss et al., 1990], массовое развитие – в Нижней Волге [Зеленевская, 1998], а в 1988–1989 гг. – в Куйбышевском водохранилище [Генкал и др., 1992]. Сезонные наблюдения на последнем показали, что он может развиваться с мая по ноябрь, достигая наибольшего обилия в августе-сентябре при температуре воды 15–20 °С [Генкал и др., 1992]. В маршрутных экспедициях по всей Волге в 1989–1991 гг. *A. normanii* обнаружен летом в водохранилищах Средней и Нижней Волги при максимальных численности и биомассе в Саратовском водохранилище и на не зарегулированном участке Нижней Волги [Korneva, 2007]. Обилие вида резко снижалось вверх по течению после устья р. Камы по мере снижения минерализации воды. На начальных этапах его распространение в севернее расположенные водохранилища лимитировалось концентрацией солей. В 1992 г. отмечена высокая численность *A. normanii* в Камском плёсе Куйбышевского водохранилища, который отличается более высокой минерализацией [Тарасова, Буркова, 2005]. В 1984–1999 гг. вид был обнаружен в притоках этого водохранилища, где его максимальное обилие наблюдалось в р. Чапаевке [Тарасова, Буркова, 2005], подверженной сильному антропогенному воздействию. Летом 2004–2005 и 2008–2009 гг. вид зарегистрировали в фитопланктоне трёх камских водохранилищ при максимальной численности в Воткинском и Нижнекамском [Тарасова, Буркова, 2005; Беляева, 2011; Генкал, Беляева, 2011]. В водохранилищах Верхней Волги *Actinocyclus normanii* (идентифицированный как *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar.) впервые обнаружен в 1993 г. в Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища [Генкал, Елизарова, 1996]. В 1994 г. он был найден также на мелководье у

западного побережья водоёма и в значительном количестве в более северном Шекснинском водохранилище [Korneva, 2007]. Предполагают, что *A. normanii* переносится в Рыбинское водохранилище со стоком вод из Шекснинского. В 1998 г. вид распространился в центральной (озерной) части Рыбинского водохранилища, а в 2004 г. – по всей акватории водоёма [Korneva, 2007]. В Горьковском водохранилище *A. normanii* впервые зафиксирован в 1992 г., а в Ивановском водохранилище – летом 1997 г. [Korneva, 2007]. В 2000 г. вид был выявлен в речной части Горьковского водохранилища, а в 2001 г. он распространился по всему водоёму. Обилие *A. normanii* в Горьковском водохранилище было сопоставимо с его величинами, полученными для Рыбинского. Среди водохранилищ волжского каскада до сих пор *A. normanii* не обнаружен только в Угличском.

Для европейских рек и озёр *Actinocyclus normanii* известен с 80-х годов XIX в. [Hasle, 1977]. В 1957 г. его массовое развитие наблюдалось в водохранилище Квин Мей, расположенном около Лондона [Belcher, Swale, 1979]. В 1970-е гг. *A. normanii* был обнаружен в р. Темзе. В 1986–1989 гг. помимо Нижней Волги и Северного Каспия он был найден в реках и водохранилищах Чешской республики, Франции и Венгрии, в реках и озёрах Германии [Kiss et al., 1990]. В середине 1990-х гг. вид доминировал в прибрежных водах Балтийского моря, подверженных значительному антропогенному эвтрофированию, у Литвы [Wasmund et al., 2000] и Польши (у г. Гданьска) [Stachura, Witkowski, 1997], а в 2000 г. – у российского побережья Куршского залива [Дмитриева, 2003]. В последнем этот вид отмечался уже в 1920–1930-е гг., но вплоть до 1996 г. не регистрировался среди доминантов [Lange, 2010]. Предполагают о существовании южного (из Каспийского моря) и северного

(из Балтийского моря) путей расселения этого вида в водохранилища Волги [Korneva, 2007]. В Великих американских озёрах *A. normanii* впервые обнаружен в 1938 г., а с 1960–1970-х гг. он стал обычным для прибрежных сообществ высокотрофных участков озёр Эри, Гурон, Мичиган и Онтарио [Stoermer et al., 1985].

Таким образом, начиная со второй половины XX столетия *A. normanii* активно расселяется в пресные водоёмы Европы и Северной Америки. Увеличение его обилия в американских озёрах и в Балтийском море связывают с ростом их продуктивности. Однако такое объяснение не применимо к появлению этого вида в р. Дунай [Kiss et al., 1990], где уровень трофии длительный период не менялся. Распространение этого вида в р. Волге первоначально ограничивалось геохимическим барьером на водосборе в районе устья р. Камы, где значительно влияние высокоминерализованных камских вод, и было лимитировано содержанием солей [Korneva, 2007]. Сопоставление обилия *Actinocyclus normanii* с концентрацией хлоридов и кальция в воде [Belcher, Swale, 1979] не принесло положительных результатов. По мнению большинства специалистов, появление и распространение этого вида в пресных водах связано с процессом эвтрофирования.

Помимо *Skeletonema subsalsum* и *Actinocyclus normanii* в 1970–1980-е гг. во всех волжских водохранилищах был обнаружен ещё один стенотермный, теплолюбивый, пресноводно-солонатоводный вид, *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle [Генкал, 1992], широко распространённый в различных внутренних водоёмах, встречающийся в широком диапазоне солёности [Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Kiss et al., 1994; Van Dam et al., 1994]. По функциональной классификации фитопланктона [Reynolds et al., 2002] *Skeletonema potamos*, *S. subsalsum* и *Actinocyclus normanii* относят к группе D [Devercelli, 2006, 2010], которую

составляют диатомеи, предпочитающие мелководные, мутные водоёмы, включая реки, толерантные к перемешиванию, чувствительные к снижению содержания биогенных веществ.

В 1969–1972 гг. в планктоне Волги был обнаружен обитатель Каспийского, Азовского и Аральского морей, солонатоводный и пресноводный космополит, эвригалинный, эвритермный вид *Thalassiosira incerta* Makar. [Макарова и др., 1976; Макарова, 1988]. Она была отмечена во всех водохранилищах волжского каскада [Волга..., 1978]. Наибольшее её обилие наблюдалось в низовье реки, которое постепенно снижалось вверх по течению в направлении до устья р. Камы по мере снижения концентрации солей в воде. Электронно-микроскопические исследования материалов, собранных в 1970–1989 гг. по всем волжским водохранилищам, не зарегистрировали этот вид только в Ивановском и Рыбинском водохранилищах [Генкал, 1992]. До конца 1980-х гг. *Thalassiosira incerta* обнаруживали в р. Каме, Пертозере (Карелия), оз. Белом (Вологодская область), в эстуарии рек Темзы и Большой Уз, оз. Эри, реках Калифорнии, в реках Миссисипи и Нил [Диатомовые..., 1988; Макарова, 1988]. В последние годы вид был отмечен в Цимлянском водохранилище [Генкал, Голоколенова, 2008] и в Придунайском районе Чёрного моря [Генкал и др., 2009].

Пресноводно-солонатоводный, эвригалинный вид, широко распространённый в прибрежном планктоне Северного, Балтийского, Чёрного, Аральского морей и пресных континентальных водоёмах Австралии, США, Канады, Франции и Венгрии [McCarthy, 2013] *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle (Syn.: *T. bramaputrae* (Ehrenberg) Håk. et Lock., *Coscinodiscus lacustris* Grun.) встречается практически во всех водохранилищах Волги за исключением Угличского [Корнева, Генкал, 2000; Фитопланктон..., 2003].

До основного гидростроительства плотин в фитопланктоне Волги [Эльдарова-Сергеева, 1913; Есырева, 1935; Киселёв, 1948] этот вид отсутствовал. В 1964–1965 гг. он был зарегистрирован в Шекснинском водохранилище [Кузьмин, 1976], а в 1963–1966 гг. – в Куйбышевском [Миргородченко, 1972], в 1968–1985 гг. – в Саратовском [Герасимова, 1996], а в 1953–1969 гг. – в Рыбинском [Рыбинское..., 1972]. При этом в 1968–1971 гг. вид не отмечен в Саратовском водохранилище [Герасимова, 1973]. В списке видов Волги (по данным 1969–1972 гг.) *Thalassiosira lacustris* указывалась для водохранилищ Верхней и Средней Волги без конкретного уточнения [Волга..., 1978]. Это один из первых представителей рода *Thalassiosira*, выявленный в Волге после образования водохранилищ.

Из других солоноватоводных видов рода *Thalassiosira* в планктоне Волги в конце 60-х – начале 70-х гг. XX в. обнаружены ***T. pseudonana* Hasle et Heimdal** и ***T. weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle** (Syn.: *T. fluviatilis* Hust.) [Волга..., 1978]. Наличие первой во всех водохранилищах Волги подтвердили дальнейшие электронно-микроскопические исследования [Генкал, 1992]. Однако второй вид был отмечен в Ивановском, Рыбинском, Чебоксарском, Саратовском водохранилищах и в низовье Волги. Его наличие (Syn.: *T. hustedtii* Poretz. et Anis.) в Волгоградском водохранилище представлено в конспекте флоры планктона Нижней Волги [Фитопланктон..., 2003]. *Thalassiosira pseudonana* – солоноватоводный, морской, бореально-тропический вид [Макарова, 1988], известный из вод Нидерландов, Германии, Финляндии, Испании Австралии и США [McCarthy, 2013]. *Thalassiosira weissflogii* – пресноводный-солоноватоводный, широкобореальный и нотальный вид [Макарова, 1988], в России встречается кроме волжских водохранилищ в Каспийском море, Невской губе,

Цимлянском водохранилище, солёных озёрах Старой Руссы, Ладожском озере и его притоках, болотах Пензенской области, в бассейне р. Яны (Якутия) [Генкал, Куликовский, 2009].

По материалам 1970–1989 гг. во всех волжских водохранилищах обнаружена также ***Thalassiosira guillardii* Hasle** [Генкал, 1992], которая первоначально отмечалась только в Саратовском водохранилище, в низовье Волги и её притоках: Оке и Суре [Макарова, 1988]. Это – космополит, широко распространённый в реках и озёрах Евразии, США, Канады [Wojtal, Kwadrans, 2006], а также в морских и солоноватых прибрежных водах [Макарова, 1988].

В 1985–1986 гг. в приустьевом пространстве Волги выявлена ***Thalassiosira proschkinae* Makar.** [Генкал, Лабунская, 1992], которая ранее встречалась в Каспийском, Азовском морях и оз. Аджикабул в Азербайджане [Макарова, 1988], а также у берегов и в реках Англии [Belcher, Swale, 1986]. Этот вид присутствует в списке видов фитопланктона Балтийского моря [Hällfors, 2004] и водных организмов Германии [Taxalste..., s. a.]. Данные по датированным колонкам седиментов показали об увеличении относительного обилия этого вида в 1990-е гг. в эстуариях рек Ньюс и Памплико в Северной Каролине (США) [Cooper, 2000].

Летом 1989–1991 гг. в водохранилищах Средней и Нижней Волги (Чебоксарском, Куйбышевском и Волгоградском) впервые был выявлен редкий для пресных вод вид ***Thalassiosira faurii* (Gasse) Hasle**, а в Куйбышевском – ***T. gessneri* Hustedt** [Генкал, Корнева, 2001]. Первый известен из озёр Центральной Африки [Gasse, 1975; Hasle, 1978], второй – из оз. Маракайбо (Венесуэла) и рек Северной Америки [Hasle, Lange, 1989; Kiss et al., 2002]. В 1980-х гг. *T. faurii* обнаружена в днепровских водохранилищах (Киевское) – первоначально она

была описана как *Talassiosira lacustris* [Генкал, Щербак, 1987; Генкал и др., 2007] – а также в реке Тисе (Венгрия) [Kiss et al., 1984]. Недавно оба вида зарегистрированы также в придунайском районе северо-западной части Чёрного моря [Генкал и др., 2009], а *T. faurii* – в Цимлянском водохранилище [Генкал, Голоколенова, 2008], в 2006–2008 гг. – в р. Свислочь (Белоруссия) [Генкал и др., 2010], в водоёмах Карелии, как *Thalassiosira bramaputrae* var. *septentrionalis* (Grun.) Makar., которая конспецифична *Thalassiosira faurii* [Генкал и др., 2007]. Некоторые авторы причисляют *T. faurii* к пресноводным видам [Генкал и др., 2007]. Однако она была обнаружена в осадках солёных озёр Северной Дакоты (США) и Египта [Flower, Ryves, 2009], а похожие на неё створки в 1999–2000 гг. – в эстуарии реки Эрбо (Испания), впадающей в Средиземное море [Perez et al., 2009] и в рыбноводном пруду около Братиславы (Словакия) [Hindakova, Hindak, 2012]. Она также выявлена в 2004–2005 гг. в бывшем рыбноводном пруду около г. Киева [Щербак и др., 2006; Генкал и др., 2007] и реках Аргентины в районе Пампы [Licursi, Gomez, 2003]. Другие авторы относят *T. faurii* к галофилам [Bergner, 2003]. Этот вид вошёл в Красную книгу Венгрии [Németh, 2005].

Солоноватоводный вид *Thalassiosira gessneri* имеет более широкое распространение. Он известен из вод Австралии, Бразилии, Бельгии, Нидерландов, Люксембурга, Франции и Германии [McCarthy, 2013].

Большинство из перечисленных представителей рода *Thalassiosira* за исключением *T. proschkinae* и *T. gessneri*, а также виды из рода *Skeletonema* были обнаружены в 1980-е гг. и в днепровских водохранилищах: Киевском и Каневском [Генкал, Щербак, 1987; Щербак и др., 1992].

К настоящему времени в фитопланктоне Волги выявлено 8 видов из рода *Thalassiosira*, но только один из них, *T. incerta*, может развиваться

в более или менее значительных количествах. В 2011 г. в нижнем течении р. Оки она отмечена впервые для Волжского бассейна в составе доминирующего планктонного комплекса [Генкал, Охапкин, 2013].

В первом десятилетии XXI в. число находок новых галофильных диатомей в водохранилищах Волги продолжало увеличиваться: в Куйбышевском водохранилище обнаружены *Cyclotella ambigua* Grunow emend. Genkal [Генкал и др., 2008], *Amphora coffeaeformis* (C. Agardh) Kütz. и *Chaetoceros muelleri* Lemm. [Тарасова, Буркова, 2010], в р. Оке – *Cyclotella marina* (Tanimura, Nagumo et Kato) Aké-Castillo, Okolodkov et Ector [Генкал и др., 2012].

### Обсуждение

Из приведённых сведений видно, что, начиная со второй половины XX в., наблюдается активное расширение ареалов отдельных видов водорослей. В последние десятилетия число водоёмов, где неофиты начинают интенсивно развиваться, перестраивая структуру аборигенных сообществ, значительно возросло. Важно, что во многих случаях это касается водоёмов, где проводится длительный мониторинг, что в значительной степени исключает случайность новых находок. Некоторые виды-вселенцы могут вызывать «цветение» воды и относятся к потенциально токсичным. В настоящее время в Чехии к чужеродным относят 24 планктонных вида: 10 цианобактерий, 9 диатомовых, 1 динофитовую и 4 зелёных водорослей [Kastovský et al., 2010]. В водохранилищах Волги (Россия) можно выделить 15 видов-вселенцев из диатомовых [Корнева, 2003; Тарасова, Буркова, 2010; Генкал и др., 2012], а в Великих лаврентийских озёрах (США) – 16 диатомей и 1 цианобактерию [List of Alien Species, s. a.]. В последнем случае за наиболее вероятный способ их распространения считают проникновение с балластными водами. Однако перенос спор и клеток водорослей

может осуществляться самыми разнообразными путями: мигрирующими животными, водным транспортом, перемещением воздушных потоков. Этому процессу также способствует строительство каналов и водохранилищ. Все перечисленные способы заноса аллохтонных видов существуют уже достаточно давно, однако интенсификация процесса расселения стала заметна лишь в последние три десятилетия.

Предполагают, что причина распространения чужеродных видов водорослей в водохранилищах Волги – гидростроительство и изменение климата, повлекшие за собой трансформацию гидрологического и гидрохимического режима реки [Korneva, 2003, 2007]. Влиянию изменения климата на инвазийные процессы в последние годы уделяют внимание и другие исследователи [Briand et al., 2004; Hamilton et al., 2005; Mooij et al., 2005; Conroy et al., 2007; Wiedner et al., 2007; Paerl, Huisman, 2009]. При этом основным фактором, способствующим расширению биогеографических границ южных видов в сторону более высоких широт, считают, прежде всего, увеличение температуры воды. Повышение температуры может способствовать улучшению условий прорастания акинет цианобактерий [Wiedner et al., 2007], а также смещению сроков начала и продолжительности вегетации аборигенных видов [Gerten, Adrian, 2000; Blenckner, Chen, 2003; Korneva, 2007]. Все перечисленные инвазийные виды планктонных водорослей максимального развития в водоёмах реципиентах обычно достигают летом, в период максимального прогрева водной толщи. Особенно это характерно для цианобактерий. Однако условия оптимального развития, например *Cylindrospermopsis raciborskii*, совпадают с таковыми, необходимыми для интенсивной вегетации цианобактерий вообще [Harmful Cyanobacteria..., 2005]. Экологической особенностью этого

вида является устойчивость к высокой концентрации солей (до 4‰). Сведения об изменении ионного состава в водоёмах, где появляются виды-вселенцы, приводятся крайне редко. Основное внимание уделяют содержанию биогенных элементов, что важно для оценки трофии вод. Однако именно изменение концентрации и соотношения солей могло быть потенциальной причиной того, что в оз. Балатон (Венгрия) развитие сообщества пошло по пути как автохтонной адаптации аборигенных видов, так и за счёт аллохтонной миграции цианобактерий [Padisák, Reynolds, 1998].

Проявления современных тенденций изменения климата и их последствий разнообразны. Наряду с увеличением температуры воздуха происходит увеличение количества осадков, изменение локальных погодных условий (засуха, шторм, наводнения), изменение направления ветров, сроков таяния (паводков) и становления ледяного покрова. Все это приводит к изменению показателей гидрологического и гидрохимического режимов водоёмов: температуры, прозрачности и цветности воды, световых условий, потоков биогенных и минеральных веществ, смещению термоклина и др. [Schindler et al., 1990; The impact of Climate..., 2010].

К одному из прогнозируемых последствий глобального потепления относят аридизацию территории Волжского бассейна [Коломыц, 2003], которая приведёт к изменению почвенно-растительного покрова и сдвигу зональных природных комплексов. Процесс аридизации под воздействием глобальных климатических процессов может ускоряться за счёт активной неразумной человеческой деятельности: вырубки лесов, откачки подземных вод, эрозии почв, вызванной неэффективным сельским хозяйством, мелиорацией и т.п. Антропогенное нарушение влагообмена способствует увеличению степени засоления почв за

счёт поднятия уровня грунтовых вод, уменьшения мощности зоны аэрации и роста испарения [Долгов, 2003]. Изменение химического состава почв влечёт за собой трансформацию гидрохимического режима водных экосистем. Увеличение минерализации и изменение соотношения ионов отмечено в пресных водах, расположенных в разных географических зонах Евразии (Ладожское озеро, Волга, Днепр, Дон, Кубань, Сырдарья, Амударья, Кашкадарья, Припять, Дунай, водохранилища Свердловской и Челябинской областей) [Тарасов, Бесчётнова, 1987; Былинкина и др., 1993; Журавлёва, 1998; Курейшевич и др., 2002; Ладожское озеро..., 2002; Законнова, Литвинов, 2005; Ерёмкина, Ярушина, 2011]. Повышение концентрации кальция и сульфатов наблюдается в крупном северо-американском оз. Онтарио [Schindler et al., 1990], в реке Шарк (Shark River) во Флориде [Flora, Rosendahl, 1982], увеличение электропроводности, концентрации натрия и снижение содержания кремния – в озёрах Эфиопии [Zinabu et al., 2002]. Перечисленные примеры свидетельствуют о том, что во многих внутренних водоёмах и водотоках мира происходит трансформация ионного состава воды и увеличение минерализации. Но причины подобных изменений могут быть разные, как климатические, так и антропогенные. Этому может способствовать изменение гидрологического режима рек. К колебаниям речного стока особенно чувствительны сульфаты [Скорород, Цыцарин, 1995]. Увеличение концентрации сульфатов в средних и крупных реках может происходить за счёт повышения доли подземного стока в летне-осенний меженьный период путём улучшения условий питания рек подземными более высокоминерализованными водами [Семёнов, Семёнова, 2003]. Строительство плотин на реках влечёт за собой нарушение биогеохимического цикла: изменение потока органического углерода, баланса биогенных и

минеральных веществ и термического режима [Тарасов, Бесчётнова, 1987; Былинкина и др., 1993; Журавлёва, 1998; Friedl, Wüest, 2002]. Под воздействием антропогенного влияния масштабно увеличивается солёность рек и озёр, расположенных в аридной и полуаридной зоне [Williams, 2001]. Поэтому помимо роста температуры важнейшим фактором, стимулирующим внедрение эвригалинных и галофильных видов в пресноводные водоёмы, может быть изменение их ионного состава. В некоторых случаях появление аллохтонных видов связывают не только с повышением минерализации, но и с увеличением трофии вод [Mayer et al., 1997; Korneva, 2007; Moustaka-Gouni et al., 2007], которые неразрывно взаимосвязаны между собой. В экспериментах на первых этапах повышения минерализации происходит увеличение доли в сообществе мелкоклеточных видов водорослей с высоким относительным содержанием хлорофилла [Курейшевич и др., 2002], что характерно при нарастании продуктивности вод. Интенсивное развитие большинства видов-вселенцев планктонных водорослей ассоциируется с высоко трофными водами.

Поднятие грунтовых вод и увеличение поверхностного стока за счёт роста количества атмосферных осадков в гумидной зоне может приводить к повышению содержания растворённых органических веществ и цветности в водоёмах [Forsberg, 1992], то есть к прогрессивной гумидизации территории [Клиге и др., 2000]. Наряду с эвтрофированием это может быть катализатором расширения ареала некоторых бореальных видов и активизации их развития, как например *Gonyostomum semen*, который требователен одновременно к высоким трофии и цветности воды [Korneva, 2001].

### Заключение

Таким образом, к настоящему времени к чужеродным, проникающим

в новые экологические пространства, причисляют около пяти десятков видов планктонных водорослей, относящихся в основном к цианобактериям и диатомовым, которые определяют структуру планктонных альгоценозов пресных водоёмов Голарктики. Основное направление их распространения – с юга на север, у некоторых видов (*Gonyostomum semen*) – с севера на юг и юго-восток. Современные последствия стремительных трансформаций водных экосистем: повышение температуры, минерализации, цветности и трофии пресных вод, обусловленные как естественными природными (климат), так и антропогенными воздействиями, становятся толчком к экспансии видов, более адаптированных к изменяющимся условиям среды. Пути их расселения в различных регионах могут быть самые разнообразные. При этом, однако, следует учитывать, что выявление новых чужеродных видов во многом определяется тщательностью исследований: частотой отбора проб, степенью совершенствования методов изучения и квалификацией специалистов. Наиболее достоверные сведения об их появлении и натурализации могут быть получены в условиях организации длительных наблюдений – экологического и флористического мониторинга. Поэтому нужно с большой осторожностью и ответственностью относиться к находкам новых видов, прежде чем причислять их к чужеродным.

### Литература

- Аверинцев С.В. Материалы к познанию фауны простейших в окрестностях Бологовской Биологической станции // Тр. Преснов. биол. станции СПб. общ. естеств. СПб., 1901. № 1. С. 205–238.
- Аксёнова Е.И. Редкие представители синезелёных водорослей планктона нижнего Дона и Цимлянского водохранилища // Новости систематики низших растений. 1974. С. 76–84.
- Бабаназарова О.В., Александрина Е.М., Рахмангулов Р.А. Всплеск развития субтропического потенциально токсического вида *Cylindrospermopsis raciborskii* в гипертрофном озере Неро (Россия) // Тез. докл. IV Международная научная конференция «Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды», 12–17 сентября 2011 г., к.п. Нарочь, Беларусь. 2011. С. 48.
- Балашова Н.Б., Белякова Р.Н., Лукницкая А.Ф., Ковальчук Н.К., Басова С.Л., Жакова Л.В. Альгофлора Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные). СПб: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 1999. С. 13–78.
- Беляева П.Г. К вопросу о распространении *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) в Камском и Воткинском водохранилищах // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Водная экология. Пермь: Пермский гос. университет, 2011. Т. IV. С. 19–23.
- Былинкина Н.А., Калинина П.А., Генкал Л.Ф., Петухова Л.А. Гидрохимический режим Ивановского водохранилища в 1984–1985 гг. // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоёмах и их моделирование. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 183–204.
- Ветрова З.И., Охупкин А.Г. Современное состояние изученности рафидофитовых водорослей в Советском Союзе // Бот. журнал. 1990. № 5. С. 631–636.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Волошко Л.Н. Фитопланктон Нижней Волги и некоторых основных рукавов её дельты // Гидробиол. журнал. 1969. Т. 5. № 2. С. 32–38.

- Воякина Е.Ю. Динамика структурных показателей *Gonyostomum semen* (Ehr.) Dies. В малых лесных озёрах о. Валаам (Ладожское озеро) // Современные проблемы гидроэкологии: Тезисы докл. 4-й Межд. науч. конф. СПб., 2010. С. 41.
- Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 128 с.
- Генкал С.И., Беляева П.Г. Диатомовые водоросли (Centrophyceae) Камского водохранилища (Россия) // Альгология. 2011. Т. 21. № 3. С. 312–320.
- Генкал С.И., Голоколенова Т.Б. Центрические диатомовые водоросли Цимлянского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2008. № 3. С. 178–189.
- Генкал С.И., Елизарова В.А. *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. – новый представитель Bacillariophyta в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 1996. № 1. С. 92–93.
- Генкал С.И., Корнева Л.Г. Новые находки диатомовых водорослей (Centrophyceae) из волжских водохранилищ (Россия) // Альгология. 2001. Т. 11. № 4. С. 457–461.
- Генкал С.И., Кузьмин Г.В. О таксономии и биологии малоизвестных пресноводных видов *Skeletonema* Grev. (Bacillariophyta) // Гидробиол. журнал. 1980. Т. XVI. № 4. С. 25–30.
- Генкал С.И., Куликовский М.С. К морфологии, экологии и распространению *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyta) // Поволжский экологический журнал. 2009. № 3. С. 183 – 189.
- Генкал С.И., Лабунская Е.Н. Новые и интересные диатомовые водоросли планктона Волги и Каспийского моря // Биология внутр. вод. Инф. бюлл. 1992. № 93. С. 8–14.
- Генкал С.И., Охапкин А.Г. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae) нижнего течения р. Оки (Российская Федерация) // Гидробиол. журнал. 2013. Т. 49. № 1. С. 44–49.
- Генкал С.И., Трифонова И.С. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоёмов его бассейна. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2009. 72 с.
- Генкал С.И., Щербак В.И. Новые данные о флоре диатомовых водорослей (Bacillariophyta, Centrophyceae) Киевского водохранилища // Укр. Ботан. журнал. 1987. Т. 43. № 1. С. 61–65.
- Генкал С.И., Королева Н.Л., Попченко И.И., Буркова Т.Н. Первая находка *Actinocyclus variabilis* в Волге // Биология внутренних вод. Информ. бюл. СПб.: Наука, 1992. № 94. С. 14–17.
- Генкал С.И., Михеева Т.М., Куликовский М.С., Лукьянова Е.В. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) реки Свислочь (Белоруссия). Сообщение 1. Centrophyceae // Гидробиол. журнал. 2010. Т. 46. № 1. С. 21–36.
- Генкал С.И., Паутова В.Н., Номоконова В.Н., Тарасова Н.Г. О находке *Cyclotella ambigua* (Bacillariophyta) в Куйбышевском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 9–15.
- Генкал С.И., Теренько Л.М., Нестерова Д.А. Новые данные о флоре центрических диатомовых водорослей (Centrophyceae) придунайского района Чёрного моря // Гидробиол. журнал. 2009. Т. 45. № 4. С. 52–72.
- Генкал С.И., Щербак В.И., Майстрова Н.В. Морфологическая изменчивость и таксономия *Thalassiosira faurii* (Gasse) Hasle (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 26–33.
- Генкал С.И., Ярмошенко Л.П., Охапкин А.Г. Первые находки морского вида *Cyclotella marina* (Bacillariophyta) в пресноводных водоёмах Европы // Альгология. 2012. Т. 22. № 4. С. 431–440.
- Герасимова Н.А. Фитопланктон и первичная продукция водохранилища в 1968–1971 гг. // Саратовское водохранилище. Гидрохимический режим, кормовая база и состояние

- запасов рыб. Тр. Сар.отд. ГосНИОРХ Т. XII. Саратов: Приволжское книжное изд-во, 1973. С. 40–60.
- Герасимова Н.А. Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти, 1996. 200 с.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезелёные водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Советская Наука, 1953. Вып. 2. 652 с.
- Гусев Е.С. Особенности структуры и функционирования фитопланктона стратифицированных озёр карстового происхождения Центральной России (Владимирская область): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2007. 24 с.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л.: Наука, 1988. Т. II, вып. 1. 116 с.
- Дмитриева О.А. «Цветение» синезелёных водорослей как показатель эвтрофирования Куршского залива // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат. II Межд. науч. конф. 22–26 сентября 2003 г. Минск; Нарочь, 2003. С. 260–263.
- Долгов С.В. Гидроэкологические последствия изменений антропогенной нагрузки на водосборы южной части России в 1990-е годы // Антропогенные воздействия на водные ресурсы России и сопредельных государств в конце XX столетия. М.: Наука, 2003. С. 241–266.
- Ерёмкина Т. В., Ярушина М. И. Степень изученности видового состава водорослей некоторых водоёмов Среднего и Южного Урала // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 104–110.
- Есырева В.И. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 г. против г. Горького // Уч. Зап. Горьковс. Гос. ун-та. 1935. Вып. 4. С. 83–117.
- Журавлёва Л.А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра // Гидробиол. журнал. 1998. Т. 34. № 4. С. 88–96.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. Изменение ионного стока реки Волги за многолетний период // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль: Верхневолжское отделение РЭА, 2005. Вып. 3. Т. 1. С. 187–192.
- Зеленевская Н.А. Мониторинг фитопланктона и оценка экологического состояния Саратовского водохранилища: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
- Киселёв В.И. К вопросу о количественном и качественном составе фитопланктона водохранилища на Волге // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 8. Вып. 3. С. 567–584.
- Клиге Р.К., Ковалевский В.С., Федорченко Е.А. Влияние глобальных климатических изменений на водные ресурсы Волжского бассейна // Глобальные изменения природной среды. М.: Научный мир, 2000. С. 220–236.
- Коломыц Э.Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука, 2003. 371 с.
- Комаренко Л.Е. Планктон бассейна реки Яны. М.: Наука, 1968. 151 с.
- Кондратьева Н.В. Синьо-зелені водорості – Cyanophyta. Клас гормогонієві – Hormogoniophyceae // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ: Наукова Думка, 1968. Вип. I. Ч. 2. 523 с.
- Корнева Л.Г. Пространственно-временное распределение диатомовых, вселившихся в водоёмы бассейна Волги // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 58–64. (Korneva L.G. Spatial and temporal distribution of invading brakish-water diatoms in the Volga river reservoirs // Invasion of alien species in holarctic. Borok, 2003. С. 352–360.

- Корнева Л.Г., Генкал С.И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоёмов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2000. С. 3–103.
- Коршиков А.А. Материалы к флоре водорослей России. Альгологические исследования, произведённые летом 1915 г. на Бородинской Биологической станции // Тр. Бор. биол. станции. Петроград, 1917. Т. IV. № 1. С. 219–267.
- Крахмальный А.Ф. Новый вид рода *Peridiniopsis* Lemm. (Peridinales, Dinophyta) // Альгология. 2001. Т. 11. № 4. С. 468–473.
- Кузьмин Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л.: Наука, 1976. С. 3–60.
- Кузьмин Г.В., Макарова И.В., Волошко Л.И. О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. // Гидробиол. журнал. 1970. Т. VI. № 3. С. 95–97.
- Курейшевич А.В., Морозова А.А., Шуляренко А.В., Пахомова М.Н. Минерализация воды как фактор, определяющий развитие фитопланктона и содержание в нём фотосинтезирующих пигментов // Гидробиол. журнал. 2002. Т. 38. № 5. С. 32–46.
- Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. 327 с.
- Левшакова В.Д. Некоторые экологические особенности фитопланктона Северного Каспия // Тр. КаспНИРХ. 1971. Т. 26. С. 67–82.
- Макаревич П.Р. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. М.: Наука, 2007. 223 с.
- Макарова И.В. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. Л.: Наука, 1988. 116 с.
- Макарова И.В., Кузьмин, Г.В., Рябкова Л.П. Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. 1976. Т. 13. С. 28–31.
- Матвієнко О.М. Водорості болот Харківської області // Уч. зап. Харьк. держ. ун-ту. (Тр. н-д і-ту бот., Т. 4). 1941. Т. 22. С. 19–39.
- Матишов Г.Г., Фуштей Т.В. К проблеме вредоносных «цветений» воды в Азовском море (Электронный документ) // Электронный журнал «Исследовано в России». 2003. № 6. С. 213–226. // (<http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2003/022.pdf>). Проверено 25 09.2013.
- Миргородченко Н.Н. Фитопланктон // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Тр. Татарск. отд. Гос НИОРХ, Вып. XII. Казань: Татарск. книжн. изд-во, 1972. С. 10–15.
- Михеева Т.М. О нахождении *Anabaenopsis raciborskii* (Wolosz.) V. Miller в Белорусской ССР и некоторые заметки о роде *Anabaenopsis* V. Miller // Acta Universitatis Carolinae – Biologica. 1967. P. 257–265.
- Михеева Т.М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. Минск: БГУ, 1999. 396 с.
- Неврова Е.Л., Шадрин Н.В. Донные диатомовые водоросли гиперсолёных водоёмов Крыма // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2008. С. 112–185.
- Никулина В.Н. Особенности фитопланктонных сообществ светловодно-ацидных и гумифицированных озёр южной Карелии // Реакция озёрных экосистем на изменение биотических и

- абиотических условий. СПб.: ЗИН РАН, 1997. С. 29–47.
- Никулина В.Н., Генкал С.И. *Skeletonema subsalsum* – доминирующий вид фиотценоза эстуария р. Невы // Биология внутр. вод: Инф. бюлл. 1990. № 85. Р. 31–34.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли Азовского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1963. 190 с.
- Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 295 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Рябушко Л.Н. Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна. Севастополь: ЭКОСИ-гидрофизика, 2003. 288 с.
- Семёнов В.А., Семёнова И.В. Антропогенные и климатические изменения гидрологического и гидрохимического режимов рек бассейнов Верхней Оки // Метеорология и гидрология. 2003. № 10. С. 76–85.
- Скорород А.И., Цыцарин А.Г. Изменение солевого состава Среднего и Южного Каспия за период инструментальных наблюдений // Водные ресурсы. 1995. Т. 22. № 1. С. 101–109.
- Тарасов М.Н., Бесчётнова Э.И. Гидрохимия Нижней Волги при зарегулировании стока (1935–1980 гг.) // Гидрохимические материалы. Л.: Гидрометеиздат, 1987. Т. СЛ. 120 с.
- Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) в Куйбышевском водохранилище и других водоёмах Средней и Нижней Волги // II Международный Симпозиум «Чужеродные виды в Голарктике» (Борок–2). Рыбинск; Борок: ИБВВ РАН, ИПЭЭ РАН, 2005. С. 60–61.
- Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в августе 2009 г. // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. № 1. С. 174–178.
- Теренько Л.М. Планктонные микроводоросли Тилигульского лимана // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. Вып. 12 / НАН Украины, МГИ, ИГН, ОФ ИнБюм. Севастополь, 2005. С. 622–361.
- Трифопова И.С., Афанасьева А.Л., Павлова О.А. Распределение и экология *Gonyostomum semen* (Ehrenb.) Diesing в водоёмах Северо-Запада России // Актуальные проблемы современной альгологии: Тезисы докладов IV Межд. конференции. Киев, 2012. С. 305–306.
- Фитопланктон Нижней Волги. Водоохранилища и низовье реки. СПб.: Наука, 2003. 232 с.
- Щербак В.И., Генкал С.И., Майстрова Н.В. Центрические диатомовые водоросли в фитопланктоне Киевского и Каневского водохранилищ // Биология внутр. вод. Инф. бюлл. 1992. № 93. С. 25–30.
- Щербак В.И., Генкал С.И., Майстрова Н.В., Семенюк Н.С. Центричні діатомові (Centrophyceae) різнотипних водойм урбанізованих територій // Природничий альманах. Сер.: Біол. науки, вип. 8. Херсон: Персей, 2006. С. 309–315.
- Эльдарова-Сергеева М.К. Фитопланктон дельты р. Волги за 1909 г. // Тр. Астрахан. Ихтиол. лабор. Астрахань, 1913. Т. 2. Вып. 7. 83 с.
- Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. Vol. 1: Cyanoprocarvota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, and Rhodophyta / P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Ruggel, 2006. 713 p.
- Alves-de-Souza C., Menezes M., Huszar V. Phytoplankton composition and functional groups in a tropical humic coastal lagoon, Brazil // Acta bot. bras. 2006. Vol. 20 (3). P. 701–708.

- Balzano S., Sarno D., Kooistra W. C. F. Effects of salinity on the growth rate and morphology of ten *Skeletonema* strains // J. Plankton Research. 2011. Vol. 33. № 6. P. 937–945.
- Belcher J., Swale E.M.F. English freshwater records of *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyceae) // Br. Phycology. 1979. Vol. 14. P. 225–229.
- Belcher J.H., Swale E.M.F. Notes on some small *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) from the plankton of the lower Thames and other British Estuaries (identified by transmission electron microscopy) // British Phycological Journal. 1986. Vol. 21. № 2. P. 139–145.
- Berger C., Ba N., Gugger M., Bouvy M., Rusconi F., Coute A., Troussellier M., Bernard C. Seasonal dynamics and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Lake Guiers (Senegal, West Africa) // FEMS Microbiology Ecology. 2006. Vol. 57 (3). P. 355–366.
- Bergner A.G.N. Lake-level fluctuation and late-quaternary climate change in the Central Kehya rift // Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) in der Wissenschaftsdisziplin Geologie eingereicht an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Potsdam. Potsdam, 2003. 151 p.
- Blenckner T., Chen D. Comparison of the impact of regional and North Atlantic atmospheric circulation on an aquatic ecosystem // Climate Research. 2003. Vol. 23. P. 131–136.
- Bloch I. Global Change Impacts on Phytoplankton Communities in nutrientpoor Lakes // Licentiate Thesis Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, 2010. 34 p.
- Borics G., Grigorszky I., Szabó S., Padisák J. Phytoplankton associations in a small hypertrophic fishpond in East Hungary during a change from bottom-up to topdown control // 11th Workshop of the International-Association-of-Phytoplankton-Taxonomy-and-Ecology (IAP). Shrewsbury, England, 1998. P. 79–90.
- Bormans M., Ford P.W., Fabbro L., Hancock G. Onset and persistence of cyanobacterial blooms in a large impounded tropical river, Australia // Marine and Freshwater Research. 2004. Vol. 55 (1). P. 1–15.
- Bouvy M., Ba N., Ka S., Sane S., Pagano M., Arfi R. Phytoplankton community structure and species assemblage succession in a shallow tropical lake (Lake Guiers, Senegal) // Aquatic Microbial Ecology. 2006. Vol. 45 (2). P. 147–161.
- Bouvy M., Molica R., De Oliveira S., Marinho M., Beker B. Dynamics of a toxic cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) in a shallow reservoir in the semi-arid region of northeast Brazil // Aquatic Microbial Ecology. 1999. Vol. 20 (3). P. 285–297.
- Bowling L. Occurrence and possible causes of a severe cyanobacterial bloom in Lake Cargelligo, New South Wales // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 1994. Vol. 45 (5). P. 737–745.
- Briand J.F., Lebourlangier C., Humbert J.F., Bernard C., Dufour P. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: Selection, wide physiological tolerance, or global warming? // Journal of Phycology. 2004. Vol. 40 (2). P. 231–238.
- Briand J.F., Robillot C., Quiblier-Llobéras C., Humbert J.F., Coutéa A., Bernard C. Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France // Water Research. 2002. Vol. 36. Issue 13. P. 3183–3192.
- Brient L., Lengronne M., Bormans M., Fastner J. First occurrence of *Cylindrospermopsis* in freshwater in France // Environ. Toxicology. 2009. Vol. 24 (4). P. 415–420.

- Burchardt L. Changes in phytoplankton composition of Lake Pałnowskie, receiver of heated water and waste water from a sugar factory (1972/73) // Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu im. A. Mickiewicza w Poznaniu, Seria Biologia. 1977. T. 8. S. 1–119.
- Caraus I. The algae of Romania. Studii si Cercetari. Universitatea Bacau. Biologie. 2002. Vol. 7. 694 p.
- Castillo J.A., Delcastillo M.E.M., Hernandez-Becerril, D.U. Morphology and distribution of species of the diatom genus *Skeletonema* in a tropical coastal lagoon // Eur. J. Phycology. 1995. Vol. 30. P. 107–115.
- Cellamare M., Leitaño M., Coste M., Dutarte A., Haury J. Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France) // Hydrobiologia. 2010. Vol. 639. P. 129–145.
- Chapman A.D., Schelske C.L. Recent appearance of *Cylindrospermopsis* (cyanobacteria) in five hypereutrophic Florida lakes // Journal of Phycology. 1997. Vol. 33. P. 191–195.
- Chellappa N.T., Costa M.A.M. Dominant and co-existing species of Cyanobacteria from a eutrophied reservoir of Rio Grande do Norte State, Brazil // Acta Oecologica. 2003. Vol. 24 (suppl. 1). P. 3–10.
- Chonudomkul D., Yongmanitchal W., Theeragool G., Kawachi M., Kasal F., Kaya K., Watanabe M. Morphology, genetic diversity, temperature tolerance and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) strains from Thailand and Japan // FEMS Microbiology Ecology. 2004. Vol. 48 (3). P. 345–355.
- Cirikaltindag S., Coute A., Cirik S. Some uncommon cyanophyceae from the Bafa lake (Turkey) // Cryptogamie Algologie. 1992. Vol. 13. P. 235–246.
- Clarke K.B. *Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge: some accounts of its occurrence in East Anglia // Quekett Journal of Microscopy. 1995. Vol. 37. № 6. P. 476–484.
- Claus G. Contribution to the knowledge of the blue-green algae of the Salzlackengebiet in Austria // International Revue der Gesamten Hydrobiologie. 1961. Vol. 46 (4). P. 514–541.
- Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Bih. Kgl. Sven. vetenskapsakad. handl. 1951. Teil 1. Bd. 2. № 1. 162 s.
- Conroy J.D., Quinlan E.L., Kane D.D., Culver D.A. *Cylindrospermopsis* in Lake Erie: Testing its Association with Other Cyanobacterial Genera and Major Limnological Parameters // Journal of Great Lakes Research. 2007. Vol. 33 (3). P. 519–535.
- Cooper S.R. The history of water quality in North Carolina estuarine waters as documented in the stratigraphic record. 2000. (Электронный документ) // (<http://repository.lib.ncsu.edu/dr/bitstream/1840.4/1930/1/NC-WRRI-327.pdf>). Проверено 25.09.2013.
- Couté A., Leita M., Martin C. Première observation du genre *Cylindrospermopsis* (Cyanophyceae, Nostocales) en France // Cryptogamie / Algologie. 1997. Vol. 18 (1). P. 57–70.
- Cronberg G., Lindmark G., Bjork S. Mass development of the flagellate *Gonyostomum semen* (Raphidophyta) in Swedish forest lakes – an effect of acidification? // Hydrobiologia. 1988. Vol. 161. № 1. P. 217–276.
- Cvijan M., Krizmanić J. *Anabaena bergii* Ostenf. [f. *minor* (Kisselev) Kossinsk.] (Cyanoprokaryota) – The first record in Serbia, its taxonomic status, and that of the genus *Anabaena* Bory ex Born. & Flah. // Arch. Biol. Sci., Belgrade. 2009. Vol. 61 (4). P. 883–890.
- Devercelli M. Phytoplankton of the Middle Paraná River during an anomalous hydrological period: a morphological and functional approach // Hydrobiologia. 2006. Vol. 563. № 1. P. 465–478.
- Devercelli M. Changes in phytoplankton morpho-functional groups induced by extreme hydroclimatic events in the

- Middle Parana. River (Argentina) // *Hydrobiologia*. 2010. Vol. 639. P. 5–19.
- Dobberfuhl L. D.R. *Cylindrospermopsis raciborskii* in three Central Florida Lakes: Population dynamics, controls, and management implications // *Lakes and Reservoir Management*. 2003. Vol. 19 (4). P. 341–348.
- Dokulil M., Mayer J. Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis* – *Limnothrix* association in a highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Vienna, Austria // *Archiv für Hydrobiologie/Algological Studies*. 1996. Vol. 83. P. 179–195.
- Drouet F., Cohen A. The morphology of *Gonyostomum semen* from Woods Hole, Massachusetts // *Biol. Bull.* 1935. Vol. 68. P. 422–439.
- Druart J.-C., Briand J.-F. First record of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju (Cyanobacteria) in lotic system in France // *Ann. Limnol.* 2002. Vol. 38. № 4. P. 339–342.
- Druvietis I. *Gonyostomum semen* (Ehrb.) Diesing expansion in Latvia's lakes // *Book of Abstracts: 4th International Conference "Research and conservation of biological diversity in Baltic Region" 25–27 April 2007*. Daugavpils: Daugavpils University Academic Press «Saule», 2007. P. 30.
- Druvietis I., Spīņģe G., Driede A., Kokorīte I., Parele E. A Comparative Assessment of Bog Aquatic Environment of Ramsar Site Teiči Nature Reserve and North Vidzeme Biosphere Reserve, Latvia // *Mires and Peat*. Riga: University of Latvia Press, 2010. P. 19 – 40.
- Dyble, J., Paerl H.W., Neilan B.A. Genetic characterization of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) isolated from diverse geographic origins based on *nifH* and *cpcBA*-IGS nucleotide sequence analysis // *Applied and Environmental Microbiology*. 2002. Vol. 68 (5). P. 2567–2571.
- Eloranta P., Räike A. Light as a factor affecting the vertical distribution of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) in lakes // *Aqua Fenn.* 1988. Vol. 25. P. 15–22.
- Ersanli E., Gönülol A. A study on the phytoplankton of Lake Simenit, Turkey // *Cryptogamie Algologie*. 2006. Vol. 27. P. 289–305.
- Findlay L., Paterson M.J., Hendzel L.L., Kling J. Factors influencing *Gonyostomum semen* blooms in a small boreal reservoir lake // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 533. № 1–3. P. 243–252.
- Flora M.D., Rosendahl P.C. Historical changes in the conductivity and ionic characteristics of the source water for the Shark River Slough, Everglades National Park, Florida, U.S.A. // *Hydrobiologia*. 1982. Vol. 97. P. 249–254.
- Flower R., Ryves D.B. Diatom preservation: differential preservation of sedimentary diatoms in two saline lakes // *Acta Bot. Croat.* 2009. Vol. 68. № 2. P. 381–399.
- Forsberg C. Will an increased greenhouse impact in Fennoscandia give rise to more humic and coloured lakes? // *Hydrobiologia*. 1992. Vol. 229. № 1. P. 51–58.
- The freshwater algal flora of the British Isles / D.M. John, B.A. Whitton, A.J. Brook. London: Cambridge University Press, 2002. 702 p.
- Friedl G., Wüest A. Disrupting biogeochemical cycles – Consequences of damming // *Aquat. Sci.* 2002. Vol. 64. P. 55–65.
- Friedrich G., Pohlmann M. Long-term plankton studies at the Lower Rhine/Germany // *Limnologia*. 2009. Vol. 39. P. 14–39.
- Gasse, F. L'évolution des lacs de l'Afar Central (Ethiopie et T. F. A. I.) du Plio-Pleistocene à l'actuel. Reconstruction des paleomilieux lacustres à partir de l'étude des Diatomées // *Docteur es Sciences*

- Naturelles. P' Universite de Paris. 1975. Vol. 2-3. P. 1–103.
- Geissler U., Kies L. Artendiversität und Veränderungen in der Algenflora zweier städtischer Ballungsgebiete Deutschlands: Berlin und Hamburg // *Nova Hedwigia*. 2003. Beih. 126. 1–777.
- Gerrath J.F., Denny P. Freshwater algae of Sierra Leone III. Cyanophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Chloromonadophyta, Cryptophyta, Dinophyta // *Nova Hedwigia*. 1980. Vol. 33. P. 933–947.
- Gerten D., Adrian R. Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic Oscillation // *Limnology and Oceanography*. 2000. Vol. 45. P. 1058–1066.
- Gibson C.E., Anderson N.J., Zhou Q., Allen M. and Appleby P.G. Changes in Sediment and Diatom Deposition in Lower Lough Erne c. 1920-90 // *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*. 2003. Vol. 103B. № 1. P. 31–39.
- Gibson, C.E., McCall R.D., Dymond A. *Skeletonema subsalsum* in a freshwater Irish Lake // *Diatom Research*. 1993. Vol. 8(1). P. 65–71.
- Gosselain V., Descy J.-P., Everbecq E. The phytoplankton community of the River Meuse (Belgium): seasonal dynamics (year 1992) and the possible incidence of zooplankton grazing // *Hydrobiologia*. 1994. Vol. 289. № 1–3. P. 171–179.
- Grigorszky I., Dévai G., Kiss K.T., Tóthmérész B., Gligora M., Plenkovic-Moraj A., Kraj K., Béres V.B., Schnitichen C., Borics G., Nagy A.S. Importance of acidic phosphatase activity in P supply and *Gonyostomum semen* Ehrenberg (Raphidophyta) occurrence in a Hungarian peat bog, Keleméri Kis-Mohos (Ne Hungary) // *Acta Biologica Hungarica*. 2010. Vol. 61 (1). P. 111–121.
- Grigorszky I., Vasas F., Borics G., Klee R., Schmidt A., Borbély G. *Peridiniopsis kevei* sp. nov., a new freshwater dinoflagellate species (Peridiniaceae, Dinophyta) from Hungary // *Acta Botanica Hungarica*. 2001. Vol. 43(1–2). P. 163–174.
- Gugger M., Molica R., Le Berre B., Dufour P., Bernard C., Humbert J.-F. Genetic diversity of *Cylindrospermopsis* strains (Cyanobacteria) isolated from four continents // *Applied and Environmental Microbiology*. 2005. Vol. 71 (2). P. 1097–1100.
- Hällfors G. Checklist of Baltic Sea Phytoplankton Species (including some heterotrophic protistan groups) // *HELCOM Balt. Sea Environ. Proc.* 2004. № 95. 208 p.
- Hamilton P.B., Ley L.M., Dean S., Pick F.R. The occurrence of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in Constance Lake: an exotic cyanoprokaryote new to Canada // *Phycologia*. 2005. Vol. 44 (1). P. 17–25.
- Harmful Cyanobacteria of [Aquatic Ecology Series](#). Vol. 3. / J. [Huisman](#), H.C.P. [Matthijs](#), P.M. [Visser](#). Springer, 2005. 243 p.
- Hasle G.R. Morphology and taxonomy of *Actinocyclus normanii* f. *subsalsa* (Bacillariophyceae) // *Phycologia*. 1977. Vol. 16 (3). P. 321–328.
- Hasle G.R. Some freshwater and brackish water species of the diatom genus *Thalassiosira* Cleve // *Phycologia*. 1978. Vol. 17 (3). P. 263–292.
- Hasle G.R., Evensen D.L. Brackish-water and fresh-water species of the diatom genus *Skeletonema* Grev. I. *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve). Bethge // *Phycologia*. 1975. Vol. 14 (4). P. 283–297.
- Hasle G.R., Evensen D.L. Brackish water and freshwater species of the diatom genus *Skeletonema*. II. *Skeletonema potamos* comb. nov. // *Journal of Phycology*. 1976. Vol. 12 (1). P. 73–82.
- Hasle G.R., Lange C.B. Freshwater and brackishwater *Thalassiosira* (Bacillariophyceae): taxa with tangentially undulated valves // *Phycologia*. 1989. Vol. 28 (1). P. 120–135.

- He Z.H., Li Y.H. Studies on the water quality of the highyield fish-ponds in the Lie Commune, Muxi Shi. 2. Plankton // J. Fish. China. 1983. Vol. 7. № 4. P. 287–299.
- Herodek S., Vörös L., Tóth F. The mass, production of phytoplankton, the eutrophication in Lake Balaton III. The Balatonszemes basin in 1976–1977 and the Siofok basin in 1977 // Hidrológiai Közlöny. 1982. № 62. P. 220–229.
- Hindák F. Planktic species of two related genera *Cylindrospermopsis* and *Anabaenopsis* from western Slovakia // Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies. 1988. Vol. 50–53. P. 283–302.
- Hindák F. Several interesting planktic Cyanophytes // Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies. 1992. Vol. 66. P. 1–15.
- Hindák F. Morphological variation of four planktic nostocalean cyanophytes-members of the genus *Aphanizomenon* or *Anabaena*? // Hydrobiologia. 2000. Vol. 438. P. 107–116.
- Hindakova A., Hindak F. Diverzita fytoplanktonu rybníka v Devinskej Novej Vsi v Bratislave. Diversity of the phytoplankton of a fishpond at Devínska Nová Ves (Bratislava, W Slovakia) // Bull. Slov. Bot. Spoločn. 2012. Roč. 34. Č. 1. S. 11–18.
- Hirose H., Hirano M. Class Cyanophyceae // In: Illustrations of the Japanese freshwater algae, 2nd edn. / Eds. Hirose H., Yamagishi T. Tokyo: Uchida Rokahuho Publ. Co., 1981. p. 151.
- Hong Y., Steinman A., Biddanda B., Rediske R., Fahnenstiel G. Occurrence of the toxin-producing cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in Mona and Muskegon Lakes, Michigan // Journal of Great Lakes Research. 2006. Vol. 32. P. 645–652.
- Horecká M., Komárek J. Taxonomic position of three planktonic blue-green algae from the genera *Aphanizomenon* and *Cylindrospermopsis* // Preslia. 1979. Vol. 51. P. 289–312.
- Horiguchi T. Origin and Evolution of Dinoflagellates with a Diatom Endosymbiont // Proceedings of International Symposium on "Dawn of a New Natural History – Integration of Geoscience and Biodiversity Studies", March 5–6, 2004. Sapporo. 2004. P. 53–59.
- Humpage A. Toxin types, toxicokinetics and toxicodynamics // Advances in experimental medicine and biology. 2008. Vol. 619. P. 383–415.
- Hutorowicz A. *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in Lake Smolak in northern Poland // Fragm. Flor. Geobot. 1993. Vol. 38. № 1. P. 163–171.
- Ibelings B., Admiraal W., Bijkerk R., Ietswaart T., Prins H. Monitoring of algae in Dutch rivers: does it meet its goals? // Journal of Applied Phycology. 1998. Vol. 10. № 2. P. 171–181.
- The impact of Climate change on European Lakes / Ed. G. George. Springer, 2010. 507 p.
- Ittisukananth P. Integrated water quality analysis on the reservoir of the Isahaya-Bay sea reclamation // Doctoral Dissertation. Saga University, Japan, September 2008, 182 p.
- Janse I., Kardinaal W.E., Agterveld M.K., Meima M., Visser P.M., Zwart G. Contrasting microcystin production and cyanobacterial population dynamics in two *Planktothrix*-dominated freshwater lakes // Environ. Microbiol. 2005. Vol. 7. P. 1514–1524.
- Jones W.W., Sauter S. Distribution and Abundance of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Indiana Lakes and Reservoirs // SPEA-Indiana University. 2005. Vol. 4/05. 46 p.
- Jung S.W., Yun S.M., Lee S.D., Kim Y.-O., Lee J.H. Morphological Characteristics of Four Species in the Genus *Skeletonema* in Coastal Waters of South Korea // Algae. 2009. Vol. 24. № 4. P. 195–203.

- Kalugin A.I. The character of the algal flora of some oligohumic lakes of South Karelia with different degrees of acidity // Acidification of inland waters. The third Soviet-Karelian – Finnish symposium on water problems, Joensuu, Finland, 3–7 June 1991. Helsinki, 1991. P. 97–101.
- Kastovský J., Hauer T., Mares J., Krautova M., Bešta T., Komárek J., Desortova B., Heteša J., Hindáková A., Houk V., Janeček E., Kopp R., Marvan P., Pummann P., Skácelova O., Zapomělova E. A review of the alien and expansive species of freshwater cyanobacteria and algae in the Czech Republic // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. № 10. P. 3599–3625.
- Kato S. Geographic distribution of freshwater raphidophycean algae in Japan and the effect of pH on their growth // Jap. J. Phycol. 1991. Vol. 39. P. 179–183.
- Kiss K.T., Ács É., Kovács A. Ecological observations on *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle in the River Danube, near Budapest (1991–92, daily investigations) // Hydrobiologia. 1994. Vol. 289. № 1–3. P. 163–170.
- Kiss K.T., Iserentant R., Ács É., Ector L. New occurrence of *Thalassiosira gessneri* Hustedt and *T. lacustris* (Grunov) Hasle in the rivers Moselle (Luxembourg), Rhône et Saône (France) // Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies. 2002. Vol. 107. P. 17–37.
- Kiss K.T., Kovacs K., Dobler E. The fine structure of some *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) in the Danube and the Tisza rivers // Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies. 1984. Vol. 67. P. 409–415.
- Kiss K.T., Le Cohu R., Coste M., Genkal S.I., Houk V. *Actinocyclus normanii* (Bacillariophyceae), in some rivers and lakes in Europe. Morphological examinations and quantitative relations // Ouvrage dedie a H.Germain, Koeltz. 1990. P. 111–123.
- Kling H. J. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria): A brief historic overview and recent discovery in the Assiniboine River (Canada) // Fottea. 2009. Vol. 9 (1). P. 45–47.
- Korneva L.G. Ecological aspects of mass development of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Dies. (Raphidophyta) // Int. Journal on Algae. 2001. V. 3 (3). P. 40–54.
- Korneva L.G. On the distribution and dispersal of *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. emend. Genkal et Korneva (Bacillariophyta) in the reservoirs of the Volga River basin // Int. Journal on Algae. 2003. Vol. 5. P. 68–77.
- Korneva L.G. Recent invasion of planktonic diatom algae in the Volga River and their causes // Inland Water Biology. 2007. № 1. P. 28–36.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. (Unter Mitarbeit von Håkansson H., Nerpel, M.) Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2/3. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1991. 576 s.
- Krienitz L., Hegewald E. Über das Vorkommen von wärmeliebenden Blaualgenarten in einem norddeutschen Gewässer // Lauterbornia. 1996. Vol. 26. P. 55–63.
- Kusber W.-H. Typification of the four European species of *Gonyostomum* (Raphidophyceae) and first records of *G. depressum* from NE Germany // Willdenowia. 2003. Vol. 33. P. 467–475.
- Kusel-Fetzmann E. Das Phytoplankton // Plankton und Benthos der Donau. IAD-Sil. Ergebnisse der Donau-Forschung, 1998. Band 4. S. 11–162.
- Lange E.K. Role of diatom algae *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. in phytoplankton structure of the Curonian lagoon // The III International Symposium «Invasion of alien species in holarctic». Borok; Myshkin, Yaroslavl District, Russia, 2010. P. 65–66.
- Laugaste, R., Nõges, P. Nuisance alga *Gonyostomum semen*: implications for its global expansion // Aquatic ecosystems,

- conservation, restoration and management. / T.V., Ramachandra, N. Ahalya, C.R. Murty. Capital Publishing Company, 2005. P. 77–87.
- Le Cohu R., Guitard J., Comoy N., Brabet J. *Gonyostomum semen* (Raphidophycees), nuisance potentielle des grands reservoirs francais L'exemple du lac de Pareloup // Arch. Hydrobiol. 1989. Vol. 117. № 2. P. 223–276.
- Lepistö L., Antikainen S., Kivinen J. The occurrence of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing in Finish lakes // Hydrobiologia. 1994. Vol. 273. № 1. P. 1–8.
- Lepistö L., Saura M. Effects of forest fertilization on phytoplankton in a boreal brown-water lake // Boreal Environment Research. 1998. Vol. 3. P. 33–43.
- Licursi M., Gomez N. Aplicacion de indices bioticos en la evaluacion de la calidad del agua en sistemas loticos de la llanura // Biologia Acuatica. 2003. № 21. P. 31–49.
- Lind O.T. Patterns of phytoplankton populations and their relationships to trophic state in an elongate reservoir // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1984. Vol. 22. P. 1465–1469.
- List of Alien Species Introduced into the Great Lakes and the St. Lawrence River (Including the reported date of introduction for each region and the site of first report for the Great Lakes (Электронный документ) // ([http://www.icaiss.org/pdf/alien\\_species\\_table.pdf](http://www.icaiss.org/pdf/alien_species_table.pdf)). Проверено 25.09. 2013.
- Manti G., Mattei D., Messineo V., Melchiorre S., Bogianni S., Sechi N., Casiddu P., Lugliè A., Di Brizio M., Bruno M. First report of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Italy // Harmful algae news. 2005. № 28. P. 8–9.
- Mayer J., Dokulil M.T., Salbrechter M., Berger M., Posch T., Pfister G., Kirschner A.K.T., Velimirov B., Steitz A., Ulbricht T. Seasonal successions and trophic relations between phytoplankton, zooplankton, ciliate and bacteria in a hypertrophic shallow lake in Vienna, Austria // Hydrobiologia. 1997. Vol. 342. P. 165–174.
- McCarthy P.M. Census of Australian Marine Diatoms. Australian Biological Resources Study, Canberra (Электронный документ) // ([http://www.anbg.gov.au/abrs/Marine\\_Diatoms/index.html](http://www.anbg.gov.au/abrs/Marine_Diatoms/index.html)). Проверено 25.09. 2013.
- McGregor G.B., Fabbro L.D. Dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) in Queensland tropical and subtropical reservoirs: implications for monitoring and management // Lakes and Reservoirs: Research and Management. 2000. Vol. 5 (3). P. 195–205.
- Mills E., Leach J., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // J. Great Lakes Res. 1993. Vol. 19 (1). P. 1–54.
- Moisander P.H., McClinton III E., Pearl H.W. Salinity effects on growth, photosynthetic parameters, and nitrogenase activity in estuarine planktonic cyanobacteria // Microbial Ecology. 2002. Vol. 43. P. 432–442.
- Mooij W.M., Hülsmann S., Domis L.N.D., Nolet B.A., Boedelier P.L.E., Boers P.C.M., Pires L.D.M., Gons H.J., Ibelings B.W., Noordhuis R., Portielje R., Wolfstein K.K. & Lammanes H.R.R. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review // Aquatic Ecology. 2005. Vol. 39 (4). P. 381–400.
- Moore D., McGregor G.B., Shaw G. Morphological changes during akinete germination in *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) // Journal of Phycology. 2004. Vol. 40 (6). P. 1098–1105.
- Moore D., O'Donohue M., Garnett C., Critchley C., Shaw G. Factors affecting akinete differentiation in *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) // Freshwater Biology. 2005. Vol. 50 (2). P. 45–352.
- Moustaka-Gouni M., Vardaka E., Tryfon E. Phytoplankton species succession in a

- shallow Mediterranean lake (L. Kastoria, Greece): steady-state dominance of *Limnothrix redekei*, *Microcystis aeruginosa* and *Cylindrospermopsis raciborskii* // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 575. P. 129–140.
- Negro A. I., Hoyos C., Vega J. C. Phytoplankton structure and dynamics in Lake Sanabria and Valparaíso reservoir (NW Spain) // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 424. P. 25–37.
- Németh J. Red list of algae in Hungary // *Acta Botanica Hungarica*. 2005. Vol. 47. № 3-4. P. 379–417.
- Nixdorf B., Mischke U., Rucker J. Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 502. P. 111–121.
- Paasche E., Johansson S., Evensen D.L. An effect of osmotic pressure on the valve morphology of the diatom *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge // *Phycologia*. 1975. Vol. 14. P. 205–211.
- Padisák J. Occurrence of *Anabaenopsis raciborskii* Wolozs. in the pond Tumulom near Sopron, Hungary // *Acta Botanica Hungarica*. 1991. Vol. 36. № 1–4. P. 163–165.
- Padisák J. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and a review of this ecology // *Arch. für Hydrobiologie. Monography Studies*. 1997. Vol. 4. P. 563–593.
- Padisák J. Estimation of minimum sedimentary inoculum (akinete) pool of *Cylindrospermopsis raciborskii*: a morphology and life-cycle based method // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 502. P. 389–394.
- Padisák J., Kovács A. *Anabaena compacta* (Nygaard) Hickel – a new blue green algal species in the sediments and plankton of lake Balaton // *Hidrológiai Közlöny*. 1997. № 77. P. 29–32.
- Padisák J., Reynolds C.S. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 384. P. 41–53.
- Paerl H.W., Huisman J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // *Environmental Microbiology Reports*. 2009. Vol. 1(1). P. 27–37.
- Pęczuła W. Mass development of the algal species *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in the mesohumic Lake Płotycze (centraleastern Poland) // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2007. Vol. XXXVI. Suppl. 1. P. 163–172.
- Pentecost A. Phylum Raphidophyta // *The Freshwater Algal Flora of the British Isles: An Identification Guide to Freshwater and Terrestrial Algae*. Cambridge University Press, The Natural History Museum, London and the British Phycological Society. 2002. P. 208–210.
- Perez M. D. C., Maidana N.I., Comas A. Phytoplankton composition of the Ebro River estuary, Spain // *Acta Bot. Croat*. 2009. Vol. 68. № 1. P. 11–27.
- Prescott G.W., Andrews T.F. A new species of *Anabaenopsis* in a Kansas Lake with notes on Limnology // *Hydrobiologia*. 1955. Vol. 7. P. 60–63.
- Ramberg L. Phytoplankton succession in the Sanyati Basin, Lake Kariba // *Hydrobiologia*. 1987. Vol. 153 (3). P. 193–202.
- Rengefors K., Pålsson C., Hansson L.A., Heiberg L. Cell lysis of competitors and osmotrophy enhance growth of the bloomforming alga *Gonyostomum semen* // *Aquat. Microb. Ecol*. 2008. Vol. 51. P. 87–96.
- Reynolds C., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // *J. Plankton Res*. 2002. Vol. 24. P. 417–428.

- Romo S., Miracle M.R. Population Dynamics and Ecology of Subdominant Phytoplankton Species in a Shallow Hypertrophic Lake (Albufera of Valencia, Spain) // *Hydrobiologia*. 1994. Vol. 273. № 1. P. 37–56.
- Saker M.L., Griffiths D.J. The effect of temperature on growth and cylindrospermopsin content of seven isolates of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyceae) from water bodies in northern Australia // *Phycologia*. 2000. Vol. 39 (4). P. 349–354.
- Saker M.L., Nogueira I.C.G., Vasconcelos V.M. Distribution and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (cyanobacteria) in portuguese freshwaters // *Limnetica*. 2003. Vol. 22 (3-4). P. 129–136.
- Schindler D.W., Beaty K.G., Fee E.J., Cruikshank D.R., DeBruyn E.R., Findlay D.L., Linsey G.A., Shearer J.A., Stainton M.P., Turner M.A. Effects of Climatic Warming on Lakes of the Central Boreal Forest // *Science*. 1990. Vol. 250. № 4983. P. 967–970.
- Shafik H.M., Herodek S., Presing M., Vörös L. Factors affecting growth and cell composition of cyanoprokaryote *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya and Subba Raju // *Archiv für Hydrobiologie, Algological Studies*. 2001. Vol. 140 (2p.1/4). P. 75–93.
- Skuja H. Süßwasseralgen aus Griechenland und Kleinasien // *Hedwigia*. 1937. Vol. 77. P. 15–70.
- Spaink P.A., Ietswaart T., Roijackers R. Plankton dynamics in a dead arm of the River Waal: a comparison with the main channel // *J. of Plankton Research*. 1998. Vol. 20. № 10. P. 1997–2007.
- Stachura K., Witkowski A. Responce of the Gdansk diatom flora to the sewage runoff from the Vistula river // *Fragm. Flor. Geobot.* 1997. Vol. 42 (2). P. 517–545.
- Stefaniak K., Kokocinski M. Occurrence of invasive Cyanobacteria species in polimictic lakes of the Wielkopolska region (western Poland) // *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* 2005. Vol. 34 (Suppl. 3). P. 137–148.
- Stoermer E.F. Phytoplankton assemblages as indicators of water quality in the Laurentian Great Lakes // *Transactions of the American Microscopical Society*. 1978. Vol. 97. P. 2–16.
- Stoermer E.F., Wolin J.A., Schelske C.L., Conley D.J. An assessment of ecological changes during the recent history of lake Ontario based on siliceous algal microfossils preserved in the sediments // *J. Phycol.* 1985. Vol. 21. № 2. P. 257–276.
- Stoyneva M.P. Steady-state phytoplankton assemblages in shallow Bulgarian wetlands // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 502 (1–3). P. 169–176.
- Stüken A., Rüker J., Endrulat T., Preussel K., Hemm M., Nixdorf B., Karsten U., Wiender C. Distribution of three alien cyanobacterial species (Nostocales) in northeast Germany: *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Anabaena bergii* and *Aphanizomenon aphanizomenoides* // *Phycologia*. 2006. Vol. 45. P. 696–703.
- Szalai I. Adatok a Körösök pseudophytoplanktonja ismeretéhez. (Data to the knowledge of pseudophytoplankton of the Körös River) // *Acta Universitatis Szegedienzis, Pars Botanica*. 1942. Vol. 1. P. 113–154.
- Taft C.E., Taft C.W. Algae of Western Lake Erie College of Biological Sciences // *Bulletin Ohio State University Columbus Ohio*. 1971. Vol. 4. № 1. 189 p.
- Takano Y., Hansen G, Fujita D., Horiguchi T. Serial replacement of diatom endosymbionts in two freshwater dinoflagellates, *Peridiniopsis* spp. (Peridinales, Dinophyceae) // *Phycologia*. 2008. Vol. 47. P. 41–53.
- Takemoto Y., Furomoto K., Tada A. Bloom and Limiting Factor of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) in Kawahara Lake // *Journal of Japan Society on Water Environment*. 2001. Vol. 24. № 11. P. 709–714.

- Taxaliste der Gewässerorganismen Deutschlands (Электронный документ) // ([http://www.lfu.bayern.de/wasser/gewaesserqualitaet\\_fluesse/qualitaetssicherung/doc/taxa\\_einleitender\\_textteil.pdf](http://www.lfu.bayern.de/wasser/gewaesserqualitaet_fluesse/qualitaetssicherung/doc/taxa_einleitender_textteil.pdf)). Проверено 25.09.2013.
- Trifonova I.S., Pavlova O.A., Rusanov A.G. Phytoplankton as an indicator of water quality in the rivers of the Lake Ladoga basin and its relation to environmental factors // Arch. Hydrobiol. 2007. Suppl. Vol. 161/3–4. P. 527–549.
- Tucci A., Sant'Anna C.L. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya and Suba Raju (Cyanobacteria): weekly variation and relation with environmental factors in an eutrophic lake, Sao Paulo, SP, Brazil // Revista Brasileira de Botanica. 2003. Vol. 26 (1). P. 97–112.
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // Netherlands Journal of Ecology. 1994. Vol. 28. № 1. P. 117–133.
- Vardaka E., Moustaka-Gouni M., Cook C.M., Lanaras T. Cyanobacterial blooms and water quality in Greek waterbodies // Journal of Applied Phycology. 2005. Vol. 17. P. 391–401.
- Wasmund N., Nausch G., Postel L., Witek Z., Zalewski M., Gromisz S. et al. Trophic status of coastal and open areas of the south-eastern Baltic Sea based on nutrient and phytoplankton data from 1993–1997 // Meereswissenschaftliche Berichte. Marine Science Reports. 2000. Vol. 38. 86 p.
- Wiedner C., Rücker J., Brüggemann R., Nixdorf B. Climate change affects timing and size of populations of an invasive cyanobacterium in temperate regions // Oecologia. 2007. Vol. 152. P. 473–484.
- Willén E. Dominance patterns of planktonic algae in Swedish forest lakes // Hydrobiologia. 2003. Vol. 502. P. 315–324.
- Williams W.D. Anthropogenic salinization of inland waters // Hydrobiologia. 2001. Vol. 466. P. 329–327.
- Wojtal A.Z., Kwadrans J. Diatoms of the Wyżyna Krakowsko-Częstchowska Upland (S Poland) – Coscinodiscophyceae (Thalassiosirophyceae) // Polish Botanical Journal. 2006. Vol. 51. № 2. P. 177–207.
- Woloszynska J. Das Phytoplankton einiger Javanian Seen mit Berücksichtigung des Sawa-Planktons // Bull Int Acad Sci Cracoviae. 1912. Ser B 6. P. 649–709.
- Yilmaz M., Philips E.J., Szabo N.J., Badylak S. A comparative study of Florida strains of *Cylindrospermopsis* and *Aphanizomenon* for cylindrospermopsin production // Toxicon. 2008. Vol. 51. P. 130–139.
- Zapomelová E., Jezberová J., Hrouzek P., Hisem D., Reháková K., Komárková J. Polyphasic characterization of three strains of *Anabaena reniformis* and *Aphanizomenon aphanizomenoides* (cyanobacteria) and their re-classification to *Sphaerospermum* gen. nov. (incl. *Anabaena kisseleviana*) // J. Phycol. 2009. Vol. 45 (6). P. 1363–1373.
- Zinabu G.M., Kebede-Westhead E., Desta Z. Long-term changes in chemical features of waters of seven Ethiopian rift-valley lakes // Hydrobiologia. 2002. Vol. 477. P. 81–91.

---

# INVASIONS OF ALIEN SPECIES OF PLANKTONIC ALGAE INTO HOLARCTIC FRESHWATERS (REVIEW)

© 2014 Korneva L.G.

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
Russia, Borok, Yaroslavl Region, 152742, [korneva@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:korneva@ibiw.yaroslavl.ru)

On the basis of analysis of published literary data and our original research of phytoplankton Volga reservoirs the scales and rates of spreading of some alien species of planktonic algae into freshwaters of Eurasia and North America are presented, and the possible reasons for their expansion are discussed.

**Key words:** biological invasions, phytoplankton.

# ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ ОНДАТРЫ (*ONDATRA ZIBETHICUS*) И АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISON VISON*) В ВЕРХОЛЕНЬЕ И ВЕРХОВЬЯХ РЕКИ НИЖНЯЯ ТУНГУСКА

© 2014 Леонтьев Д.Ф.

Иркутская государственная сельскохозяйственная академия, Иркутск, 664033, [ldf@list.ru](mailto:ldf@list.ru)

Поступила в редакцию 02.10.2013

По собственным материалам за период более 40 лет и литературным данным охарактеризован в динамике территориальный аспект интродукции ондатры и американской норки. Уделено внимание состоянию их численности и промысловому значению.

**Ключевые слова:** интродукция, ондатра, американская норка, границы ареалов, численность, Восточная Сибирь.

Интродуцированные ондатра и американская норка составляют в Восточной Сибири основную и особо значимую часть гильдии полуводных млекопитающих, обитающих и добывающих корм в основном в водоёмах и смежных им биотопах. Популяции этих видов во взаимодействии между собой и преобразуемой человеком средой обитания представляют достаточно изменчивую природную систему. Их изучение имеет несомненный научный интерес и практическую значимость.

В качестве материалов послужили наблюдения автора за изменением распространения этих видов на протяжении более 40 лет и данные опроса промысловых охотников.

По данным учёта земельного фонда, Иркутская область при общей территории в 776.0 тыс. км<sup>2</sup> имеет площадь, занятую водами, – 3.4%, болотами – 2.1% [Природные..., 2002]. Далеко не все водные угодья пригодны для обитания ондатры и норки. Из категории свойственных выпадает большая часть акваторий водохранилищ ГЭС (Иркутской, Братской и Усть-

Илимской). На части болотных угодий ондатра обитает лишь летом, что связано с их промерзанием зимой.

Густота речной сети региона варьирует от 0.1 до более 1 км на 1 км<sup>2</sup> [Белоусов, Беркин, Бояркин и др., 1997]. Минимальную густоту речной сети имеют степные и лесостепные участки территории, а максимальную – таёжные в высокогорьях и на водоразделах крупных рек.

Первые выпуски ондатры, начатые в 1932 г. [Лавров, 1957. Цит. по: Дмитриев, 1971], прошли успешно.

Популяции ондатры в Иркутской области сформировались из 478 зверьков, вывезенных с Соловецких островов (378 особей) и из Финляндии (100 особей) [Комаров, 1970]. Когда они завезены, этим автором не отмечено. По материалам обзорной работы Боброва, Варшавского и Хляп [2008], в Иркутской области на 1935 г. было расселено 10 049 особей, отловленных на территории РФ. По тому же источнику, на 1936 г. в нашей области были 2 выраженных очага обитания ондатры. Первый располагался возле п. Качуг. Основу его могли составлять

лишь Манзурские болота, располагающиеся в долине р. Манзурка (левого бережного притока р. Лена) чуть восточнее проходящего рядом Якутского тракта, не доезжая до п. Качуг. Второй был отмечен в районе устья р. Непа, крупного левого бережного притока р. Нижняя Тунгуска.

Судя по всему, заселение Иркутской области этим видом происходило пространственно достаточно одновременно. Особую значимость имела р. Лена, по которой и ее крупным притокам (прежде всего р. Илга) распространялись зверьки. Толчком расселения по речной сети служил и служит ледоход, приводящий к разрушению нор за счёт обрушивания берегов, и последующий весенний паводок. Все это в совокупности приводит к пространственному перераспределению ондатры.

В 1940 г. подавляющая часть наиболее пригодных водоёмов области была заселена этим зверьком. На 1941 г. весь изучаемый регион был заселён ондатрой [Лавров, 1946, 1957; Павлов и др., 1973. Цит. по: Бобров, Варшавский, Хляп, 2008], включая бассейн р. Нижняя Тунгуска. Нельзя не отметить, что одновременно осуществлялись выпуски ондатры в Якутии [Давыдов, 1967]. По данным этого автора, ондатра была распространена до 69 градуса северной широты [Давыдов, 1967]. Поэтому нет оснований для полного исключения участия якутских выпусков в заселении севера Иркутской области.

На начало 1970-х гг. прошло более сорока лет с момента вселения ондатры в страну и на территорию исследуемого региона. За этот период она заняла почти все пригодные для жизни водоёмы и успешно приспособилась к разнообразным природным условиям [Дмитриев, 1971]. Территория Прибайкалья не представляла в этом отношении какого-либо исключения при сравнении со всей территорией России.

Итак, к 1970-м гг. этот вид прочно вошёл в состав биоценозов

Прибайкалья. В этом регионе добывалось в те годы до 250 тыс. шкурок ондатры в год. Почти половину из этого количества давала дельта Селенги [Дмитриев, 1971].

Очевидно, что в это время ареал ондатры уже стабилизировался и охватывал в рассматриваемом регионе все пригодные для обитания зверька водно-болотные угодья природных зон: от лесостепья до подзоны средней тайги включительно. Как и везде, после отмеченного акклиматизационного взрыва, численность стабилизировалась на сравнительно низком уровне, видимо, обусловленном кормовыми и защитными свойствами местообитаний.

Судя по официальным данным [Природные..., 2002], средняя многолетняя численность ондатры по Иркутской области составила 134 тыс. особей, но по нашим оценкам, фактическая численность ондатры в регионе несколько больше. Это поголовье распределено по территории относительно равномерно, но наибольший вклад вносят присаянские и приангарские районы, а из верхоленских – Мамско-Чуйский, граничащий с Саха-Якутией.

В регионе выявлена характерная для вида сезонная смена стадий. С наступлением зимы зверьки покидают летние станции в промерзающих болотах, спускаясь по речной сети, в том числе к водохранилищам ГЭС. Это по-своему сказывается на их зимней смертности: имеет место их гибель за счёт проседания льда при зимнем срабатывании воды ГЭС для выработки электроэнергии.

Не исключено, что на современный уровень численности ондатры отрицательно влияет падение спроса на её шкурки: снизился пресс промысла – один из самых существенных факторов убыли зверьков, но более выражено и сильно стали действовать другие факторы смертности – болезни, хищники и др. В наши дни ондатра добывается преимущественно в

качестве приманки при капканном промысле соболя.

Впервые американскую норку в Иркутской области начали выпускать в 1930-е гг. [Пермяков Б.Г., личное сообщение], во всяком случае, до Великой Отечественной войны. Конкретные места выпусков и количество выпущенных зверьков остаются неизвестными.

По нашим данным, полученным при охотустройстве присаянских коопзверопромхозов и других исследованиях в горах Южного Прибайкалья, в 1970–1980-х гг. она уже постоянно обитала в тайге гор юга Восточной Сибири по всем рекам северных макросклонов Восточного Саяна и Хамар-Дабана, включая их верховья. В административном отношении в Иркутской области это от Тайшетского до Слюдянского района и далее в Бурятию.

В Верховенье единичные встречи отмечались нами при охотустройстве в 1970-х гг. в пределах Качугского района на западном макросклоне Байкальского хребта по р. Чанчур (рис.). Сейчас это на территории Байкало-Ленского заповедника. Как и расселение норки по северному макросклону Хамар-Дабана, заселение этой территории происходило, скорее всего, за счёт регулярных её побегов из зверофермы в с. Большая Речка на р. Ангара. Это относительно недалеко от её истока. По сведениям, полученным от местных жителей, в начале 1970-х гг. зверьков встречали на протяжении Кругобайкальской железной дороги между портом Байкал и п. Култук. Что позволяет не исключать возможностей участия бежавших со зверофермы зверьков в заселении северного макросклона Хамар-Дабана.

К концу 1970-х гг. локальный очаг обитания норки был гораздо севернее – в Жигаловском районе Верховенья по р. Басьма, притоку р. Тилик (на левобережье р. Лена), общим числом около 40 особей [Леонтьев, 1981].

В январе 1980 г. на маршруте вниз по р. Нижняя Тунгуска до д. Нижнее Карелино протяжённостью 28 км (рис.) следы обитания норки автором отмечены не были. По данным опроса охотников, на Нижней Тунгуске в районе устья р. Непа этот зверёк появился в 1990-е гг., двигаясь по р. Непа. В верховьях этой реки норка появилась из Усть-Кутского района Иркутской области в 1980-х гг. Распространение на север по р. Нижняя Тунгуска происходило постепенно. В районе с. Ерёма норки были отмечены в 2003 г., на р. Тетя (левобережный приток Нижней Тунгуски) этот вид появился с р. Большая Ерёма (тоже левобережный её приток) в начале 2000-х гг. В современности этот зверёк заселяет всю Нижнюю Тунгуску с притоками в границах Катангского района Иркутской области, который вклинивается далеко на север между Красноярским краем и Саха-Якутией. Это подтверждается как встречами её следов, так и наличием 1–2 шкурки этого вида в добыче охотников.

Специально норки выпускали в 1993 г. в Казачинско-Ленском районе [Наумов, 2003]. Насколько это послужило заселению названного района и распространению норки определённо сказать нельзя. В современности на территории этого района норка – обычный вид, натурализовавшийся в состав местных биогеоценозов.

По обоснованному мнению промыслового охотника Г.П. Налунина, выражающего мнение коренного населения Казачинско-Ленского и Качугского районов нашей области, интродукция ондатры, в отличие от расселения норки, оценивается коренным населением положительно. Норка же за счёт хищничества оказывает отрицательное воздействие на ондатру и ихтиофауну. Она выедает налима (*Lota lota*), голяна (*Phoxinus phoxinus*) и другие виды рыб. Устойчивой к её воздействию остаётся лишь щука (*Esox lucius*).

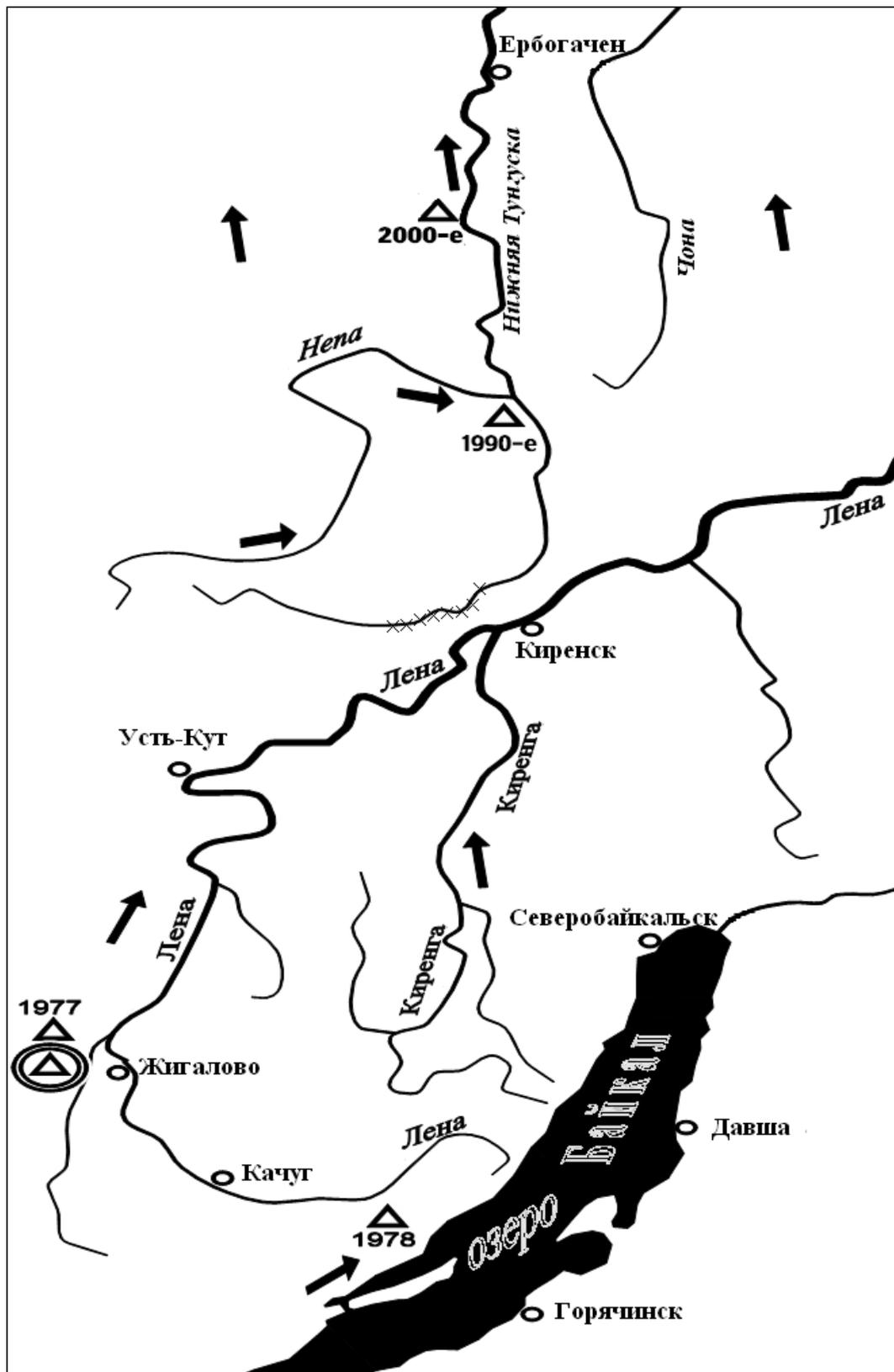


Рис. Изменение распространения американской норки

Условные обозначения:

△ – отмечено обитание; ⊕ – визуальные наблюдения; —x—x— – маршрут по руслу р. Нижняя Тунгуска, пройденный автором в январе 1980 г.; → – направление распространения.

К настоящему времени в Верхоленье и по р. Нижняя Тунгуска норка повсеместно распространилась на север, заселила Усть-Кутский, Киренский, Казачинско-Ленский и Катангский район Иркутской области и вышла за их пределы. Вся территория, представленная на рисунке, входит в её ареал [Леонтьев, 2011].

Средняя многолетняя численность норки по Иркутской области, по ведомственным данным, оценивается в 2 тыс. особей [Природные..., 2002]. Судя по нашим наблюдениям, эти официальные данные существенно занижены и современная численность гораздо больше. Кроме того, по официальным данным, норка отсутствует полностью в степном Усть-Ордынском Бурятском автономном округе. Действительно, участки рек среди степей она не заселяет, но на территории округа есть и участки речек среди лесов, где норка, несомненно, обитает.

Осенняя плотность населения норки в регионе, как правило, всегда меньше 1 особи на 1 км русла реки, что существенно отличает Предбайкалье от Дальнего Востока, где, по данным А.Я. Васенёвой [1967], плотность населения норки могла превышать 8.5 особи на 1 км русла реки. Это объясняется гораздо лучшими кормовыми условиями. Прежде всего, за счёт земноводных – лягушек. Кроме того, для норки существенно значим состав и возрастная структура леса по берегам. Поэтому наличие зрелых, а прежде всего климаксных завалеженных лесов на берегах существенно улучшает жизненные условия для этого вида и сказывается на плотности населения и общей численности. Леса, характеризующиеся повышенной завалеженностью и хорошими урожаями семян и других плодов древостоев, подлесочных пород и ягодников, создают хорошие защитные и кормовые условия для мелких млекопитающих и птиц, что привлекает и обеспечивает кормом норку. Рубка и выгорание таких лесов

негативно сказываются на численности этого вида. Нельзя не отметить, что с начала 1960-х гг. регион весьма существенно страдает от промышленных рубок леса. При этом запретные полосы вдоль рек зачастую не составляют исключения. В наши дни на транспортно доступной территории рубкам леса нередко предшествуют лесные пожары антропогенного характера. Отсюда, в последние десятилетия качество местообитаний американской норки в регионе существенно ухудшилось.

### Заключение

Интродуцированная ондатра с относительно низкой плотностью населения продолжает занимать все пригодные для постоянного обитания водные и болотные угодья. Промысловое значение ондатры практически утрачено.

Норка со времени вселения распространилась с относительно невысокой плотностью населения по всем пригодным для обитания рекам, притом за период после 1980-х гг. значительно расширила свой ареал в северном направлении. Промысловое значение норки всегда было и остаётся в регионе небольшим.

### Литература

- Белоусов В.М., Беркин Н.С., Бояркин В.М. и др. Иркутск и Иркутская область: Атлас / Отв. ред. Н.С. Овчинникова / Федеральная служба геодезии и картографии России. М., 1997. 48 с.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 232 с.
- Васенёва А.Я. Пути и возможности бонитировки угодий норки на Дальнем Востоке // Охота, пушнина, дичь. М., 1967. Вып. 15. С. 31–40.
- Давыдов М.М. Результаты акклиматизации и сведения по экологии

- ондатры в Якутии // Охота, пушнина, дичь: сб. научн.-техн. информ. ВНИИЖП. М.: Экономика, 1967. Вып. 18. С. 15–26.
- Дмитриев Б.А. Черты морфологии и экологии ондатры в дельте р. Селенги (Юго-восточное Прибайкалье): Автореф. дисс. ... канд. сельхоз. наук. Иркутск, 1971. 20 с.
- Комаров А.В. Географическая изменчивость плодовитости ондатры Восточной Сибири // Известия Иркутского сельскохозяйственного института: Вопросы охотоведения. В. 26 т. / Отв. ред. Н.С. Свиридов. Иркутск, 1970. Т. 3. С. 31–32.
- Леонтьев Д.Ф. Изменения ареалов некоторых видов животных Предбайкалья // Охрана и использование природных ресурсов Сибири и Дальнего Востока / Отв. ред. В.Н. Смагин. Красноярск: Изд-во Красноярского ин-та физики, 1981. С. 48–50.
- Леонтьев Д.Ф. Динамика северной границы распространения промысловых млекопитающих Верхоленья за XX век // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 4. С. 25–32. (<http://sevin.ru/invasjour/>)
- Наумов П.П. Охотничье-промысловые животные бассейна реки Киренги: Эколого-экономический мониторинг, оценка ресурсов и ущерба / Отв. ред. А.С. Плешанов. Иркутск: ИрГСХА, 2003. 316 с.
- Природные ресурсы Иркутской области и их использование / Отв. ред. В.А. Снытко. Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2002. 156 с.

**SPATIO-TEMPORAL DYNAMICS OF SPREADING  
OF *ONDATRA ZIBETICUS* AND *NEOVISON VISON*  
IN THE UPPER REACHES OF NIZHNYAYA  
TUNGUSKA AND LENA RIVERS**

© 2014 Leontyev D.F.

Irkutsk State Agricultural Academy, Irkutsk, 664033, [ldf@list.ru](mailto:ldf@list.ru)

On the basis of our original materials for the period more than 40 years and literary data the territorial aspect of muskrat (*Ondatra zibeticus*) and American mink (*Neovison vison*) introduction is characterized in dynamics. The special attention is paid to the state of their number and economic importance.

**Key words:** introduction, muskrat (*Ondatra zibeticus*), American mink (*Neovison vison*), range borders, number, Eastern Siberia.

# СОРНЫЕ И ЧУЖЕРОДНЫЕ РАСТЕНИЯ ЯКУТИИ

© 2014 Николин Е.Г.

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН,  
Якутск 677980, [enikolin@yandex.ru](mailto:enikolin@yandex.ru)

Поступила в редакцию 30.09.2013

На основе литературных данных и собственных наблюдений автора приводятся сведения об инвазии сосудистых растений на территорию Якутии. Установлено, что в составе флоры Якутии присутствует 155 видов и 1 подвид чужеродных растений, являющихся представителями 29 семейств. Выявлено, что за период, близкий к вековому, число чужеродных элементов флоры этого региона увеличилось на 99 видов. Учитывая большие размеры территории Якутии, плотность сорных и чужеродных видов растений на единице площади относительно невелика. Это обусловлено суровыми физико-географическими условиями данного региона. Однако, учитывая тенденции потепления климата, следует ожидать дополнительного внедрения в Якутию нежелательных чужеродных элементов флоры и предусмотреть меры по защите от них.

**Ключевые слова:** инвазия, сорные и чужеродные растения, аборигенные виды, апофиты, Якутия.

## Введение

Согласно общепринятому представлению, к сорным относятся растения, произрастание которых на определённых территориях по разным причинам нежелательно [БСЭ, 1976]. Классификация сорных растений по местообитаниям основывается на подходах А.И. Мальцева [1932]. Обычно сорные растения подразделяются на представителей естественных (с нарушениями растительного покрова) и сельскохозяйственных угодий (сеgetальные), а также рудеральных участков (мусорные, пустырные, бурьянные) и специальных площадей. Основную часть сорных растений составляют представители аборигенной флоры, хорошо адаптированные к антропогенному воздействию (апофиты). По данным В.В. Никитина [1983], на территории СССР число апофитов в 7 раз превышало количество антропофитных элементов сорной флоры. Общий состав этих антропофитных элементов насчитывал более 1000 видов.

Якутия – весьма суровый по климатическим условиям регион, занос чужеродных растений в который не всегда сопровождается успешным расселением. Этим объясняется относительно низкая степень заселённости данной территории инородными пришельцами. Простой показатель степени видовой насыщенности тех или иных категорий растений на единице площади выходит из соотношения площади рассматриваемой территории (в данном случае площадь территориального образования Российской Федерации – Республики Саха (Якутия) – 3 103.2 тыс. км<sup>2</sup>) к количеству (числу) видов соответствующей категории, на ней распространённой. Как следует из наших данных, приведённых ниже, в Якутии на 1 км<sup>2</sup> приходится всего 0.00004 чужеродных вида. Тем не менее, возросшее за последнее столетие движение транспортных средств, а также преднамеренное влияние людей способствовало внедрению в этот регион значительного числа чужеродных растений, многие из которых здесь успешно адаптировались

и существенно пополнили список сорной флоры.

### Методы

Данная публикация носит обзорный характер, базируется на анализе предшествующих литературных данных и личных наблюдений автора, посвятившего ботаническим исследованиям в Якутии более 30 лет. Личные наблюдения основаны на общепринятых полевых методах геоботанического и флористического обследования территории и на достаточно широком охвате её географических точек.

### Результаты и обсуждение

Первый список флоры Якутии, насчитывающий 1190 видов сосудистых растений, был составлен В.Л. Комаровым [1926]. В.Л. Комаров не разграничивал аборигенные и заносные растения, но по моему представлению из этого числа к категории сорных можно было отнести 349 таксонов или 29% всей флоры. Несколько позже вышла в свет монография А.Я. Тарабукина «Полевые травы Якутии. Определитель сорных трав» [1932], в которой было указано 210 видов аборигенных и заносных растений. Понижение численности сорных растений в этом определителе, по сравнению с работой В.Л. Комарова, отчасти было обусловлено тем, что автором рассматривались только аграрные районы Якутии (Якутский, Вилюйский и частично – Олёкминский районы), а не вся её территория. На рубеже нового века М.М. Черсов [2005] в качестве синантропных растений Республики Саха (Якутия) привёл 227 видов. Современный список сосудистых растений Якутии, по разным оценкам, насчитывает от 1927 [Николин, 2009] до 1987 [Конспект флоры Якутии, 2012] видов. Принимая за основу выше упомянутый «Конспект флоры Якутии», и учитывая нашу последнюю публикацию [Ломоносова, Николин, 2013], к числу сорных

растений этого региона фактически можно отнести 801 вид (40% флоры). Сопоставляя это число синантропных растений со списком В.Л. Комарова, можно отметить, что за прошедшие 87 лет число сорных растений Якутии увеличилось более чем в 2 раза, а их долевое участие в составе флоры возросло на 11%. Конечно, нужно учитывать, что на период исследования В.Л. Комарова флора отдалённых территорий Республики Саха (Якутия) была выявлена в значительно меньшей степени, чем сейчас. Но всё же и тогда сорняки находились в основном близ населённых пунктов, то есть в зоне доступности специалистов, что не препятствовало их учёту. С другой стороны, повышение числа сорных растений из категории апофитов обусловлено существенно возросшим в XX в. хозяйственным освоением территории и связанной с этим прогрессией эрозии земной поверхности. Вместе с тем необходимо принять во внимание, что развитие систематики растений за прошедшее время значительно продвинулось вперёд и существенно увеличило территориальные списки видов. Также возросла и плотность ботанических исследований территории, позволившая дополнить список аборигенной флоры за счёт находок. И, тем не менее, значительная часть этого пополнения сорной флоры, безусловно, произошла за счёт заноса посторонних видов из других регионов.

Необходимо отметить, что число видов сорных растений в Якутии заметно превышает таковое в сходной по климатическим условиям, но более изолированной со стороны континентальной части Евразии территории – Магаданской области. Д.С. Лысенко [2012] отмечал там 616 видов и 9 нотовидов синантропных растений. Однако территория Магаданской области по площади (462.4 тыс. км<sup>2</sup>) составляет лишь 1/7 часть территории Якутии, из чего следует, что плотность сорных растений на единице площади

в Якутии (0.0003 вида/км<sup>2</sup>) почти в 5 раз ниже, чем в Магаданской области (0.0014 вида/км<sup>2</sup>). Очевидно, повышенная плотность сорняков в сравниваемом регионе обусловлена смягчающим климат влиянием Охотского моря. Численное превосходство сорных растений в Якутии вызвано тем, что внедрение их происходит преимущественно через континентальные районы Азии автомобильным транспортом, а также за счёт поступления их семян с импортируемой продукцией культурных растений в аграрные районы Республики. Единственный наземный путь в Магаданскую область пролегает через Якутию, где и «оседает» большая часть чужеродных видов. Причём существенным барьером для продвижения к Магадану этой категории растений становятся такие мощные горные системы, как Верхоянский хребет, Оймяконское нагорье, хребет Черского. Тогда, как в Магаданской области в инвазии сорных видов велика роль морских перевозок, а аграрный сектор развит в меньшей степени, чем в Якутии.

С учётом современных данных и данных предшествующих исследований [Караваев, 1958; Определитель..., 1974; Флора Сибири, 1987–2003; Синтаксономия..., 2005; Черосов, 2005; и др.] собственно к чужеродной флоре Якутии можно отнести 155 видов и 1 подвид (7% флоры), включая 29 видов, вызывающих некоторое сомнение в их происхождении – вероятно заносные (в списке они отмечены знаком «?»). Список этих растений приводится ниже.

#### СПИСОК

чужеродных видов растений Якутии  
(звездочкой\* выделены таксоны,  
отмеченные В.Л. Комаровым в 1926 г.)

Сем. 1. Amarantracae – *Amaranthus blitoides* S. Wats. [Ломоносова, Николин, 2013]; *A. retroflexus* L. – 2 вида.

Сем. 2. Ariaceae – *Eryngium planum* L. – был завезён из Польши,

культивировался в Якутском ботаническом саду в период с 1967 по 1975 г. [Каталог растений..., 2012]; указывается как сорное [Конспект флоры..., 2012]; *Sphallerocarpus gracilis* (Bess. ex Trev.) K.-Pol.; *Carum carvi* L. – 3 вида.

Сем. 3. Asteraceae – *Arctium tomentosum* Mill.\*; *Bidens radiata* Thuill.\*; *B. tripartita* L.\*; *Carduus crispus* L.\*; *C. nutans* L.; *Centaurea cyanus* L. (?); *C. scabiosa* L. (?); *Cirsium esculentum* (Siev.) C.A. Mey. (?); *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt; *Matricaria recutita* L.; *Senecio vulgaris* L.\*; *Sonchus asper* (L.) Hill; *S. brachyotus* DC. [Ломоносова, Николин, 2013]; *S. oleraceus* L.; *Tephrosia palustris* (L.) Reichenb.\* (?) – 15 видов.

Сем. 4. Boraginaceae – *Asperugo procumbens* L.; *Buglossoides arvensis* (L.) Johnst.; *Lappula anisacantha* Gurke\*; *L. consanguinea* (Fisch. et Mey.) Guerde; *L. squarrosa* (Retz.) Dumort.; *Myosotis arvensis* (L.) Hill; *Nonea rossica* Stev. – 7 видов.

Сем. 5. Brassicaceae – *Arabis pendula* L.\*; *A. sagittata* (Bertol.) DC.\*; *Barbarea stricta* Andrz.; *Berteroa incana* (L.) DC.\*; *Brassica campestris* L.\*; *B. juncea* (L.) Czern.\*; *Camelina alyssum* (Miller) Thell; *C. sativa* (L.) Crantz\*; *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.\* (?); *Dimorphostemon pectinatus* (DC.) Golubk.\* (?); *Dontostemon integrifolius* (L.) C.A. Mey. (?); *Lepidium densiflorum* Schrad. (?); *L. ruderales* L.; *Neslia paniculata* (L.) Desv.; *Raphanus raphanistrum* L.; *Rorippa barbareaifolia* (DC.) Kitag.\* (?); *Sinapis alba* L.; *S. arvensis* L.; *Sisymbrium officinale* (L.) Scop.; *Thlaspi arvense* L.\*; *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl\* – 21 вид.

Сем. 6. Cannabaceae – *Cannabis sativa* L. – 1 вид.

Сем. 7. Caryophyllaceae – *Agrostemma githago* L. (?); *Cerastium holosteoides* Fries\* (?); *Gypsophila altissima* L. – (?), недавно обнаружена в окр. г. Якутска [Конспект флоры..., 2012]; *Oberna behen* (L.) Ikonn.; *Stellaria media* (L.) Vill.\*; *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert – 6 видов.

Сем. 8. Chenopodiaceae – *Atriplex hortensis* L. – занесено как декоративное, ограниченно распространяется самосевом [Ломоносова, Николин, 2013]; *A. laevis* С.А. Мей.; *A. patula* L.\*; *A. tichomirovii* Sukhor.; *Axyris amaranthoides* L.\*; *A. hybrida* L.; *A. sphaerosperma* Fisch. et Mey.\*; *Chenopodium aristatum* L.\*; *C. ficifolium* Smith\* (?); *C. glaucum* L.\*; *C. hybridum* L.\* (?); *C. prostratum* Bunge\*; *C. prostratum* subsp. *karoii* (J. Murr) Lomonosova (?); *C. suecicum* J. Murr (?); *C. urbicum* L. (?); *Kochia scoparia* (L.) Schrad. – 16 видов.

Сем. 9. Commelinaceae – *Commelina communis* L. – указывается для г. Якутска [Конспект флоры..., 2012] – 1 вид.

Сем. 10. Convolvulaceae – *Convolvulus arvensis* L. (?) – 1 вид.

Сем. 11. Cucurbitaceae – *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray – 1 вид.

Сем. 12. Cyperaceae – *Carex bohémica* Schreb; *C. leiorhyncha* С.А. Мей. (?) – 2 вида.

Сем. 13. Dipsacaceae – *Knautia arvensis* (L.) Coult.; *Scabiosa ochroleuca* L. – 2 вида.

Сем. 14. Fabaceae – *Caragana arborescens* Lam. – интродуцированное растение, активно используемое в озеленении, есть сведения о самопроизвольном распространении [Конспект флоры..., 2012]; *Lathyrus tuberosus* L.; *Melilotus albus* Medik.\*; *M. officinalis* (L.) Pall.; *Thermopsis lanceolata* R.Br.\*; *Trifolium hybridum* L.\*; *T. pratense* L.; *T. repens* L.\* (?); *Vicia hirsuta* (L.) S.F. Gray; *V. sativa* L.; *V. sepium* L.\*; *V. unijuga* A.Br. – сорное в г. Нерюнгри [Конспект флоры..., 2012] – 12 видов.

Сем. 15. Geraniaceae – *Erodium cicutarium* (L.) L'Her.; *Geranium sibiricum* L.\* – 2 вида.

Сем. 16. Grossulariaceae – *Ribes nigrum* L. – имеются в виду культурные сорта смородины, которые иногда самопроизвольно распространяются на пустырях – 1 вид.

Сем. 17. Hydrophyllaceae – *Phacelia tanacetifolia* Benth. – сорное в посевах

на Вилюе [Конспект флоры..., 2012] – 1 вид.

Сем. 18. Lamiaceae – *Galeopsis ladanum* L.; *Lagopsis supina* (Sterh.) Lk.-Gal. ex Knorr.; *Lamium amplexicaule* L.; *L. purpureum* L.\*; *Leonurus quinquelobatus* Gilib.\* – 5 видов.

Сем. 19. Malvaceae – *Malva crispa* (L.) L.; *M. mauritiana* L. [Ломоносова, Николин, 2013]; *M. mohileviensis* Downer; *M. verticillata* L. – 4 вида.

Сем. 20. Plantaginaceae – *Plantago major* L.\*; *P. major* subsp. *intermedia* (DC.) Arcang.; *P. media* L.\* (?) – 2 вида и 1 подвид.

Сем. 21. Poaceae – *Agrostis scabra* Willd.; *Apera spica-venti* (L.) Beauv.; *Avena fatua* L.; *A. sativa* L. – данный вид широко используется в культуре и нередко распространяется самосевом; *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. – указывается как сорное [Конспект флоры..., 2012]; *Eragrostis amurensis* Probat. [Конспект флоры..., 2012]; *Eriochloa villosa* (Thunb.) Kunth; *Hordeum vulgare* L.\* – культивируется, а иногда распространяется самосевом; *Lolium multiflorum* Lam. [Ломоносова, Николин, 2013]; *Panicum miliaceum* L.\* – сорное в посевах [Определитель..., 1974]; *Phalaris canariensis* L. – сорное в посевах близ г. Якутска [Конспект флоры..., 2012]; *Phleum pratense* L. (?); *Setaria viridis* subsp. *glareosa* (V.Petrov) Peschkova\* – 13 видов.

Сем. 22. Polygonaceae – *Fagopyrum esculentum* Moench\*; *F. tataricum* (L.) Gaertn.; *Fallopia convolvulus* (L.) A.Love\*; *Knorringia sibirica* (Laxm.) Tzvel.\* (?); *Persicaria hydropiper* (L.) Spach (?), [Конспект флоры..., 2012]; *P. scabra* (Moench) Mold.; *Polygonum arenastrum* Boreau; *P. aviculare* L.\*; *P. calcatum* Lindm. [Ломоносова, Николин, 2013]; *P. neglectum* Bess.\*; *P. novoascanicum* Klok. [Ломоносова, Николин, 2013]; *P. rigidum* B.Skvorts.; *Rumex evenkiensis* Elisarjeva (?), [Ломоносова, Николин, 2013]; *R. maritimus* L.\*; *R. marschallianus* Reichenb.; *R. rossicus* Murb.; *R. ucranicus* Fisch. ex Spreng.\* – 17 видов.

Сем. 23. Ranunculaceae – *Halerpestes sarmentosa* (Adam.) Kom.; *Leptopyrum fumaroides* (L.) Reichenb.\*; *Ranunculus acris* L. (?), [Ломоносова, Николин, 2013]; *R. natans* C. A. Mey. – 4 вида.

Сем. 24. Rosaceae – *Alchemilla murbeckiana* Bus.; *Geum aleppicum* Jacq.\*; *Potentilla fragiformis* Willd. ex Schlecht. (?); *P. multifida* L.\*; *P. norvegica* L.\*; *P. supina* subsp. *paradoxa* (Nuut.) Sojak.\*; *P. tergemina* Sojak; *Sanguisorba parviflora* (Maxim.) Takeda – 8 видов.

Сем. 25. Rubiaceae – *Galium aparine* L.\*; *G. vaillantii* DC. – 2 вида.

Сем. 26. Sambucaceae – *Sambucus sibirica* Nakai\* (?) – 1 вид.

Сем. 27. Scrophulariaceae – *Linaria vulgaris* Mill.\* (?) ; *Odontites vulgaris* Moench\* ; *Verbascum nigrum* L. (?) – недавно найден на пойменных лугах близ г. Якутска [Конспект флоры..., 2012] – 3 вида.

Сем. 28. Solanaceae – *Hyoscyamus niger* L. – 1 вид.

Сем. 29. Urticaceae – *Urtica urens* L. – 1 вид.

### Выводы и заключение

Из приведённого списка чужеродных сосудистых растений видно, что занос в Якутию на настоящее время происходит из 29 семейств. Среди них ключевую роль по активности процесса инвазии играют Brassicaceae – 21 вид, Polygonaceae – 17, Chenopodiaceae – 16, Asteraceae – 15, Poaceae – 13, Fabaceae – 12, Rosaceae – 8, Boraginaceae – 7 и Caryophyllaceae – 6 видов. Другие семейства имеют меньшее число заносных видов. Однако их невысокое разнообразие порой сопровождается весьма агрессивным поведением чужеродных видов. Примером тому могут служить семейства Cannabaceae (*Cannabis sativa*) и Amaranthaceae (*Amaranthus blitoides* и *A. retroflexus*, особенно последний вид).

За почти вековой период, прошедший после опубликования упоминаемой работы В.Л. Комарова, численность чужеродных растений

увеличилось на 99 видов. Из них только около 15 видов пополнили список за счёт таксономических ревизий, а остальные (более 80 видов) появились в результате заноса на данную территорию.

Судя по тенденциям потепления климата, которые в последние годы проявляются в виде смягчения зимнего периода и повышения засушливости в летнее время, в ближайшей перспективе можно ожидать внедрения в этот регион значительного числа новых теплолюбивых чужеродных элементов флоры. В связи с этим необходимо планировать систему мероприятий по объективной оценке вредоносности – полезности растений, потенциально способных к расселению в Якутии, и мер по защите от внедрения потенциально опасных, вредных элементов флоры.

### Литература

Большая советская энциклопедия: 3-е изд. М.: Советская энциклопедия, 1976. Т. 24, кн.1. 607 с.

Караваев М.Н. Конспект флоры Якутии. М.; Л.: АН СССР, 1958. 192с.

Каталог растений Якутского ботанического сада: В 2 т. / Н.С. Данилова, Т.С. Коробкова, П.С. Егорова, С.М. Сабарайкина, В.В. Семёнова, М.А. Одегова, П.А. Павлова, А.Е. Петрова. Новосибирск: Наука, 2012. Т. 1. 163 с.

Комаров В.Л. Введение в изучение растительности Якутии // Тр. комиссии по изучению Якутской АССР. Л., 1926. Т. 1. 168 с.

Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / Л.В. Кузнецова, В.И. Захарова. Новосибирск: Наука, 2012. 272с.

Ломоносова М.Н., Николин Е.Г. Новые виды для флоры Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118, вып. 6. С. 71.

Лысенко Д.С. Синантропная флора Магаданской области. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2012. 111 с.

- Мальцев А.И. Сорная растительность СССР: Учебное пособие для с.-х. ВУЗов и техникумов / ВИР. М.; Л.: Сельхозгиз, 1932. 206 с.
- Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с.
- Николин Е.Г. Текущие изменения и дополнения во флоре Якутии // *Turczaninowia*, 2009. Т. 12, вып. 3–4. Стр. 66–81.
- Определитель высших растений Якутии / Под ред. А.И. Толмачева. Новосибирск: Наука, 1974. 544 с.
- Синтаксономия синантропной растительности Якутии / М.М. Черосов, Н.П. Слепцова, С.И. Миронова, П.А. Гоголева, Б.Н. Пестряков, Л.Д. Гаврильева; Отв. ред. Е.Г. Николин. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. 575 с.
- Тарабукин А.Я. Полевые травы Якутии: Определитель сорных трав. Якутск: Якутское гос. издат., 1932. 142 с.
- Флора Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1987–2003. Т. 1–14.
- Черосов М.М. Синантропная растительность Якутии. Якутск, 2005. 160 с.

---

# THE WEED AND ALIEN PLANTS OF YAKUTIA

© 2014 Nikolin E.G.

Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Russian Academy of Sciences,  
Yakutsk, 677980, [enikolin@yandex.ru](mailto:enikolin@yandex.ru)

On the basis of literary data and own supervision of the author the data on an invasion of vascular plants into the territory of Yakutia are provided. It is established that as a part of flora of Yakutia there are 155 species and 1 subspecies of the alien plants which are representatives of 29 families. It is revealed that for the period close to a century, the number of alien elements of flora of this region has increased by 99 types. Considering the big size of the territory of Yakutia, the density of weed and alien species of plants on a unit of area is rather low. It is caused by severe physiographic conditions of this region. However, considering the tendencies of climate warming, it is necessary to expect additional introduction of undesirable alien flora elements to Yakutia and to provide measures for protection against them.

**Key words:** invasion, weed and alien plants, aboriginal species, apophytes, Yakutia.

# НОВЫЕ ВИДЫ РЫБ В РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА И В ПРЕСНЫХ ВОДОЁМАХ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2014 Попов И.Ю.

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия  
[igorioshapopov@mail.ru](mailto:igorioshapopov@mail.ru)

Поступила в редакцию 12.09.2013

Представлено обобщение результатов недавних наблюдений рыб в российской части Финского залива Балтийского моря, Ладожском озере и окружающих водоёмах (территория Санкт-Петербурга и Ленинградской области) в отношении появления новых видов рыб – европейского анчоуса, ротана, пираньи, пеляди, радужной форели и видов, у которых в недавнее время произошло увеличение ареала и численности – чехони, синца, шпрота. Обсуждаются причины этих явлений – стремление любого вида к расширению ареала и увеличению численности, «инстинкт» выпуска рыбы в водоём и опустошение водной среды промыслом и переловом, благоприятствующие акклиматизации (параллелизм появления «новых» видов и исчезновения «старых»).

**Ключевые слова:** европейский анчоус, Финский залив, Ладога, ротан, радужная форель, пелядь, перелов, новые виды рыб.

Санкт-Петербург располагается в устье полноводной р. Невы, соединяющей оз. Ладогу и Балтийское море. Вся территория вокруг города покрыта густой сетью рек, местами многочисленны озёра. Ихтиофауна этих водоёмов насчитывает несколько десятков видов – преимущественно пресноводных и проходных. За последние десятилетия она претерпела изменения – появились новые виды, а у некоторых видов произошли изменения ареала и численности. Исследования этих процессов затруднены, потому что соответствующий мониторинг не организован.

В настоящей работе представлены сведения о рыбах, полученные в ходе наблюдений, проводившихся с различными целями на территории Санкт-Петербурга, и окружающей территории – Ленинградской области, а также прилегающей акватории Финского залива. Большая часть

наблюдений проводилась с целью систематизации сведений обо всём разнообразии природных комплексов этой территории и выявления наиболее ценных в природоохранном отношении объектов. Результаты использовались, в первую очередь, для создания особо охраняемых природных территорий. Выполненное исследование биотопов включало выявление экологических угроз, к которым в некоторых случаях может относиться появление чужеродных видов, поэтому этим видам уделялось внимание.

## Материал и методы

Основой для выполнения работы послужила система классификации биотопов, разработанная для Северо-Запада России на основе системы европейского агентства окружающей среды (EUNIS) [Ковалёв и др., 2012, 2013; Davies et al., 2004]. Природоохранная ценность биотопов

анализировалась по различным критериям – концентрации животных во время размножения, высокая продуктивность, большое разнообразие, наличие местообитаний редких видов. На основе космических снимков и других картографических материалов составлялась карта, отражающая разнообразие биотопов региона. Затем проводились наблюдения наиболее ценных и заслуживающих внимание в природоохранном аспекте типов биотопов, полученные сведения экстраполировались на всю рассматриваемую территорию. В случае рыб и водной среды при этом использовались следующие методы:

- наблюдения вылова любителями;
- наблюдения незаконного вылова рыбы – сетей или ловушек, заметных при посещении водоёма;
- участие в рейдах рыбинспекции и инспекции особо охраняемых природных территорий – поиск и извлечение незаконных орудий лова;
- вылов рыб любительскими орудиями лова;
- научный лов рыб жаберными сетями на акватории особо охраняемых природных территорий (в рамках программы Дирекции особо охраняемых природных территорий Санкт-Петербурга);
- наблюдения коммерческого лова – тралом, ставными неводами, жаберными сетями;
- получение сообщений рыболовов (в редких случаях, при подтверждении фотоматериалами или иными фактами);
- исследование архивных материалов (главным образом, отчёты рыбинспекции, хранившиеся в ФГУ «Севзапрыбвод»).

Особое внимание уделялось российской части Финского залива и прилегающим водоёмам. Традиционно они привлекали большое внимание как места скопления птиц и, соответственно, как участки, на которых целесообразно создание особо охраняемых природных территорий или акваторий. Основная часть наблюдений

проводилась с 2007 по 2013 г. (Таблица).

### Результаты

Самым новым компонентом местной ихтиофауны является европейский анчоус *Engraulis encrasicolus* L. Эти рыбы были отмечены в 2010 г. в Финском заливе, при том, что ранее этот вид вообще никогда не упоминался даже в самых больших списках видов рыб региона, в которые включались не только характерные для обследованной территории виды, но и те, которые лишь изредка отмечались в небольшом числе и не формировали стабильно существующих популяций [Анацкий и др., 1999]. Анчоусы были замечены в ходе наблюдений коммерческого лова тралом – 4 особи 12–13 см длиной (по две особи на двух участках тралений, расположенных на расстоянии около 10 км друг от друга). Траление производилось вблизи государственной границы в центральной части залива. Основную часть улова составляла балтийская сельдь (салака) *Clupea harengus membras* L., в качестве небольшого прилова (не более 5%) присутствовали корюшка *Osmerus eperlanus* L., шпрот (балтийская килька) *Sprattus sprattus* L., и трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* L. Траление осуществлялось на глубине 40–50 м примерно в 5 м от дна. В массе салаки – около 400 кг – были замечены необычные рыбы, которые впоследствии были определены как анчоусы. Судя по сделанным наблюдениям, при существующем характере промысла мелких морских рыб не всегда тщательно сортируют, и поэтому анчоусы могли в небольшом количестве отлавливаться и ранее, но оставались незамеченными. Шпрот, или балтийская килька, также является относительно новым видом вблизи Санкт-Петербурга. Ранее эти рыбы встречались в небольшом количестве, но сейчас составляют заметную часть уловов в российской части Финского залива, хотя их численность остается небольшой.

**Таблица.** Обследованные водоёмы и случаи находок видов рыб, отсутствовавших в местной ихтиофауне ранее.\*

Водоём	Координаты	Год обследования	Источник сведений						Новый для водоёма вид рыб
			Наблюдения любительского лова	Рейд инспекции	Лов любительскими орудиями лова	Научный лов (жаберными сетями)	Наблюдение незаконного вылова (ловушки, сети)	Наблюдения коммерческого вылова (ставные невода, трал)	
Финский залив Балтийского моря	60.063805°29.934035°	2009, 2010	+	-	+	-	+	-	-
	60.042147°29.872425°	2012	-	-	-	-	-	+	-
	59.850654°28.847382°	2007, 2008, 2010	+	-	+	-	-	-	-
	60.292547°27.817883°	2012	-	-	-	-	-	+	европейский анчоус <i>Engraulis encrasicolus</i>
	60.178896°29.541088°	2009	-	+	-	-	-	-	-
	60.042673°29.695987°	2008	+	-	+	-	+	-	-
	59.874112°30.008435°	2008	+	-	+	-	+	-	-
	59.708004°28.277990°	2003	-	-	-	-	+	+	русский осётр <i>Acipenser gueldenstaedtii</i>
59.830337° 29.007427°	2013	+	-	+	-	+	-	ротан <i>Percottus glenii</i>	
Озёра:									
Антоново	58.849085°30.369433°	2010	+	-	-	-	-	-	-
Белое	59.690228°28.127575°	2010	+	-	-	-	+	-	пелядь <i>Coregonus peled(?)</i>
Волочаевское	60.456377°29.605280°	2012	+	-	+	-	+	-	-
Вуокса	60.962991°29.966385°	2007	+	-	+	-	+	-	-
Гладышевское	60.284126°29.370300°	2007, 2009	+	+	+	-	+	-	пелядь <i>Coregonus peled</i> , радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i>
	60.096312°30.064642°	2011	+	-	+	-	+	-	-
Копанское	59.745762°28.738608°	2012	+	-	-	-	-	-	-
Ладожское	61.261125°30.150576°	2007, 2008	+	-	+	-	+	-	-
	61.258154°30.422577°	2008	+	-	+	-	+	-	радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i>
	60.168552°31.499865°	2007	+	-	+	-	-	-	-
	60.576852°30.693416°	2008	+	-	+	-	-	+	-
Лахтинский разлив	60.003856°30.174572°	2011, 2013	+	+	+	+	+	-	краснобрюхая пиранья <i>Pygocentrus nattereri</i>
Лемболовское	60.358468°30.298026°	2007, 2013	+	-	+	-	+	-	-
Раковые озёра	60.617183°29.407224°	2006	+	+	+	-	+	-	-
Савозеро	60.543880°33.793273°	2010	+	-	-	-	-	-	-
Сестрорецкий разлив	60.101035°29.997063°	2009	+	+	-	+	+	-	-
Суоярви	60.408667°30.192572°	2007, 2008	+	-	+	-	-	-	-
Щучье	60.212123°29.781882°	2012	+	-	+	-	+	-	-
Реки:									
Ащина	60.392802°34.211641°	2008	-	-	+	-	-	-	-
Бурная	60.566511°30.458533°	2007, 2013	+	-	-	-	+	-	радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i>
Большая Рыбежка	60.357726° 33.214919°	2008	-	-	+	-	-	-	-

Великая	60.291161°29.368116°	2006, 2008	-	-	+	-	-	-	-
Волхов	60.012015°32.325837°	2010	-	-	-	-	+	-	-
Воронка	59.815488° 28.975198°	07/2007	+	-	-	-	+	-	-
Вруда	59.158759°28.971265°	07/2007	+	-	+	-	+	-	-
Вьюн	60.537248°30.547457°	2012, 2013	+	-	+	-	-	-	-
Гладышевка	60.228979°29.483652°	2000-2012	+	+	+	-	+	-	-
Ижорка	59.797606°30.596673°	2011	+	-	-	-	+	-	-
Каменка	60.053269°30.273054°	2011	+	-	+	-	-	-	-
Кондега	60.229872°33.346574°	2008	+	-	+	-	-	-	-
Корнушручей	60.498530°34.496905°	2008	-	-	+	-	-	-	-
Ленивец	60.296332°29.371055°	2006	-	-	+	-	-	-	-
Лосевка	60.572332°30.424358°	2010	-	-	+	-	-	-	-
Луга	59.611709°28.166360°	2000	+	+	+	-	+	+	радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i>
Нева	59.806279°30.603340°	2004, 2010	+	-	-	-	+	+	радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i>
Оять	60.504660°33.029061°	2008	+	-	+	-	+	-	-
Паша	60.482787°32.919062°	2008	+	-	+	-	-	-	-
Пейпия	59.774460°28.721130°	2007-2012	-	-	+	-	+	-	-
Приветненка	60.177794° 29.480254°	2007	-	+	-	-	+	-	-
Птичьа	60.291398° 29.727890°	2010, 2012	+	-	+	-	+	-	-
Поповка	59.667206°30.404125°	2011	+	-	+	-	-	-	-
Россонь	59.483835°28.137667°	2012	+	-	-	-	+	-	-
Рощинка	60.224062° 29.515805°	2006-2012	+	+	+	-	+	-	-
Свирь	60.639395°33.265694°	2008	+	-	+	-	-	-	-
Сестра	60.116045°29.981600°	2007, 2010	+	+	+	-	+	-	-
Сондала	60.645341°34.874878°	2008	-	-	+	-	-	-	-
Тикша	60.436599° 33.722274°	2008	-	-	+	-	-	-	-
Тукша	60.700733° 35.116113°	2008	-	-	+	-	-	-	-
Ушковский	60.194037°29.624582°	2010	+	-	+	-	+	-	-
Чёрная (1)	60.209611°29.539811°	2010	+	+	+	-	+	+	-
Чёрная (2)	60.105016°30.050496°	2010	+	+	-	-	+	-	-
Чёрная (3)	59.648486°28.471407°	2010	-	-	+	-	-	-	-
Шапша	60.415278°34.216470°	2007, 2009	-	-	+	-	-	-	-
Янега	60.748476°33.648749°	2009, 2012	-	-	+	-	-	-	-
Пруды, карьеры									
Петровский пруд	60.024059°30.091400°	2009	-	-	-	-	+	-	-
Петровский пруд(2)	59.955317°30.276121°	2012	+	-	-	-	-	-	-
Пруды Петродворцового р-на Санкт-Петербурга	59.884057°29.804444°	2010	-	-	+	-	-	-	ротан <i>Percottus glenii</i>
Пруды Красносельского р-на Санкт-Петербурга	59.697955°30.128898°	2010	+	-	+	-	-	-	ротан <i>Percottus glenii</i>
Пруды Колпинского р-на Санкт-Петербурга	59.817993°30.563046°	2008, 2012	+	-	-	-	-	-	ротан <i>Percottus glenii</i>
Карьер в пос. Грузино	60.328555°30.408536°	2013	+	-	-	-	-	-	ротан <i>Percottus glenii</i>
Пруды Приморского р-на Санкт-Петербурга	60.007292°30.153868°	2011	+	-	+	-	+	-	-
Орловский карьер	60.038568°30.278567°	2011	-	-	+	-	-	-	-

\* Примечание: в столбцах 4–9 «+» и «-» наличие или отсутствие источника сведений, в столбце 10 «-» – виды, отсутствовавшие в местной ихтиофауне ранее, не были обнаружены.

Сходная ситуация наблюдается в отношении чехони *Pelecus cultratus* L. Ранее этот вид был мало известен в Санкт-Петербурге, хотя отмечался в уловах вблизи города [Ружин, 1982] и реже – в северной части Ладожского оз. [Дятлов, 2002], но сейчас он сделался обычным во всей Невской губе, в прибрежных участках Финского залива и во всём Ладожском оз.; в 2011 г. чехонь впервые отмечена в относительно небольшом оз. Лахтинский разлив, расположенном у северо-западной границы города. Вероятно, численность чехони в северной части Ладоги возросла недавно, поскольку эта рыба до недавнего времени была вообще неизвестна для многих местных жителей (в 2009 г. местные рыболовы Приозёрска сообщили о чехони как о новой неизвестной рыбе, пойманной в шхерах Ладоги). Примерно то же самое происходит с другим видом карповых – синцом *Abramis ballerus* L. В настоящее время он встречается редко, но уже достиг северных берегов Ладоги (в 2012 г. был замечен в уловах рыболовов-любителей недалеко от устья Свири).

Для многих небольших водоёмов новым видом становится ротан *Perccottus glenii* Dybowski, естественный ареал которого располагается в бассейне Амура. Ротаны были выпущены в Невскую губу в начале XX в., но в ближайшее после выпуска время об их существовании в естественной среде никаких сведений не поступало. В 1960-е гг. ротаны были повторно завезены в европейскую часть России и попали в водоёмы Московской области [Решетников, 2009]. В дальнейшем ротаны всё чаще и чаще отмечались в европейской части России. Сейчас этот вид активно расселяется любителями – в особенности по прудам Санкт-Петербурга. Особенно вопиющий случай произошёл на территории памятника природы – Дудергофские высоты, расположенного на южной окраине города. В нём одним из ценных объектов охраны является пруд площадью около 700 м<sup>2</sup>, в котором

размножились гребенчатые тритоны *Triturus cristatus* L. (малочисленный по естественным причинам вид и редкий для региона) и другие амфибии. Из-за небольшой глубины пруд был непригодным для жизни рыб. В 2008 г. пруд был углублён и расчищен. Практически сразу же местные жители запустили туда ротанов и карасей. Вскоре после этого ротаны были расселены по всем прудам Дудергофских высот (сообщение К.Д. Мильто). Авторы этих акций были установлены, и выяснилось, что они сами не могут объяснить, зачем это делают. В результате редкий и уязвимый вид – гребенчатый тритон – резко снизил численность. При вселении ротана наблюдается определённая динамика – быстрый рост численности в первые два-три года, «зачистка» водоёма от мелких животных, а потом снижение численности; на завершающих стадиях такого преобразования местных экосистем ротаны питаются себе подобными, вместо обилия мелких особей наблюдается небольшое число крупных. Сейчас, по всей видимости, ротаны расселены почти по всем небольшим водоёмам города и постепенно расселяются по окружающей территории. На данный момент самой северной известной точкой является посёлок Грузино, расположенный на Карельском перешейке на расстоянии около 40 км от Санкт-Петербурга. В относительно крупных водоёмах, где имеются хищные рыбы, ротаны малочисленны, а в небольших замкнутых озёрах они нередко оказываются единственным видом рыб. Интересно, что в некоторых прудах, где относительно многочисленны караси и которые редко облавливаются, ротаны не обнаруживаются. Такая ситуация отмечена в прудах северо-западной окраины Санкт-Петербурга. Они сообщаются с Невской губой, то есть с водоёмом, в который ротаны были выпущены ещё 100 лет назад, однако ротаны не были отмечены

во время наблюдений, и не известно никаких сообщений об их вылове. Другой особенностью этих прудов является «запущенность» – местность вокруг уже длительное время никак не используется и представляет собой густые заросли кустарника на сильно увлажнённой почве. Сами пруды сильно зарастают макрофитами и захламливаются упавшими деревьями. И наоборот, наибольшая численность ротанов наблюдается в расчищенных парковых водоёмах (В упомянутых прудах Дудергофских высот, а также в прудах парков Петродворцового района Санкт-Петербурга ротаны часто хорошо заметны у берега, и могут легко вылавливаться сачком). Недавно (в 2013 г.) было установлено также, что ротаны имеют исключительно высокую численность в каналах атомной электростанции (Ленинградской АЭС), расположенной у южного берега Финского залива.

В 2012 г. летом в оз. Лахтинский разлив была поймана краснобрюхая пиранья *Pygocentrus nattereri* Кнер – крупная особь 33 см длиной (извлечена инспекцией из браконьерской сети). Других таких фактов неизвестно.

Во многих водоёмах нередко обнаруживается радужная форель *Oncorhynchus mykiss* Walbaum – в Ладожском оз., Финском заливе, Неве, Вуоксе, Луге и её притоках. Д.К. Дириным [2005] был учтён 41 экземпляр в р. Бурной (система Вуоксы) с 1989 по 2001 г. Во всех подобных случаях отмечались крупные особи с ярко выраженными признаками заводского происхождения, т. е. эти рыбы были выращены в рыбноводных хозяйствах и каким-то образом оказались за их пределами. В относительно недавнее время известен один случай намеренного выпуска большого количества мальков радужной форели в естественную среду: в 2002 г. несколько тысяч мальков весом около 20 г были выпущены в оз. Гладышевское (руководством заказника «Гладышевский»), расположенное на

Карельском перешейке на расстоянии 80 км от Санкт-Петербурга. В дальнейшем радужная форель в нём и в окружающих водоёмах не отмечалась, хотя как озеро, так и некоторые связанные с ним реки, относительно часто проверяются рыбинспекцией и исследуются специалистами. Сходная ситуация, но в меньшем масштабе наблюдается в отношении пеляди *Coregonus peled* L. В прошлом она расселялась по водоёмам области. Недавно, в 2009 г., в то же оз. Гладышевское её опять выпустили неустановленные лица без какого-то соблюдения формальностей (скорее всего, при участии кого-нибудь из владельцев дорогостоящих коттеджей, недавно построенных у берега озера). После этого от местных жителей поступали сообщения, что в озере появились сиги. Эти «сиги» были отмечены в сетях браконьеров в ходе рейда рыбинспекции. В дальнейшем они пропали – скорее всего, были постепенно выловлены. Из разных источников поступали сообщения о том, что в одном озере на западе Ленинградской области пелядь всё-таки прижилась и воспроизводится (в оз. Белом), но это на данный момент не подтверждено специалистами. Во время наблюдений в озере обнаружена только плотва.

Изредка в водоёмах вокруг Санкт-Петербурга обнаруживаются осетры. До сих пор атлантический осётр *Acipenser sturio* L. упоминается в списках местных видов и в Красной книге России как рыба, которая изредка ещё встречается вблизи Санкт-Петербурга, однако достоверных сообщений о её поимках нет уже несколько десятилетий. Этот вид когда-то был обычным на рассматриваемой территории и достигал особенно высокой численности в р. Луге, впадающей в Финский залив, и в р. Волхов, впадающей в Ладожское оз. В конце XIX в. он почти исчез в Луге [Гримм, 1889], затем, вероятно, вскоре исчез в ней полностью.

В Ладожском оз. и Волхове осетры сохранялись, но, по-видимому, последние нерестилища были окончательно уничтожены строительством Волховской ГЭС в 1930-е гг. [Кудерский, 1996]. Осетры, которые изредка вылавливаются в настоящее время, происходят с рыбоводных хозяйств. Последний такой случай произошёл в 2003 г. – в Финском заливе в сетях было обнаружено несколько русских осетров *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt. около 50 см длиной. Вероятно, в течение года все они были выловлены, потому что в дальнейшем таких сообщений не поступало.

Здесь уместно отметить, что наряду с появлением и ростом численности новых видов, наблюдается и обратное явление – сокращение ареала и численности некоторых «старых» видов. Причём этот процесс происходит в последнее время довольно быстро – так, что это явление не успевает быть изученным в должной мере. Например, на Карельском перешейке в оз. Лемболовское существовала популяция снетка *Osmerus eperlanus eperlanus* m. *spirinchus* Pall. – озёрной формы корюшки, и на озере несколько десятилетий назад существовал даже коммерческий промысел снетка. В конце 1990-х гг. снетки в озере исчезли и с тех пор больше не отмечались. То же самое произошло в другом озере Карельского перешейка – Гладышевском. Наиболее известная местная популяция корюшки – невская – неуклонно сокращается в числе [Попов, 2012]. Сиговые – сиг *Coregonus lavaretus* L., ряпушка *Coregonus albula* L. – остаются довольно обычными в Ладожском оз., но в Финском заливе уже становятся редкими – в ходе коммерческого лова представляют собой небольшой прилов. Численность местных лососёвых рыб уже давно подорвана, и в ходе проведения настоящей работы были получены некоторые очередные свидетельства по этому вопросу. В частности, при исследовании системы р. Чёрной

в 2006 г. было осмотрено около 1000 м<sup>2</sup> дна порожистых участков – потенциальных нерестилищ лососёвых рыб – и было найдено всего одно их нерестовое гнездо [Островский, Попов, 2008], хотя в 1960-е гг. их были десятки [Халтурин, 1970].

### Обсуждение

На обследованной территории на данный момент встречается около 10 новых или относительно новых видов рыб. Среди них только один – ротан – оказал существенное влияние на местные экосистемы, причём преимущественно в сильно нарушенной урбанизированной среде. Остальные виды сами по себе не представляют экологической опасности, однако они представляют интерес в плане оценки состояния природных комплексов и изменений, произошедших в этих комплексах в недавнее время.

Новые виды рыб делятся на две группы – одни в процессе расселения с юга недавно достигли Санкт-Петербурга и Ленинградской области, а другие были привезены из удалённых водоёмов и намеренно выпущены в городе или его окрестностях. Первые наводят на мысль об изменении климата и глобальном потеплении, особенно если учесть, что и некоторые другие животные – не только рыбы – увеличили свой ареал в северном направлении. Например, дикий кабан *Sus scrofa* L. за последние 40–50 лет расселился до северных границ Ленинградской области, хотя раньше встречался лишь в её южной части. Другой интересный пример – расселение обыкновенного ежа *Erinaceus europeus* L. на север. Лет 20–30 назад считалось, что к северу от Санкт-Петербурга ежи практически не встречаются, однако в настоящее время они являются обычными животными по крайней мере на Карельском перешейке на расстоянии не менее 100 км от города.

Все эти случаи не вполне объясняются потеплением. В частности,

в отношении анчоуса роль потепления неочевидна: климат Санкт-Петербурга по-прежнему значительно холоднее, чем климат стран, у берегов которых располагаются обычные местообитания анчоуса (анчоусы распространены преимущественно по берегам Южной Европы и Северной части Африки до берегов Того [Ehrenbaum, 1936]. При этом анчоусы в Финском заливе были пойманы зимой на глубине 40 м – то есть в условиях низкой температуры. На протяжении последнего десятилетия отдельные годы, сезоны, месяцы и недели часто характеризовались как аномально теплые или аномально холодные. Так, зимы 2010 и 2011 гг. были аномально холодными по сравнению с предыдущим десятилетием, лето 2007 г. – жарким, зима 2008 г. – тёплой (снеговой покров не был постоянным, что на территории региона случается исключительно редко) и т. д. В целом, температуры воздуха подвержены колебаниям, и общее состояние климата изменилось мало. Необходимо отметить также, что «аномальные» потепления наблюдались на Северо-Западе России и несколько десятилетий назад (например, в начале 1970-х гг.), но они не вызвали расселение шпрота, чехони и анчоуса по Финскому заливу.

Поимка анчоусов в Финском заливе была неожиданной, однако если бы проводилось специальное исследование по этому вопросу, то это можно было бы предсказать: отдельные поимки анчоусов в Балтийском море известны с 1930-х гг. (то есть задолго до недавнего «глобального потепления»), в дальнейшем долгое время считалось, что анчоусы только заходят в Балтийское море, и северной границей их распространения являются прибрежные воды Северного моря у берегов Голландии и Германии [Ehrenbaum, 1936], затем анчоус расселился по всему Северному морю, а в южной части Балтийского моря сделался постоянным обитателем. В недавнее время у берегов южной Швеции уловы анчоусов исчислялись тоннами [Schaber et al.,

2010]. Таким образом, если экстраполировать эти данные, то нет ничего удивительного в том, что анчоус достиг Финского залива. Можно ожидать и дальнейшего расширения его ареала.

При интерпретации подобных фактов помимо потепления необходимо обратить внимание на другие процессы. Во-первых, любой вид стремится увеличить свой ареал и численность и постепенно расселяется при наличии возможности. При этом большая часть видов или групп более высокого таксономического уровня возникла в тропиках, и затем постепенно заселяла северные широты [Darlington, 1957]. Это означает, что расселение рыб на север является естественным процессом. Во-вторых, практически во всех водоёмах имеет место длительный интенсивный вылов рыб, который ведёт к сокращению их численности. На рассматриваемой территории факты перелова известны по меньшей мере с XIX в. [Бэр, 1854; Данилевский, 1875; Grimm, 1889; Казаков, 1998] и продолжают отмечаться до настоящего времени. В этом отношении показательна упомянутая выше небольшая речная система региона – система р. Чёрной Карельского перешейка. В ней в 1940–1950-е гг. существовало рыбоучётное заграждение, которое «учитывало» кумжу *Salmo trutta* L. и лосося *Salmo salar* L., заходивших в реку на нерест. «Учёт» закончился тем, что в 1960-е гг. местная популяция атлантического лосося была истреблена полностью, численность кумжи сократилась. В 1980-е гг. предпринимались попытки реакклиматизации атлантического лосося, но они оказались безуспешными. В 1996 г. часть речной системы была включена в особо охраняемую территорию (заказник Гладышевский, созданный по инициативе Зоологического института РАН, а точнее, его сотрудника Д.К. Дирина), задачей которой считалось восстановление местной популяции лосося. С 2000 г. в реки осуществляются выпуски молоди

лосося, но численность лососёвых в реке остаётся ничтожно малой. За последние 50 лет она сократилась в десятки раз, при том, что она сокращалась и ранее. Рыбоучётное заграждение уже около 20 лет работает на более крупной речной системе – реки Луги, что ведёт к аналогичному результату [Попов, 2003, 2006, 2010]. Число примеров истребления лососёвых велико и, вероятно, на всей рассматриваемой территории численность лососёвых уменьшилась примерно в таких же масштабах, как и в системе р. Чёрной. В настоящее время местные популяции кумжи и ладожские популяции атлантического лосося занесены в Красную книгу России.

В далёком прошлом новые виды должны были прижиться в среде, которая уже занята другими видами, а сейчас из-за длительного промысла и перелова это препятствие не так существенно. Таким образом, естественный процесс расселения ускоряется в настоящее время антропогенным преобразованием среды. В случае анчоуса сходные с ним по экологии рыбы – салака, шпрот – малочисленны; естественные их враги – в первую очередь, лососёвые – также малочисленны; и поэтому для расселения анчоуса нет препятствий со стороны других видов рыб. Это ни в коей мере не означает, что в новых местообитаниях рассматриваемый вид достигает высокой численности – продолжающийся интенсивный вылов этому препятствует.

Эта схема согласуется с данными о соседнем Северном море. В нём также в недавнее время наблюдается расширение ареала южных видов рыб – ставриды *Trachurus trachurus* L., скумбрии *Scomber scombrus* L., малого дракончика *Echilichthys vipera* Cuvier, сардины *Sardina pilchardus* Walb., жёлтого морского петуха *Trigla lucerna* L. и др. Так же, как и в случае проникновения анчоуса в Балтийское море, в северной части Северного моря наблюдались их отдельные инвазии еще

с 1920-х гг. (возможно, что они происходили и ранее), но с 1990-х их популяции, по-видимому, достигли стабильного состояния во всём море. Авторы одного из наиболее полных исследований этого явления [Beare et al., 2004] пришли к выводу, что эти факты неоднозначно связаны с повышением температуры. Расселение наблюдалось и у глубоководных рыб – у синеротого морского окуня *Helicolenus dactylopterus* Delaroche, который постоянно обитает при низкой температуре. Отдельные случаи резкого повышения численности вселенцев наблюдались и несколько десятилетий назад, причём в случае скумбрии в 1950-е гг. произошёл более резкий подъём, чем в 1990-е гг. [Beare et al., 2004]. Всякий раз после пика уловов нетипичных для севера рыб наблюдалось их падение, то есть популяции-вселенцы истреблялись промыслом.

Упомянутое выше сокращение численности «старых» видов также согласуется с представленной схемой расселения южных видов в северном направлении. Местные виды, численность которых падает, представляют собой наибольшую промысловую ценность, и неуклонно истребляются. Сокращение численности некоторых из них – в особенности, относящихся к лососеобразным – могло бы расцениваться как свидетельство потепления климата, однако о них имеются наиболее убедительные свидетельства перелова. Заколы – прообраз современных «рыбоучётных заграждений» – уже не менее 200 лет сооружаются на лососёвых реках рассматриваемой территории, и ещё 150 лет назад состояние популяций лососёвых считалось катастрофическим, хотя уловы достигали десятков тонн в год [Гримм, 1889] – значительный по современным меркам объём. В то же время не все самые ценные и особенно активно истребляемые рыбы могут считаться северными для рассматриваемой территории – у осетра и угря

*Anguilla anguilla* L., основная часть ареала располагается южнее, однако их численность также катастрофически сокращалась на протяжении последних столетий. Исчезновение всех этих видов не могло не отразиться на общем состоянии водных экосистем – возможно, они сделались более восприимчивыми к инвазиям. Расселение наземных млекопитающих на север, вероятно, тоже связано не столько с потеплением, сколько с общей тенденцией к расселению и антропогенным преобразованием территории.

Другой источник новых видов – намеренные выпуски и их успех – также отчасти связан с преобразованием территории. О ротане не поступало десятилетиями никаких сообщений, а сейчас он оказался на виду. Это можно объяснить тем, что местные виды рыб сделались малочисленными, и ротаны заполнили освободившееся пространство. Стремление к наведению порядка на территории, которое неуклонно прогрессирует по мере экономического развития, вероятно, также этому способствует. Оно проявляется в числе прочего в том, что часто посещаемые пруды парков и даже некоторых особо охраняемых природных территорий расчищаются от всего «лишнего» – растительных остатков и упавших деревьев; в результате в них становится намного меньше убежищ для мелких гидробионтов (например, личинок амфибий) и они легко истребляются новым хищником – ротаном.

Другие намеренные выпуски не привели к формированию воспроизводящихся популяций новых видов, но вполне вероятно, что ситуация может измениться – в результате непрекращающихся экспериментов любителей какие-то чужеродные виды могут и прижиться. Близость большого города с многочисленным населением способствует подобной «исследовательской» деятельности. При этом многие любители состоятельны и, как показывает случай поимок пеляди в

Гладышевском оз., их эксперименты могут быть крупномасштабными.

Сделанные наблюдения дают основание утверждать, что желание выпустить рыбу является распространённым инстинктом человека, который является почти таким же сильным, как и желание её выловить. Другого объяснения ряду случаев появления новых видов – в особенности ротана или пирании – найти не удалось. Заметим, что в некоторых странах под этот инстинкт подведена религиозная или иная культурная база – в Китае, например, по праздникам с древних времён выпускают рыб, птиц и черепах. В Европе такой базы нет, но инстинкт всё равно проявляется. Например, в Чехии туристам предлагают за деньги выпустить на волю рыб. Подобные действия исходят из каких-то глубин психологии человека. Едва ли стоит сомневаться, что они проявляются и в научном сообществе. Скорее всего, именно в этом, а не в результатах научных исследований, коренятся выполненные проекты акклиматизации чужеродных видов. Зачем, например, было везти из Сибири пелядь и выпускать её в водоёмы Ленинградской области, если она в экологическом и промысловом отношении практически ничем не отличается от местных сига? Допустим, местным экосистемам от этого не был нанесён ущерб, но были затрачены большие силы и средства на сомнительное занятие. Косвенным образом это оказало скорее негативное воздействие на состояние местных популяций рыб, потому что только отвлекало от исследований и регулирования местного промысла, так же как и сохранения местных видов рыб.

### Заключение

Случаи появления новых видов рыб указывают на то, что основной экологической проблемой водной среды является её неуклонное опустошение человеком. Не столько глобальное потепление или привнесение новых

видов, сколько истребление местных видов – преимущественно ценных в промысловом отношении – является главной причиной появления чужеродных видов в водной среде, поскольку в сложившихся условиях они легко приживаются из-за депрессивного состояния популяций местных рыб.

### Литература

- Анацкий С.Ю., Кудерский Л.А., Неелов А.В., Чмилевский Д.А. Круглоротые и рыбы Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные): Сб. статей / Под ред. Н.Б. Балашовой, А.А. Заварзина. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 1999. С. 397–425.
- Бэр К.М. Материалы для истории рыболовства в России и в принадлежащих ей морях // Уч. зап. Имп. Акад. Наук. 1854. Т. 2, вып. 4. С. 465–544.
- Гримм О.А. Рыбы и рыболовство в реке Луге // Сельское хозяйство и лесоводство. 1889. Ч. CLXII. С. 121–139.
- Данилевский Н.Я. Описание рыболовства в северо-западных озёрах. Исследование о состоянии рыболовства в России. СПб: Министерство государственных имуществ, 1875. Т. IX. 157 с.
- Дирин Д.К. Краткий отчёт об ихтиологических наблюдениях в 2002–2005 гг. Неопубликованная рукопись. 8 с. (Передана в ГосНИОРХ и ФГУ Севзапробвод в 2005 г.)
- Дятлов М.А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Казаков Р. В. История и состояние промысла атлантического лосося в России // Атлантический лосось. СПб.: Наука, 1998. С. 335–380.
- Ковалёв Д.Н., Носков Г.А., Носкова М.Г., Попов И.Ю., Рымкевич Т.А. Концепция формирования региональных систем особо охраняемых природных территорий (на примере Санкт-Петербурга и Ленинградской области). Часть I. Экологические аспекты // Биосфера. 2012. Т. 4. № 2. С. 393–428.
- Ковалёв Д.Н., Носков Г.А., Носкова М.Г., Попов И.Ю., Рымкевич Т.А. Концепция формирования региональных систем особо охраняемых природных территорий (на примере Санкт-Петербурга и Ленинградской области). Часть II. Организационные аспекты // Биосфера. 2013. Т. 5. № 2. С. 160–174.
- Кудерский Л.А. Промысел осетра в Ладожском озере: история и финал // Рыбоводство и рыболовство. 1996. 2. С. 13–14.
- Островский А.Н., Попов И.Ю. Шанс для жемчужницы // Природа. 2008. № 9. С. 64–68.
- Попов И.Ю. Современное состояние популяций балтийского лосося Российской части Финского залива // Сборник материалов конференции «Акватерра». СПб., 2003. С. 127–129.
- Попов И.Ю. Лососёвый кризис на западе США // Вопросы рыболовства. 2006. № 1. С. 61–72.
- Попов И.Ю. Характер роста атлантического лосося (*Salmo salar*, Salmonidae) популяций российской части Финского залива Балтийского моря // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11. № 3 (43). С. 415–427.
- Попов И.Ю. Заказник «Питерская корюшка» и специфика недавних исследований рыб Санкт-Петербурга и прилегающей территории // Наш общий Финский залив. Сборник материалов I научной конференции СПбГУ, посвящённой «Году Финского залива – 2014». СПб.: ВВМ, 2012. С. 190–192.
- Решетников А.Н. Современный ареал рыбы ротана (*Perccottus glenii* Dibowski, 1877) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 17–27.

- Ружин С.В. Некоторые черты биологии размножения чехони *Pelecus cultratus* (L.) Восточной части Финского залива // Сборник науч. трудов ГосНИОРХ. 1982. Вып. 191. С. 55–60.
- Халтурин Д.К. Исследование биологии кумжи (*Salmo trutta* L.) Карельского перешейка // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10, вып. 2(61). С. 319–332.
- Beare D., Burns F., Greig T., Jones E., Peach K., Kienzle M., McKenzie E., Reid D. Long-term increases in prevalence of North Sea fishes having southern biogeographic affinities // Marine Ecology Progress Series. 2004. V. 284. P. 269–278.
- Darlington P.J. Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals. London: Chapman and Hall, 1957. 657 p.
- Davies C.E., Moss D., Hill M.O. EUNIS Habitat Classification revised. Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity, European Environment Agency. October 2004. 310 p. ([http://eunis.eea.europa.eu/upload/EUNIS\\_2004\\_report.pdf](http://eunis.eea.europa.eu/upload/EUNIS_2004_report.pdf)).
- Ehrenbaum E. Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. Schweitzerbart, Stuttgart. 1936. 337 s.
- Schaber M., Petereit C., Paulsen M. Diet composition and feeding of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in Kiel Bight, western Baltic Sea // Journal of Fish Biology. 2010. V. 76 (7). P. 1856–1862.

# NEW FISH SPECIES IN THE RUSSIAN PART OF THE GULF OF FINLAND AND INLAND WATER BODIES OF SAINT-PETERSBURG AND LENINGRADSKAYA OBLAST

© 2014 Popov I.Yu.

Saint-Petersburg State University, Faculty of Biology and Soil Science,  
Vertebrate zoology department. Russia, 199034, Saint-Petersburg, Universitetskaya n. 7/9  
[igorioshapopov@mail.ru](mailto:igorioshapopov@mail.ru)

Results of recent observations of alien fish species (anchovy, piranha, Chinese sleeper, rainbow trout, peled) in water bodies around Saint-Petersburg (Gulf of Finland, Ladoga Lake and surrounding rivers and lakes) are presented. Relatively new species, i. e. the species increasing their distribution area recently (sabrefish, zope, sprat), are discussed as well. The causes of such events are discussed. The fishing and overfishing of local fishes are considered as the most significant ones.

**Key words:** European anchovy, Gulf of Finland, Ladoga, Chinese sleeper, rainbow trout, peled, overfishing, new fish species.

# РОЛЬ МЕХАНИЗМА ФОРМИРОВАНИЯ ВТОРИЧНОГО АРЕАЛА В ОБЕСПЕЧЕНИИ КОНТАКТОВ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ АДВЕНТИВНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

© 2014 Хорун Л.В.

ФГБОУ ВПО Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого  
Тула 300026, [khorooun@mail.ru](mailto:khorooun@mail.ru)

Поступила в редакцию 02.10.2013

В работе описана совокупность случайных факторов, которая на первых этапах формирования вторичного ареала вида доминирует и создаёт предпосылки для появления и начала самовозобновления популяций адвентивных видов растений, а затем – для их контакта между собой.

**Ключевые слова:** заносные виды растений, область заноса, первичный ареал, вторичный ареал, формирование вторичного ареала, поток генов, дрейф генов, степень натурализации.

## Введение

После того, как реализован этап инвентаризации адвентивных флор большинства регионов Средней России, встаёт задача определения взаимодействия между комплексом случайных факторов, определяющих попадание вида в область заноса и биологических, в том числе генетических и фитоценологических механизмов, которые включаются впоследствии уже на новой территории. Выявление «точки контакта» между этими разнородными компонентами инвазионного процесса является существенным звеном в описании хода формирования вторичного ареала вида.

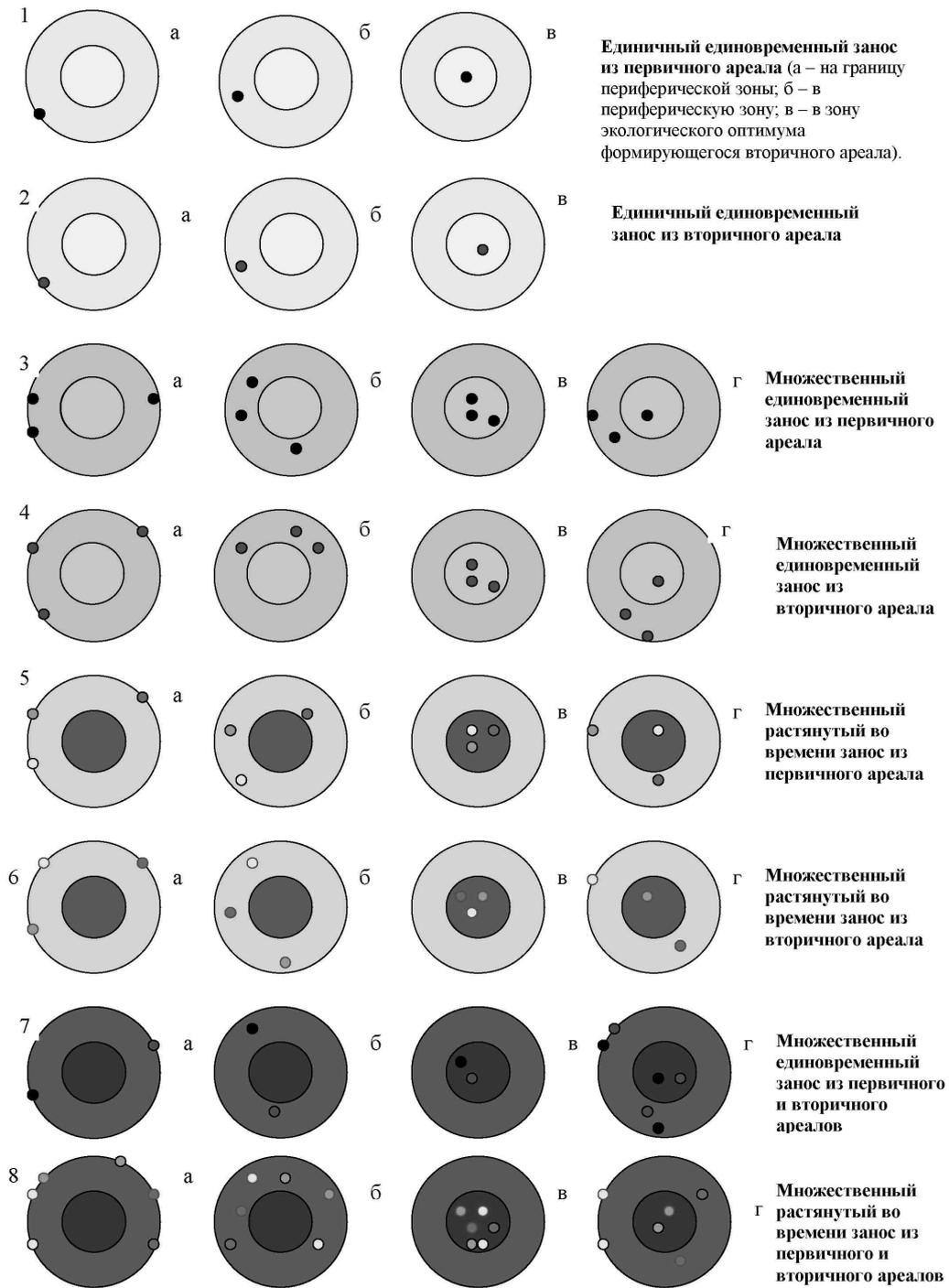
Следует отметить, что проблеме формирования вторичного ареала адвентивных видов растений посвящено множество работ. Однако они касаются либо формирования ареала конкретного вида, либо других частных характеристик ареалов и поведения адвентивных видов в них [Bossdorf et al., 2005; Durka et al., 2005; Ro, Durka, 2006; Ross et al., 2008]. Очень интересна серия работ немецких авторов, в которых рассматривается процесс

взаимодействия популяций отдельных видов между центром и периферией ареала, выводятся признаки центральных и периферических популяций, описываются генетические процессы, происходящие в центральных и периферических популяциях и при их взаимодействии [Durka, 1999; Eckstein et al., 2006]. Однако эти данные приводятся для видов природной флоры Германии. При этом нам не удалось обнаружить работ, в которых сходные процессы описывались бы во времени в ходе формирования вторичного ареала какого-либо адвентивного вида! Несомненно, этот аспект требует более тщательного эмпирического и теоретического изучения.

## Материал и методика работы

Основываясь на анализе литературных данных [Шереметьева и др., 2008] и материалах полевых исследований, мы выделили 8 этапов насыщения вторичного ареала видом (Рис. 1): единичный единовременный занос из первичного ареала; единичный единовременный занос из вторичного ареала; множественный единовременный занос

Рис. 1. Этапы насыщения вторичного ареала вида.



из первичного ареала; множественный единовременный занос из вторичного ареала; множественный растянутый во времени занос из первичного ареала; множественный растянутый во времени занос из вторичного ареала; множественный единовременный занос из первичного и вторичного ареалов; множественный растянутый во времени

занос из первичного и вторичного ареалов [Хорун, 2012].

Предлагая такую классификационную схему, мы исходили из того, что факт заноса особей вида на новую территорию является следствием совокупности случайных обстоятельств, которые, однако, можно формально объединить в группы по отношению

к временным и пространственным параметрам, составляющим основу динамики любой системы, в том числе флоры.

Важное значение имеют методические вопросы, которые нам пришлось решать в ходе формирования представленной на рис. 1 классификации. Например: какой занос считать единовременным, а какой – растянутым во времени? С наших позиций, единовременным может считаться такой занос, временные рамки которого не позволили реализоваться генетическому потенциалу занесённых особей вида. На практике это означает, что если вид был занесён в регион однажды, то занос единовременный, а если это произошло несколько раз или происходит постоянно на протяжении всего периода флористических исследований – то занос следует классифицировать как растянутый во времени. Этим подходом мы руководствовались при формировании первичной базы данных.

Второй важный вопрос: а что считать единичным заносом и для какой площади справедливо это определение? Вероятно, мы вполне можем считать занос единичным, если на территории скажем Тульской области вид нашли только 1 раз и более не встречали. Однако, если мы перейдем на ступень выше, и будем рассматривать флору бассейна р. Оки и/или Центральной России, то вполне может оказаться, что этот вид обнаружен почти одновременно в нескольких регионах. Какое определение дать такому заносу? Вероятно, здесь следует прийти к какому-то разумному решению, учитывая, что главным критерием является отсутствие контакта между популяциями. На наш взгляд, при изучении адвентивной флоры одного региона можно говорить о единичном заносе, а при рассмотрении более крупного выдела – о множественном. Здесь нет противоречия: одна точка на несколько сотен квадратных километров на локальном уровне скорее всего гарантирует отсутствие контакта

между популяциями. С другой стороны, если изучаемая площадь слишком мала, то можно впасть в другую крайность – говорить о единичном заносе в пределах, скажем, административного района, а при этом вид есть уже в нескольких районах и, таким образом, существует возможность контакта между популяциями. Поэтому, если вид был найден в Тульской области один раз за весь период флористических исследований (около 200 лет), то мы считали такой занос единичным, а если два и более раз – множественным.

Следующий существенная проблема – это попытка определения, на основании истории заноса, откуда он произошёл: из первичного ареала, из вторичного ареала или из обеих частей ареала. Говорить о заносе только из первичного ареала очень сложно, так как прямых доказательств этому факту, кроме молекулярных данных, нет. На уровне рабочей гипотезы мы допускаем, что занос произошёл из природного ареала, если этот ареал вплотную подходит к границам Тульской области. Поэтому группа видов, отнесённых нами к этой категории, малочисленна: она насчитывает 28 видов из 327 рассматриваемых.

Если природный ареал вида очень далеко отстоит от изучаемого региона и есть сообщения о том, что вид был ранее найден в других частях формирующегося вторичного ареала, мы принимали его как занесённый из вторичного ареала. В первую очередь, это имеет отношение к растениям, занесённым с других континентов, в частности из Северной и Центральной Америки. Как правило, в процессе формирования базы данных, мы видели целый ряд литературных подтверждений тому, что какой-либо американский вид уже встречали в других частях Старого Света прежде, чем его обнаружили в Тульской области. Таким образом, вероятность попадания вида напрямую из Северной Америки в наш регион крайне мала.

И, наконец, если первичный природный ареал вида располагается в Евразии и нет специальных исследований, которые показывают продвижение вида от границ природного ареала по континенту, мы допускаем, что возможно его попадание в Тульскую область как из первичного, так и из вторичного ареалов.

На рис. 1 показаны некая центральная и периферическая области во вторичном ареале, хотя при первичном заносе речь не может идти о его сформированности. Его просто нет. Выделение центральной области в этом случае основано на предположении, что существует некоторая область экологического оптимума вида, при попадании в которую особи вида имеют изначально больше шансов выжить, пройти большой жизненный цикл полностью. Кроме того, здесь впоследствии может сформироваться ядро вторичного ареала. Вычислить область экологического оптимума вида можно, учитывая и точно определяя ареал повышенной встречаемости вида в области его естественного произрастания и соответствие его экологических условий (климатических, эдафических, фитоценологических и т. п.) условиям в области заноса. На это обратил внимание А.В. Щербаков [2011].

Теперь следует ответить на вопрос: есть ли реальная корреляционная связь между этим случайным, стохастическим компонентом инвазионного процесса и биологическими механизмами, которые включаются после попадания вида на новую территорию? И, если предположить, что такая связь есть, как её достоверно выявить и описать?

Для ответа на эти вопросы мы составили первичную базу данных, которая затем использовалась в ходе дальнейших исследований (Таблица 1). Она отражает видовой состав адвентивной флоры Тульской области, выделенный на основании литературных данных [Шереметьева и др., 2008] и материалов собственных исследований автора, год первого указания, время нахождения вида во флоре, биологические особенности вида, которые могут оказать влияние на генетические процессы, происходящие в ходе формирования вторичного ареала, современную степень натурализации вида, а также, предположительно, на основе анализа истории заноса в Тульской и сопредельных областях, классификационную группу по механизму заноса. Таких списков у нас получилось 8, согласно количеству классификационных групп. Число видов во всех списках, которое подвергалось дальнейшему анализу – 327. Это существенно меньше количественного состава всей адвентивной флоры Тульской области (423 вида). Мы исключили из анализа оставшиеся 96 адвентивных видов, относящихся к двум основным группам: виды, произошедшие в культуре и археофиты, природный ареал которых не представляется возможным выделить.

Следующий шаг – это соотнесение сделанных предположений относительно механизмов заноса с классификациями адвентивных видов растений по степени натурализации. Эти классификации можно рассматривать как результат реализации механизмов заноса на локальных исследуемых

**Таблица 1.** Фрагмент первичной базы данных видов адвентивной флоры Тульской области

№	Название вида	Год первого указания	Время нахождения вида во флоре	Биологические характеристики вида	Современная степень натурализации	Предполагаемая классификация механизмов заноса
1.	<i>Leymus ramosus</i> (Trin.) Tzvelev	1992 (MW, Хорун)	20	Многолетник. Единичная находка.	N <sup>0</sup>	Евразиатский степной и полупустынный вид; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1

2.	<i>Rumex stenophyllus</i> Ledeb.	1995 (MW; Хорун)	17	Многолетник. Единичная находка.	N <sup>1</sup>	Евразийский вид солонцеватых лугов; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
3.	<i>Bassia sedoides</i> (Pall.) Aschers.	1949 (Скворцов)	63	Однолетник. Единичная находка.	N <sup>0</sup>	Евразийский вид солонцеватых лугов близ северной границы природного ареала; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
4.	<i>Polygonum calcatum</i> Lindm.	1987 (ТГПУ, Шереметьева)	25	Однолетник, собран 1 раз	N <sup>3</sup>	Вид северо-западных районов Европейской части России, заносится на юг и восток; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
5.	<i>Polygonum patuliforme</i> Worosch.	1992 (Хорун)	20	Однолетник, собран 1 раз	N <sup>0</sup>	Восточноевропейско-западносибирский степной вид; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
6.	<i>Alisum calycinum</i> L.	1989 (MW; Шереметьева)	23	Однолетник; собран 1 раз	N <sup>0</sup>	Европейский степной и лесостепной вид щебневых склонов близ северной границы природного ареала; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
7.	<i>Cardaminopsis arenosa</i> (L.) Heyek.	1995 (MW, Хорун)	17	Однолетник или двулетник	N <sup>0</sup>	Западноевропейский луговой вид; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
8.	<i>Hesperis sibirica</i> L.	1879 (MW, Кожевников)	133	Единично	N <sup>3</sup>	Вид восточных районов Евразии, по сопредельным районам Липецкой обл. проходит северо-западная граница природного ареала; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
9.	<i>Malva excisa</i> Reichenb.	1881 (Zinger)	131	Многолетник. Одна находка.	N <sup>0</sup>	Вид Средней и Северной Европы; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
10	<i>Caucalis platycarpus</i> L.	1990 (MW, Шереметьева)	22	Однолетник. Обнаружен на хлебоприёмном пункте; вероятно, завезён с зерном.	N <sup>0</sup>	Южно-евразийский сорняк зерновых и бахчевых культур; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
11	<i>Lycopsis orientalis</i> L.	1995 (MW, Хорун)	17	Однолетник.	N <sup>0</sup>	Вид сухих степей юго-восточных районов Европейской России; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1
12	<i>Orobanche ramosa</i> L.	1895 (MW, Горшков)	117	Однолетник, единичная находка.	N <sup>0</sup>	Европейско-малоазиатский вид; единичный, единовременный занос из первичного ареала: 1

**Таблица 2.** Критерии градации степеней натурализации адвентивных видов растений (по А.В. Крылову, 2008)

Степень натурализации	Способность перезимовывать	Способность удерживаться	Способность возобновляться	Способность формировать относительно устойчивые группировки	Способность самостоятельно распространяться от родительских растений	Характер осваиваемых местообитаний	Способность изменять характер, условия, аспект или природу экосистем
$N^0$	-	-	-	-	-		-
$N^1$	+	-	-	-	-		-
$N^2$	+	+	-	-	-		-
$N^3$	+	-	+	-	-		-
$N^4$	+	+	+	-	-		-
$N^5$	+	+	+	+	-	Антропогенно нарушенные	-
$N^6$	+	+	+	+	-	Естественные	-
$N^7$	+	+	+	+	+	Антропогенно нарушенные	-
$N^8$	+	+	+	+	+	Естественные	-
$N^9$	+	+	+	+	+	Естественные	+

территориях, входящих в состав вторичного ареала.

Таким образом, классификации являются отражением видимых проявлений процесса натурализации в области заноса, которую, вероятно, следует понимать как совокупность разнородных частей вторичных ареалов видов адвентивной флоры исследуемой территории.

Классическая классификация сводится к выделению четырёх групп видов по степени натурализации: эфемерофиты, колонофиты, эпекофиты и агриофиты [Schroeder, 1969], однако многие авторы указывают на явную неоднородность этих групп [Нотов, 2009], а следовательно, – на необходимость детализации таких классификаций. Однако во всех случаях классификации по степени натурализации учитывают прежде всего натурализационный успех вида в пределах конкретной части территории вторичного ареала в течение ограниченного времени.

Интересно, что вектор механизма заноса и результат натурализации, выраженный через динамику степеней натурализации, должны совпадать в том случае, если этому способствуют биолого-генетические возможности вида и близость к центру вторичного ареала. Если же особенности вида и его попадание на периферию вторичного ареала приводят к тому, что механизм не реализуется, а степень натурализации остаётся низкой в течение длительного времени, можно говорить о противоположной направленности этих процессов. Это можно выявить с помощью детальной классификации видов изучаемой адвентивной флоры по степени натурализации. В данном исследовании мы придерживаемся классификации, предложенной А.В. Крыловым [2008; Табл. 2].

Далее мы исключили из базы данных вспомогательные сведения, оставив только основные параметры, анализ соотношения между которыми и привёл нас к представленным ниже выводам. Эти параметры отражены в таблице 3.

**Таблица 3.** Фрагмент базы данных, которая демонстрирует соотношение между классификационными группами по механизму заноса и степенью натурализации адвентивных видов растений флоры Тульской области.

№	Название вида	Предполагаемая классификационная группа по механизму заноса (цифровые обозначения согласно рис. 1)	Степень натурализации вида (согласно классификации А.В. Крылова: таблица 2)
1	<i>Leymus ramosus</i>	1	$N^0$
2	<i>Bassia sedoides</i>	1	$N^0$
3	<i>Polygonum patuliforme</i>	1	$N^0$
4	<i>Alissum calycinum</i>	1	$N^0$
5	<i>Cardaminopsis arenosa</i>	1	$N^0$
6	<i>Malva excisa</i>	1	$N^0$
7	<i>Caucalis platycarpus</i>	1	$N^0$
8	<i>Lycopsis orientalis</i>	1	$N^0$
9	<i>Orobancha ramosa</i>	1	$N^0$
10	<i>Rumex stenophyllus</i>	1	$N^1$
11	<i>Polygonum calcatum</i>	1	$N^3$
12	<i>Hesperis sibirica</i>	1	$N^3$
13	<i>Vallisneria spiralis</i>	2	$N^0$
14	<i>Botriochloa ischaemum</i>	2	$N^0$
15	<i>Bromus racemosus</i>	2	$N^0$
16	<i>Lolium persicum</i>	2	$N^0$
17	<i>Chenopodium botrus</i>	2	$N^0$
18	<i>Polycnemum majus</i>	2	$N^0$
19	<i>Suaeda altissima</i>	2	$N^0$
20	<i>Silene pendula</i>	2	$N^0$
21	<i>Papaver dubium</i>	2	$N^0$
22	<i>Clypeola jonthlaspi</i>	2	$N^0$
23	<i>Diploaxis tenuifolia</i>	2	$N^0$
24	<i>Rapistrum rugosum</i>	2	$N^0$
25	<i>Poterium sanguisorba</i>	2	$N^0$
26	<i>Cicer arietinum</i>	2	$N^0$
27	<i>Glycine max</i>	2	$N^0$
28	<i>Lathurus aphaca</i>	2	$N^0$
29	<i>Trigonella caerulea</i>	2	$N^0$
30	<i>Geranium collinum</i>	2	$N^0$

### Результаты

В этом разделе работы представлены частные выводы, к которым мы пришли на основе прямого анализа данных. Биологический смысл этих выводов мы попытались изложить в разделе «Обсуждение результатов».

Проанализировав часть состава адвентивной флоры Тульской области (327 видов высших сосудистых растений) с точки зрения механизма заноса, мы обратили внимание на следующее:

1. Множественные заносы преобладают над единичными. 56 видов были обнаружены на нашей территории лишь однажды, а 271 вид заносился неоднократно. Нельзя исключить влияние на этот показатель недостаточной исследованности территории, однако при возрастании числа единичных находок будет возрастать и число повторных, поэтому этот аргумент не может оказывать бесспорное влияние на указанное соотношение.

**Таблица 4.** Количественные соотношения между группами видов адвентивной флоры Тульской области, выделенными по механизму заноса и по степени натурализации

Классификационная группа по механизму заноса (1–8; см. рис. 1)	Классификационная группа по степени натурализации (N <sup>0</sup> –N <sup>9</sup> ; см. табл. 3)										Всего видов:
	N <sup>0</sup>	N <sup>1</sup>	N <sup>2</sup>	N <sup>3</sup>	N <sup>4</sup>	N <sup>5</sup>	N <sup>6</sup>	N <sup>7</sup>	N <sup>8</sup>	N <sup>9</sup>	
1	9	1	0	2	0	0	0	0	0	0	12
2	35	2	3	2	0	2	0	0	0	0	44
3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
4	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5
5	2	0	0	1	1	1	3	4	1	0	13
6	21	1	15	23	21	11	11	20	12	11	146
7	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3
8	14	1	4	13	13	11	6	25	12	3	102
Всего видов:	88	5	23	42	35	26	20	49	25	14	327

2. Заносы из вторичного ареала преобладают над заносами из первичного ареала. Согласно нашим предположениям на основании анализа истории заноса, только из первичного ареала могут быть занесены 28 видов, а 299 – это заносы из вторичного ареала или из обеих частей ареала.

3. Заносы из какой-либо одной части ареала (первичной или вторичной) преобладают над заносами из обеих частей ареала. Только из первичного либо только из вторичного ареала занесены, вероятно, 222 вида, а 105 могли попасть в Тульскую область разными путями. Это утверждение кажется нам наиболее уязвимым и требующим проверки молекулярными методами.

4. Растянутые во времени заносы преобладают над единовременными. 66 видов занесены в Тульскую область единовременно и 261 – растянуто во времени, то есть особи этих видов более или менее регулярно обнаруживались на нашей территории на протяжении длительного периода времени.

5. Единично единовременно занесённые виды составляют половину среди видов с низкими степенями натурализации (N<sup>0</sup> – N<sup>1</sup>). То есть на первые две классификационные группы по механизму формирования вторичного ареала приходится 47 видов с низкими степенями натурализации (N<sup>0</sup> – N<sup>1</sup>). В эти же 2 первые группы

попадают только 9 видов с более высоким уровнем натурализации (N<sup>2</sup> – N<sup>9</sup>). Биологический смысл этого соотношения состоит вероятно в том, что единичные единовременные заносы не дают возможностей для реализации генетических резервов вида.

6. Среди видов со степенями натурализации от N<sup>2</sup> до N<sup>9</sup> преобладают виды, занесённые неоднократно и растянуто во времени. Всего видов со степенями натурализации N<sup>2</sup> – N<sup>9</sup> насчитывается 234 и львиная доля из них (222) заносится неоднократно и растянуто во времени.

Полная картина соотношения между группами видов адвентивной флоры Тульской области, выделенных по механизму заноса и по степени натурализации, представлена в таблице 4.

### Обсуждение результатов

Как известно, ареалом называется часть земной поверхности (или акватории), в пределах которой встречается данный таксон [Толмачёв, 1971]. В пределах своего ареала таксоны обычно распространены более или менее неравномерно. При этом совсем не обязательно, чтобы наиболее массовым вид был близ центра ареала: его распространение внутри ареала может иметь и резко ассиметричный характер.

Часть ареала, в пределах которой наблюдается «массовое произрастание

данного вида или вообще повышенная обычность его, заметное его участие в образовании растительных группировок на фоне преимущественно рассеянного произрастания в других частях ареала» было предложено называть ценоареалом [Куваев, 1965; Толмачёв, 1971]. А.В. Щербаков [2011] предлагает использовать для этих целей термин «ареал повышенной встречаемости», который может быть определён на основе формальных количественных показателей региональной (или локальной) встречаемости вида. В западной литературе используются термины *central (core)* – центральная и *peripheral* (периферическая) части ареала [Eckstein et al., 2006]. Однако у ряда видов не выявлены различия в уровне встречаемости вдоль градиента ареала – например, *Silene regia* Sims [Dolan, 1994; Van Rossum et al., 2003]. Всё сказанное относится к первичному ареалу. Однако вторичный ареал в процессе своего формирования может приобретать сходные особенности.

Например, в южных районах Средней России *Ambrosia artemisiifolia* L. регулярно плодоносит и формирует в почве собственный банк семян и, следовательно, территории Ростовской и Саратовской областей можно считать сформировавшимся «ядром» вторичного ареала амброзии полыннолистной. В северных областях расселение вида зависит от периодического заноса диаспор, так как собственные семена не вызревают. Таким образом, Ивановскую, Ярославскую, Владимирскую области вероятно следует считать периферической частью вторичного ареала. Центрально-Чернозёмные области занимают промежуточное положение: в отдельные годы семена *A. artemisiifolia* могут вызревать. Это подтверждается и данными палинологических исследований: обнаружение пыльцевых зёрен амброзии в составе аэропалинологических спектров сопряжено с ветрами южного и юго-западного направлений [Виноградова и др., 2010].

Пример с амброзией – это случай, когда центральное ядро вторичного ареала уже сформировано и имеет тенденцию к расширению. Однако для разных видов степень сформированности такого ядра (или ядер, так как на первых стадиях их может быть несколько) сильно различается. Собственно ядро, как и периферическая часть вторичного ареала, формируется во времени и пространстве путём взаимодействия центральной и периферической частей первичных и вторичных ареалов видов через обмен генетическим материалом.

Решающее значение при этом, вероятно, имеют три фактора, или хотя бы преобладание одного из них:

1. Попадание диаспор вида из области повышенной встречаемости первичного ареала в область экологического оптимума на новой территории, что впоследствии может привести к обособлению в этой области ядра вторичного ареала. Вероятно, наилучший вариант – это перенос из «центра» в «центр», хотя это требует доказательств.

2. Чем более разнообразен заносимый генетический материал, тем больше вероятность скорейшего формирования устойчивого ядра и периферической части вторичного ареала. Вероятно, в этом случае тренд направлен в сторону «смеси» заносов из разных частей первичного и вторичного ареалов.

В частности, сравнение генетического разнообразия популяций *Ambrosia artemisiifolia* в естественном (Северная Америка) и вторичном (долина Роны, Франция) ареалах проведено молекулярными методами с использованием микросателлитов [Genton et al., 2005]. Вопреки первоначальной гипотезе оказалось, что уровень как внутри, так и межпопуляционной генетической изменчивости ниже в естественном, а не во вторичном ареале. Распределение тестеров и редких аллелей свидетельствует не в пользу

происхождения французских популяций из единого источника. Аллели, присущие различным североамериканским популяциям, сосуществуют во Франции в каждой из изученных популяций. Авторы сделали вывод, что французские популяции сформировались путём не одного, а смеси заносов, и даже в области первичного заноса состоят из неродственных особей. Показано также, что донором формирования новых инвазионных популяций, удалённых от области первичного заноса, являются не североамериканские, а уже местные популяции.

3. Имеют значение и случайные, «небиологические» факторы, такие как частота, объёмы и продолжительность заноса: (единичный – множественный; единовременный – растянутый во времени). В этом случае больше перспектив, вероятно, имеет множественный, растянутый во времени занос.

На рис. 1 показаны этапы (1–8) насыщения вторичного ареала видом. Первый этап (рис. 1, 1) характеризуется единовременным единичным заносом из первичного ареала. Разумеется, на это можно опираться в том случае, если известно, что вид был найден впервые и занесён именно из первичного ареала. Однако на практике это далеко не всегда удаётся установить, а если и удаётся, то часто по косвенным признакам. Видов, которые мы относим к этой группе, насчитывается 12. В первую очередь это степняки, ареал которых вплотную примыкает к границам Тульской области: *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvelev, *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Alyssum calicinum* L., *Cardaminopsis arenosa* (L.) Heyek. и др. Обнаружены они были в районах, близких к природной части ареала или на железных дорогах южного направления. Тем не менее, остаются сомнения по поводу принадлежности загербаризированных особей видов именно к этой группе и они могут быть разрешены только в случае продолжения исследования молекулярными методами.

Под цифрой 2 на рис. 1 – единовременный единичный занос из вторичного ареала. Так как вторичный ареал формируется из популяций и особей, уже прошедших отбор в новых условиях существования, занос из вторичного ареала, даже единичный, может иметь больше шансов на успех. Единовременный множественный занос из первичного ареала (3) может иметь разную степень успешности в зависимости от локализации – ближе или дальше от экологического оптимума. При этом следует отметить, что единовременные заносы, как единичные, так и множественные, обладают существенным ограничением: они дают мало возможностей для работы временных генетических параметров – реализации потока генов, мутационного и селективного процесса. Другими словами, они опираются лишь на пространственные факторы, когда «удачный» генотип попал в условия своего экологического оптимума либо близкие к ним, или же эти условия столь гомогенны, что имел значение лишь перенос диаспор (как, например, в случае с *Elodea canadensis* L.).

Успех единовременного множественного заноса из вторичного ареала (4) зависит, как правило, от локальных условий и особенностей вида и при определённом сочетании обстоятельств вполне может быть успешным.

Переходя к обсуждению растянутых во времени заносов, мы входим в область активного формирования вторичного ареала, когда организуется ядро (или ядра) вторичного ареала и его неоднородная периферическая зона.

К сожалению, нам не удалось обнаружить работ, которые были бы посвящены генетической структуре центральных и периферических популяций адвентивных видов растений. Однако в целом проблема генетического взаимодействия между популяциями центра и периферии ареала вида вызывает у исследователей существенный интерес [Durka, 1999; O'Neil, 2005; Eckstein, 2006].

Вторичный ареал является динамичной системой, и на историческом отрезке он изменяется под влиянием изменений в генетической структуре. Обилие и плотность особей и частота популяций непостоянны на всём протяжении ареала и часто уменьшаются по направлению к его периферии [Lawton, 1993; Lesica, Allendorf, 1995; Sagarin, Gaines, 2002].

Критерии выделения центральных и периферических популяций [по: Durka, 1999] таковы:

1. Периферические популяции меньше по размерам и числу особей. Например, более крупные центральные популяции были обнаружены у *Lichnis viscaria* L. [Lammi et al., 1999] и *Corrigiola litoralis* L. [Durka, 1999], но у некоторых видов не выявлены различия в размерах популяций от центра ареала к периферии [*Silene regia*: Van Rossum et al., 2003].

2. Благодаря высокой степени случайного дрейфа генов периферические популяции характеризуются низким уровнем генетического разнообразия и выраженной генетической дивергенцией между популяциями.

Ожидаемыми генетическими последствиями небольшого размера популяций являются:

1. Уменьшение генетического разнообразия в периферических популяциях через эффект основателя, инбридинг, дрейф генов, направленный отбор и т. п. Периферические популяции находятся под жёстким контролем отбора.

В контексте глобального уровня генетического разнообразия нарушенность экотопов является потенциальной селективной силой, ведущей к генетическим преобразованиям. Однако различие в уровнях генетического разнообразия между центральными и периферическими популяциями нельзя интерпретировать как эффект различия в интенсивности антропогенной нарушенности экотопов, так как нарушенность может быть равной в центре и на периферии [Durka, 1999]. Периферические популяции имеют

более высокий риск дрейфа генов, чем центральные. Уровень дрейфа генов определяется размерами популяций и уровнем самоопыления составляющих их особей конкретного вида [Gregorius, 1991]. В целом дрейф генов ведёт к снижению генетического разнообразия в периферических популяциях по сравнению с центральными. Эффект основателя также накладывает свой отпечаток на взаимоотношения «центр – периферия». Заносные популяции могут образовываться на основе потомства лишь нескольких или даже одной особи с однородным генотипом, что также ведёт к снижению генетического разнообразия. Интересно, что этот процесс описан в литературе как для адвентивных видов [Виноградова, 2003], так и для видов природной флоры, которые расширяли свой ареал в процессе постгляциальных миграций. В частности, падение генетического разнообразия от центра к периферии было обнаружено для *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. [King, Ferris, 1998], *Arabidopsis thaliana* L. [Kuittinen et al., 1997], *Calluna vulgaris* (L.) Hull [Mahy et al., 1997], *Picea abies* (L.) H. Karst. [Lagercrantz, Ryman, 1990], *Quercus* sp. [Dumolin-Lapegue et al., 1997]. Уменьшение генетического разнообразия у этих видов, наблюдающееся с юга на север или с востока на запад, происходит в направлениях постгляциальных миграций и может расцениваться как эффект «бутылочного горлышка» в процессе расширения ареала [Hewitt, 1996].

2. Высокий уровень дифференциации между популяциями через преобладание дрейфа генов над потоком генов [Lesica, Allendorf, 1995; Durka, 1999; Hutchison, Templeton, 1999; Lammi et al., 1999]. Изоляция и направленный отбор в периферических популяциях, которые поддерживают генетическую дивергенцию, повышают уровень специализации вида, так как их генотип приспособляется к изменяющимся или экстремальным условиям [Safriel et al., 1994].

Если игнорировать различия в уровне мутаций и отбора между центральными и периферическими популяциями, роль дрейфа генов и тока генов в изменении структуры популяций может анализироваться через связь между генетической и географической дистанциями. Этот подход [по: Hutchison, Templeton, 1999] базируется на модели популяционной структуры «stepping-stone», то есть такой модели, в которой ток генов происходит преимущественно между соседними популяциями и, следовательно, существует так называемая «изоляция расстоянием» [Wright, 1931]. Согласно этой модели, если географическая дистанция увеличивается, связующий эффект потока генов уменьшается, и изолированные популяции являются более генетически дистанцированными и демонстрируют больший уровень варибельности.

Ожидаемая модель при неравновесных соотношениях между дрейфом генов и потоком генов определяется следующими параметрами:

1. временем нахождения вида в регионе (исторический, или временной эффект: табл. 1, столбцы 3, 4);

2. уровнем регионального расселения, ограниченным фрагментацией (пространственный эффект, который мы предлагаем выразить через степень сформированности вторичного ареала, варианты которой представлены на рис. 1 и интерпретированы по отношению к конкретным видам в табл. 1, столбец 7). Эти параметры предложены в работе [Eckstein et al., 2006].

Кроме того, мы предлагаем выделить третий параметр: степень натурализации как результат реализации механизмов заноса в конкретном регионе.

Суммируя всё сказанное, можно прийти к выводу, что тренд формирования вторичного ареала направлен от преобладания дрейфа генов к преобладанию потока генов, что обеспечивается смыканием изначально разрозненных популяций.

Далее, для наших целей интерес представляет процесс формирования вторичного ареала от единичных высокоизолированных популяций, в которых преобладает дрейф генов, до выраженной центральной и периферической зон, когда становится возможным поток генов и генетические процессы существенно ускоряются.

Вероятно, последовательность формирования вторичного ареала может выглядеть следующим образом:

1. Появление нескольких локальных самовозобновляющихся популяций в зоне экологического оптимума. Вероятно, это можно считать первой «точкой невозврата» в процессе натурализации, так как обеспечение взаимодействия между особями в популяции приводит к дрейфу генов, а следовательно запускает генетические селективные механизмы.

2. Увеличение числа и плотности локальных популяций в зоне экологического оптимума до обеспечения преобладания потока генов над дрейфом генов.

3. Занос преадаптированных генотипов в периферическую зону, образование единичных, локальных популяций на периферии.

4. Увеличение плотности локальных популяций в периферической зоне до уровня, обеспечивающего ток генов в ней.

Формирующаяся периферическая зона также может быть неоднородной: ближе к центру она может состоять из самовозобновляющихся популяций, а дальше от него её расширение будет зависеть от повторных заносов из центра или ближайшей к нему периферической зоны.

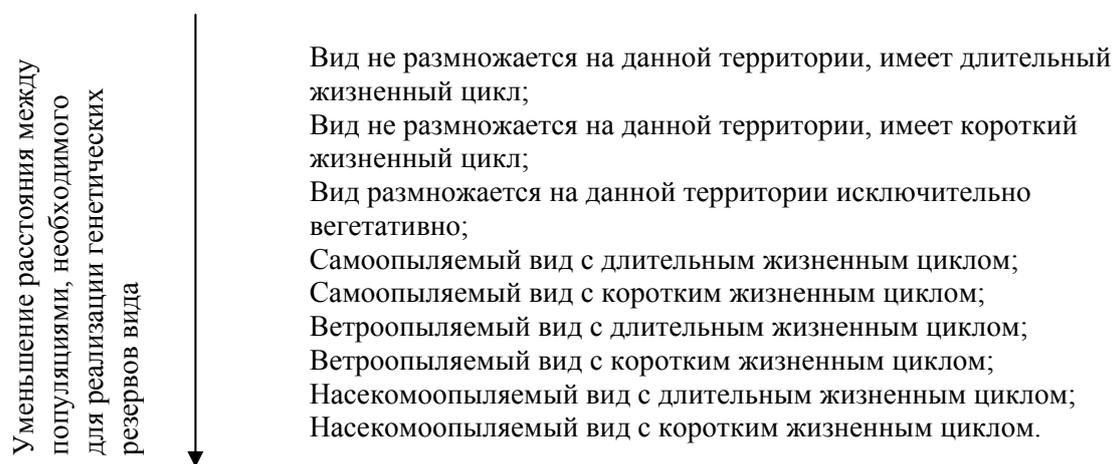
Можно ли предположить, что процесс начинается с центра и уже затем распространяется на периферию? Вероятно да, так как при равной вероятности попадания диаспор в центр и на периферию условия для выживания особей вида, вероятнее всего будут лучше в зоне экологического оптимума, то есть в центре, чем на периферии.

Временные и пространственные параметры настолько тесно переплетены в ходе формирования вторичного ареала, что временные этапы этого процесса можно воспринимать как движение в пространстве от его периферии к формируемому центру. Это допущение кажется нам удобным, так как различия в генетической популяционной структуре между центром и периферией ареала у видов из разных систематических и других групп хорошо рассмотрены в литературе.

Следует учитывать тип репродуктивной системы вида. Имеются данные, касающиеся тока генов между популяциями ветроопыляемых голосеменных [Lesica, Allendorf, 1995; Gapare et al., 2005] и насекомоопыляемых многолетних трав [Dolan, 1994; Durka, 1999; Lammi et al., 1999; Van Rossum et al., 2003]. Так как поток генов работает на расстоянии возможного контакта между популяциями через опыление и перенос диаспор, то изоляция между популяциями выражена больше у насекомоопыляемых трав, чем у ветроопыляемых деревьев. Снижение генетического разнообразия в центральноевропейских популяциях по сравнению с гляциальными рефугиумами было обнаружено на примере европейских древесных видов [Lagercrantz, Ryman, 1990; Konnert, Bergmann, 1995; Demesure et al., 1996; Dumolin-Larègue et al., 1997]. В целом анемофильные виды деревьев показывают низкий уровень пространственной дифференциации [Hamrick, Godt, 1990]. У самоопылителей, вследствие низкого потока генов, генетическое разнообразие существенно ниже [Durka, 1999]. На примере исследования редких видов из рода *Viola* [Eckstein et al., 2006] показано, что популяции *Viola elatior* Fries и *V. pumila* Chaix расположены на расстоянии приблизительно 1 км друг от друга. Это в пределах полёта шмеля или пчелы, который составляет в среднем 2.5–5 км [Eckert, 1933; Araujo et al., 2004]. Однако большинство пчёл

не летают далее, чем на 1 км, от своего улья и это расстояние можно считать лимитирующим для регулярного потока генов посредством энтомофилии [Kwak et al., 1998]. Этим объясняется преобладание потока генов над дрейфом генов, если средняя дистанция между взаимодействующими популяциями около 1 км или менее. Если расстояние существенно больше, начинает преобладать внутривидовой дрейф генов. Это показано на примере периферических популяций *Viola persicifolia* Schreb., которые расположены на расстоянии приблизительно 5 км друг от друга [Eckstein et al., 2006]. Указанные закономерности подтверждаются исследованиями на примере *Viola pubescens* Aiton [Culley, Grubb, 2003].

Существует большой соблазн выстроить ступени формирования вторичного ареала, представленные на рис. 1, в строгий временной ряд от 1 до 8, то есть от единичного единовременного заноса из первичного ареала до растянутого во времени множественного заноса из первичного и вторичного ареалов. Однако этому препятствуют биологические особенности видов, связанные со скоростью смены поколений, особенностями опыления и распространения диаспор. Если взять любую ступень от 1 до 8, то очевидно, что время для реализации генетических резервов вида будет разным у представителей разных жизненных форм и разной репродуктивной стратегии. Именно поэтому, на наш взгляд, не всегда рационально продолжать поиски конкретных биологических особенностей, определяющих инвазионный потенциал вида, а найти условия, в которых нейтральные особенности совпадут по вектору с трендом реализации механизма заноса. Вероятно, что при сходных расстояниях между популяциями, географическая удалённость может не соотноситься с генетической у видов с исключительно вегетативным размножением или облигатных самоопылителей. На



**Рис. 2.** Зависимость генетических параметров от расстояния между популяциями у адвентивных видов растений.

генетическую дистанцию так же может оказывать влияние длительность жизненного цикла. Таким образом, длительность прохождения каждой ступени для особей разных видов индивидуальна. Эти особенности могут приводить к тому, что у одних видов вторичный ареал может оказаться в высокой степени сформированным уже после прохождения одной, двух или трёх ступеней, а у других – только на 8-й ступени.

По увеличению степени зависимости генетических параметров от расстояния между популяциями виды могут быть сгруппированы следующим образом (см. рис. 2).

Представленный алгоритм был бы существенно более полным при наличии данных молекулярных исследований. Это позволило бы точно определить, откуда произошёл конкретный занос – из первичного или из вторичного ареала, а так же из какой части ареала – ядра или периферической зоны. К сожалению, на этом этапе такого рода данные могут быть только предположительными, сделанными на основании исследований истории заноса.

### Выводы

1. Существуют корреляционные зависимости между сформированностью вторичного ареала вида и современной

степенью его натурализации в пределах области заноса.

2. Эти зависимости определяются биологическими, в том числе репродуктивными и генетическими особенностями вида, реализуемыми в конкретных условиях.

Таким образом, представленная выше совокупность случайных факторов на первых этапах формирования вторичного ареала вида доминирует и создаёт предпосылки для появления и начала самовозобновления популяций, а затем – для их контакта между собой.

На этапе появления самовозобновляющихся популяций включаются генетические механизмы, в первую очередь дрейф генов, а при наличии межпопуляционных контактов – поток генов.

В связи с этим для дальнейших исследований интерес представляет поиск «точки», в которой происходит переключение механизма формирования вторичного ареала вида со случайных факторов на биологические, в том числе генетические.

### Благодарности

Автор выражает особую признательность за обсуждение материалов статьи и ценные рекомендации А.В. Щербакову, а также рецензентам работы.

### Литература

- Виноградова Ю.К. Роль эффекта основателя при формировании вторичного ареала *Bidens frondosa* L. // В сб.: Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 31–32.
- 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.
- Крылов А.В. Адвентивный компонент флоры Калужской области: динамика и натурализации видов: Дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 2008. 208 с.
- Куваев В.Б. Понятие голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений // Ботан. журн. 1965. Т. 50. № 8. С. 1121–1126
- Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Изд-во Тверского гос. ун-та, 2009. 473 с.
- Толмачёв А.И. Введение в географию растений. Л.: Наука, 1971. 244 с.
- Хорун Л.В. Механизм формирования вторичного ареала как средство реализации генетических резервов вида // В сб.: Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы 4 Междунар. науч. конф. / Под ред. О.Г. Барановой, А.Н. Пузырева. Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 208–212.
- Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Щербаков А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской облсти / Под ред. проф. В.С. Новикова. М.: Изд. Бот. сада Моск. ун-та; Тула: Гриф и К. 2008. 274 с.
- Щербаков А.В. Гидрофильная флора сосудистых растений как модельный объект для инвентаризации и анализа флоры (на примере Тульской и сопредельных областей): Дисс. ... д.б.н. М., 2011. 560 с.
- Araujo E.D., Costa M., Chaud-Netto J., Fowler H.G. Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications // Brazilian Journal of Biology. 2004. 64. P. 563–568.
- Bossdorf O., Auge, H., Lafuma, L., Rogers W.E., Siemann, E., Prati, D. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations // Oecologia. 2005. 144. P. 1–11.
- Culley T.M., Grubb T.C. Genetic effects of habitat fragmentation in *Viola pubescens* (Violaceae), a perennial herb with chasmogamous and cleistogamous flowers // Molecular Ecology. 2003. 12. P. 2919–2930.
- Demesure B., Comps B., Petit R.J. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe // Evolution. 1996. 50. P. 2515–2520.
- Dolan R.W. Patterns of isozyme variation in relation to population size, isolation, and phytogeographic history in royal catchfly (*Silene regia*; Caryophyllaceae) // American Journal of Botany. 1994. 81. P. 965–972.
- Dumolin-Lapègue S., Demesure B., Fineschi S., Lecorre V., Petit R.J. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent // Genetics. 1997. 146. P. 1475–1487.
- Durka, W. Genetic diversity in peripheral and subcentral populations of *Corrigola litoralis* L. (Illecebraceae) // Heredity. 1999. N 83. P. 476–484.
- Durka W., Bossdorf O., Prati D., Auge H. Molecular evidence for multiple introductions of garlic mustard (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) to North America // Molecular Ecology. 2005. N 14. P. 1697–1706.
- Eckert J.E. The flight range of the honeybee // Journal of Agricultural Research. 1933. 47. P. 257–285.

- Eckstein R.L., O'Neill R.A., Danihelka J., Otte A., Kohler W. Genetic structure among and within peripheral and central populations of three endangered floodplain violets // *Molecular Ecology*. 2006. N 15. P. 2367–2379.
- Gapare W.J., Aitken S.N., Ritland C.E. Genetic diversity of core and peripheral Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) populations: implications for conservation of widespread species // *Biological Conservation*. 2005. 123. P. 113–123.
- Genton B.J., Shykoff J.A., Giraud T. High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction // *Molecular Ecology*. 2005. V. 14. Is. 14. P. 4275–4285.
- Gregorius H.-R. Gene conservation and the preservation of adaptability // *Species Conservation: a Population Biological Approach* / Eds A. Seitz, V. Loeschcke. Basel: Birkhäuser, 1991. P. 31–48.
- Hamrick J.L., Godt M.J. Allozyme diversity in plant species // *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources* / Eds A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler, B.S. Weir. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1990. P. 43–63.
- Hewitt G.M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation // *Biol. J. Linn. Soc.* 1996. 59. P. 247–276.
- Hutchison D.W., Templeton A.R. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influence of gene flow and drift on the distribution of genetic variability // *Evolution*. 1999. 53. P. 1898–1914.
- King R.A., Ferris C. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. // *Molecular Ecology*. 1998. 7. P. 1151–1161.
- Konnert M., Bergmann F. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history // *Plant Systematic and Evolution*. 1995. 196. P. 19–30.
- Kuittinen H., Mattila A., Savolainen O. Genetic variation at marker loci and in quantitative traits in natural populations of *Arabidopsis thaliana* // *Heredity*. 1997. 79. P. 144–152.
- Kwak M.M., Velterop O., van Andel J. Pollen and gene flow in fragmented habitats // *Applied Vegetation Science*. 1998. 1. P. 37–54.
- Lagercrantz U., Ryman N. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation // *Evolution*. 1990. 44. P. 38–53.
- Lammi A., Siikamäki P., Mustajärvi K. Genetic diversity, population size, and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria* // *Conservation Biology*. 1999. 13. P. 1069–1078.
- Lawton J.H. Range, population abundance and conservation // *Trends in Ecology and Evolution*. 1993. 8. P. 409–413.
- Lesica P., Allendorf F.W. When are peripheral populations valuable for conservation? // *Conservation Biology*. 1995. 9. P. 753–760.
- Mahy G., Vekemans X., Gaquemart A.L., De Sloover G.R. Allozyme diversity and genetic structure in South-Western populations of heather, *Calluna vulgaris* // *New Phytol.* 1997. 137. P. 325–334.
- O'Neil R. Genetic analysis of the arable weeds *Arabidopsis thaliana* and *Viola arvensis* from agricultural fields with different use-histories (Электронный документ) // PhD Thesis, University of Giessen. 2005. // (<http://geb.uni-giessen.de/geb/volltexte/2006/2668/>).
- Проверено 23.09.2013.
- Ro C., Durka, W. Isolation and characterization of microsatellite markers in the invasive shrub *Mahonia aquifolium* (Berberidaceae) and their applicability in related species // *Molecular Ecology Notes*. 2006. N 6. C. 948–950.

- Ross C.A., Auge H., Durka W. Genetic relationships among three native North-american Mahonia species, invasive Mahonia populations from Europe and commercial cultivars // Plant syst. Evolution. 2008. N 275. P. 219–229.
- Safriel U.N., Volis S., Kark S. Core and peripheral populations and global climate change // Israel Journal of plant Sciences. 1994. 42. P. 331–345.
- Sagarin R.D., Gaines S.D. The “abundant centre” distribution: to what extent is it a biogeographical rule? // Ecology Letters. 2002. 5. P. 137–147.
- Schroeder F.G. Zur Klassifizierung der Anthropohoren // Vegetatio. 1969. V. 16. N 5–6. P. 225–238.
- Van Rossum F., Vekemans X., Gratia E., Meerts P. A comparative study of allozyme variation of peripheral and central populations of *Silene nutans* L. (Caryophyllaceae) from Western Europe: implications for conservations // Plant Systematics and Evolution. 2003. 242. P. 49–61.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. 16. P. 97–259.

# SECONDARY RANGE FORMATION ROLE IN PROVIDING THE CONTACTS BETWEEN ADVENTIVE PLANT SPECIES POPULATIONS

© 2014 Khoroon L.V.

L.N. Tolstoy Tula State Pedagogical University  
Tula 300026, [khoroon@mail.ru](mailto:khoroon@mail.ru)

The paper describes a complex of random factors which at the first stages of secondary range formation dominates and creates the prerequisites for appearance and beginning of self-reproduction of adventive plant species populations and then for their mutual contacts.

**Key words:** alien plant species, drift range, primary range, secondary range, secondary range formation, genetic flow, genetic drift, naturalization degree.

# OCCURRENCE AND ABUNDANCE LEVEL OF *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) IN LAKES OF THE NIZHNIY NOVGOROD REGION

© 2014 Bayanov N.G.

Received December 13, 2013

Federal Government Funded Institution "Smidovich Mordovia State Nature Reserve"  
v. Pushta 431230, [bayanovng@mail.ru](mailto:bayanovng@mail.ru)

By the moment two species of rotifers of genus *Kellicottia* inhabit the lakes of Nizhniy Novgorod region: native representative of this genus – *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) and the American invader – *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908). The North American rotifer *K. bostoniensis* is found in the west and the southwest of the Nizhniy Novgorod region. Rotifers of this genus successfully develop mainly in deep reservoirs of different trophic status with waters of a small mineralization. *K. longispina* does not sustain a competition to the invader. The situation is aggravated with affinity of requirements to environmental conditions of these species.

**Key words:** *Kellicottia bostoniensis*, *K. longispina*, Nizhniy Novgorod region, alien species, zooplankton, lakes.

The Nizhniy Novgorod region is located in the centre of the East European plain, on the upper and average a watercourse of the Volga. Nizhny Novgorod is situated at the meeting of the Oka and Volga rivers. The region shares a border with the regions of Kostroma, Vladimir, Ivanovo, Ryazan and Kirov as well as with the republics of Mordovia, Chuvashia and Mari-El.

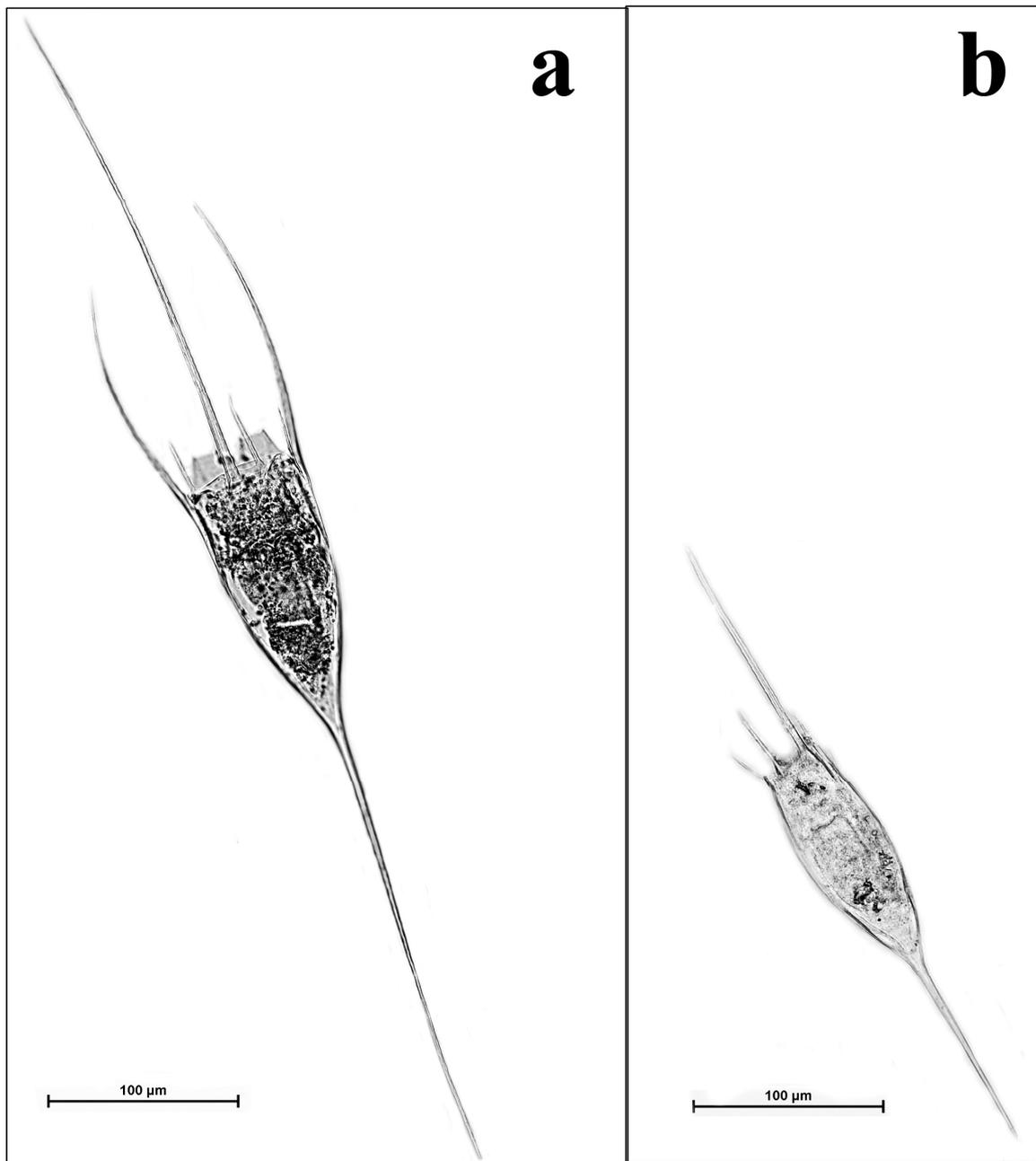
## Material and methods

Since the aims of the investigations utilized herein are different, sampling has not been uniform. Samples have been taken in different seasons throughout the year. Zooplankton was collected with a small Juday net for quantitative sampling (nylon gauze 0.114 mm) with a 12-cm aperture, which was drawn throughout the water column. Samples were taken in the pelagial zone. In Elovoe Lake zooplankton samples were taken with Ruttner bathometer (3 L) from surface to bottom (an interval of 2 m). Samples were processed by conventional methods [Metodicheskie recommendatsii..., 1984], using a random counting chamber.

Transparency was measured with a Secchi disc (30 cm in diameter) to an accuracy of 5 cm. Temperature oxygen content was measured using an "Mark-302E" thermooxymeter. The concentration of chlorophyll "a" was determined in accordance with GOST 17.1.04.02.90. [GOST..., 1990].

By the moment two species of rotifers of genus *Kellicottia* inhabit the lakes of Nizhniy Novgorod region (Fig.): native representative of this genus – *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) and the American invader – *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908).

The first report of *K. bostoniensis* from Europe was from Sweden in Lake Ekholmssjon, where B. Carlin found it in 1943 and later it was found in several other locations in southern Sweden [Arnemo et al., 1968]. The history of the dispersal of *K. bostoniensis* from North America to Sweden is not clear. Ballast fresh water has been put forward as one possibility [Arnemo et al., 1968]. In Finland *K. bostoniensis* was found in phytoplankton samples from Lake Tarjannevesi (in the northern part of the Kokemaenjoki River



**Fig.** *Kellicottia longispina* (a) from lake Bolshoe and *K. bostoniensis* (b) from the lake Elovoe Nizhniy Novgorod region (photo by S. Zhdanova, IBIW RAS).

basin) in summer 1987. How the species has spread to Finland is an open question [Eloranta, 1988]. In Russia the species has been found in two lakes of Leningrad region [Ivanova, Telesh, 2004].

The North American rotifer *K. bostoniensis* is found in the west and the southwest of the Nizhniy Novgorod region in the lakes: Elovoe (Volodarsky district), Svyatoy Dedovskoye (Navashinsky district), Bolshoye (Pustynnoye) and Komsomolskoye (Pionerskoye) (Ardatovskiy district), Rodionovo and Roy (Sosnovskiy district),

and also in lake Svyatoye (Arzamas district). Everywhere rotifer is observed along with the native representative of this genus – *K. longispina*. However, the share of invader varies between lakes that can testify to prescription of introduction.

These lakes represent deep enough reservoirs of a karstic genesis with waters of a low mineralization. The coordinates, some morphometric and hydrochemical characteristics of the lakes are shown in the Table 1.

**Table 1.** Locations and some limnological characteristics of the lakes of the Nizhniy Novgorod region where *Kellicottia bostoniensis* was found (Rousselet, 1908)

Lake	District	Latitude, Longitude	Area, ha	Depth max., m	Transparency, m	Conductivity, $\mu\text{S}/\text{cm}$	pH	Chl <i>a</i> , $\mu\text{g}/\text{dm}^3$	O <sub>2</sub> , $\text{mg}/\text{dm}^3$
Elovoe	Volodarsky	56° 21' 16" N 42° 46' 10" E	1.8	17.3	3.7	17–19	5.7–5.8	7.5	$\frac{9.6-9.8}{0.1-0.2}$
Roy	Sosnovsky	55° 43' 21" N 43° 09' 08" E	74.2	20.0	1.5	24–85	6.3–7.2	15.6	$\frac{5.5-9.5}{0.05-0.1}$
Rodionovo	Sosnovsky	55° 42' 33" N 43° 07' 11" E	10.8	17.0	3.5	25–26	5.6–7.0	7.0	$\frac{8.6-9.8}{2.5}$
Svyato	Arzamas	55° 40' 26" N 43° 35' 20" E	21.9	14.6	1.3	70	7.0	–	$\frac{10.5-11.3}{0.0}$
Svyatoye Dedovskoye	Navashinsky	55° 38' 43" N 42° 18' 45" E	136.0	14.0	3.0	50	6.1	–	–
Komsomolskoye	Ardatovsky	55° 32' 19" N 43° 08' 39" E	6.4	8.0	3.0	26–32	5.9–6.8	–	$\frac{3.0-9.5}{0.1-0.4}$
Bolshoye	Ardatovsky	55° 30' 15" N 43° 11' 16" E	44.0	21.6	2.5	26–40	5.6–5.7	17.8	$\frac{9.0-10.6}{0.1-0.2}$

**Note:** Numerator – surface, denominator – benthic layers.

**Table 2.** Abundance of *Kellicottia bostoniensis* and *Kellicottia longispina* in lakes

Lake	Elovoe	Svyatoye Dedovskoye	Bolshoye	Komsomolskoye	Rodionovo	Roy		Svyato
<i>Date</i>	<b>6.08.11</b>	<b>25.08.11</b>	<b>6.06.10</b>	<b>7.06.10</b>	<b>11.07.10</b>	<b>7.06.10</b>	<b>11.07.10</b>	<b>10.07.11</b>
$N_{K. bost.}$ , ind./m <sup>3</sup>	365320	260	192	26370	1700	255	1770	4250
$N_{K. long.}$ , ind./m <sup>3</sup>	655	4290	11800	295	37755	315	27940	2655
$N_{tot.}$ , ind./m <sup>3</sup>	440330	33370	80900	47060	55600	35130	123200	89200
$\frac{N_{K. long.}}{N_{K. bost.}}$	1 : 558	1 : 0.06	1 : 0.02	1 : 90	1 : 0.05	1 : 0.8	1 : 0.06	1 : 1.6
$(\frac{N_{K. bost.}}{N_{K. long.}}) / \frac{N_{K. bost.}}{N_{tot.}} \times 100\%$	83.1	13.7	14.8	56.7	71.0	1.6	24.1	7.7
$\frac{N_{K. bost.}}{N_{tot.}} \times 100\%$	83.0	0.8	0.2	56.0	3.1	0.7	1.4	4.8

**Notes:** N – number of organisms of one species;

$N_{tot.}$  – the total number of organisms of zooplankton.

The data on population density of both *Kellicottia* species are presented in Table 2. Apparently the greatest shares of invader are more evident for Elovoe Lake. It is near the border with Vladimir region and from Kshchara Lake, where *K. bostoniensis* has been found in mass quantity all through the water column [Zhdanova, Dobrynin, 2008]. In the Elovoe Lake this species also occupies the whole water column. The number of *K. bostoniensis* exceeds that of *K. longispina* almost 50 times. Invader essentially prevails over a native species and in the lake

Komsomolskoye (90 times). In lakes Svyato and Roy the parity between *K. bostoniensis* and *K. longispina* is close: invader slightly prevails in the first, in the second – a native species. In lakes Svyatoye Dedovskoye, Bolshoye, Rodionovo overwhelming advantage remained for *K. longispina*: its number exceeded by two orders that of the invader (Table 2). It can testify to comparatively not prolonged invasion of *K. bostoniensis* in these lakes. Additional evidences of the fact that *K. bostoniensis* is the recent invader in lakes of the southwest

**Table 3.** Distribution of rotifers *K. bostoniensis* and *K. longispina* in horizons of the water of Elovoe Lake

Depth, m	Temperature, °C	$N_{K. bost.}, \text{ ind.} \times 10^3 / \text{m}^3$	$N_{K. long.}, \text{ ind.} / \text{m}^3$	$N_{tot.}, \text{ ind.} / \text{m}^3$	$N_{K. long.} : N_{K. bost.}$	$(N_{K. bost.} + N_{K. long.}) / N_{tot.} \times 100\%$	$N_{K. bost.} / N_{tot.} \times 100\%$
02. 07. 2011							
0	26.5	0	0	155550	–	0.0	0.0
2	25.3	144	1350	210000	1 : 108	69.2	68.6
4	14.2	137.3	8000	176000	1 : 17	82.6	78.0
6	7.5	326.7	5350	385000	1 : 61	86.2	84.8
8	5.2	296.0	2000	339000	1 : 148	87.9	87.3
10	4.6	394.7	10670	456000	1 : 37	88.9	86.5
Average	13.7	216.5	4560	286900	1 : 48	69.0	81.0
06. 08. 2011							
0	23.3	0	0	51000	–	0.0	0.0
2	22.3	4.7	670	100670	1 : 7	5.3	4.6
4	18.3	26.7	0	159000	–	16.8	16.8
6	19.7	133.3	5550	339300	1 : 24	40.9	39.3
8	6.6	355.0	0	373000	–	95.2	95.2
10	5.4	0	0	36000	–	0.0	0.0
Average	15.9	103.9	1245	176500	1 : 83	59.6	58.9

of the Nizhniy Novgorod region are annual observations of zooplankton communities of Pustyn lakes (one of them – the lake Svyato) throughout last several decades by hydrobiologists of biological station of the Nizhniy Novgorod University.

Distribution of *Kellicottia* and parity between rotifers on water horizons in the lake Elovoe is shown in Table 3. In the beginning of July no strict appropriateness in distribution of each of species is observed, the increase in a share of these rotifers among zooplankton with depth, however, is traced. It is visible that the greatest density *K. bostoniensis* and *K. longispina* are common for the lower horizons, with the temperatures of 5–7 °C. Both species avoid heated-up surface water. Parity changes between two species are caused rather by *K. longispina* themselves, than by changes in the number of *K. bostoniensis*.

In the beginning of August essential increase in the number of the invader from the top horizons to lower (Table 3) is traced accurately enough. A native species to this date is already generally «gives up» to the invader, completely disappearing on some horizons, and even on lower ones that are most suitable for *K. longispina* by

temperatures. It is possible to make the assumption that the native species of genus *Kellicottia* – *K. longispina*, is still recorded in a significant amount in the first half of summer, and completely disappears from a zooplankton in the late summer and is replaced by *K. bostoniensis*.

Thus, invasion of *K. bostoniensis* to the Nizhniy Novgorod region occurs from the western direction, from outside of Vladimir region where these species, possibly, has appeared a bit earlier. Among the Nizhniy Novgorod lakes American rotifer has appeared first of all in the lakes of Volodarsky area adjoining to Vladimir region, in particular, in Elovoe Lake. The further distribution of a species on the east and the southeast has included the lakes of Navashinsky, Sosnovsky and Ardatovsky, and in the last turn, Arzamas areas.

Rotifers of this genus successfully develop mainly in deep reservoirs of different trophic status with waters of a small mineralization. The native inhabitant of Nizhniy Novgorod lakes – *K. longispina* does not sustain a competition to the invader. The situation is aggravated with affinity of requirements to environmental conditions of these species.

### References

- Arnemo R., Berzins B., Grönberg B., Mellgren I. The Dispersal in Swedish Waters of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) (Rotatoria) // *Oikos*, 1968. Vol. 19, iss. 2. P. 351–358.
- Eloranta P. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), a planktonic rotifer species new to Finland // *Ann. Zool. Fennici*. 1988. Vol. 25. P. 249–252.
- GOST 17.1.04.02.90. Water. Methodology for the spectrophotometric determination of chlorophyll "a". M.: Standards Press. 1990. 15 p.
- Ivanova M.B, Telesh I.V. Seasonal and interannual dynamics of planktonic rotifers and Crustacea // *Appropriatenesses of a hydrobiological conditions of reservoirs of different type*. Moscow: Nauchny Mir, 2004. P. 71–83.
- Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produkcia (Methodological Guidelines for Sampling and Material Processing in Hydrobiological Studies on Fresh Water Bodies: Zooplankton), Leningrad, 1984. 33 p.
- Zhdanova S.M., Dobrynin A.E. On the finding of a *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in heterogeneous reservoirs of the European part of Russia // *Aquatic and terrestrial ecosystems: Problems and Prospects of Research Materials of the Russian conference with international participation*. Vologda, 2008. P. 160–163.

# ALIEN BEETLE SPECIES IN THE REPUBLIC OF MOLDOVA: A REVIEW OF THEIR ORIGIN AND MAIN IMPACT

© 2014 Munteanu N.<sup>1</sup>, Moldovan A.<sup>1</sup>, Bacal S.<sup>2</sup>, Toderas I.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratory of Systematics and Molecular Phylogeny, Institute of Zoology, Moldova Academy of Sciences, MD 2028, Chisinau, Academiei 1, Republic of Moldova, e-mail: [munteanu\\_natalia\\_v@yahoo.com](mailto:munteanu_natalia_v@yahoo.com)

<sup>2</sup> Laboratory of Entomology, Institute of Zoology, Moldova Academy of Sciences, MD 2028, Chisinau, Academiei 1, Republic of Moldova

Received September 15, 2013

A list of beetles considered to be of alien origin in the Republic of Moldova has been set up, with data on their origin, habitat, trophic range and economic impact. Altogether, 75 alien beetle species have been revealed, which represents 2.98% of local coleopteran fauna. The most numerous taxonomic groups are Curculionidae (30 species), Staphylinidae and Chrysomelidae (by 11). The majority of non-native beetles originates in Europe, Asia and Mediterranean region, while comparable less number of species originates in Africa and North America. From the total number of the investigated alien beetles 26.67% are agricultural, forest and storage pests.

**Key words:** alien species, beetles, Republic of Moldova.

## Introduction

Invertebrates, and among them arthropods, represent the greatest part of alien animals and are of pronounced importance in agriculture, horticulture and forestry, with a major economic impact. Their activity can alter ecosystems structure and functioning and eventually lead to the extinction of native species, inducing biodiversity losses [Elton, 1958; Nentwig, 2008; Hulme et al., 2009]. Vulnerability of ecosystems to alien species is probably one of the least studied and most difficult questions. Knowledge of alien species effects and potential threats is still insufficient being crucial for managing the risks related to species transfer.

Establishment of first alien arthropods checklists in Europe started in 2002 and covered Austria [Essl, Rabitsch, 2002], Germany [Geiter et al., 2002], the Netherlands [Reemer, 2003], the Czech Republic [Šefrová, Laštůvka, 2005], the United Kingdom [Hill et al., 2005, Smith et al., 2007], Serbia and Montenegro [Glavendekić et al., 2005], Switzerland

[Kenis, 2005], Israel [Roll et al., 2007], Albania, Bulgaria and Macedonia [Tomov et al., 2009], and Russia [Maslyakov, Izhevsky, 2011].

The geographical position of the Republic of Moldova at the crossing point of three biogeographical zones (Central European, Eurasian and Mediterranean) along with the intense human activities makes it especially prone to alien species entry. Despite this, the problem of alien species on the investigated territory was not treated in the scientific literature. Available information contains some data on certain taxa or groups of beetles, their trophic preferences and distribution but it does not always contain information on their origin.

The main goal of this study was to determine which alien beetle species entered, spread and/or established in natural transitional, forest and agricultural ecosystems of the Republic of Moldova, its origin and impact, in order to better understand how to manage non-native beetles. Only in this manner the most

**Table 1.** Composition of alien beetle species in individual families; S – eusynanthropic, C – casual, N – naturalized non invasive, \*N – naturalized post invasive, I – invasive.

Taxon	Spp. RM	Aliens	% of all	S	C	N	*N	I
Staphylinidae	321	11	3.42	–	–	–	11	–
Scarabaeidae	124	1	0.8	–	–	–	1	–
Dermostidae	14	1	7.1	–	–	–	1	–
Ptinidae	22	1	4.54	–	–	–	1	–
Coccinellidae	33	1	3.03	–	–	–	–	1
Tenebrionidae	52	5	9.61	5	–	–	–	–
Meloidae	26	1	3.84	–	–	–	1	–
Cerambycidae	125	2	1.6	–	1	–	1	–
Chrysomelidae	197	11	5.58	2	1	3	4	1
Brentidae	90	8	8.88	–	–	3	5	–
Dryophthoridae	5	3	60	2	1	–	–	–
Curculionidae	510	30	5.88	–	7	16	6	1
<b>Total Coleoptera</b>	<b>2512</b>	<b>75</b>	<b>2.98</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>22</b>	<b>31</b>	<b>3</b>

efficient methods to prevent new arrivals and/or disseminations, and reduce their impacts, can be proposed and implemented.

#### Material and methods

To initiate the first list of non-native beetle species in the Republic of Moldova, we reviewed professional published and unpublished information and available reports, particularly checklists of Miller, Zubowsky [1917], Medvedev, Shapiro [1957], Adashkevich [1972], Poiras [1991, 1994, 1998, 2006], Neculiseanu, Matalin [2000], Neculiseanu, Bacal [2005], Munteanu [2006], Bacal, Stan [2006], Bacal, Derunkov [2010], Derunkov, Bacal [2011]. Also, museum specimen collection of the Institute of Zoology, Academy of Sciences of Moldova and alien invasive species inventories websites were used.

Data were compiled into a preliminary list of non-native beetles documented in the country (either currently or historically). For each species we included information about its origin, first report, habitat, trophic preferences and host. Further, based on evidence in the literature, we identified a number of non-native species known as pests of agricultural crops, fruit trees, forests, ornamental plants and storage products. Distribution in alien species categories (eusynanthropic, casual, naturalized non invasive, naturalized post invasive and invasive) was performed [Šefrová, Laštůvka, 2005; Nentwig, Josefsson, 2010].

The taxonomy of the beetle species is based primarily on the works of Kryzhanovskij [1965] and Bouchard et al. [2011]. Biological and geographical classification was done according to concepts of Darlington [1966] and Banarescu [1970].

#### Results and discussions

In the Republic of Moldova about 2512 beetle species are known [Bacal et al., 2013]. From the total number, 75 ones (2.98%) represent alien species. Among them, 9 species (12%) create short or long-term populations only in heated spaces, with the ability to survive outside only during warm periods of the year, but not under winter conditions. A group of 10 species (13.33%) creates occasionally short-term populations in outdoor environments. The populations of these species are usually decimated by adverse weather conditions, surviving winter with difficulty or gradually disappearing for other reasons. Another 56 species (74.66%) can be considered naturalized; their populations survive for long time tolerating easily the local climatic conditions. Between these species, 22 (29.33% of aliens) ones remain non-invasive, other 31 (41.33%) species are post-invasive at present, and 3 species (4%) are invasive. The categories of aliens with the numbers of species are shown in the Table 1.

The greatest number of identified alien species (30) belongs to Curculionidae

family, followed by Staphylinidae, Chrysomelidae, Brentidae and Tenebrionidae. The largest proportion of species of alien origin is in Dryophthoridae (60%) and Tenebrionidae (9.61%), while for the rest it varies between 0.8–8.88 percent. By contrast, no alien species were documented in other 57 coleopteran families which occur in the Republic of Moldova.

The majority of revealed eusynanthropic alien species (5) are naturally found in tropical and subtropical regions; other two species are cryptogenic and by one are from North America and Asia. The group of casual species is represented by four European, three Asian and three Mediterranean species. Among 22 naturalized non-invasive species 8 ones originate in Eurasia and Mediterranean region, 5 species are Mediterranean, by three European and Eurasian, two Euro-Mediterranean and one North American species. Concerning naturalized post-invasive species the most of them (8) derive from Eurasia and Mediterranean region, five are Eurasian, four Asian, three European, by two African and Mediterranean, and one from America. This group also contains six cryptogenic

species. Invasive species originate from North America (2) and Asia (1). Detailed information on each species is presented in the Table 2.

From the total number of non-native beetles the majority originates in Europe, Asia and Mediterranean region and spreads with the progress of human civilization, expansion of agricultural crops and for other various reasons. Comparable less number of species originates in America; their dissemination is partly due to the human travel and trade activity, spontaneous spreading of those species is being almost impossible (the geographical barrier is difficult to pass without human intervention).

Alien species impact on economy and environment is a result of trophic and habitat preferences. Concerning habitats around 41.33% of the established alien beetle species colonize cultivated habitats. The second most populated are urban settlements (38.66%). Grasslands are also frequent habitats (28%). Woodlands and forest habitats are occupied by 20% of the non-native beetles. Heathlands, hedgerows and shrubs are populated by 5.33% of the species and only 4% occur in wetlands.

**Table 2.** Characteristics of alien beetle species in the Republic of Moldova.

Status of alien species and their occurrence: S – eusynanthropic, C – casual, N – naturalized non invasive, \*N – naturalized post invasive, I – invasive; Habitats: B – coastal habitats; E – grasslands; F – heathlands, hedgerows and shrub plantations; G – woodlands and forests; H – cultivated habitats; J – urban settlements, N/A – data non available; Trophic range: Pr – Predator, De – Detritivorous, Ph – Phytophagous (herbiphagous (her), spermatophagous (spe), leaf/stem browser (lbw), root browser (rbw), root borer (rbo), phloeophagous (phl), saproxylophagous (sxp), xylomycetophagous (xmp), Un – Unknown.

Species	Origin	Status	Habitat	Trophic range	Host	Reference
<b>Staphylinidae</b>						
<i>Cilea silphoides</i> (Linnaeus, 1767)	Cryptogenic	*N	J	Pr	Cattle dung	Mihailov, 2012
<i>Atheta oblita</i> (Erichson, 1839)	Northern Europe	*N	G, J	Pr	Fungus, cattle dung	Adashkevich, 1972
<i>Carpelimus corticinus</i> (Gravenhorst, 1806)	Cryptogenic	*N	B, E	Ph	Floodplains, river banks, sand	Adashkevich, 1972
<i>C. gracilis</i> (Mannerheim, 1830)	Cryptogenic	*N	B, E	Pr	Floodplains, river banks, sand	Adashkevich, 1972
<i>C. pusillus</i> (Gravenhorst, 1802)	Cryptogenic	*N	B, E	Pr	Floodplains, river banks, sand	Adashkevich, 1972
<i>Lithocharis nigriceps</i> Kraatz, 1859	Asia-Tropical	*N	H, J	Pr	Compost	Neculiseanu, 1984
<i>L. ochracea</i> (Gravenhorst, 1802)	Eurasia	*N	J	Un	Dried vegetals	Miller, Zubowsky, 1917

<i>Gabrius nigrutilus</i> (Gravenhorst, 1802)	Eurasia	*N	J	Un	Fungus	Yatsentkovsky, 1912
<i>Philonthus concinnus</i> (Gravenhorst, 1802)	Eurasia	*N	J	Pr	Fungus, cattle dung	Adashkevich, 1972
<i>P. discoideus</i> (Gravenhorst, 1802)	Northern Africa, Eurasia	*N	J	Pr	Dung	Adashkevich, 1972
<i>P. longicornis</i> Stephens, 1832	Eurasia	*N	J	Pr	Dung	Miller, Zubowsky, 1917
<b>Scarabaeidae</b>						
<i>Pleurophorus caesus</i> (Creutzer, 1796)	Eurasia, America	*N	E	De	Dung	Miller, Zubowsky, 1917
<b>Dermestidae</b>						
<i>Dermestes ater</i> De Geer, 1774	Cryptogenic	*N	J	De	Necrophagous	Miller, Zubowsky, 1917
<b>Ptinidae</b>						
<i>Ptinus fur</i> (Linnaeus, 1758)	Cryptogenic	*N	J	De	Waste, dried vegetals	Miller, Zubowsky, 1917
<b>Coccinellidae</b>						
<i>Harmonia axyridis</i> (Pallas, 1773)	Asia	I	H	Pr	Polyphagous, predator mainly aphids and coccids	Iazlovetchi, Sumenkova, 2013
<b>Tenebrionidae</b>						
<i>Tribolium castaneum</i> (Herbst, 1797)	Cryptogenic	S	J	De	Stored products	Neculiseanu, Bacal, 2005
<i>T. confusum</i> Jacquelin du Val, 1868	Africa	S	J	De	Stored products	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>T. destructor</i> Uytenboogaart, 1933	Tropical	S	J	De	Stored products	Neculiseanu, Bacal, 2005
<i>Alphitobius diaperinus</i> (Panzer, 1797)	Tropical, Subtropical	S	J, G	Pr, De	Residues, inhabitant of chicken houses, on faeces and wastes	Neculiseanu, Bacal, 2005
<i>Alphitophagus bifasciatus</i> (Say, 1823)	Cryptogenic	S	J, G	De	Residues, compost, rotten fruits, under bark old stumps	Neculiseanu, Bacal, 2005
<b>Meloidae</b>						
<i>Mylabris variabilis</i> (Pallas, 1781)	Eurasia	*N	E	Pr, Ph (her)	Adult floricolous, larvae parasite of Acrididae	Miller, Zubowsky, 1917
<b>Cerambycidae</b>						
<i>Rosalia alpina</i> (Linnaeus, 1758)	Central Europe, Alps	C	G, H, J	Ph (sxp)	<i>Fagus</i> , and other deciduous trees	Miller, Zubowsky, 1917
<i>Monochamus sutor</i> (Linnaeus, 1758)	Northern and Central Europe	*N	G	Ph (sxp)	<i>Picea</i> , <i>Pinus</i>	Baban, 2006
<b>Chrysomelidae</b>						
<i>Callosobruchus chinensis</i> (Linnaeus, 1758)	Asia-Temperate	C	H, J	Ph (spe)	Stored legumes	Munteanu, 2006
<i>Bruchus pisorum</i> (Linnaeus, 1758)	Asia-Temperate	S	H, J	Ph (spe)	<i>Lathyrus</i> , <i>Pisum</i> , <i>Vicia</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>B. rufimanus</i> Boheman, 1833	Africa	*N	H, J	Ph (spe)	<i>Phaseolus</i> , <i>Lathyrus</i> , <i>Lupinus</i> , <i>Pisum</i> , <i>Lens</i> , <i>Cicer</i> , <i>Vicia</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>B. signaticornis</i> Gyllenhal, 1833	Mediterranean region	*N	H, J	Ph (spe)	<i>Lathyrus</i> , <i>Lens</i> , <i>Vicia</i> seeds	Munteanu, 2009
<i>Bruchidius lividimanus</i> (Gyllenhal, 1833)	Mediterranean region	*N	H	Ph (spe)	<i>Genistea</i> , <i>Ononis</i> , <i>Cytisus</i> seeds	Munteanu, 2006
<i>Acanthoscelides obtectus</i> Say, 1831	America	S	H, J	Ph (spe)	<i>Phaseolus</i> seeds, wild and cultivated legumes outdoors	Medvedev, Shapiro, 1957

<i>A. pallidipennis</i> (Motschulsky, 1874)	North America	N	H, J	Ph (spe)	Fabaceae	Munteanu, 2006
<i>Cassida atrata</i> Fabricius, 1787	Central, South East Europe	N	H	Ph (her)	<i>Lamiaceae</i>	Calestru, 2003
<i>Crioceris asparagi</i> (Linnaeus, 1758)	Europe, Central Asia	N	H, J	Ph (her)	<i>Asparagus</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say, 1824	Northern and Central America	I	H	Ph (her)	<i>Solanum tuberosum</i> , other Solanaceae	Vorotyntseva, 1971
<i>Gonioctena fornicate</i> (Brüggemann, 1873)	Eastern Europe	*N	H	Ph (her)	<i>Medicago</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<b>Brentidae</b>						
<i>Aspidapion validum</i> (Germar, 1817)	Asia-Temperate	*N	H, F	Ph (spe)	<i>Alcea rosae</i>	Miller, Zubowsky, 1917
<i>A. radiolus</i> (Marsham, 1802)	Asia, Europe, Mediterranean region	*N	N/A	Ph (her)	Malvaceae	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>Alocentron curvirostre</i> (Gyllenhal, 1833)	Asia-Temperate	*N	H, F	Ph (spe)	<i>Alcea rosae</i>	Solodovnikova, Talitskii, 1972
<i>Squamapion leucophaeatum</i> (Wencker, 1864)	Mediterranean region	N	E	Ph (spe)	No data	Solodovnikova, Talitskii, 1972
<i>Taeniapion rufulum</i> (Wencker, 1864)	Europe, Mediterranean region	N	E, F	Ph (her)	<i>Urtica dioica</i>	Poiras, 1994
<i>Rhopalapion longirostre</i> (Olivier, 1807)	Asia-Temperate	*N	H	Ph (spe)	<i>Alcea rosae</i>	Miller, Zubowsky, 1917
<i>Trichopterapion holosericeum</i> (Gyllenhal, 1833)	Asia, Europe, Mediterranean region	N	G	Ph (spe)	<i>Carpinus betulus</i> , <i>C. orientalis</i>	Poiras, 1998
<i>Ischnopterapion virens</i> (Herbst, 1797)	Asia, Europe, Mediterranean region	*N	N/A	Ph (her)	<i>Trifolium</i>	Poiras, 1994
<b>Dryophthoridae</b>						
<i>Sitophilus oryzae</i> (Linnaeus, 1763)	Asia-Tropical	S	J	Ph (spe)	Grain	Poiras, 1998
<i>S. granarius</i> Linnaeus, 1758	Africa	S	J	Ph (spe)	Stored grains, <i>Secale Triticum</i> , <i>Zea mays</i>	Miller, Zubowsky, 1917
<i>Acentrus histrio</i> Boheman, 1845	Mediterranean region	C	E	Ph (her)	<i>Glaucium</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<b>Curculionidae</b>						
<i>Lignyodes bischoffi</i> (Blatchley, 1916)	North America	I	G, H	Ph (spe)	<i>Fraxinus</i> , <i>Syringa</i>	Poiras, 1987
<i>Tychius caldaria</i> Dieckmann, 1986	Mediterranean region	N	E	Ph (her)	<i>Dorycnium suffruticosum</i> , <i>D. pentaphyllum</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>Rhynchaenus sparsus</i> Fahraeus, 1843	Mediterranean region	N	G	Ph (lbw)	<i>Quercus robur</i> , <i>Q. pubescens</i>	Poiras, 1991
<i>Baris janthina</i> Boheman, 1836	Asia, Europe, Mediterranean region	N	E	Ph (lbw)	<i>Caradaria draba</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>Baris prasina</i> (Boheman, 1836)	South Europe	C		Ph (lbw)	Brassicaceae	Poiras, 1998
<i>Rhinoncus pericarpus</i> (Linnaeus, 1758)	Asia, West Mediterranean region, Europe	*N	E, H	Ph (rbo)	<i>Rumex</i> , <i>Medicago</i> , <i>Melilotus</i>	Miller, Zubowsky, 1917
<i>Thamicolus uniformis</i> (Gyllenhal, 1837)	Asia, Europe, Mediterranean region	N	E	Ph (her)	<i>Phlomis pungens</i>	Poiras, 1998

<i>Ranunculiphilus kuntzei</i> (Smreczynski, 1957)	Mediterranean region	N	E	Ph (her)	No Data	Poiras, 1998
<i>Otiorrhynchus albidus</i> Stierlin, 1861	Asia, West Mediterranean region, Europe	*N	E, H	Ph (lbw)	<i>Cerasus, Juglans, Populus, Tamarix, Tilia</i>	Ruscinski, 1937
<i>Trachyphloeus spinimanus</i> Germar, 1824	Europe, Asia	C	N/A	Ph (rbw)	<i>Cynodon</i>	Poiras, 1998
<i>Phyllobius canus</i> Gyllenhal, 1834	Mediterranean region, Asia	C	G, H	Ph (lbw)	Rosaceae, <i>Quercus robur</i>	Plugar, 1963
<i>Cycloderes canescens</i> (Rossi, 1792)	Mediterranean region	C	E	Ph (lbw)	<i>Plantago</i>	Poiras, 1998
<i>Sitona lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	Asia, Europe, Mediterranean region	*N	H, J	Ph (rbw)	Fabaceae	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>S. macularius</i> (Marsham, 1802)	Asia, Europe, Mediterranean region	*N	H, J	Ph (rbw)	<i>Trifolium</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>S. puncticollis</i> Stephens, 1831	Asia, Europe, Mediterranean region	*N	H	Ph (rbw)	<i>Trifolium, Melilotus</i>	Ruscinski, 1937
<i>Aparopion costatum</i> Fahraeus, 1843	Europe, Mediterranean region	C	E	Ph (her)	No data	Arnoldi et al., 1965
<i>Hypera nigrirostris</i> (Fabricius, 1775)	Asia, Europe, Mediterranean region	N	E, J	Ph (lbw)	<i>Ononis, Trifolium</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>H. postica</i> (Gyllenhal, 1813)	Asia, Europe, Mediterranean region	*N	H, J	Ph (lbw)	Fabaceae	Antonova, 1977
<i>H. pastinacae</i> (Rossi, 1790)	Asia, Europe, Mediterranean region	N	G, H	Ph (lbw)	<i>Pastinaca sativa, Daucus carota</i>	Medvedev, Shapiro, 1957
<i>H. contaminata</i> (Herbst, 1795)	Europe	N	E	Ph (lbw)	<i>Lathyrus tuberosus</i>	Ruscinski, 1937
<i>Rhabdorhynchus menetriesi</i> Gyllenhal, 1842	East Mediterranean region	N	E	Ph (her)	No data	Poiras, 2001
<i>Lachnaeus horridus</i> Reitter, 1890	Asia	C	E	Ph (her)	<i>Inula</i>	Poiras, 1998
<i>Lixus astrachanicus</i> Faust, 1883	Asia	C	E	Ph (her)	No data	Poiras, 1998
<i>Pissodes castaneus</i> (De Geer, 1775)	Asia, Europe, Mediterranean region	N	G	Ph (phl)	<i>Pinus</i>	Poiras, 1991
<i>Scolytus laevis</i> Chapuis, 1873	Europe	N	G, H	Ph (phl)	<i>Ulmus</i>	Poiras, 2001
<i>S. rugulosus</i> (Ratzeburg, 1837)	Asia, Europe, Mediterranean region	N	H	Ph (phl)	Rosaceae trees	Miller, Zubowsky, 1917
<i>Xyleborinus saxesenii</i> (Ratzeburg, 1837)	Asia, Europe, Mediterranean region	N	H	Ph (xmp)	<i>Laurus, Pinus, Castanea</i>	Miller, Zubowsky, 1917
<i>Pteleobius kraatzii</i> (Eichhoff, 1864)	Europe, West Mediterranean region	N	H, G, F	Ph (phl)	<i>Ulmus</i>	Miller, Zubowsky, 1917
<i>Hylastes angustatus</i> (Herbst, 1793)	South Europe, Asia	N	G	Ph (phl)	<i>Pinus</i>	Stark, 1952
<i>H. ater</i> (Paykull, 1800)	Europe, Asia	N	G, H	Ph (phl)	<i>Pinus</i>	Miller, Zubowsky, 1917

According to larvae trophic preferences 54 species of investigated beetles are phytophagous, 12 are predators and 7 detritivorous; adults of *Alphitobius diaperinus* and *Mylabris variabilis* are being detritivorous and phytophagous, respectively. For remaining 2 species information on their diet is not available.

Most of the phytophagous beetles (29.09%) are herbiphagous. Spermatophagous is the second most important feeding group (27.27%), followed by leaf/steam browsers (18.18%), phloeophagous (10.9%), root browsers (7.27%) and saproxylophagous (3.63%). The remaining (by 1.81%) are root borers and xylomycetophagous. From the total number of the investigated alien beetles 26.67% are agricultural, forest and storage pests. All non-native species occurring in closed spaces (9) are storage pests. Depending on their food bonds and population dynamics, post-invasive and invasive species have various degrees of importance, among them *Leptinotarsa decemlineata*, *Sitona lineatus* and *Rhopalapion longirostre* cause the biggest losses in agricultural crops yield [Vorotyntseva, 1971; Poiras, 2006; Munteanu et al., 2012], while *Lignyodes bischoffi* is one of the most dangerous forest pest [Poiras, 1987, 2006]. Of the alien species living under outdoor conditions, the species of casual occurrence and naturalized non-invasive species do not have great significance, because they are active only in short-terms or inhabit a very small territory.

Revealed alien predators belong to Staphylinidae and Coccinellidae families. Detritivorous species belong to Tenebrionidae, Ptinidae, Dermestidae and Scarabaeidae. Their influence on environment can be considered beneficial or neutral as long as they occur in small numbers and do not affect native species. A representative case of alien species expansion in the Republic of Moldova is *Harmonia axyridis* (Pall., 1773). The first unpublished information on this species, according to Timus and Stahi [2013], dates from 1970, which could be related to the

earlier release of this species for introduction in Ukraine [Katsoyannos et al., 1997]. Published data regarding establishment of *H. axyridis* in the Republic of Moldova appeared recently, [Iazlovetchi, Sumenkova, 2013; Timus, Stahi, 2013]. Within *H. axyridis* populations five forms were identified: *H. axyridis* var. *novemdecimsignata*, *H. a.* var. *siccoma*, *H. a.* var. *succinea*, *H. a.* var. *spectabilis* and *H. a.* var. *conspicua* [Timus, Stahi, 2013]. Iazlovetchi and Sumenkova [2013] mention that the species represented 42% of all coccinellids recorded in 2011, the proportion has reached 86% in 2012, and 90% in 2013, successfully eliminating autochthon coccinellids *Coccinella septempunctata* L. and *Adalia bipunctata* L.

The effects of an alien species entry in a new ecosystem can be diverse. Most significant is a direct competition with native species for food and space, an increasing abundance in the new environment until a complete replacement of native residents occurs. Despite that a large amount of attested alien beetles does not produce economic damages, it should not be ignored because non-invasive status does not mean that it will not become invasive. It could be just a matter of time and circumstances (biotic and abiotic conditions that may change) until it becomes invasive. That's why knowledge of species peculiarities and behavior in a new environment is extremely important for determining the factors that can lead to an alien species uncontrollable expansion and invasive statute modification.

Unfortunately, the hazards caused by alien species did not cause that much concern among scientists, nor did it attract public awareness as much as would have been expected [Hulme et al., 2009]. Conducted researches comprise too large regions and cannot solve the problems of restricted areas. In the Republic of Moldova, for example, this is the first study highlighting alien species. The location of the republic at the interference of biogeographical zones causes a continuous pressure of alien species that

are at the limits of their distribution area. Thus, detailed researches in this territory will allow the monitoring and forecasting of new invasions.

### Acknowledgements

This study was supported by the institutional project, 11.817.08.13F „Biological invasions and their impact on biodiversity, structure and functioning of natural and anthropogenic ecosystems in Moldova”, Institute of Zoology, Academy of Sciences of Moldova. The authors thank anonymous reviewers for stimulation and critical comments. For additional consultations regarding species *Harmonia axyridis*, we are grateful to Mrs. Asea Timus.

### References

- Adashkevich B. Useful entomofauna in the fields of Moldavia. Chisinau. Stiinta. 1972. 108 p.
- Antonova V. Pests of field crops. Chisinau. 1977. 115 p.
- Arnoldy L., Zaslavsky V.A., Ter-Minassian M.E. Family Curculionidae—weevils. Identification key of European part of the USSR. Vol. 2. (Ed. 89). Moscow; Leningrad. 1965. P. 485–621.
- Baban E. Diversity of beetles (Coleoptera: Carabidae, Silphidae, Scarabaeidae, Cerambycidae) in forest ecosystems of Central Moldavian Plateau. Summary of the PhD Thesis. Chisinau. 2006. 26 p.
- Bacal S., Derunkov A. Contributions to the knowledge of rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) from state nature reserve „Plaiul Fagului”, Republic of Moldova // Travaux du Museum National d’Histoire Naturelle "Grigore Antipa". 2010. Vol. LIII. P. 217–221.
- Bacal S., Munteanu N., Toderas I. Checklist of beetles (Insecta: Coleoptera) of the Republic of Moldova. Brukenthal. Acta Musei. 2013. Nr. VIII. 3. P. 415–450.
- Bacal S., Stan M. New contribution to the knowledge of staphilinids (Coleoptera: Staphylinidae) from the scientific landscape „Codrii Tigheciului” (Republic of Moldova). Oltenia Museum. Craiova. Studies and Reports. Life Sciences. 2006. Vol. XXII. P. 155–159.
- Banarescu P. Principles and problems of zoogeography. Bucuresti. 1970. 260 p.
- Bouchard P., Bousquet Y., Davies A.E., Alonso-Zarazaga M.A., Lawrence J.F., Lyal C.H.C., Newton A.F., Reid C.A.M., Schmitt M., Slipinski S.A., Smith A.B.T. Family-group names in Coleoptera (Insecta). ZooKeys. 2011.
- Calestru L. Chrysomelidae beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) in the Republic of Moldova. Their biodiversity and importance. Chisinsu. 2003. Summary of the PhD thesis. 23 p.
- Darlington F. Zoogeography: the geographical distribution of animals. Moscow: Progress Publishers, 1966. 518 p.
- Derunkov A., Bacal S. Contributions to the knowledge of staphylinid fauna (Coleoptera: Staphylinidae) from the right side of the Dniester river. Oltenia Museum. Craiova. Studies and Reports. Life Sciences. 2011. Vol. 27. Nr. 1. P. 105–108.
- Elton C.S. The ecology of invasions by plants and animals. London. Methuen & Co. Ltd. 1958. 181 p.
- Essl F., Rabitsch W. Neobiota in Österreich. Umweltbundesamt. Wien. 2002. 432 p.
- Geiter O., Homma S., Kinzelbach R. Bestandsaufnahme und Bewertung von Neozoen in Deutschland. Berlin. 2002. Umweltbundesamt 25. P. 1–173.
- Glavendekić M., Mihajlović L., Petanović R. Introduction and spread of invasive mites and insects in Serbia and Montenegro // In: Alford D.V. & Backhaus G.F. (Eds) Abstracts of the Conference on Plant Protection and Plant Health in Europe, “Introduction and spread of invasives species”. Humboldt University. Berlin. Germany. 2005. P. 229–230.
- Hill M., Baker R., Broad G., Chandler P.J., Copp G.H. et al. Audit of non-native species in England. English Nature

- Research Reports 662, English Nature, Peterborough. 2005. 82 p.
- Hulme P., Pysek P., Nentwig W., Vila M. Will threat of biological invasions unite the European Union? *Science*. 2009. 324 p.
- Iazlovetchi I., Sumenkova V. The invasion of multicolored Asian ladybird *Harmonia axyridis* Pallas in the Republic of Moldova has happened // *The environment*. 2013. Nr. 2 (68). April. P. 19–28.
- Katsoyannos P., Kontodimas D.C., Stathas G.J., Tsartsalis C.T. Establishment of *Harmonia axyridis* on citrus and some data on its phenology in Greece // *Phytoparasitica*. 1997. Nr. 25. P. 183–191.
- Kenis M. Insects-Insecta // In: Wittenberg R. (Ed) An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland. Delémont. 2005. CABI Bioscience Switzerland. P. 131–212.
- Kryzhanovskij O.L. Insects of the European part of the USSR. Identification key. V. 2. Moscow. 1965. 668 p.
- Maslyakov V.Yu., Izhevsky S.S. Alien Phytophagous Insects Invasions in the European Part of Russia. IGRAS Moscow. 2011. 272 p.
- Medvedev S., Shapiro D. To the knowledge of beetle fauna (Coleoptera) of the Moldavian Soviet Socialist Republic and the neighboring regions of Ukraine, Scientific works on the IBF. 1957. Nr. 30. P. 173–206.
- Mihailov I. Fauna, ecology and biocenotic significance of staphylinid species (Coleoptera, Staphylinidae) in the Republic of Moldova. Summary of PhD thesis. Chisinau. 2012. 31 p.
- Miller E., Zubowsky N. Materials on the entomological fauna of Bessarabia. Proceedings of the Bessarabian Society Naturalists and Life Science Amateurs. 1917. Vol. 2. Part 1. Chisinau. Typography Bessarabian Provincial Board. P. 32–150.
- Munteanu N. New species of bruchids (Coleoptera, Bruchidae) for fauna of the Republic of Moldova. *Scientific Annals of SUM*. Chisinau. 2006. Nr. 3. P. 141–143.
- Munteanu N. Diversity of Bruchidae, Nemonychidae, Anthribidae, Rhynchitidae and Attelabidae beetles and their importance in natural and anthropogenic ecosystems in Republic of Moldova Chisinau. 2009. Summary of the PhD thesis. 24 p.
- Munteanu N., Malevanciuc N., Toderas L., Moldovan A., Bacal S. Distribution and biological peculiarities of species *Sitona lineatus* (Coleoptera: Curculionidae) in Republic of Moldova // *Bulletin of Academy of Sciences of Moldova, Zoology*. 2012. Nr. 3 (318). P. 131–138.
- Neculiseanu Z. Fauna and biology of rove beetles subfamilies Staphylininae and Paederinae (Coleoptera, Staphylinidae) in agrocenoses of Moldova. Chisinau. 1984. Summary of the PhD thesis, 25 p.
- Neculiseanu Z., Bacal S. Tenebrionids (Coleoptera, Tenebrionidae) of Republic of Moldova. *Scientific Annals of SUM*. Chisinau. 2005. Vol. 3. P. 203–205.
- Neculiseanu Z., Matalin A. A catalogue of the ground-beetles of the Republic of Moldova (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sophia. 2000. 164 p.
- Nentwig W. Biological Invasions. *Ecological Studies* 193. Heidelberg: Springer. 2008. 441 p.
- Nentwig W., Josefsson M. Chapter 1. Alien terrestrial arthropods of Europe. 2010. *BioRisk* Vol. Nr. 4(1). P. 5–9.
- Plugar S. Some results concerning study of entomofauna in oak forests of Moldova. Harmful entomofauna of Moldova and methods of control. Chisinau. 1963. P. 7–38.
- Poiras A. A new species of weevil *Lignyodes bischoffi* Blatchley (Coleoptera, Curculionidae) in USSR fauna. *Bulletine of Zoology. ASM. Series: Biological and Chemical Sciences*. Chisinau. 1987. Nr. 6. P. 64.
- Poiras A. New dendrophilous weevil species (Coleoptera: Attelabidae, Curculionidae) for fauna of Moldova // *Bulletin of Zoology. ASM. Series:*

- Biological and Chemical Sciences. Chisinau. 1991. Nr. 3. P. 73–74.
- Poiras A. New species of weevils for the fauna of Moldova (Coleoptera: Apionidae, Curculionidae) // Bulletin of Zoology. ASM. Series: Biological and Chemical Sciences. Chisinau. 1994. Nr. 1. P. 41–45.
- Poiras A. Catalogue of the weevils (Coleoptera, Curculionoidea) and their host plants in the Republic of Moldova. Sofia-Moscow Pensoft. 1998. 156 p.
- Poiras A. Addition to the catalogue of weevils of the Republic of Moldova. Diversity and ecology of animal world in natural and anthropized ecosystems. Chisinau. 2001. P. 112–116.
- Poiras A. Beetles of Curculionoidea superfamily (Insecta, Coleoptera) in Moldova, their biodiversity and importance. Chisinau. 2006. PhD Thesis. 300 p.
- Reemer M. Invasieve Arthropoda in Nederland: Een eerste inventarisatie. Stichting European Invertebrate Survey. Leiden. 2003. 63 p.
- Roll E., Dayan T., Simberloff D. Non-indigenous species in Israel and adjacent areas // Biological Invasions. 2007. Nr. 9. P. 629–643.
- Ruscinski A. Beitrage zur Curculionidenfauna von Bessarabien // Bulletin of Regional Museums of Basarabia. Chisinau. 1937. Nr. 8. P. 33–35.
- Šefrová H. Laštůvka Z. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic. Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2005. Nr. 53. P. 151–170.
- Smith R.M., Baker R.H., Malumphy C.P., Hockland S., Hammon R.P., Ostoják Starzewski J.C., Collins D.W. Recent non-native invertebrate plant pest establishments in Great Britain: origins, pathways, and trends // Agricultural and Forest Entomology. 2007. Nr. 9. P. 307–326.
- Solodovnikova V., Talitskii V. Some results of seed feeders' weevil fauna study of genus *Apion* Hebst (Coleoptera, Apionidae) in Moldova // Entomological Review. 1972. V 51. Nr. 4. P. 786–695.
- Stark V.N. Fauna of the USSR. Coleopterous insects. V. XXXI. Bark beetles. Edition of the Academy of Sciences of the USSR. Moscow; Leningrad. 1952. 534 p.
- Timus A., Stahi N. The acclimatization and trophic spectrum of *Harmonia axiridis* in the Republic of Moldova // International conference of zoologists "Actual problems of protection and sustainable use of the animal world diversity". Chisinau. 2013. P. 180–182.
- Tomov R., Trencheva K., Trenchev G., Cota E., Ramadhi A., Ivanov B., Naceski S., Papazova-Anakieva I., Kenis M. Non-indigenous insects and their threat to biodiversity and economy in Albania, Bulgaria and Republic of Macedonia. Sofia; Moscow: Pensoft publishers, 2009. 112 p.
- Vorotyntseva A.F. Biological features of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) its importance as a pest of potatoes, eggplant, tomatoes in the central zone of Moldova. Chisinau. 1971. PhD Thesis. 150 p.
- Yatsentkovsky E. Materials on the entomological fauna of Bessarabia. Beetles, T. VIII, V. 2, Nr. 2. Proceedings of the Bessarabian Society Naturalists and Life Science Amateurs. 1912. P. 1–16.