

# 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, [khoroon@mail.ru](mailto:khoroon@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.

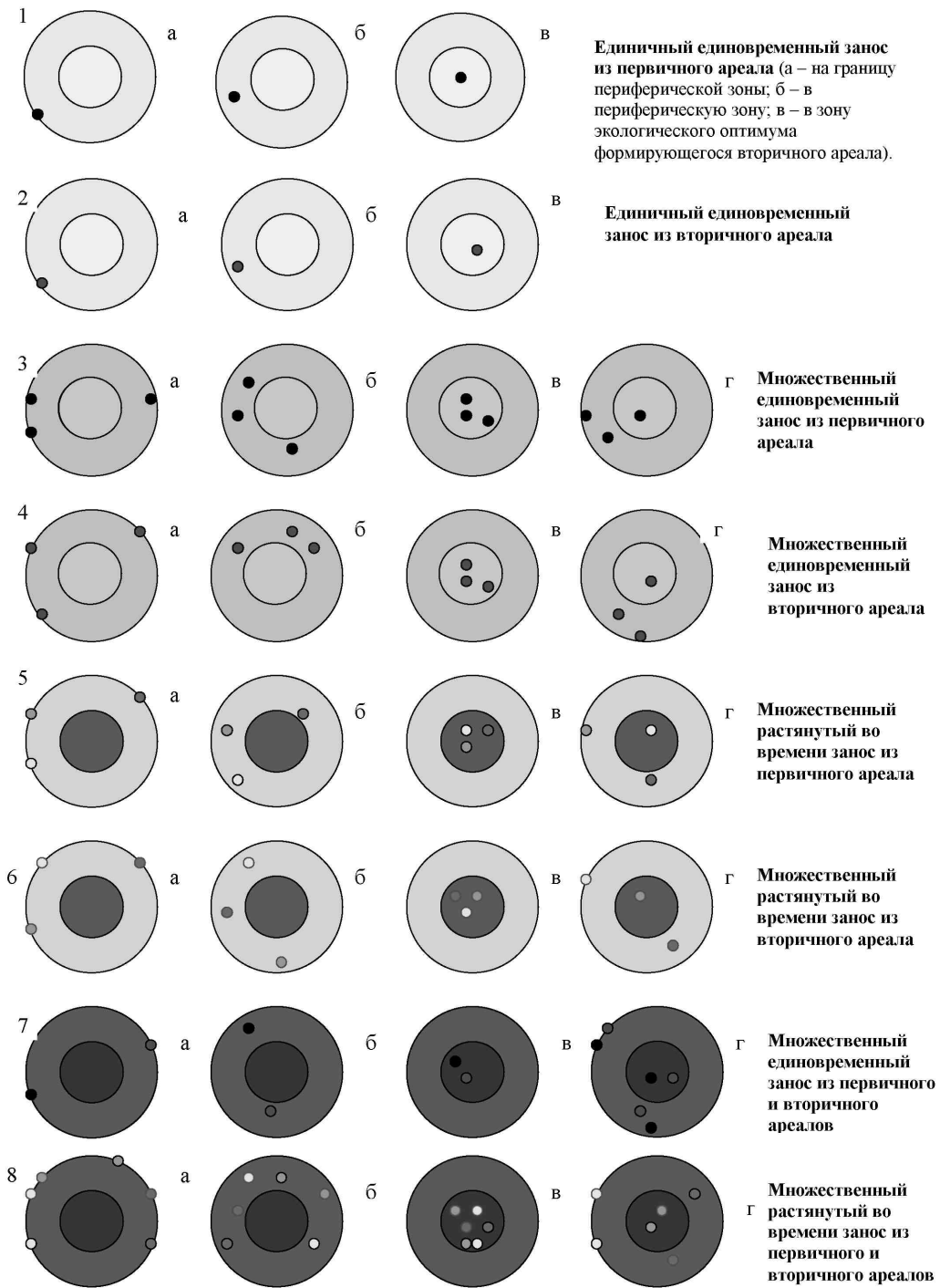
Следует отметить, что проблеме формирования вторичного ареала адвентивных видов растений посвящено множество работ. Однако они касаются либо формирования ареала конкретного вида, либо других частных характеристик ареалов и поведения адвентивных видов в них [Bossdorf et al., 2005; Durka et al., 2005; 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>Alisum 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>Orobanche 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.

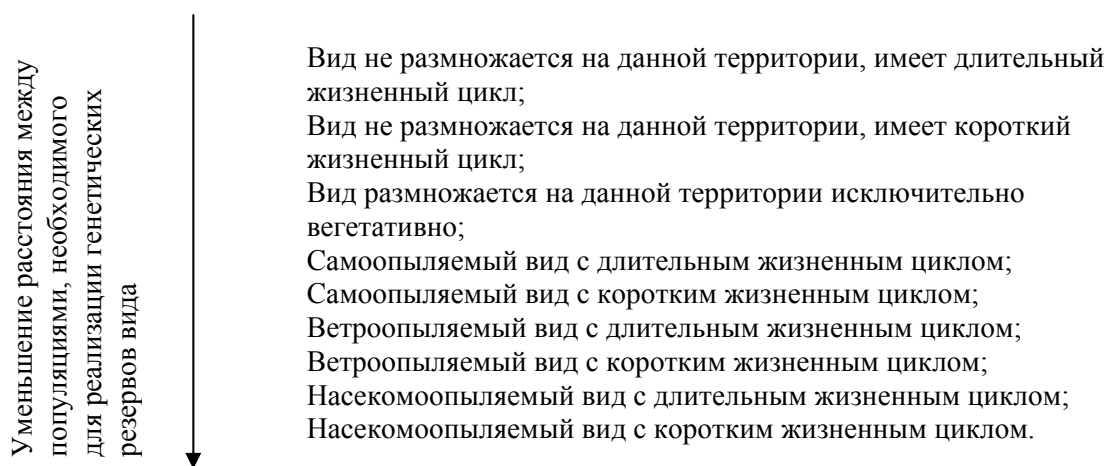
Можно ли предположить, что процесс начинается с центра и уже затем распространяется на периферию? Вероятно да, так как при равной вероятности попадания диаспор в центр и на периферию условия для выживания особей вида, вероятнее всего будут лучше в зоне экологического оптимума, то есть в центре, чем на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