

INSS 1996–1499

2016 №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., Бобров В.В., д.б.н., Виноградова Ю.К., д.б.н., Давидович Петр,
д.б.н., Дзиаловски Эндрю, д.б.н., Звягинцев А.Ю., д.б.н., Ижевский С.С.,
д.б.н., Ильин И.Н., д.б.н., Крылов А.В., к.б.н., Масляков В.Ю., к.б.н., Морозова О.В.,
академик РАН, Павлов Д.С., д.б.н., Пельгунов А.Н., к.б.н., Слынько Ю.В.,
д.б.н., Телеш И.В., к.б.н., Фенева И.Ю., к.б.н., Хляп Л.А.,
д.б.н., Чжибинь Чжан, д.б.н., Шиганова Т.А., д.б.н., Щербина Г.Х.

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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Robinia pseudoacacia L. на Западном Кавказе</i>	2
<i>Борисова Е.А. Инвазии древесных растений в природные сообщества Верхневолжского региона</i>	24
<i>Веселкин Д.В., Прокина Н.Э. Микоризообразование у клёна ясенелистного (Acer negundo L.) в градиенте урбанизации</i>	31
<i>Гладунова Н.В., Ханугин А.А., Варгом Е.В. Bidens frondosa L. (Asteraceae) в Республике Мордовия (Россия)</i>	41
<i>Головина И.В., Гостюхина О.Л., Андреевко Т.И. Особенности метаболизма в тканях моллюска-вселенца в Чёрное море Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) (Bivalvia: Arcidae)</i>	53
<i>Гураль-Сверлова Н.В., Глеба В.Н. Свидетельства неоднократного проникновения Cryptomphalus aspersa (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на территорию Восточной Европы</i>	67
<i>Жигалин А.В., Хританков А.М. Об изменении границы распространения вечерницы рыжей Nyctalus noctula Schreber, 1775 (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) в Сибири</i>	76
<i>Интересова Е.А. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби</i>	83
<i>Капитонова О.А., Капитонов В.И. Первая находка Typha austro-orientalis (Typhaceae) в Удмуртской Республике</i>	101
<i>Сёмин В.Л., Сикорский А.В., Коваленко Е.П., Бульшева Н.И. Вселение представителей рода Marenzelleria Mesnil, 1896 (Polychaeta: Spionidae) в дельту Дона и Таганрогский залив</i>	109
<i>Силаева Т.Б., Агеева А.М. Чужеродные виды флоры в бассейне реки Мокши</i>	121
<i>Фоминых А.С., Мухутдинов В.Ф., Киприянова Л.М. Находки бразильской злодеи в водоёмах-охладителях Верхнетагильской ГРЭС (Средний Урал)</i>	131
<i>Шаповалов М.И., Сапрыкин М.А. Чужеродный вид Pistia stratiotes L. (Araceae) в водоёмах урбанизированной территории юга России</i>	139
<i>Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. Первое обнаружение Aporhalls müehlingi (Jägerskiöld, 1899) Lühe, 1909 (Trematoda, Heterophyidae) в Карелии</i>	147

***ROBINIA PSEUDOACACIA* L. НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ**

© 2016 Акатов В.В.¹, Акатова Т.В.², Шадже А.Е.¹

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

² Кавказский государственный природный биосферный заповедник,
Майкоп 385000 hookeria@mail.ru

Поступила в редакцию 23.10.2014

Рассматриваются распространение, встречаемость и тенденции изменения численности *Robinia pseudoacacia* L. на Западном Кавказе, возрастная структура популяций этого вида и его воздействие на видовое богатство древесного яруса прирусловых лесов. Результаты показали: 1) встречаемость робинии в разных районах исследованного региона различна; 2) особи этого вида имеют возраст преимущественно менее 20 лет; 3) обилие *Robinia pseudoacacia* на участках прирусловых лесов в наибольшей степени определяется относительной численностью аборигенных доминантов: наиболее высокое обилие наблюдается при среднем уровне их доминирования; 4) смена аборигенных доминантов этим видом не ведёт к снижению видового богатства древостоев.

Ключевые слова: *Robinia pseudoacacia*, распространение, возрастная структура, популяции, доминанты, видовое богатство, древостои, Западный Кавказ.

Введение

Robinia pseudoacacia L. является самым распространённым чужеродным древесным видом в Европе, способна оказывать влияние на функционирование экосистем [Lambdon et al., 2008; Виноградова и др., 2010] и поэтому требует особого внимания со стороны экологов. Однако для многих регионов России информация о её распространении, причинах неодинакового участия в различных древостоях, тенденции изменения численности в последние годы и влияния на аборигенные виды остаётся ограниченной. Цель настоящей работы – обобщение результатов исследований, выполненных авторами в период с 2007 по 2014 г., для восполнения данного пробела применительно к Западному Кавказу.

Материал и методика

1. Объект исследований

Robinia pseudoacacia (робиния лжеакация, белая акация) – листопадное

быстрорастущее дерево высотой до 25–30 м. Наиболее энергичный рост в высоту и по диаметру отмечается в первые 10–15 лет, в частности, однолетние сеянцы достигают высоты 0.5–1 м. Растение способно плодоносить с трёх-четырёх лет, наибольшее число семян производит в возрасте от 15 до 40 лет. Семена сохраняют всхожесть до трёх лет. Обильно даёт корневые отпрыски, посредством которых быстро расширяет занимаемую территорию [Схиерели, 1965; Колесников, 1974].

Робиния теплолюбива, предпочитает влажный климат с жарким летом и тёплой зимой – биоклиматические зоны умеренного и теплоумеренного типов [Пилипенко, 1978]. Оптимальны для неё мощные, плодородные и не слишком сухие почвы, однако вид достаточно засухоустойчив и в целом неприхотлив к почвенно-грунтовым условиям, хорошо растёт в степных районах, может расти на бедных песчаных и засоленных почвах, но не выносит сильного засоления и избыточного

увлажнения. При этом растение само способно оказывать значительное влияние на среду обитания, снижая влажность почвы, но улучшая её структуру и обогащая азотом и кальцием. Робиния требовательна к свету, избегает густых древостоев, если только сама не доминирует (её ажурная крона пропускает много света). Однако первые 6–8 лет это дерево способно выдерживать затенение. Обладая сильно разветвлённой корневой системой, белая акация в искусственных насаждениях сильно угнетает дуб, ясень, клён остролистный и сопутствующие кустарники, негативно воздействуя на их корневые системы [Харитонович, 1949; Колесников, 1974; Bartha et al., 2008; Виноградова и др., 2010].

Природный ареал *Robinia pseudoacacia* охватывает восточную часть Северной Америки, в центре которой расположены Аппалачи: от Пенсильвании на севере до севера штатов Алабама и Джоржия на юге, а также часть штатов Миссури, Арканзас, Оклахома, Иллинойс и Индиана. Лучшего развития достигает в западной Виргинии и Кентукки. Северная граница естественного ареала соответствует 41° с. ш., она характеризуется средней температурой января 1.7 °, июля 21 °С, среднегодовым количеством осадков 1000–1500 мм. Внутри природного ареала в горах Аппалачи робиния поднимается до высоты 1000–1100 м над ур. моря, а по некоторым данным – до 1500 м. Вид натурализуется до широты г. Квебека (46° с. ш., средняя температура января –8 °, июля 16 °С, количество осадков 1000–2000 мм) [Колесников, 1974; Bartha et al., 2008; Виноградова и др., 2010]. Имеются указания, что робиния в третичное время обитала на Сахалине и в Казахстане [Криштофович, 1941, по: Гурский, 1957]. На Северном Кавказе присутствие рода *Robinia* было отмечено в верхнемиоценовых отложениях вблизи Армавира [Галушко, 1976].

В Европу (во Францию) *R. pseudoacacia* попала в 1601 г., благодаря искусственному разведению и саморасселению очень широко распространилась и в долинах рек часто образует пионерные леса [Müller, Okuda, 1998; Bartha et al., 2008; Pyšek et al., 2009; Виноградова и др., 2010]. Произрастает в различных местообитаниях, однако преимущественно на небольшой высоте.

В России белая акация начала культивироваться с 1736 г. Как декоративное растение в озеленительных посадках на юге России она составляла 60–80% от числа всех деревьев, в 70–80-х годах XIX в. стала широко использоваться также при степном лесоразведении и для защиты железных дорог от снежных и песчаных заносов [Гурский, 1957]. В настоящее время в европейской части России инвазионные популяции этого вида обнаружены вплоть до Санкт-Петербурга (60° с. ш.), но в основном он распространён южнее линии Гомель–Курск–Воронеж–Саратов (примерно 52° с. ш.) [Дудкина, Виноградова, 2007].

2. Район исследований

Распространение *Robinia pseudoacacia* на Западном Кавказе изучалось нами в пределах Республики Адыгея и закубанской части Краснодарского края, включая Черноморское побережье и Главный Кавказский хребет с его отрогами, на востоке район ограничен р. Лаба (43°19' – 45°08' с. ш., 37°14' – 41°30' в. д.) (Новороссийский, Сочинский, Таманский, Абинский, Хадыженский и Майкопский флористические районы [по: Зернов, 2006]) (рис.1).

Климатические условия района исследований характеризуются большим разнообразием. Эта территория расположена на границе умеренного и субтропического поясов, умеренно влажного Европейского и сухого Азиатского регионов, большое



Рис. 1. Район исследований. Римскими цифрами обозначены флористические районы: I – Новороссийский; II – Сочинский; III – Таманский; IV – Абинский; V – Хадыженский; VI – Майкопский. За основу взята схема флористического районирования А.С. Зернова [Зернов, 2006].

влияние на климат оказывают Главный Кавказский хребет и незамерзающее Чёрное море. Для Таманского полуострова и Черноморского побережья от Анапы до Новороссийска характерно жаркое и сухое лето и довольно мягкая зима: средняя температура января от -1.5° до $+1.0^{\circ}$ C, июля 23.5° C, годовое количество осадков составляет 330–430 мм, район подвержен частым суховеям. С продвижением на юго-восток температура и влажность увеличиваются. Так, в районе Туапсе среднегодовая температура воздуха равна 13.5° C, годовое количество осадков – 1219 мм. В районе Сочи климат прибрежных районов (до 200 м над ур. моря) близок влажному субтропическому: средняя температура самого холодного периода 8.6° C, самого тёплого 18.5° C, годовое количество осадков – 1554 мм. В горах южного макросклона на высоте 600 м средняя температура января -0.3° C, августа 19.5° C, количество осадков – до 2200 мм. С высотой температура

снижается, а количество осадков возрастает. Так, на хр. Ачишхо (бассейн р. Мзымта) (1880 м над ур. моря) средняя температура января -5.5° C, августа 12.9° C, годовое количество осадков 2617 мм. Равнинные и предгорные территории Предкавказья (северный макросклон) находятся под влиянием континентального воздуха южной части Русской равнины: средняя температура января составляет $-1...-2.8^{\circ}$ C, июля около 23° C. Район умеренно увлажнён, годовая сумма осадков равна 560–860 мм [Агроклиматический справочник, 1961; Рыбак, 2006]. В горной части северного макросклона (бассейн р. Белой) в полосе верхнего предела леса (1800 м) средняя температура января составляет $-4.0...-4.5^{\circ}$ C, августа $13-14^{\circ}$ C, среднее годовое количество осадков – 1780 мм [Иванченко и др., 1982].

Равнинная часть района исследований относится к степной и лесостепной зонам. Большая часть этой территории представляет собой агроландшафты. По долинам рек

неширокими полосами тянутся пойменные и прирусловые леса из *Populus nigra* L., *P. alba* L., *Salix alba* L., в основном сильно нарушенные и со значительным присутствием адвентивных видов (*Robinia pseudoacacia*, *Acer negundo* L., *Morus alba* L., *M. nigra* L. и др.). Вдоль дорог, полей и виноградников высажены защитные лесополосы, состоящие в основном из *Fraxinus excelsior* L., *Morus nigra*, *Gleditsia triacanthos* L., *Robinia pseudoacacia*, *Populus nigra*, *P. alba* и др. На Таманском полуострове маленькими фрагментами сохранились степные участки, значительные площади занимают солончаки.

Черноморское побережье за исключением крайнего северо-запада, предгорная и горная часть района входят в лесную зону. Естественный растительный покров Черноморского побережья сильно преобразован, в предгорьях Предкавказья в долинах крупных рек ровные и пологие участки давно лишены лесной растительности и заняты в основном сельскохозяйственными угодьями. Однако большая часть горных склонов покрыта лесами. Многообразие лесных формаций обусловлено сложностью рельефа, геологического строения, вертикальной поясностью, региональными различиями климата и другими факторами. Так, на южном макросклоне в северо-западной части региона леса представлены формациями субсредиземноморского типа: в растительности преобладают гемиксерофитные редколесья и шибляк (*Juniperus excelsa* M.Bieb., *J. foetidissima* Willd., *J. oxycedrus* L., *Quercus pubescens* Willd., *Carpinus orientalis* Miller, *Pistacia mutica* Fischer et C.A.Meyer), встречаются сосновые и дубово-сосновые леса с *Pinus pallasiana* D.Don и *P. pityusa* Steven. С продвижением на юго-восток они постепенно сменяются лесами из дуба скального (*Quercus petraea* L. ex Liebl.) и далее широколиственными лесами с участием *Castanea sativa* Miller, *Buxus colchica*

Pojark., *Taxus baccata* L. (сообщества колхидского типа). Колхидские леса наибольшее распространение имеют в бассейнах рек Псезуапсе, Шахе, Сочи, Мзымта. На северном макросклоне до высоты 300–600 м над ур. моря простирается полоса лесов с доминированием и содоминированием *Quercus robur* L., *Q. petraea* и *Carpinus betulus* L. С высотой широколиственные леса сменяются буково-пихтовыми лесами (доминирующие и содоминирующие виды – *Abies nordmanniana* (Steven) Spach, *Fagus orientalis* Lipsky). Чистые пихтарники имеют ограниченное распространение. Ель восточная – *Picea orientalis* (L.) Link – встречается в виде примеси, либо образует небольшие массивы лишь в бассейнах рек Большая и Малая Лаба, а также в верховье р. Мзымта. На высоте 1800–2200 м над ур. моря простирается полоса субальпийского криволесья (доминирующие виды – *Betula litwinowii* Doluch. и *Fagus orientalis*), встречаются редколесья из *Acer trautvetteri* Medw. Информация о составе и структуре лесных сообществ района исследований имеется в работах А.Я. Орлова [1951, 1953], И.А. Грудзинской [1953], К.Ю. Голгофской [1967 а, б], О.С. Гребенщикова с соавторами [1990], С.М. Бебия [2002], А.А. Французова [2006] и др.

Более детальные исследования популяций *Robinia pseudoacacia* были проведены нами в прирусловых лесах (отмели, террасы и прирусловые склоны) р. Белая от аула Бжедугхабль до посёлка Гузерипль (70–700 м над ур. моря). Длина профиля по прямой – 102 км, в его пределах годовая сумма осадков на высоте 70 м над ур. моря составляет 650 мм, на 700 м – 1150 мм; средняя температура июля на этих высотах – 22 ° и 18 °С, января –1 ° и –2 °С, соответственно [Иванченко и др., 1982; Бузаров и др., 1995]. В среднем течении р. Белой по данным метеостанции «Шунтук» (320 м над ур. моря) средняя годовая сумма осадков (за период 1935–2009 гг.) составила 830

мм, средняя годовая температура 10.5 °С, средняя температура января равна –1.1 °, июля 21.6 °С.

В интервале высот от 70 до 400 м над ур. моря древесный ярус прирусловых лесов р. Белой сформирован преимущественно *Populus nigra*, *P. alba*, *Salix alba*, *Alnus incana* (L.) Moench, *Fraxinus excelsior*, *Acer campestre* L.; затем до высоты 600–660 м участие в древостоях *Salix alba* существенно снижается, участие *Populus nigra* и *P. alba* постепенно падает до нуля, при этом возрастает роль *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner, *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Quercus petraea*, *Ulmus glabra* Hudson. Выше 660 м прирусловые леса р. Белой представлены преимущественно буково-пихтовыми сообществами (доминирующие виды – *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis*) с участием в древесном ярусе *Carpinus betulus*, *Acer platanoides* L., *A. campestre*, *Alnus glutinosa* и др.

3. Методы сбора и анализа фактического материала

Информация о распространении инвазионных популяций *Robinia pseudoacacia* была получена в ходе экспедиционного обследования региона в течение 2007–2014 гг. Вся территория была покрыта сетью автомобильных и пешеходных маршрутов, некоторые районы посещались неоднократно. Были обследованы естественные и нарушенные местообитания Черноморского побережья, равнинных, предгорных и горных районов Краснодарского края и Республики Адыгея: Таманского полуострова, долин рек бассейна р. Кубань (Большая и Малая Лаба, Белая, Пшеха, Пшиш, Псекупс, Афипс, Убин, Иль, Хабль, Абин, Адагум и др.) и черноморского бассейна (Мзымта, Кудепста, Хоста, Мацеста, Сочи, Шахе, Псецуапсе, Аше, Макопсе, Шепси, Туапсе, Агой, Небуг, Псебе, Джубга, Вулан, Текос, Пшада, Шебс, Адерба, Озерейка, Сукко и др.), а также по склонам горных хребтов и

массивов. Большое внимание уделялось растительным сообществам вдоль железных и автомобильных дорог, пойменным и прирусловым лесам. Декоративные насаждения и саморасселившиеся особи в населённых пунктах нами не рассматривались.

Характер изменения численности и границы распространения *Robinia pseudoacacia* в долине р. Белая оценивали путём анализа возрастной структуры её популяций на разных высотах. Этот метод широко используется для решения подобного рода задач, однако объектом изучения чаще являлись аборигенные виды [Александрова, 1964; Leac, Craber, 1974; Горчаковский, Шиятов, 1985; Kullman, 1991; Хантемиров и др., 2008; Sudnik-Wójcikowska et al., 2009]. Предполагается, что в случае расширения вверх высотного ареала робинии приграничные популяции этого вида будут представлены особями с небольшим возрастом (подростом). Если верхняя граница распространения стабильна, то приграничные популяции должны быть представлены деревьями разного возраста, в том числе значительного. Если же условия на верхней границе неблагоприятны для произрастания вида и имеется тенденция сокращения ареала, то приграничные популяции должны состоять преимущественно из особей со значительным возрастом.

Диаметр стволов измеряли у их основания. Определение возраста деревьев проводили по кольцам годичного прироста на поперечных спилах на высоте корневой шейки или по буровым кернам, взятым из стволов на высоте около 15 см от поверхности почвы [Корчагин, 1960]. Спилы отбирали преимущественно у особей с диаметром ствола менее 4 см, буровые керны – у более крупных особей. Если бур не достигал центра ствола, возраст дерева определяли приближённо – расчётным способом [Корчагин, 1960]. Состояние популяций *Robinia pseudoacacia* было изучено на

двенадцати высотных уровнях. Диаметр ствола и жизненность были определены для 339 деревьев, возраст – для 304 (90%), в том числе для 124 экземпляров – на спилах и для 180 – по кернам. Для остальных деревьев из-за плохого состояния древесины или отсутствия различимых годовых колец возраст был определён на основе регрессионных моделей «диаметр – возраст», построенных для каждого высотного уровня. Поскольку у исследуемых особей возраст не всегда можно было определить с высокой точностью, при анализе возрастной структуры популяций особи были объединены в возрастные группы по 10 лет.

С целью определения причин варьирования численности *Robinia pseudoacacia* в различных древостоях, а также влияния этого вида на аборигенные виды деревьев, в пойменных лесах р. Белая нами был выявлен и описан 131 участок леса размером 300 м², в том числе 47 – без участия, 50 – с участием и 34 – с доминированием этого вида. В качестве аборигенных доминантов на описанных участках выступали: *Populus nigra* (38 участков), *P. alba* (5), *Salix alba* (14), *Alnus incana* (26), *Fraxinus excelsior* (6), *Acer campestre* (5) и *Carpinus betulus* (3). На каждом участке было выполнено краткое описание лесного фитоценоза и зарегистрированы все особи древесных видов с диаметром ствола более 6 см на уровне груди. Сопоставление сообществ с разным участием робинии в древостоях производили с использованием следующих параметров: N – общее число стволов (особей) деревьев на участках площадью 300 м² (общая плотность древостоя); N_c – число особей сопутствующих видов, N_m – средняя плотность особей сопутствующих видов на участках; N_R – число особей робинии; D – отношение числа стволов доминирующего вида к общему числу стволов (уровень доминирования, индекс Бергера-Паркера [Лебедева,

Криволицкий, 2002]); S – число сопутствующих видов на участках.

Результаты и обсуждение

1. Распространение *Robinia*

pseudoacacia в районе исследований

В Предкавказье робиния попала, скорее всего, в середине XIX в. в связи с проведением мероприятий по созданию защитных лесополос и декоративных насаждений [Гурский, 1957]. Особенно активно она стала использоваться в середине XX в., в том числе при реконструкции нарушенных лесов [Харитонович, 1949; Невзоров, 1951; Бизин, 1961], однако вплоть до 1960-х гг., по-видимому, самостоятельно не расселялась по территории и не проникала в природные и полуприродные леса [Гроссгейм, 1949; Косенко, 1970]. При этом в лесах Западного Закавказья *Robinia pseudoacacia* в середине XX в. уже встречалась в одичалом состоянии [Гроссгейм, 1952; Холявко, Глоба-Михайленко, 1976], хотя по данным А.А. Гроссгейма [1952], цветение её в инвазионных популяциях не отмечалось. В последние десятилетия сведения о дичании и спонтанном распространении вида на Западном Кавказе, в том числе и на северном макросклоне, всё чаще стали появляться в печати [Зернов, 2000; Тимухин, Акатова, 2002; Бондаренко, 2003; Тимухин, 2006; Шадже, Акатова, 2007; Акатов и др., 2009 и др.].

По нашим данным, *Robinia pseudoacacia* является самым распространённым одичавшим древесным интродуцированным видом рассматриваемого региона, она отмечалась нами в большинстве обследованных районов в интервале высот 11–1708 м над ур. моря. Однако встречаемость этого вида в природных и природно-антропогенных сообществах в разных районах изучаемой территории различна.

В крайней северо-западной части района исследований (Таманский

флористический район) инвазионные популяции робинии редки и были обнаружены нами всего в нескольких пунктах. В частности, всходы и мелкий подрост её были отмечены на приморских песчаных дюнах на Витязевской косе; по берегу р. Кубань в окрестностях ст. Варениковской робиния входит в первый ярус пойменного леса с доминированием *Salix alba* и присутствием *Populus alba*. На Таманском полуострове *Robinia pseudoacacia* встречается, в основном, в искусственных насаждениях как чистых, так и совместно с тополем чёрным и гледичией. В лесополосах имеется подрост робинии, корневая поросль, однако за их пределы этот вид практически не распространяется. Следует отметить, что посадки сильно страдают от засух и палов, многие деревья стоят сухие, подрост местами полностью обгоревший. Очень редко небольшие деревья и подрост робинии встречались по открытым местам, пустырям (иногда совместно с *Elaeagnus angustifolia* L.) (окрестности Темрюка и Тамани), отмечены по берегу речки у пос. Сенной.

Широкое распространение *Robinia pseudoacacia* имеет в Новороссийском и Сочинском флористических районах. В окрестностях Анапы и Новороссийска она все ещё встречается эпизодически, однако южнее р. Адербиевка становится массовым видом. Практически повсеместно она отмечалась нами вдоль автомобильных трасс Новороссийск – Туапсе, Джубга – Горячий Ключ, вдоль железной дороги между Туапсе и ст. Гойтх. Произрастает на осветлённых участках, по обнажённым склонам (иногда очень обильно), по опушкам в придорожных лесных массивах, где нередко преобладает. Так, например, по нашим подсчётам, в крайнем ряду придорожного леса на участке Агойский перевал – Туапсе, включающем 10 видов деревьев (88 стволов), 69% приходится на робинию.

Под пологом широколиственного леса по склонам это растение (в основном подрост) встречается достаточно редко, однако местами может проникать до 10 м и более вглубь от опушки. Несколько раз вид отмечался в составе нарушенных ксерофитных дубняков (среднее течение р. Вулан, хребет между Небугом и Тюменским, мыс Кадош и др.). В частности, плотность *Robinia pseudoacacia* в светлом лесу с доминированием *Quercus pertaea* и присутствием *Juniperus oxycedrus* севернее пос. Небуг составляла 9 крупных (более 6 см в диаметре) особей (26% от общего числа всех стволов деревьев), 17 экземпляров крупного подростка выше 2 м (65%) и 22 особи от 0.5 до 2 м (13%) на 300 м². Гораздо чаще вид внедряется в пойменные и прирусловые леса с *Salix alba*, *Populus alba*, *P. nigra*, где имеет довольно высокое обилие, а на отдельных участках доминирует. В пойменных лесах нами отмечались как крупные деревья до 10–30 см в диаметре, так и разновозрастный подрост. По галечниковым отмелям некоторых рек (например, Шебс, Пшада, Вулан, Небуг и др.) также было зафиксировано наличие подростка.

Южнее Туапсе участие робинии в составе придорожных лесных фитоценозов сохраняется высоким примерно до населённого пункта Чемитоквадже (между реками Псеуапсе и Шахе), затем её активность несколько снижается, но спорадически она продолжает встречаться и далее. В нарушенных прирусловых лесах и на галечниковых отмелях вид присутствует практически по всем рекам сочинского Причерноморья. По наиболее крупным из них – Шахе и Мзымта – плодоносящие деревья робинии до 20 см в диаметре и обильный подрост отмечались в составе пойменных лесов с доминированием ольхи бородатой (*Alnus barbata* С.А.Мeyer) от нижнего течения до 200–260 м над ур. моря.



Рис. 2. *Robinia pseudoacacia* у обочины горной дороги на высоте 1500 м над ур. моря.

В западной части Предкавказья (Абинский флористический район) инвазионные популяции робинии встречаются довольно редко. По опушкам пойменного леса этот вид был отмечен в долинах рек Хабль и Ахтырь, в окрестности г. Крымска и пос. Саук-Дере. Крупные деревья робинии были встречены в составе прируслового леса по обоим берегам р. Кубань в районе села Гвардейское. Максимальная высота её обнаружения по долинам рек – 165 м (р. Хабль выше пос. Новый). Однако на склоне горы Собер-Баш (бассейн р. Убин) подрост и молодые цветущие деревья спорадически отмечались по краю широколиственного леса вдоль грунтовой дороги до высоты 300–400 м (примерно 6 км от населённого пункта), а последняя находка была на высоте 707 м.

В Хадыженском флористическом районе робиния отмечалась в пойменных лесах по рекам Псекупс, Пшиш, Афипс. При этом встречался как

единичный подрост, так и группы взрослых деревьев до 10 особей, подростом робинии местами зарастают отмели р. Афипс. Далеко от населённых пунктов рассматриваемый вид не продвигается, максимальная высота нахождения – 115 м над ур. моря. Примечательно, что в данном районе он практически не участвует в зарастании открытых участков, обочин дорог. На первый план здесь выходит *Acer negundo*.

Наиболее массово на северном макросклоне *Robinia pseudoacacia* произрастает в Майкопском флористическом районе по долинам рек Белая и Лаба. В бассейне р. Белая она встречается до высоты 1708 м над ур. моря, в том числе, до высоты 600 м – преимущественно в прирусловых лесах, выше – вдоль недавно реконструированной дороги от посёлка Гузерипль до урочища «Яворовая поляна» (рис. 2). Причём до высоты 200 м этот вид принимает значительное участие в древостоях и нередко

доминирует, выше – встречается в виде относительно небольших изолированных групп особей семенного и порослевого происхождения. В пределах высот от 300 до 600 м над ур. моря популяции *Robinia pseudoacacia* приурочены преимущественно к нарушенным участкам леса.

По долине р. Пшеха (самый крупный приток р. Белой) *Robinia pseudoacacia* отмечалась довольно редко: её подрост был обнаружен по опушкам леса за сел. Новые Поляны (292 м над ур. моря) и перед станицей Черниговской (320 м).

В бассейне р. Лаба проникновение робинии в прирусловые лесные сообщества были зафиксированы на всём протяжении от окрестностей г. Курганинска (170 м над ур. моря) до окрестностей ст. Ахметовской (606 м) на Большой Лабе и окрестностей пос. Псебай (640 м) на Малой Лабе. Выше инвазионные популяции *R. pseudoacacia* нам не встречались. В долине р. Лаба робинией нередко зарастают участки вдоль автомобильных и железных дорог, залежи и пустыри, безлесные склоны холмов. Очень часто подрост этого вида встречается по склонам и обочинам вдоль трассы Майкоп – Лабинск.

В целом, в пределах обследованной части территории Западного Кавказа *Robinia pseudoacacia* чаще встречается в окрестностях населённых пунктов, однако вдоль дорог и по долинам рек она может удаляться от поселений на 2–4, реже до 10 км и более. На южном макросклоне концентрация этого вида приходится на прибрежные и низкогорные районы (до 140 м над ур. моря западнее Джубги, до 260 м южнее и до 300 м севернее Туапсе). В отдельных случаях группы старых деревьев и обильный подрост робинии обнаруживались изолированно от основного ареала в местах бывших поселений или пасек, часто окружённых лесом (гора Облего, 450 м над ур. моря; истоки р. Кудепста, 480 м; кордон

Чвижепсе в бассейне р. Мзымта, 411 м). На северном макросклоне наибольших высот *R. pseudoacacia* достигает в бассейнах рек Белая (1708 м) и Лаба (640 м), а также на горе Собер-Баш в Северском районе Краснодарского края (707 м).

Анализируя характер распространения робинии в районе исследований, можно сделать вывод – она предпочитает открытые местообитания и прирусловые леса, умеренно тёплые и умеренно влажные условия произрастания, что подтверждает существующие представления. Соответственно, этот вид относительно редко встречается в мало нарушенных лесах, в среднегорном и верхнегорном поясах, а также в районах с наиболее значительным или, напротив, малым количеством осадков. Однако и в районах, благоприятных для произрастания робинии, её распределение также неравномерно, что, по-видимому, связано с историей расселения вида.

2. Изменение численности и пределов распространения *Robinia pseudoacacia* в бассейне реки Белая

С целью оценки характера изменения численности и границы распространения *Robinia pseudoacacia* в долине р. Белая была изучена возрастная структура её популяций на разных высотах. В таблице 1 представлены данные по возрастной структуре популяций рассматриваемого вида на участке высотного профиля от 70 до 600 м, полученные в 2011 г., и от 1300 до 1708 м, зафиксированные в 2011 и 2013 гг.

Из таблицы 1 видно, что в интервале высот от 70 до 600 м над ур. моря популяции включают одну или несколько особей с возрастом, существенно превышающим возраст других особей – 20–70 лет (возможно некоторые из них были посажены около реки или дорог). В этом же высотном

Таблица 1. Возрастная структура популяций *Robinia pseudoacacia* на высотном профиле

Абсолютная высота	Число особей	Классы возраста				Максимальный возраст
		1 – 10	11 – 20	21 – 30	> 30	
2011 г.						
73, 161	64	37.5*	43.8	10.9	6.3	52
190–240	104	55.8	35.6	6.7	1.9	32
307, 352	47	78.7	21.3	–	–	20
405, 465	55	38.2	45.5	7.3	9.1	43
492, 561	26	76.9	19.2	–	3.9	74
1250–1500	9	100				5
2013 г.						
1350–1550	47	100				8
1550–1708	55	100				4

Примечание: * – доля особей в возрастном классе (%)

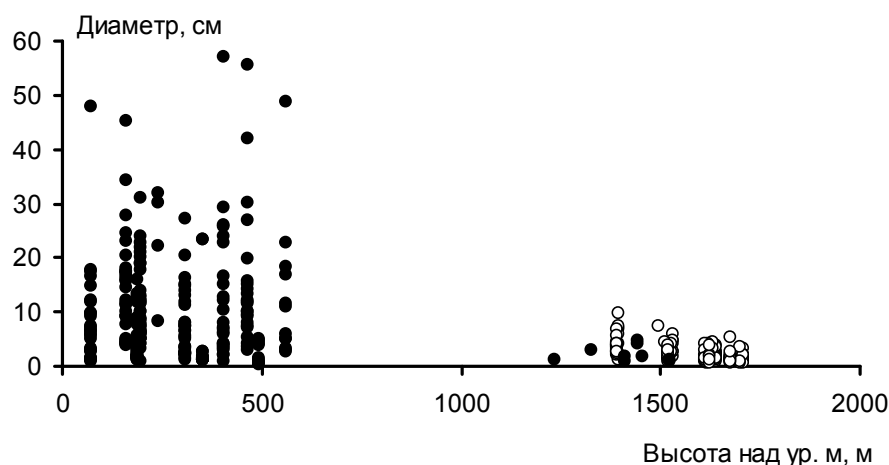


Рис. 3. Изменение диаметра стволов *Robinia pseudoacacia* на высотном градиенте. Чёрные кружки – данные 2011 г., белые – 2013 г.

интервале большинство особей относятся к двум возрастным классам – от 1 до 10 и от 11 до 20 лет (в целом для всех изученных популяций доля таких особей составляет 85%), причём молодые особи нередко располагаются относительно недалеко (на расстоянии 10–20 м) от деревьев со значительным возрастом. На участке высотного профиля от 1300 до 1500 м в 2011 г. был отмечен только подрост робинии возрастом 2–4 года, в 2013 г. его численность резко увеличилась, одно из деревьев (на высоте 1396 м) достигло репродуктивной стадии развития – цветения и плодоношения, а 1–2-летний подрост продвинулся до высоты 1708 м.

Рисунок 3 показывает, что при приближении к верхней границе распространения робинии в прирусловых лесах, то есть в интервале от 70 до 600 м над ур. моря, амплитуда варьирования диаметра её стволов практически не меняется (коэффициент корреляции Пирсона (r) между высотой над уровнем моря и максимальным диаметром стволов равен 0.107, $n = 339$, $P < 0.05$).

Полученные результаты позволяют оценить динамические тенденции *Robinia pseudoacacia* в долине р. Белая.

1. Наличие в пределах от 70 до 600 м над ур. моря особей данного вида со значительным возрастом (до 50–70 лет)

свидетельствует о достаточно длительном присутствии этого вида в долине р. Белой. Можно предположить, что это явилось результатом как преднамеренных (посадки), так и непреднамеренных (случайный занос) действий человека.

2. Сопоставление высоты верхнего предела распространения робинии в долине р. Белой (1708 м) и внутри её природного ареала (1000–1500 м) свидетельствует, по-видимому, о достижении ею в последние несколько лет своего климатически обусловленного предела. Соответственно, верхняя граница распространения данного вида в прирусловых лесах р. Белая, так же, как и других рек региона (600–700 м на северном макросклоне и 300–400 м – на южном) обусловлена скорее не климатическими, а фитоценоотическими факторами. Выше этих пределов в таких лесах доминируют *Alnus glutinosa*, *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis*, что является препятствием к распространению не только для робинии, но и для таких аборигенных видов, как ива белая, тополь чёрный и белый. Применительно к прирусловым лесам р. Белая данный вывод подтверждается результатами анализа высотных изменений возрастной структуры популяций робинии и максимального диаметра её стволов. В связи с этим следует отметить, что и природный ареал этого вида в Северной Америке, по мнению А.В. Гурского [1957], обусловлен не климатическими, а биотическими факторами.

3. Несмотря на способность робинии плодоносить в возрасте трёх-четырёх лет, её размножение (как семенами, так и вегетативным способом) и, соответственно, рост численности на большинстве участков начались только в 1990-е гг. Следует обратить внимание, что это совпадает с началом повышения средней годовой температуры воздуха в районе исследований и ряде других районов Западного Кавказа [Панов, 2000; Экба и др., 2007; Животов, 2008],

а значит нельзя исключить наличие связи между данными явлениями.

Интересно, что факты активизации в распространении чужеродных видов деревьев в последние 20 лет выявлены и в соседнем регионе. Так, по данным В. Sudnik-Wójcikowska с соавторами [Sudnik-Wójcikowska et al., 2009], в искусственных насаждениях *Elaeagnus angustifolia* и *Robinia pseudoacacia*, созданных в сухих степях Северного Причерноморья (Украина), максимальный возраст особей составил 47 лет, в то время как возраст наиболее старых особей, произрастающих на заброшенных полях и пастбищах, засоленных почвах и в сухих степях, не превышал 17–22 года. Авторы указывают на несколько возможных причин данного явления: 1) кризис сельскохозяйственного производства, сопровождающийся увеличением площади неиспользованных земель, в том числе пустырей, залежей, заброшенных пастбищ; 2) изменение климата; 3) выход из латентного периода (lag phase) [Sudnik-Wójcikowska et al., 2009]. Ни одна из этих причин не может быть полностью отвергнута и в нашем случае, то есть при объяснении современного роста численности *Robinia pseudoacacia* на Западном Кавказе.

3. Причины варьирования численности *Robinia pseudoacacia* на участках прирусловых лесов

Из 97 участков прирусловых лесов с доминированием аборигенных видов деревьев (*Populus nigra*, *Salix alba* и др.), описанных нами в бассейне р. Белая, 50 включали от 1 до 20 (в среднем 4.2) стволов робинии с диаметром более 6 см на уровне груди. При этом её участие в древостое составляло от 2 до 40% (в среднем – 16%).

В последние годы было предложено несколько объяснений, почему одни растительные сообщества более насыщены инвазионными видами (инвазибельны), чем другие. Среди них

наиболее известны гипотезы видового богатства [Elton, 1958], флуктуирующих ресурсов [Davis et al., 2000; 2005], видовой неполноценности сообществ [Работнов, 1983; Sax, Brown, 2000; Moore et al., 2001; Davis et al., 2005; Акатов и др., 2009 и др.]. В ряде публикаций в качестве фактора инвазibility ценозов рассматривался видовой пул (фонд) сообществ [Moore et al., 2001; Smith, Knapp, 2001; Herben, 2005; Акатов и др., 2009], а также структура доминирования, как вариант – относительная численность преобладающего вида [Smith et al., 2004; Mattingly et al., 2007].

Следует отметить, что в большинстве случаев в качестве показателя степени адвентивизации сообществ рассматривались число или доля в их составе чужеродных видов. Однако эти же факторы могут быть причиной варьирования численности конкретных инородных видов в ценозах. Причём в этом случае все перечисленные выше гипотезы хорошо дополняют друг друга. Так, снижение плотности доминирующих видов ведёт к высвобождению некоторого количества ресурсов. В случае значительного видового фонда, это вызовет рост числа видов на участках ценозов при относительно неизменной их средней численности. Если размер видового фонда относительно невелик, то высвобождающиеся ресурсы будут использованы уже присутствующими как аборигенными, так и чужеродными видами, численность которых, естественно, возрастет (эффект компенсации плотностью [Crowell, 1962; MacArthur et al., 1972]).

С целью тестирования данных гипотез мы отобрали участки прирусловых древостоев с присутствием *Robinia pseudoacacia* и сопоставили значения следующих параметров: численность этого вида, общая плотность древостоя, число стволов сопутствующих видов, уровень

доминирования на участках, число видов и их средняя численность (рис. 4 и 5, табл. 2).

Результаты анализа свидетельствуют:

1. Древостои с низким уровнем доминирования характеризуются более низкой общей плотностью стволов, но более высокой суммарной плотностью сопутствующих видов, чем ценозы с относительно высоким уровнем доминирования (рис. 4А, табл. 2).

2. Снижение уровня доминирования и, соответственно, рост плотности сопутствующих видов ведёт к росту видового богатства ценозов (рис. 4Б, табл. 2).

3. Между уровнем доминирования и средней плотностью сопутствующих видов на участках статистически значимая корреляция отсутствует (табл. 2). При этом, как видно из рисунка 4В, максимальные значения этого параметра наблюдаются на участках со средним уровнем доминирования (0.4 до 0.7). Из этого же рисунка следует, что данное соотношение имеет сходный характер с соотношением между уровнем доминирования и численностью на участках *Robinia pseudoacacia*. Причём, из 13 участков, включающих относительно большое число особей робинии (более 5), на 9 доминирует *Populus nigra*.

Таким образом, мы видим, что *Robinia pseudoacacia* ведёт себя как типичный аборигенный вид прирусловых лесов. Её относительно высокая плотность наблюдается в древостоях со средним уровнем доминирования (0.45–0.75) и с относительно высокой плотностью других сопутствующих видов деревьев (рис. 5, табл. 2). При этом отметим, что применительно к прирусловым лесам снижение плотности доминирующих видов может быть связано как с нарушением древостоев в периоды половодья, так и с другими причинами, в частности, с отмиранием старых особей в сочетании с отсутствием процессов возобновления из-за сокращения площади местообитаний,

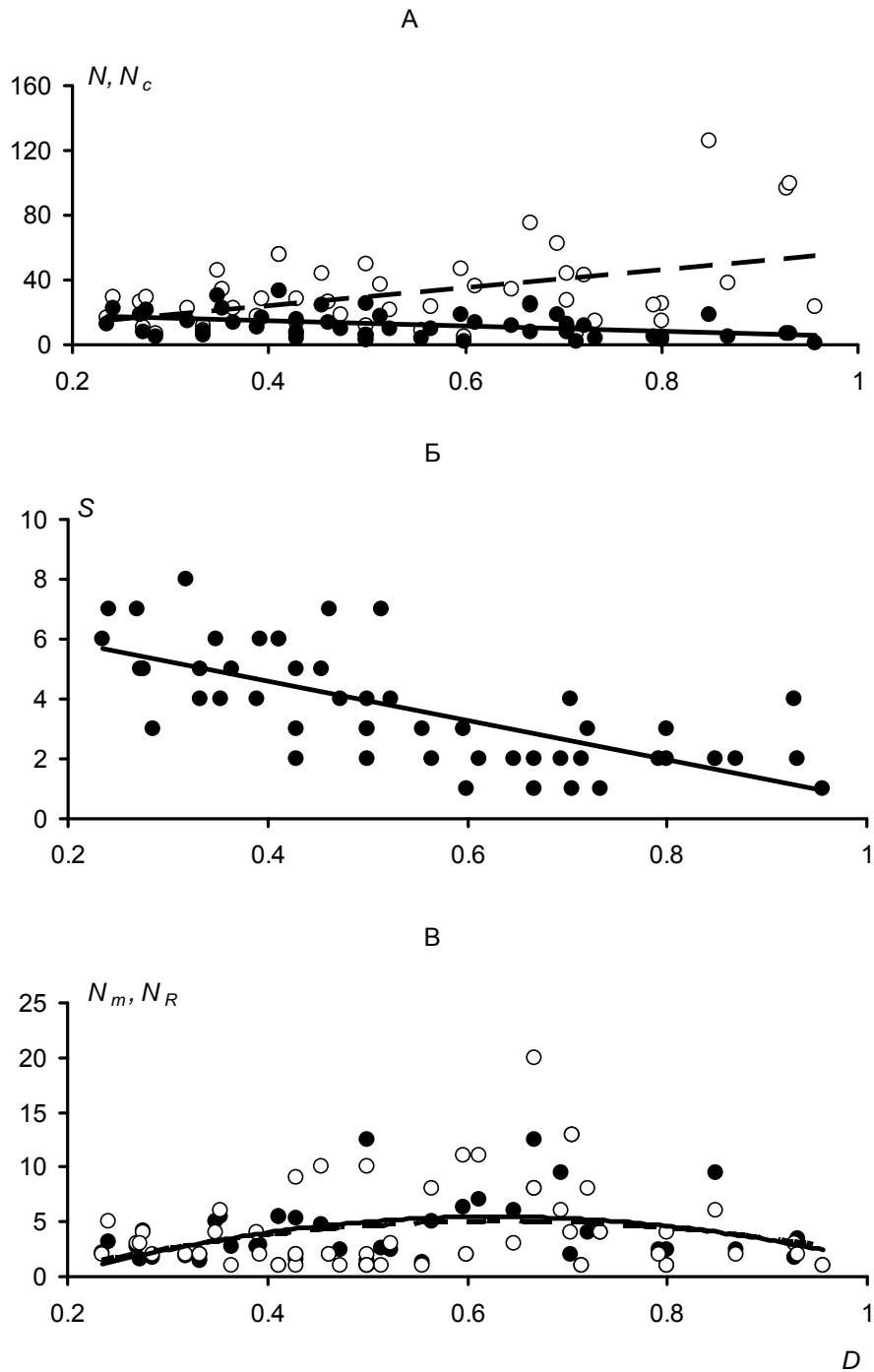


Рис. 4. Соотношение между уровнем доминирования (D), общим числом особей видов деревьев (N), общим числом особей сопутствующих видов (N_c), средней плотностью особей сопутствующих видов (N_m), числом особей робинии (N_R) и числом сопутствующих видов (S) на участках прирусловых лесов площадью 300 м².

А: белые кружки, пунктирная линия регрессии – N , чёрные, сплошная линия – N_c ; Б: чёрные кружки, сплошная линия – S , В: белые кружки, пунктирная линия – N_R , чёрные, сплошная линия – N_m

являющихся генерационными нишами (например, для тополей и ив – влажных отложений аллювия) [Миркин, Наумова, 2012].

4. Влияние *Robinia pseudoacacia* на видовое богатство древостоев прирусловых лесов

Имеются многочисленные факты, свидетельствующие о значительном

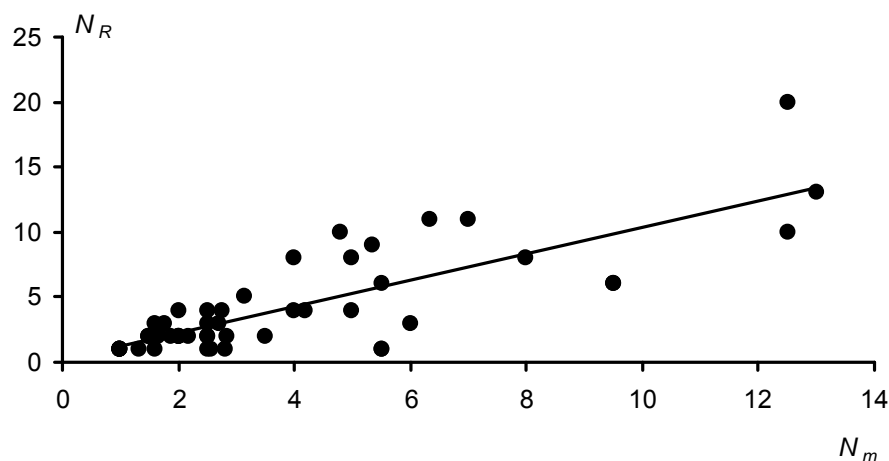


Рис. 5. Соотношение между средней плотностью особей сопутствующих видов деревьев (N_m) и числом особей робинии (N_R) на участках прирусловых лесов площадью 300 м^2 .

Таблица 2. Соотношение между параметрами, характеризующими сообщества прирусловых лесов р. Белая, и участие в них *Robinia pseudoacacia*

Параметры		n	R^2	r	P
Независимый	Зависимый				
D	N	50	0.192	0.438	< 0.01
D	N_c	50	0.146	-0.382	< 0.01
N_c	S	50	0.229	0.479	< 0.001
D	S	50	0.478	-0.691	< 0.001
D	N_m	50	0.027	0.164	
D	N_R	50	0.020	0.141	
N_m	N_R	50	0.649	0.806	< 0.001

Примечание: N – общее число стволов (особей) деревьев на участках площадью 300 м^2 (общая плотность древостоя); N_c – число особей сопутствующих видов, N_m – средняя плотность особей сопутствующих видов на участках; N_R – число особей робинии; D – отношение числа стволов доминирующего вида к общему числу стволов (уровень доминирования); S – число сопутствующих видов деревьев на участках.

влиянии инородных видов животных, патогенных грибов и микроорганизмов на видовое богатство и состав природных сообществ [Николаев, 1979; Неронов, Луцкеина, 2001]. Однако относительно последствий для них инвазий чужеродных растений представления менее определены. В частности, существует точка зрения, что активное закрепление чужеродных видов растений наблюдается преимущественно в ненасыщенных (неполноценных) или нарушенных человеком ценозах [Работнов, 1983; Davis et al., 2000; Акатов и др., 2009].

Поэтому большинство инвазий происходит без вытеснения аборигенных видов [Ricklefs, Schluter, 1993; Sax, Gaines, 2003; Rejmánek et al., 2005]. С другой стороны, приводятся конкретные примеры вытеснения заносными растениями экологически близких видов [Виноградова, 2003; 2008; Васильева, Папченков, 2011].

Поскольку высокое обилие *Robinia pseudoacacia* наблюдается на участках леса с преимущественно низким уровнем видовой насыщенности, и число особей этого вида в древостоях примерно соответствует среднему числу

Таблица 3. Характеристика древостоев прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием *Robinia pseudoacacia* и аборигенных видов

Доминант	<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Populus nigra</i>	<i>Alnus incana</i>	<i>Salix alba</i>
Число участков (n)	34	36	26	15
Плотность древостоя (N)	34.0 (13.5–68.3)	26.5 (4–75)	21.6 (6–80)	56.9 (6–126)
Уровень доминирования (D)	0.71 (0.28–1)	0.61 (0.25–1)	0.59 (0.4–0.85)	0.68 (0.35–1)
Число видов на 300 м ² (S)	3.7 (1–9)	3.6 (1–8)	3.8 (2–6)	3.9 (1–6)
Общее число видов	22	19	15	10
Доминирующие виды				
<i>Robinia pseudoacacia</i>	V (19.4)	IV (4.8)	I (0.3)	III (4.7)
<i>Populus nigra</i>	III (3.2)	V (17.5)	III (2.5)	III (6.2)
<i>Alnus incana</i>	I (3.2)	I (2.6)	V (29.2)	III (6.8)
<i>Salix alba</i>	I (3.1)	III (3.0)	V (11.8)	V (45.0)
Некоторые сопутствующие виды				
<i>Populus alba</i>	I (3.0)	II (2.3)	I (0.4)	I (2.5)
<i>Salix triandra</i>	I (1.0)	I (7.5)	III (3.8)	III (1.5)
<i>Acer campestre</i>	I (1.7)	I (1.3)	I (0.1)	I (1.0)
<i>Fraxinus excelsior</i>	I (2.0)	I (2.1)	I (0.2)	

особей сопутствующих аборигенных видов деревьев, по-видимому, не следует ожидать существенного влияния её вторжений на видовое богатство сообществ. Однако последствия могут быть иными в случае, когда этот вид становится доминирующим. Это происходит, скорее всего, после серьёзного нарушения древостоев или в результате быстрого заселения робинией обезлесенных участков. В этом случае нельзя исключить, что *R. pseudoacacia* может оказаться более сильным конкурентом по сравнению с аборигенными видами, обычно доминирующими на таких местообитаниях, и достигать более высокой численности. При этом известно, что чем выше численность и уровень доминирования преобладающего вида, тем меньше ресурсов остаётся сопутствующим видам, тем ниже их возможная

численность и видовое богатство сообществ. Нельзя исключить также, что средообразующая деятельность робинии (путём изменения водного режима и химических свойств почвы) может препятствовать произрастанию в сообществах определённых аборигенных видов растений, обычных для данных типов местообитаний. В результате сообщества с преобладанием этого вида могут включать меньшее число видов, чем исходные, даже при равном уровне доминирования с аборигенными видами.

С целью оценки влияния *Robinia pseudoacacia* на аборигенные виды деревьев мы сопоставили уровень доминирования, видовое богатство и структуру численности видов на участках древостоев, с одной стороны, с её отсутствием, с другой – с численным преобладанием. Результаты анализа представлены на рисунках 6 и 7 и в таблице 3. Так в таблице 3

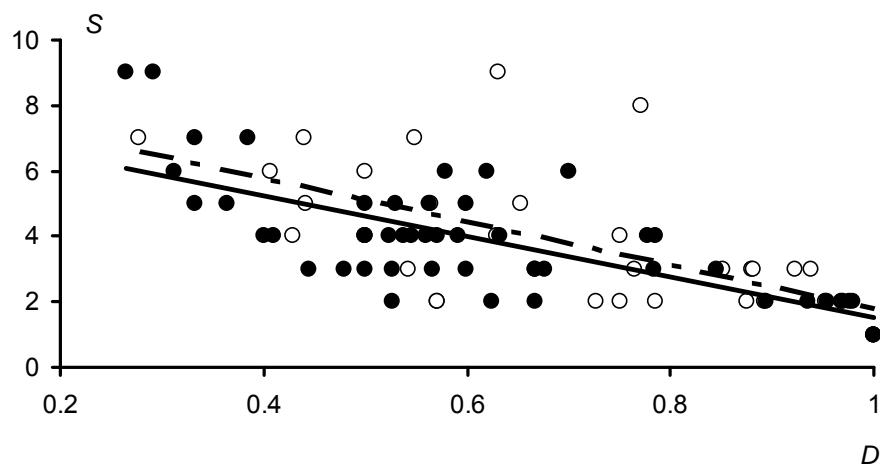


Рис. 6. Соотношение между уровнем доминирования (D) и видовым богатством (S) на участках древостоев прирусловых лесов.

Белые кружки, пунктирная линия регрессии – с доминированием *Robinia pseudoacacia*, чёрные кружки, сплошная линия – с доминированием аборигенных видов деревьев.

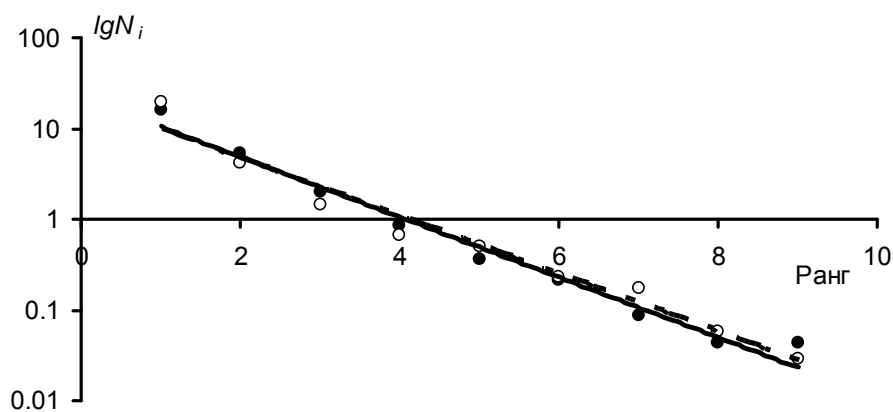


Рис. 7. Кривые значимости видов (ранг/логарифм обилия вида) для участков древостоев прирусловых лесов с доминированием *Robinia pseudoacacia* и аборигенных видов деревьев.

Белые кружки, пунктирная линия регрессии – с доминированием *Robinia pseudoacacia*, чёрные кружки, сплошная линия – с доминированием аборигенных видов деревьев.

представлены данные об общей плотности древостоя, относительной численности доминантов и видовом богатстве древостоев с преобладанием робинии и трёх наиболее распространённых в прирусловых лесах района исследований аборигенных доминантов. Они свидетельствуют, что в древостоях с численным преобладанием *Robinia pseudoacacia* уровень доминирования и видовое богатство примерно такие же, как и в древостоях с доминированием аборигенных видов. На рисунке 6

показано, что при определённом уровне доминирования видовое богатство в древостоях с отсутствием и численным преобладанием *Robinia pseudoacacia* также примерно одинаковое.

Сопоставление структуры обилия видов на участках сообществ с отсутствием и численным преобладанием робинии проводилось путём построения графиков «ранг/логарифм обилия вида» усреднённых для групп участков (ось абсцисс – ранг; ось ординат – логарифм среднего для группы участков числа

особей видов 1, 2, 3,...*n*-го рангов) [Лебедева, Криволицкий, 2002]. Из рисунка 7 следует, что структура рангового распределения численности видов в этих группах сообществ имеет сходный характер. Это свидетельствует о том, что смена аборигенных доминантов робинией не привела к существенному изменению богатства и структуры численности видов в древостоях прирусловых лесов р. Белая. Однако мы не можем исключить влияния данного процесса на кустарниковый и травяной ярусы лесных сообществ. Необходим специальный анализ этого вопроса.

Заключение

1. *Robinia pseudoacacia* является самым распространённым одичавшим древесным интродуцированным видом в пределах обследованной территории Западного Кавказа, однако её встречаемость в природных и природно-антропогенных сообществах в разных районах этого региона различна. Так, на Таманском полуострове и в западной части Предкавказья (Абинский флористический район) инвазионные популяции робинии встречаются редко. Наиболее широкое распространение она имеет в Новороссийском, Сочинском и Майкопском флористических районах. В Майкопском флористическом районе она массово произрастает по долинам рек Белая и Лаба. Здесь *Robinia pseudoacacia* встречается до высоты 1708 м над ур. моря, в том числе, до высоты 600 м – преимущественно в прирусловых лесах, причём ниже 200 м этот вид принимает значительное участие в древостоях и нередко доминирует. В целом, робиния предпочитает открытые местообитания и умеренно тёплые и влажные условия произрастания, а, соответственно, относительно редко встречается в мало нарушенных лесах, в среднегорном и верхнегорном поясах, в районах с наиболее значительным или, напротив, малым количеством осадков.

2. Несмотря на достаточно длительное присутствие робинии на Западном Кавказе, вплоть до 1960-х гг. она практически самостоятельно не расселялась по территории и не проникала в природные и полуприродные леса. Значительный рост численности большинства популяций *Robinia pseudoacacia* начался в 1990-е гг, а своего климатически обусловленного верхнего предела распространения (1500–1700 м) этот вид достиг только в последние несколько лет, причём только на открытых местообитаниях (обочины дорог). Верхний предел робинии в прирусловых лесах региона не превышает 300–700 м и обусловлен скорее не климатическими, а фитоценоотическими факторами. При этом он совпадает с верхней границей распространения ряда аборигенных видов деревьев, характерных для пойменных лесов (ивы белой, тополей чёрного и белого).

3. В составе прирусловых лесов *Robinia pseudoacacia* ведёт себя как типичный аборигенный вид: её относительно высокая плотность чаще наблюдается в древостоях с относительно высокой плотностью других сопутствующих видов деревьев. Такие сообщества чаще характеризуются средним уровнем доминирования (0.45–0.75). Причём применительно к прирусловым лесам относительно низкая плотность доминирующих видов может быть связана как с периодическим нарушением древостоев, так и с другими причинами, в частности, с отмиранием старых особей доминанта в сочетании с отсутствием процессов возобновления.

4. Смена аборигенных доминантов робинией на ряде участков прирусловых лесов не привела к существенному изменению богатства и структуры численности видов. Однако нельзя исключить влияния данного процесса на кустарниковый и травяной ярусы лесных сообществ.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 07-04-00449 и 12-04-00204).

Литература

- Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. Краснодар: Книжное изд-во, 1961. 467 с.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., Шадже А.Е. Уровень полнотности и потенциал инвазивности растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 4. С. 328–340.
- Александрова В.Д. Динамика растительного покрова // В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. С. 300–432.
- Бебия С.М. Пихтовые леса Кавказа. М.: МГУЛ, 2002. 270 с.
- Бицин Л.В. Естественное возобновление и реконструкция малоценных насаждений в дубравах Северного Кавказа // Вопросы развития лесного хозяйства Северного Кавказа. Майкоп: Адыгейское книжное изд-во, 1961. Вып. 5. С. 61–86.
- Бондаренко С.В. Адвентивная флора бассейна реки Афипс (Северо-Западный Кавказ) // В сб.: Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Мат. науч. конф. / Под ред. В.С. Новикова, А.В. Щербакова. М.: Изд. Бот. Сада МГУ; Тула: Гриф и К°, 2003. С. 21–22.
- Бузаров А.Ш., Варшанина Т.П., Кабаян Н.В., Краснопольский А.В., Краснопольская Н.В., Куашева Д.А., Мельникова Т.Н., Спесивцев П.А., Хачегогу А.Е., Шебзухова Э.А. География Республики Адыгея. Майкоп: Адыг. республ. кн. изд-во, 1995. 168 с.
- Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.
- Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // В сб.: Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Мат. науч. конф. / Под ред. В.С. Новикова, А.В. Щербакова. М.: Изд. Бот. Сада МГУ; Тула: Гриф и К°, 2003. С. 31–33.
- Виноградова Ю.К. Инвазивность естественных фитоценозов и конкурентные отношения между аборигенными и инвазионными видами // В сб.: Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы конференции. Пенза, 2008. С. 17–19.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2010. 494 с.
- Галушко А.И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы её истории. Ставрополь, 1976. Вып. 1. С. 5–130.
- Голгофская К.Ю. Типы буковых и пихтовых лесов бассейна реки Белой и их классификация // Труды Кавказского гос. заповедника. М.: Лесн. пром-ть, 1967а. Вып. 9. С. 157–284.
- Голгофская К.Ю. Растительность полосы верхнего предела леса в Кавказском заповеднике // Бот. журн. 1967б. № 2. С. 202–214.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Гребенщиков О.С., Белоновская Е.А., Коротков К.О. Темнохвойные леса Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М.: Наука, 1990. С. 40–63.

- Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1949. 747 с.
- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. 2-е изд. Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. V. 453 с.
- Грудзинская И.А. Широколиственные леса предгорий Северо-Западного Кавказа // В кн.: Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 5–187.
- Гурский А.В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 302 с.
- Дудкина Н.И., Виноградова Ю.К. Анализ изменчивости плодов и семян *Robinia pseudoacacia* L. в инвазионных популяциях // В сб.: Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тезисы докл. междунар. науч. конф. (Ростов-на-Дону, 5–8 июня 2007 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во Южного НЦ РАН, 2007. С. 114–115.
- Животов А.Д. Динамика метеорологических параметров на территории Кавказского заповедника (1985–2005 гг.) // Труды Кавказского гос. природного биосферного заповедника. Майкоп: Качество, 2008. Вып. 18. С. 6–22.
- Зернов А.С. Растения Северо-Западного Закавказья. М.: Изд. МПГУ, 2000. 130 с.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2006. 664 с.
- Иванченко Т.Е., Царёва Д.П., Юрченко В.П., Панов В.Д. Климат туристских маршрутов Западного Кавказа в бассейнах рек Белая и Шахе. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 34 с.
- Колесников А.И. Декоративная дендрология. М.: Лесная пром-ть, 1974. 704 с.
- Корчагин А.А. Определение возраста деревьев умеренных широт // В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 209–241.
- Косенко И.С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. 613 с.
- Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во научного и учебно-методического центра, 2002. С. 8–76.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
- Невзоров Н.В. Леса Краснодарского края. Краснодар: Краевое гос. изд-во, 1951. 104 с.
- Неронов В.М., Лущекина А.А. Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 1. С. 121–128.
- Николаев И.И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979. С. 76–94.
- Орлов А.Я. Темнохвойные леса Северного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 254 с.
- Орлов А.Я. Буковые леса Северо-Западного Кавказа // Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 244–381.
- Панов В.Д. Климатические условия и экологическое состояние горной зоны Карачаево-Черкесской республики // Оценка экологического состояния горных и предгорных экосистем Кавказа. Сб. науч. тр. Ассоциации ООПТ Северного Кавказа и Юга России. Ставрополь: Кавказский край, 2000. Вып. 3. С. 53–62.
- Пилипенко Ф.С. Иноземные деревья и кустарники на Черноморском побережье Кавказа: итоги и перспективы интродукции. Л.: Наука, 1978. 294 с.

- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Рыбак Е.А. Климатические особенности территории Сочинского национального парка // В сб.: Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, созологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка / Под ред. Б.С. Туниева. М.: Престиж, 2006. С. 8–18.
- Схиерели В.С. *Robinia pseudoacacia* L. – лжеакация, робиния // Дендрофлора Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1965. Т. IV. С. 344–347.
- Тимухин И.Н. Флора сосудистых растений Сочинского национального парка // В сб.: Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, созологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка / Под ред. Б.С. Туниева. М.: Престиж, 2006. С. 41–83.
- Тимухин И.Н., Акатова Т.В. Инвазийные виды растений Кавказского заповедника // Труды Кавказского гос. природного биосферного заповедника. Новочеркасск: Изд-во Дорос, 2002. Вып. 16. С. 78–84.
- Французов А.А. Флористическая классификация лесов с *Fagus orientalis* Lysky и *Abies nordmanniana* (Stev.) Sprach в бассейне реки Белой (Западный Кавказ) // Растительность России. 2006. № 9. С. 76–85.
- Хантемиров Р.М., Сурков А.Ю., Горланова Л.А. Изменения климата и формирование возрастных поколений лиственницы на полярной границе леса на Ямале // Экология. 2008. № 5. С. 323–328.
- Харитонович Ф.Н. Древесные и кустарниковые породы для создания защитных лесных полос. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1949. 112 с.
- Холяк В.С., Глоба-Михайленко Д.А. Ценные древесные породы Черноморского побережья Кавказа. М.: Лесная пром-ть, 1976. 296 с.
- Шадже А.Е., Акатова Т.В. Распространение инвазивных видов растений в пойменных лесах бассейна реки Белой // В сб.: Экологические проблемы современности. Мат. X Международной научно-практ. конференции МГТУ. Майкоп: Изд-во МГТУ, 2007. С. 256–257.
- Экба Я.А., Дбар Р.С., Маландзия В.И. Региональные изменения климата и экологические проблемы Абхазии // Биоразнообразие и трансформация горных экосистем Кавказа. 2007. Т. 3. С. 61–73.
- Bartha D., Csiszár Á., Zsigmond V. Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) // The most invasive plants in Hungary. Vácrátót, Hungary: Hungarian Academy of Sciences, 2008. P. 63–76.
- Crowell K.L., 1962. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda // Ecology. V. 43. P. 75–88.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // Journal of Ecology. 2000. V. 88. P. 528–536.
- Davis M.A., Thompson K., Grime J.P. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity // Ecography. 2005. V. 28. № 5. P. 696–704.
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London. 1958. 181 p.
- Herben T. Species pool size and invasibility of island communities: a null model of sampling effects // Ecology Letters. 2005. V. 8. P. 909–917.
- Kullman L. Structural change in a subalpine birch woodland in north Sweden during the past century // J. Biogeogr. 1991. V. 18. P. 53–62.

- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošhk V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulou P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kuhn I., Marchante H., Perglova I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph. E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. V. 80. P. 101–149.
- Leac W.B., Craber R.E. A method for detecting migration of forest vegetation // *Ecology*. 1974. V. 55. № 6. P. 1425–1427.
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R. Density compensation in island faunas // *Ecology*. 1972. V. 53. P. 330–342.
- Mattingly W.B., Hewlate R., Reynolds H.L. Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities // *Oikos*. 2007. V. 116. P. 1164–1170.
- Moore J.L., Mouquet N., Lawton J.H., Loreau M. Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages // *Oikos*. 2001. V. 94. P. 303–314.
- Müller N., Okuda S. Invasion of alien plants in floodplains – a comparison of Europe and Japan // *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses*. Leiden, The Netherlands: Backhzylys Publishers. 1998. P. 321–332.
- Pyšek P., Lambdon P.W., Arianoutsou M., Kühn I., Pino J., Winter M. Alien vascular plants of Europe. Chapter 4 // *DAISIE, Handbook of Alien Species in Europe*. 2009. P. 43–61.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // *Vegetation ecology* / Eds. van der Maarel. Oxford: Blackwell, 2005. P. 332–355.
- Ricklefs R.E., Schluter D. Species diversity: regional and historical influences // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds. Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. of Chicago Press., 1993. P. 350–362.
- Sax D.F., Brown J.H. The paradox of invasion // *Global Ecology and Biogeography*. 2000. V. 9. P. 363–371.
- Sax D.F., Gaines S.D. Species diversity: from global decreases to local increases // *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. V. 18. № 11. P. 561–566.
- Smith M.D., Knapp A.K. Size of the local species pool determines invasibility of a C₄-dominated grassland. // *Oikos*. 2001. V. 92. P. 55–61.
- Smith M.D., Wilcox J.C., Kelly T., Knapp A.K. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie // *Oikos*. 2004. V. 106. P. 253–262.
- Sudnik-Wójcikowska B., Moysiyanenko I., Slim P.A., Moraczewski I.R. Impact of the invasive species *Elaeagnus angustifolia* L. on vegetation in Pontic desert steppe zone (Southern Ukraine) // *Pol. J. Ecol.* 2009. V. 58. N 2. P. 377–377.

***ROBINIA PSEUDOACACIA* L. IN THE WESTERN CAUCASUS**

© 2016 Akatov V.V.¹, Akatova T.V.², Shadzhe A.E.¹

¹ Maikop State Technological University, Maikop, Adygea Republic, 385000,
akatovmgti@mail.ru

² Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Maikop, Adygea Republic, 385000,
hookeria@mail.ru

The distribution, frequency of occurrence and tendency in number change of *Robinia pseudoacacia* L. in the Western Caucasus, the age structure of populations and influence of this species on arboreal species diversity of riparian forests are analyzed. The results show that 1) occurrence of *Robinia pseudoacacia* L. in different regions of the area studied is different; 2) most individuals of this species are less than 20 years old; 3) the abundance of *Robinia pseudoacacia* L. on areas of riparian forests at the greater extent depends on relative abundance of native dominants: the highest abundance is seen at a middle level of their dominance; 4) replacement of native dominants by *Robinia pseudoacacia* L. does not lead to reduction in arboreal species diversity of forest stands.

Key words: *Robinia pseudoacacia*, distribution, age structure, populations, dominants, species diversity, forest stands, Western Caucasus.

ИНВАЗИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ПРИРОДНЫЕ СООБЩЕСТВА ВЕРХНЕВОЛЖСКОГО РЕГИОНА

© 2016 Борисова Е.А.

Ивановский государственный университет, Иваново, 153025,
floraea@mail.ru

Поступила в редакцию 20.09.2013

Рассмотрены проблемы внедрения заносных древесных растений в природные сообщества Верхневолжского региона. Установлено, что из 798 заносных видов региона 119 (14.9%) относятся к древесным растениям, 27 видов деревьев и кустарников успешно натурализовались и внедрились в природные сообщества различной степени нарушенности, 7 видов включены в Чёрную книгу Средней России. Большинство инвазионных древесных растений – интродуцированные виды североамериканского происхождения. Приведены примеры инвазионных древесных растений, внедрившихся в природные сообщества региона, включая особо охраняемые природные территории.

Ключевые слова: инвазии древесных видов растений, природные сообщества, Верхневолжский регион.

Введение

В настоящее время инвазии чужеродных видов растений становятся глобальной проблемой и вызывают серьёзные эволюционные последствия [Lonsdale, 1999; Richardson et al., 2000]. Особенно актуальны исследования инвазионных видов деревьев и кустарников, фитоценотически наиболее сильных и средообразующих, внедрения которых приводят к быстрым необратимым изменениям экосистем региона, снижению биологического разнообразия. Древесные интродуцированные растения считаются наиболее опасными заносными видами, наносящими значительный экономический ущерб сельскому и лесному хозяйствам [Ferrari, 2001; Zalba, Villamil, 2002; Weber, Gut, 2004].

Древесные формы отличаются долговечностью, особенно деревья, у них развита способность к непрерывному обновлению за счёт меристематической активности почек, многие отличаются быстрым ростом, высокой семенной продуктивностью.

Длительный онтогенез характеризует экологическую устойчивость видов и способность максимально использовать ресурсы среды. Для многих древесных растений характерны эффективные способы распространения семян, что содействует их быстрому расселению на большие расстояния. Многие древесные растения первоначально проходят преднамеренную интродукцию в ботанических садах и питомниках, что увеличивает их адаптационные возможности.

Верхневолжский регион – один из промышленно развитых и высоко урбанизированных районов Европейской России, природные экосистемы которого в значительной степени антропогенно трансформированы, флора богата заносными видами. В состав растительных сообществ внедряются многие чужеродные виды, изменяя их структуру. Поэтому изучение инвазий заносных видов растений и, прежде всего, древесных форм требует особого внимания.

Материалы и методика

Полевые исследования проводились нами в течение 1990–2013 гг. традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом. Они проходили в различных районах Верхневолжского региона (Ивановская, Владимирская, Костромская области). Исследовались различные типы природных сообществ (леса, кустарниковые заросли, болота, прибрежно-водные сообщества). Большое внимание уделялось изучению особо охраняемых природных территорий (Федеральный заказник «Клязьминский», региональные заказники, памятники природы, водоохранные зоны), формирующих экологический каркас региона.

Обследование различных типов экотопов сопровождалось составлением флористических списков с указанием для каждого вида обилия, жизненного состояния, особенностей развития, повреждений, способностей к семенному и вегетативному размножению.

Описание сообществ с доминированием древесных инвазионных видов проводилось по общепринятой методике [Полевая геоботаника, 1964; Миркин и др., 2001]. Закладывались площадки 20×20 м, описывался состав древостоя, подлесок, травяно-кустарничковый ярус.

Гербарные сборы чужеродных древесных растений, в том числе сложных в таксономическом отношении видов родов *Populus*, *Crataegus*, *Cotoneaster*, *Rosa*, хранятся в гербарии Ивановского государственного университета (IVGU).

Результаты и их обсуждение

В результате наших исследований в современной флоре Верхневолжского региона отмечено 798 заносных видов [Борисова, 2010], 119 из них относятся к древесным растениям. 32 вида иноземных деревьев и кустарников успешно натурализовались в регионе, они ежегодно обильно цветут, формируют жизнеспособные семена,

распространяются семенным или вегетативным способами. 27 видов внедрились в природные сообщества различной степени нарушенности, 7 видов быстро распространились по территории региона, успешно конкурируют с видами местной флоры, включены в Чёрную книгу Средней России [Виноградова и др., 2010], 11 видов – в Чёрную книгу Тверской области [Виноградова и др., 2011].

Большинство из успешно натурализовавшихся видов относятся к преднамеренно интродуцированным декоративным растениям. В период 1950–1980 гг. в областях Верхневолжского региона, как и во многих других областях России, производились массовые посадки декоративных деревьев и кустарников. Повсеместно высаживались виды североамериканского (*Acer negundo*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Physocarpus opulifolius*, *Populus balsamifera*, *P. deltoides*, *Padus virginiana*, *Symphoricarpos albus* и др.) восточноазиатского (*Malus prunifolia*, *Rosa rugosa* и др.), южно- и западноевропейского (*Berberis vulgaris*, *Syringa vulgaris*, *Tilia platyphyllos*, *Viburnum lantana* и др.) происхождения.

С 1960-х гг. в крупных областных городах были организованы государственные питомники древесно-декоративных культур. С 1990-х гг. работы по озеленению и уходу за зелёными насаждениями в регионе практически не проводились, что привело к выпадению из состава многих уязвимых и прихотливых пород, и наоборот, многие интродуценты вышли из-под контроля со стороны человека и стали самопроизвольно расселяться.

Попаданию семян древесных растений в природные экотопы и распространению их способствуют природные факторы, прежде всего ветер, птицы, реже млекопитающие. Многие семена, проходя через желудочно-кишечный тракт животных, не теряют всхожесть и, попадая вместе с экскрементами на новые территории,

успешно прорастают. Благоприятные условия для прорастания семян и развития сеянцев древесных растений складываются в специфичных экотопах: трещинах в асфальтовом, бетонном, плиточном покрытиях

Некоторые североамериканские виды (например, *Acer negundo*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Physocarpus opulifolius* др.) с конца 1990-х гг. стали активно внедряться в природные сообщества, в начале 2000-х гг. заняли активные позиции, вытесняя виды местной флоры.

Amelanchier spicata часто формирует сплошной подлесок в сосновых, сосново-берёзовых и еловых лесах региона, вытесняя местные виды. Нередко ирга колосистая образует сплошные заросли по склонам берегов небольших рек, по склонам оврагов. В пригородных лесах г. Иваново описаны сосняки и разреженные еловые леса с густым подлеском из неё [Борисова, 2006, 2009]. Активное проникновение в лесные ценозы этого растения отмечается как в пригородных лесах (например, в лесах у г. Шуя Ивановской обл., у г. Нерехта Костромской обл., г. Меленки Владимирской обл. и др.), так и в отдалённых от населённых пунктов лесных сообществах (например, в Заволжском районе Ивановской обл. в 10 км севернее пос. Долматовский, в Федеральном заказнике «Клязьминский», находящемся на юге Ивановской обл., и др.).

Acer negundo, *Fraxinus pennsylvanica* отмечаются в лесах региона с 2000-х гг. Первоначально они занимали открытые места (опушки, просеки, края лесов), расселяясь вдоль дорог. В 2010–2013 гг. отмечено их присутствие в различных типах пригородных лесов городов Иваново, Кинешма, Гаврилов Посад, Шуя, Заволжск и др. Эти породы также формируют сплошные густые заросли по берегам р. Уводи (г. Иваново), р. Ирмес (г. Гаврилов Посад), р. Теза (г. Шуя), быстро вытесняя местные виды ив и других деревьев.

Physocarpus opulifolius формирует густой подлесок в сосновых лесах, сосновых посадках и березняках, расположенных вблизи железных и шоссейных дорог, вдоль которых специально высаживался. В областях региона он часто используется в озеленении городов, ежегодно обильно цветёт, плодоносит, даёт самосев. Семена этого кустарника хорошо поедаются многими птицами.

Различные виды тополей (*Populus alba*, *P. balsamifera*, *P. ×sibirica*) образуют большие заросли в прибрежных сообществах, особенно на песке. Крупные тополёвники встречаются на намывных песках левого берега р. Волги (окрестности д. Антоновское, Красносельский район Костромской обл.). Здесь крупные деревья *Populus balsamifera*, *P. ×sibirica* растут разреженно, имеется густое порослевое возобновление. В древостое также отмечены *Ulmus laevis*, *Alnus incana*, редко *Betula pendula*. Среди кустарников встречаются *Corylus avellana*, *Salix caprea*, *S. myrsinifolia*, *Padus avium*, среди травянистых растений обычны *Artemisia campestris*, *A. vulgaris*, *Berteroa incana*, *Calamagrostis epigeos*, *Crepis tectorum*, *Festuca rubra*, *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla argentea* и др.

Большие по площади участки с доминированием тополя бальзамического найдены в 2013 г. в Комсомольском районе Ивановской обл., в 5 км севернее г. Комсомольск вдоль грунтовой дороги, вероятно, на месте бывшей деревни. Площадь участка составляет 70×40 м². Здесь встречаются старовозрастные высокие деревья тополя бальзамического, многие растения многоствольные, часто с дуплами. Молодые порослевые экземпляры и разновозрастные сеянцы формируют густой подлесок. Во втором ярусе также встречаются *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, найдена большая заросль *Sorbaria sorbifolia*, а также одиночные экземпляры *Grossularia reclinata*, *Malus*

domestica, *Prunus spinosa*. Травяной покров сильно разрежен, в нём отмечены *Antriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Geum urbanum*, *Prunella vulgaris*, *Elymus caninus*, *Urtica dioica* и другие (всего 18 видов).

Крупные заросли тополей из *Populus alba*, *P. balsamifera*, *P. × sibirica* отмечены на песках вдоль береговой линии на Асафовых островах, расположенных в Горьковском водохранилище, в 5 км севернее г. Юрьеvec Ивановской обл. [Борисова и др., 2012].

Часто в лесах у населённых пунктов встречаются плодовые породы (например, *Cerasus vulgaris*, *Grossularia reclinata*, *Malus domestica*, *Pyrus communis*, *Ribes rubrum* и др.).

Hyperphae rhamnoides – вид, широко распространённый на открытых местообитаниях, часто отмечается по берегам рек, в том числе на особо охраняемых территориях. Крупные заросли вида найдены по берегам оз. Плещеево (Ярославская обл.), по берегу Уводьского водохранилища (окрестности д. Иванцево, Ивановская обл.), по склону берега Волги в 2 км выше г. Юрьеvec.

Aronia mitschurinii, выращиваемая в регионе как ценная плодовая порода с 1960-х гг., с конца 1990-х гг. неоднократно отмечается в составе подлеска сосновых лесов, на лесных опушках. Часто растёт по берегам крупных озёр Рубское, Святое (Ивановская обл.), Бологое, Селигер (Тверская обл.) и по торфяным карьерам [Виноградова и др., 2011]. В последние годы вид внедряется в состав ненарушенных сфагновых болот Ивановской и Тверской областей (например, найден на болоте Ценское в Ильинском районе, на болоте Андреевское в Комсомольском районе Ивановской обл., на крупном болоте Ламское в Тверской обл. [Нотов, 2009]).

Начинают распространяться в регионе североамериканские виды: лиана *Parthenocissus inserta*, редко

выращиваемые декоративные виды черёмух (*Padus pensylvanica* и *P. virginiana*).

Parthenocissus inserta был найден во Владимирской обл. в оврагах по берегам р. Клязьмы как почвопокровное растение, образующее сплошные плотные группировки на поверхности почвы (г. Владимир); в светлых разреженных лесах найдены многочисленные экземпляры, которые растут, обвивая стволы сосен (окрестности г. Гусь-Хрустальный). *Padus pensylvanica* обнаружена в Ивановской обл. в подлеске берёзовых лесов с елью (окрестности с. Буньково), на опушке елово-соснового леса в пос. Ломы (Лежневский район), в разреженных сосняках и сосновых посадках у д. Мугреевский Бор (Пестяковский район).

Padus virginiana благодаря семенному и вегетативному размножению формирует небольшие заросли в подлеске сосновых лесов по берегам р. Харинка и р. Талка (окрестности г. Иваново), на склонах р. Таха (г. Приволжск).

Декоративные кустарники, например, *Caragana arborescens*, *Cotoneaster lucidus*, *Crataegus monogina*, *Crataegus nigra*, *Symphoricarpos albus*, *Rosa dumalis*, *R. rugosa*, *Sorbaria sorbifolia*, *Tilia platyphyllos* отмечаются в лесах региона пока редко.

Tilia platyphyllos найдена в подлеске разреженного березняка в пригородных лесах Иванова (район Котельницы) и в лиственных лесах по склону р. Волги в Заволжском районе у старинной усадьбы Студеные ключи.

Интересно отметить нахождение в лесах региона редких экзотических пород. Например, в слабо нарушенном сосново-еловом лесу с густым подлеском (пос. Горино, Ивановский район) найдено высокое плодоносящее дерево *Junglans mandshurica*. В разреженном сосняке у ж.-д. станции Сортировочная отмечены многочисленные молодые экземпляры и группы *Cerasus maximowiczii*; по краю

смешанного сосново-берёзового леса (у ж.-д. станции Строкино) – молодые деревца *Cerasus avium*, по склону левого берега р. Талка – разновозрастные сеянцы *Phellodendron amurense*. Эти породы очень редко встречаются в озеленении города.

Большая группа обильно цветущих кустов *Spiraea* × *pseudosalicifolia* была обнаружена в травяном болоте среди густых зарослей из *Typha latifolia* (окрестности г. Кинешма, Ивановская обл.).

В кустарниковых зарослях по левому берегу р. Солоницы (г. Нерехта Костромской обл.) найдены группы *Cerasus tomentosa*.

Многочисленные разновозрастные сеянцы *Pinus strobes* и одиночные экземпляры *Thuja occidentalis* были обнаружены в елово-сосново-берёзовых лесах у усадебного парка в окрестностях с. Хольково Владимирской обл. [Борисова и др. 2011].

Распространению и натурализации чужеродных древесных видов в регионе способствуют природные факторы, например, птицы, ветер.

Наибольшее разнообразие заносных древесных видов отмечено в различных типах пригородных лесов. Вызывает тревогу проникновение заносных деревьев и на особо охраняемые природные территории. В 2000–2012 гг. в лесах и прибрежных сообществах на особо охраняемых территориях было найдено 14 древесных заносных видов. Например, 6 видов отмечено в лесах Федерального заказника «Клязьминский» [Борисова, Курганов, 2011], 5 видов – на территории памятника природы «Асафовы острова» [Борисова и др., 2012].

В последние десятилетия значительно возрос интерес к озеленению частных землевладений. Многие экзотические древесные растения стали бесконтрольно ввозиться и выращиваться в городах региона. Быстро развивается сеть частных питомников, ассортимент которых не контролируется. На

современном этапе интродукция приобретает стихийный характер. Это привело к значительному увеличению видового состава декоративных видов. В регионе в последние годы выращиваются многие экзотические древесные растения (например, *Buddleja davidii*, *Myricaria alopecuroides*, *Celastrus orbiculata*, *Robinia pseudoacacia*, *Buxus sempervirens*, *Cotinus coggygria*, *Aralia elata* и др.). Эколого-биологические особенности новых видов изучены слабо, кроме того, вместе с посадочным материалом могут завозиться и различные виды патогенных микроорганизмов, насекомых-вредителей, сорняков. Следует также учитывать, что карантинные службы не в состоянии проверить массовые потоки посадочного материала, поступающего в частные питомники и на рынки.

Согласно конвенции о биологическом разнообразии определены основные политические, законодательные и административные меры по борьбе с инвазионными видами. Предлагается предупреждение новых нежелательных интродукций и искоренение агрессивно ведущих себя видов.

В озеленении населённых пунктов региона следует отдавать предпочтение декоративным видам местной флоры (например, *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Populus nigra*, *Rosa majalis*, *Sorbus aucuparia* и др.). Среди экзотических пород можно рекомендовать использование растений, не способных к семенному размножению и самопроизвольному расселению.

Заключение

Из 798 чужеродных видов, отмеченных в Верхневолжском регионе, 119 (14.9%) относятся к древесным растениям; 27 древесных видов внедрились в природные сообщества различной степени нарушенности, 7 из них включены в Чёрную книгу Средней России. Большинство из успешно

натурализовавшихся видов относятся к преднамеренно интродуцированным декоративным растениям, широко используемым в озеленении региона в период 1950–1980 гг.

Североамериканские виды (например, *Acer negundo*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Physocarpus opulifolius* и др.) с конца 1990-х гг. стали активно внедряться в природные сообщества региона. Наибольшее разнообразие заносных древесных видов отмечено в различных типах пригородных лесов. Настораживает наличие инвазионных видов в сообществах особо охраняемых природных территорий. Изучение инвазий древесных растений в регионе требует особого внимания.

Литература

- Борисова Е.А. Флористическое загрязнение пригородных лесов г. Иваново // Экология. 2006. № 3. С. 168–172.
- Борисова Е.А. Адвентивные виды растений в пригородных лесах г. Иваново // Город. Лес. Отдых. Рекреационное использование лесов на урбанизированных территориях. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2009. С. 9–11.
- Борисова Е.А. Особенности распространения инвазионных видов растений по территории Верхневолжского региона // Российский журн. биологических инвазий. 2010, № 4. С. 2–9 // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2010_4.html). Проверено 10.09.2013.
- Борисова Е.А., Курганов А.А. Адвентивные виды растений во флоре заказника «Клязьминский // Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2011. С. 214–216.
- Борисова Е.А., Шилов М.П., Цадкина А.А. Эколого-биологическая характеристика флоры Хольковского парка Владимирской области // Ресурсно-экологические проблемы Волжского бассейна. Владимир: Изд-во Влад. гос. ун-та, 2011. С. 180–182.
- Борисова Е.А., Шилов М.П., Курганов А.А., Мишагина Д.А., Бегак Н.Д. Асафовые острова на Волге в Ивановской области: современное состояние флоры, проблемы охраны // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов. Ярославль: Яросл. гос. университет, 2012. С. 63–67.
- 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.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2011. 292 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.
- Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т.3. 530 с.
- Ferrar D.R. Exotic and invasive woody plant species in Iowa // Journal Iowa Ac. Sci. 2001. V. 108, N 4. P. 154–157.
- Lonsdale W.M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility // Ecology. 1999. V. 80. P. 1522–1536.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmanek M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and definitions. 2000. V. 6. 93 p.
- Weber E., Gut D. Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe // Journal for Nature Conservation. 2004. V. 12. P. 171–179.
- Zalba S.M., Villamil C.B. Woody plant invasion in relictual grassland // Biological Invasion. 2002. V. 4. P. 55–72.

WOODY PLANT INVASIONS INTO THE UPPER VOLGA NATURAL COMMUNITIES

© 2016 Borisova E.A.

Ivanovo State University, Ivanovo 153025, floraea@mail.ru

The questions of woody invasive plant introductions into natural communities of the Upper Volga region are considered. It is established that from 798 alien species of the region, 119 (14.9%) refer to woody plants, 27 arboreal and shrub species are successfully naturalized and intruded into natural communities of various degree of disturbance, 7 species are included into the Black Book of Middle Russia. The majority of invasive woody plants are the species of Northern American origin. The examples of invasive woody species introduced into plant communities of the region including the specially protected natural territories are given.

Key words: invasions of woody plant species, natural communities, the Upper Volga region.

МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ У КЛЁНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (*ACER NEGUNDO* L.) В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

© 2016 Веселкин Д.В.^{1,2}, Прокина Н.Э.¹

¹ Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, 620083, denis_v@ipae.uran.ru, liliofthevalley@mail.ru

² Институт экологии растений и животных УрО РАН
Екатеринбург, 620144

Поступила в редакцию 03.06.2014

Проанализировано развитие микоризы у *Acer negundo* L. на пяти пробных площадях в г. Екатеринбурге, организованных в градиент возрастания степени урбанизации – от лесопарка с естественными почвами до аллеи посадок на запечатанных почвах. Установлено, что *A. negundo* во всех местообитаниях формирует типичную арбускулярную микоризу, но с усилением урбанизации количественные характеристики развития микоризы снижаются.

Ключевые слова: *Acer negundo* L., инвазионные растения, микоризообразование, арбускулярная микориза, урбанизация, запечатанные почвы.

Введение

В качестве биоэкологических особенностей инвазионных растений Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова [2002] указали комплекс признаков, связанных, в основном, с репродуктивной сферой, что, по-видимому, объясняется меньшей изученностью особенностей организации вегетативных органов у этих видов. Однако, по отношению к инвазионным растениям и растительным инвазиям, по меньшей мере, одно приспособление для осуществления почвенного питания исследуется довольно активно – способность к микоризообразованию [Pendleton, Smith, 1983; Reinhart, Callaway, 2006; Stinson et al., 2006; Shah et al., 2009; Hempel et al., 2013]. Растения с разными типами микориз по-разному обеспечивают свои потребности в почвенных ресурсах, поэтому микоризность связана с функциональными особенностями видов, их позициями в сообществах и сукцессионных сменах.

У инвазионных растений, которые преимущественно осваивают нарушенные местообитания и проявляют черты R-стратегов [Миркин, Наумова, 2002], по аналогии с другими рудеральными видами можно ожидать снижения тесноты связи с микоризными грибами, а именно – повышенной доли немикоризных видов [Pendleton, Smith, 1983; Stinson et al., 2006; Бетехтина, Веселкин, 2011; Hempel et al., 2013]. Также можно предположить, что у инвазионных растений может быть выражена факультативность микоризных взаимодействий, то есть способность вступать в симбиоз с варьирующей теснотой в зависимости от внешних условий. Такая особенность известна для многих растений [Селиванов, 1981], и факультативный микоризный статус положительно связан с высокой активностью видов на начальных этапах сукцессий [Веселкин, 2012 а, б].

Удобным объектом для проверки последнего предположения является клён ясенелистный (*Acer negundo* L.) –



Рис. 1. Схема расположения мест сбора образцов корней *Acer negundo* на территории г. Екатеринбурга (шестиугольники): 1 – лесопарк; 2 – внутривороневые насаждения; 3, 4 – аллеи посадки на конструктозёмах; 5 – аллеи посадки на урбанозёмах. Звёздочкой отмечен исторический центр Екатеринбурга.

инвазионный в РФ вид, трансформер [Виноградова, Куклина, 2012]. Разные биологические особенности этого клёна активно исследуются [Ефимова, Антонова, 2012; Антонова, Гниловская, 2013; Костина и др., 2013]. Известно, что он образует арбускулярную микоризу на родине в Северной Америке [Comas, Eissenstat, 2009; Zadworny, Eissenstat, 2011], в Болгарии [Kovacs, Szigetvari, 2002] и на территории РФ [Лусникова, Селиванов, 1974; Ивашкина, Логинова, 1981; Крюгер, Селиванов, 1989; Адамова, 2009]. В то же время для территории бывшего СССР он указан как вид с переменной микоризностью – способный формировать арбускулярные микоризы или произрастать без них [Akhmetzhanova et al., 2012], как и другие виды рода *Acer*, приводимые в мировой сводке изученных на микоризность растений [Wang, Qiu, 2006].

Цель работы: изучить особенности микоризообразования у *Acer negundo* во вторичном ареале в градиенте урбанизации. Для того, чтобы оценить

влияние изменяющихся условий среды на микоризы этого вида и, в частности, протестировать предположение о возможности у него факультативного микоризообразования, был охвачен широкий диапазон местообитаний. Под градиентом урбанизации понимается серия местообитаний, в которых постепенно, в результате трансформации под влиянием разнообразной человеческой деятельности возрастает степень отклонения условий среды от естественных.

Материал и методика

Район. Образцы корней *A. negundo* отобраны в южной и юго-западной частях Екатеринбурга (рис. 1) – крупного промышленного города на Среднем Урале площадью 50 тыс. га и с населением около 1.4 млн жителей. Территория города сильно загрязнена [Стурман, 2008]. В 2010–2012 гг. атмосферные выбросы составляли 190–215 тыс. т, из которых около 10 тыс. т – соединения азота. Наибольший вклад в загрязнение атмосферы (до 85%) вносит

автотранспорт [Стурман, 2008; О состоянии..., 2013]. Средние суточные концентрации NO_2 в центральных районах и вблизи крупных автомагистралей составляют до 20–30 $\text{мкг}/\text{м}^3$, в большинстве жилых районов – 15–20 $\text{мкг}/\text{м}^3$ [Антропов, Вараксин, 2011].

Пробные площади подбирали так, чтобы они характеризовали градиент урбанизации или градиент усиления общей антропогенной трансформации условий существования, включая почву, напочвенный покров и атмосферу. Всего исследованы насаждения четырёх условно выделенных стадий урбанизации.

1. Лесопарк «Юго-Западный»: рельеф – верхняя часть пологого склона; почва естественная дерново-подзолистая ненарушенная или слабо нарушенная (уплотнённая), ясно прослеживаются естественные горизонты; окружение – сосновый лес вейниково-черничный; куртины клёна имеют искусственное происхождение, но активно происходит его естественное возобновление.

2. Внутридворовые посадки: во дворах жилых домов; на пологом склоне; почва антропогенная глубокопреобразованная – урбанозём (названия трансформированных почв приведены по: [Рысин, Рысин, 2012]), сильно нарушенный строительными работами; сомкнутые древесный и кустарниковый ярусы отсутствуют; деревья *A. negundo* частично посажены, частично представляют результат естественного возобновления.

3. Аллейные придорожные посадки на конструктозёмах на газонах, разделяющих проезжие части улиц и тротуары; две точки на территории города. Рельеф – средние части пологих склонов; почвы – конструктозёмы из минеральных грунтов разного состава и насыпного плодородного слоя; кустарники и живой напочвенный покров фрагментарны.

4. Аллейные придорожные посадки на экранозёмах – почвах, запечатанных

под асфальто-бетонным покрытием; окружение – тротуар и проезжая часть улиц; живой напочвенный покров отсутствует за исключением единичных *Plantago major* L. и *Taraxacum officinale* F.H. Wigg. возле оснований стволов клена. Пробы корней *A. negundo* отобраны из участков почв, длительное время находившихся под асфальтовым покрытием, вскрытых при ремонте проезжей части.

Изучение микоризы. Образцы корней *A. negundo* выкапывали в первой половине июля 2012 г. с глубины 5–15 см из 10 разных мест на каждой пробной площади. Эти образцы или фрагменты составляли 10 независимых проб. Отбирали только живые корни двух-трёх последних порядков. Корни фиксировали в 70%-м этаноле. Установление микоризности выполняли методом световой микроскопии (Leica DM 5000B, Германия, $\times 100$ –200) после предварительной мацерации корней в КОН и окрашивания анилиновым голубым [Селиванов, 1981]. Из каждой пробы анализировали 10–25, обычно 15, отдельных фрагментов корней длиной около 1 см. Обилие микоризных грибов определяли по 5-бальной шкале [Селиванов, 1981].

Статистический анализ. Применяли программу STATISTICA 6.0. Использовали непараметрические критерии – χ^2 и критерий Краскелла–Уоллиса (H) в связи с тем, что характеристики активности микоризообразования – показатели частоты встречаемости и обилия микоризных структур – исходно выражены не в количественных шкалах. Учётной единицей в работе были, преимущественно, отдельные односантиметровые отрезки корней, в каждом из которых фиксировали наличие несептированных гиф, арбускул (специфически ветвящихся гиф) и везикул (вздутый). Для частоты встречаемости микоризы (показатель F по И.А. Селиванову [1981]) для обеспечения сравнимости оригинальных оценок с данными других

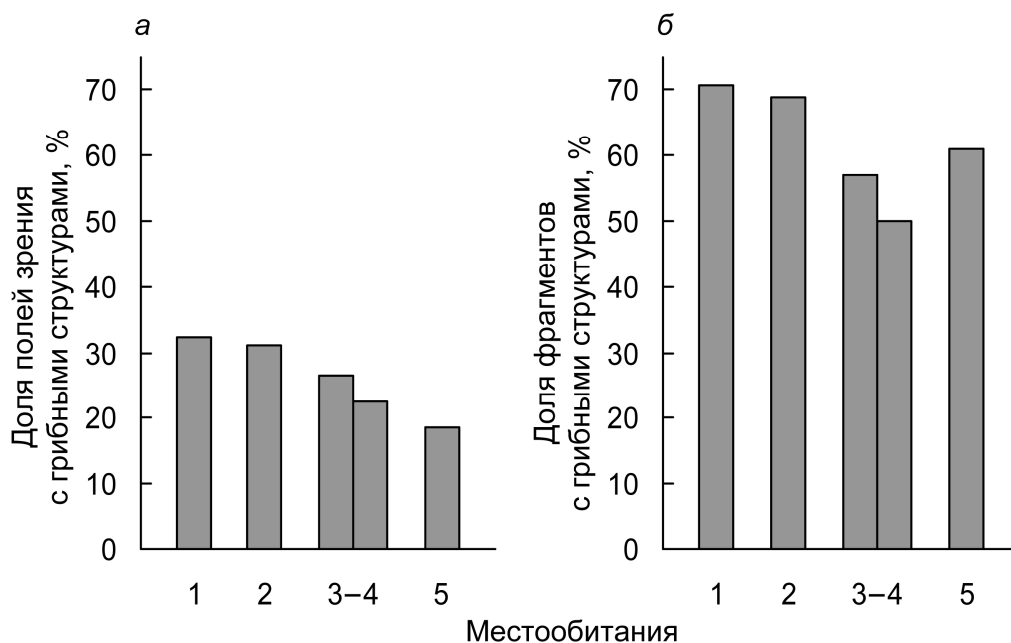


Рис. 2. Доля полей зрения (а) и доля односантиметровых фрагментов корней (б) с грибными структурами у *Acer negundo* в градиенте урбанизации. Здесь и на рис. 3: в лесопарке (1), во внутридворовых (2) и аллеиных посадках на конструктозёмах (3–4) и экранозёмах (5).

авторов дополнительно использовали расчёт на основании соотношения количества заселённых и не заселённых грибами полей зрения микроскопа.

Результаты

Во всех изученных местообитаниях *A. negundo* формирует арбускулярные микоризы, которые не отличаются от описаний, приводимых для арбускулярных микориз других растений. В микоризных корнях обычно присутствует и внутриклеточный, и межклеточный мицелий. Регулярно обнаруживаются арбускулы, везикулы и скопления внутриклеточных гиф. В количественном отношении преобладают везикулы, но арбускулы представлены во всех местообитаниях. Особенностью *A. negundo* является то, что грибные структуры встречаются редко и характеризуются низким обилием. При этом количественные характеристики микоризообразования сильно изменчивы. Пробы корней в пределах одного местообитания, а также корни в одной пробе обычно заселены грибами неравномерно. Наряду с арбускулярной микоризой, в

корнях обнаружен мицелий, морфологически соответствующий тёмным септированным эндофитам.

Во всех местообитаниях преобладают участки корней, не содержащие мицелия арбускулярных грибов (рис. 2 а; в данном случае учётная единица – поле зрения микроскопа). Но доля полей зрения с грибными структурами снижается в градиенте урбанизации от 32% в лесопарках до 23–31% во внутридворовых и придорожных насаждениях на открытых почвах и до 19% на запечатанных почвах. Различия между лесопарком и насаждением на экранозёме статистически значимы ($n_1 = n_2 = 750$; $dF = 1$; $\chi^2 = 37.99$; $P \ll 0.001$). Эта же закономерность видна и при использовании в качестве учётной единицы отдельных сантиметровых фрагментов корней (рис. 2 б). В лесопарке и во внутридворовых насаждениях 69–71% фрагментов заселены грибами, а при сильной урбанизации доля таких корешков снижается до 50–61%. Различия между крайними вариантами (лесопарком и посадками на

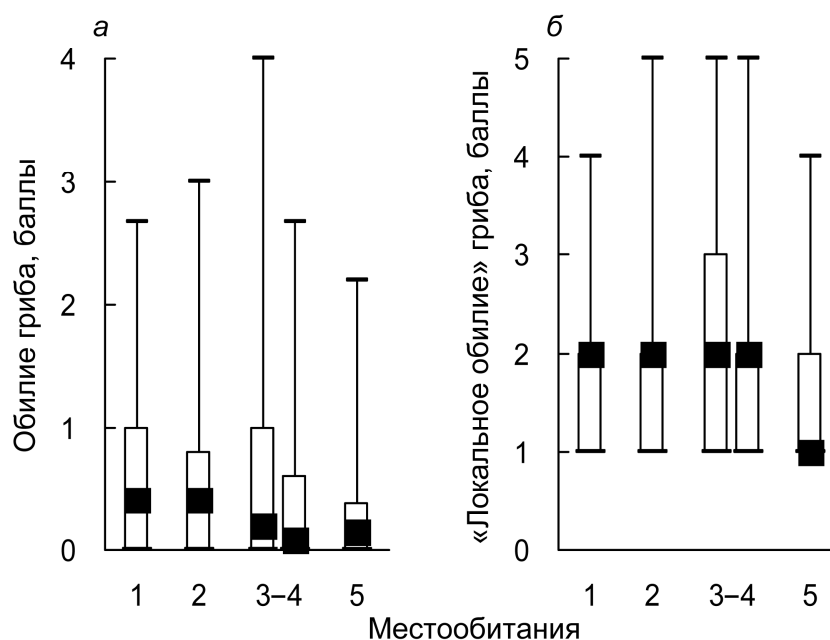


Рис. 3. Обилие (а) и «локальное обилие» (б) грибных структур в корнях *Acer negundo* в градиенте урбанизации. Квадрат – медиана; прямоугольник – верхний и нижний квартили; линии – абсолютный размах.

запечатанных почвах) незначимы ($n_1=157$; $n_2=110$; $dF=1$; $\chi^2=2.79$; $P=0.095$), но между лесопарком и аллеяными посадками на конструкторских – значимы ($n_1=157$; $n_2=160-163$; $dF=1$; $\chi^2=6.44-14.18$; $P=0.002-0.011$).

Обилие грибных структур – суммарно гиф, арбускул и везикул – изменяется в том же направлении, что и встречаемость: с ростом степени урбанизации обилие микоризных грибов снижается (рис. 3 а). Этот вывод статистически надёжен ($H_{(4; N=777)}=24.73$; $P<0.001$). Медианы обилий грибов во всех местообитаниях составляют 0.1–0.4 балла, но размахи велики – от 0 до 2–4 баллов. Другими словами, в некоторых участках корней грибы встречались в 25–75% клеток коры, но в среднем – только в единичных клетках. Особенно низким обилие грибов было в аллеяных посадках на искусственных и запечатанных почвах.

Общее снижение обилия мицелия микоризных грибов с ростом уровня урбанизации может быть обусловлено или преимущественно снижением частоты встречаемости грибов, то есть

присутствием «пустых проб» (фрагментов корней, совсем не заселённых грибами), или собственно меньшей активностью формирования грибных структур в заселённых фрагментах корней. Чтобы оценить значимость этих причин, проанализировали значения «локального обилия» грибов – обилие грибных структур в тех участках корней, в которых гриб был представлен хотя бы в каком-то виде (рис. 3 б). Общая закономерность снижения «локального обилия» микоризных структур с ростом искусственности условий также значима: $H_{(4; N=480)}=29.08$; $P<0.001$. Медианы значений «локального обилия» грибов во всех местообитаниях составляют 2 балла, за исключением аллеяной посадки на экранозёме, где медиана составляет 1 балл. Верхние пороги «локального обилия» – 4–5 баллов. Следовательно, снижение с ростом уровня урбанизации среднего обилия грибных структур в корнях клёна ясенелистного не является реакцией, зависящей только от того, включаются ли «пустые пробы» в расчёт или нет.

Обсуждение результатов

Представленные оценки свидетельствуют, что в г. Екатеринбурге арбускулярные микоризы у *A. negundo* формируются даже в экстремальных условиях искусственных почв, представляющих привозной песчано-гравийных грунт. Показательно, что ни в каких условиях не встречено проб, то есть отдельных прикопок, в которых корни клёна не имели бы микоризных структур – в каждой пробе были обнаружены вегетативные гифы, везикулы и хотя бы единичные арбускулы. Насколько позволяет судить наше знание литературы, представленные данные впервые демонстрируют возможность микоризообразования у клёна ясенелистного в экранозёмах, то есть в длительное время запечатанных почвах при практически полной взаимной изоляции надземных и подземных сфер урбоэкосистем. Следовательно, ни трансформированный режим абиотических факторов, ни изоляция корней от потока диаспор арбускулярных грибов, ни низкое содержание органических веществ в почве, ни отсутствие большинства типичных компонентов почвенной биоты не приводят к полному подавлению микоризообразования. Это позволяет отвергнуть предположение о возможности факультативной микоризности *A. negundo* в генеративном состоянии. С другой стороны, при высоком уровне урбанизации микоризообразование у рассматриваемого вида, по сравнению с относительно благоприятными условиями лесопарка, протекает менее успешно. Тенденция меньшей активности микоризообразования в градиенте урбанизации налицо при использовании разных учётных единиц. Ясно также, что снижение частоты встречаемости и обилия грибных структур – реакции одного плана, свидетельствующие, что с ростом урбанизации интенсивность микоризообразования снижается.

Таким образом, регуляция микоризообразования у клёна в условиях урбанизации выражается в снижении количественных показателей развития микоризы, но отказа от формирования симбиоза не происходит.

В целом микоризы у инвазионных растений и у растений в городских условиях изучены слабо. Но установленное нами снижение развития микоризы у *A. negundo* с ростом урбанизации является, похоже, реакцией, общей для многих видов деревьев [Bainard et al., 2011]. Необходимо отметить, что в экологических исследованиях модельными видами эндомикоризных растений чаще выступают травянистые, а не древесные. Для них известно, что при разных техногенных стрессах обилие грибов в корнях снижается [Vosatka, Dodd, 1998; Трубина, 2002; Бетехтина, Кондратков, 2003; Глазырина и др., 2007; Бетехтина, Веселкин, 2011].

Возможно, что способность *A. negundo* в определённых пределах регулировать микоризообразование, не отказываясь от него в экстремальных условиях, является одним из функциональных свойств, позволяющих виду конкурировать с местными растениями, интегрироваться в автохтонные экосистемы. В пользу этого свидетельствует общее представление о положительной сопряжённости микоризообразования и конкурентоспособности растений [Бетехтина, Веселкин, 2011]. Однако, необходимо подчеркнуть, что мы не нашли никаких свидетельств того, что у *A. negundo* могут формироваться эктомикоризы. Это соответствует литературным данным о его микоризном спектре, хотя у других представителей рода *Acer* наряду с арбускулярными, могут формироваться и эктомикоризы [Wang, Qiu, 2006]. Следовательно, по спектру симбиотических связей *A. negundo* сходен с такими кустарниками с низкой конкурентоспособностью как *Lonicera*,

Ribes, *Rosa*, *Rubus* и *Viburnum*, для которых эктомикоризы не свойственны. Более конкурентно мощным кустарникам (*Crataegus*, *Padus*, *Sorbus*) и деревьям (*Alnus*, *Salix*, *Populus* и *Tilia*) в той или иной мере свойственны эктомикоризы. Это не позволяет прямо связать специфику симбиотических связей *A. negundo* с его статусом инвазионного вида.

Вместо заключения представляется оправданным сформулировать два вопроса. 1. Отличается ли регистрируемое обилие грибов у инвазионных и местных видов? Желательно, чтобы ответ был получен при исключении возможных затушёвывающих эффектов, связанных с географической и экологической изменчивостью. 2. Изменяется ли уровень взаимодействия с микоризными грибами в ходе онтогенеза инвазионных растений? Другими словами, могут ли особенности микоризообразования (например, факультативность в начале онтогенеза) привлекаться для объяснения успешности проникновения и внедрения вида в местные сообщества или для объяснения успеха закрепления? Ответ поможет понять, с каким компонентом инвазионной стратегии микоризообразование связано сильнее: со способностью к расселению или с уровнем конкурентоспособности.

Литература

Адамова Р.М. Исследование степени развития микоризы видов дендрофлоры в связи с интродукцией // Юг России. 2009. № 1. С. 24–28.

Антонова И.С., Гниловская А.А. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 1. С. 53–68.

Антропов К.М., Вараксин А.Н. Оценка загрязнения атмосферного воздуха г. Екатеринбурга диоксидом азота методом Land Use Regression // Экологические системы и приборы. 2011. № 8. С. 47–54.

Бетехтина А.А., Веселкин Д.В. Распространённость и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. 2011. № 3. С. 176–183.

Бетехтина А.А., Кондратов П.В. Эндомикоризы сеgetальных растений в условиях техногенного загрязнения различных типов // Проблемы глобальной и региональной экологии. Екатеринбург: Академкнига, 2003. С. 15–18.

Веселкин Д.В. Стабилизация соотношения между числом видов растений разного микоризного статуса – один из аттракторов прогрессивных сукцессий? // Известия Самарского НЦ РАН. 2012 а. Т. 14. № 1 (5). С. 1206–1209.

Веселкин Д.В. Участие растений разного микотрофного статуса в сукцессии при формировании «агростепи» // Экология. 2012 б. № 4. С. 270–275.

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. М.: ГЕОС, 2012. 186 с.

Глазырина М.А., Лукина Н.В., Чибрик Т.С. К вопросу восстановления фиторазнообразия на терриконах угольных шахт Урала // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2007. С. 149–168.

Ефимова И.В., Антонова И.С. Развитие однолетних проростков *Acer negundo* L. в разных климатических и экологических условиях // Вестник С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 2012. № 3. С. 31–37.

Ивашкина Л.А., Логинова В.Г. Особенности роста и микоризообразования сеянцев некоторых древесных пород на биостанции В. Кважва // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе / Ред. И.А.

- Селиванов. Пермь: ПГПИ, 1981. С. 83–91.
- Костина М.В., Минькова Н.О., Ясинская О.И. О биологии клёна ясенелистного в зелёных насаждениях Москвы // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 32–43.
- Крюгер Л.В., Селиванов И.А. Микориза интродуцированных растений // Микориза и другие формы консортивных связей в природе / Ред. И.А. Селиванов. Пермь: ПГПИ, 1989. С. 29–44.
- Лусникова А.А., Селиванов И.А. Влияние влажности почвы на образование микориз у сеянцев *Betula verrucosa* Ehrth. и *Acer negundo* L. // Микоризы и другие формы растительных консорциев / Ред. И.А. Селиванов. Пермь: ПГПИ, 1974. С. 48–52.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентизация растительности в призме идей современной экологии // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
- О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2012 г.: Государственный доклад. Екатеринбург, 2013. 307 с.
- Рысин Л.П., Рысин С.Л. Урболесоведение. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 240 с.
- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Стурман В.И. Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов // Вестник Удмуртского ун-та. Биология. Науки о земле. 2008. № 2. С. 15–29.
- Трубина М.Р. Микосимбиотрофизм в сообществах в условиях аэротехногенного загрязнения. Часть 1. Характеристика видов // Исследование лесов Урала: Мат-лы науч. чтений, посвящ. памяти Б.П. Колесникова. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. С. 65–68.
- Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornwell W.K., Agafonov V.A., Selivanov I.A., Cornelissen J.H. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // Ecology. 2012. V. 93. № 3. P. 689–689.
- Bainard L.D., Klironomos J.N., Gordon A.M. The mycorrhizal status and colonization of 26 tree species growing in urban and rural environments // Mycorrhiza. 2011. V. 21. № 2. P. 91–96.
- Comas L.H., Eissenstat D.M. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species // New Phytologist. 2009. V. 182. № 4. P. 919–928.
- Hempel S., Rillig M.C., Gotzenberger L., Zobel M., Moora M., Kuhn I., Michalski S.G. Mycorrhizas in the Central European flora: relationships with plant life history traits and ecology // Ecology. 2013. V. 94. № 6. P. 1389–1399.
- Kovacs G.M., Szigetvari C. Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain // Phytion. 2002. V. 42. № 2. P. 211–223.
- Pendleton R.L., Smith B.N. Vesicular-arbuscular mycorrhizae of weedy and colonizer plant species at disturbed sites in Utah // Oecologia (Berlin). 1983. V. 59. № 2–3. P. 296–301.
- Reinhart K.O., Callaway R.M. Soil biota and invasive plants // New Phytologist. 2006. V. 170. № 3. P. 445–457.
- Shah M.A., Reshi Z.A., Khasa D. Arbuscular mycorrhizal status of some Kashmir Himalayan alien invasive plants // Mycorrhiza. 2009. V. 20. № 1. P. 67–72.
- Stinson K.A., Campbell S.A., Powell J.R., Wolfe B.E., Callaway R.M., Thelen G.C., Hallett S.G., Prati D., Klironomos J.N. Invasive plant suppresses the growth of

- native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms // PLoS Biology. May 2006. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040140.
- Vosatka M., Dodd J.C. The role of different arbuscular mycorrhizal fungi in the growth of *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa* in experiments with simulated acid rain // Plant Soil. 1998. V. 200. № 2. P. 251–263.
- Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // Mycorrhiza. 2006. V. 16. № 5. P. 299–363.
- Zadworny M., Eissenstat D.M. Contrasting the morphology, anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots // New Phytologist. 2011. V. 190. № 1. P. 213–221.

MYCORRHIZA FORMATION IN ASH-LEAF MAPLE (*ACER NEGUNDO* L.) WITHIN GRADIENT OF URBANIZATION

© 2016 Veselkin D.V.^{1,2}, Prokina N.E.¹

¹ B.N.Yeltsin Ural Federal University,

Ekaterinburg, 620083, denis_v@ipae.uran.ru, liliofthevalley@mail.ru,

² Institute of Plant and Animal Ecology, the Ural Branch of the Russian Academy of Science,
Ekaterinburg, 620144

The development of *Acer negundo* L. mycorrhiza on five sample plots in Ekaterinburg is analyzed. The plots were organized in urbanization gradient: from a forest park on natural soils to roadside landings on sealed soils. We have found that in all habitats *A. negundo* L. forms a typical arbuscular mycorrhiza. However, with the increasing of urbanization the mycorrhiza quantitative characteristics are reducing.

Key words: *Acer negundo* L., invasive plants, mycorrhiza formation, arbuscular mycorrhiza, urbanization, sealed soils.

***BIDENS FRONDOSA* L. (ASTERACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ МОРДОВИЯ (РОССИЯ)**

© 2016 Гладунова Н.В.², Хапугин А.А.^{1,2}, Варгот Е.В.^{1,2,3}

¹ Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва, г. Саранск 430005;

² Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича,
Республика Мордовия, Темниковский район, пос. Пушта 431230;

³ Национальный парк «Смольный»,
Республика Мордовия, Ичалковский район, пос. Смольный, 431660.
gladunova.nadya@yandex.ru, vargot@yandex.ru, hapugin88@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.08.2014

Исследованы популяции *B. frondosa* L. в условиях Республики Мордовия. Плотность популяций вида велика и колеблется в среднем от 78 до 202 особей на 1 м². Проведено сравнение массы семян, их числа в одной корзинке, всхожести, площади цветоложа соцветия чужеземного вида *B. frondosa* с таковыми для местного вида *B. tripartita* L. Всхожесть семян *B. tripartita* (в среднем от 32.3 до 41.7 % в зависимости от условий проращивания) значительно превысила таковую для семян *B. frondosa* (от 1.7 до 8.0 % в зависимости от условий проращивания и места сбора семян). Число семян на одно соцветие и масса семян выше у аборигенного вида. Инвазионная активность *B. frondosa* может быть объяснена более быстрым развитием в процессе онтогенеза, а не особенностями репродуктивной биологии чужеземного вида.

Ключевые слова: *Bidens frondosa*, *Bidens tripartita*, Чёрная книга, возрастной спектр популяции, всхожесть семян, масса семян, плодообразование, инвазия.

Введение

Чужеземные растения активно внедряются в природные экосистемы, отрицательно влияя на популяции местных видов. Наиболее активные растения-вселенцы считаются инвазионными и занесены в Чёрную книгу Средней России [Виноградова и др., 2010]. Мониторинг популяций именно этих видов является приоритетным в настоящее время.

Особую опасность представляют растения, которые становятся «хозяевами» в сообществах аборигенных видов, вытесняя последних из веками формировавшихся фитоценозов и консорций. К таковым относится череда олиственная (*Bidens frondosa* L., *Asteraceae*) [Папченков, 2003; Васильева, Папченков, 2011]. Это полусорное однолетнее растение с прямостоячими, сильноразветвлёнными побегами высотой до 50–75 см. Листья

супротивные, 3–5-рассечённые. Боковые доли с черешками длиной 3–5 мм; средние – длиннее боковых, с черешком 10–20 мм. Листья тонкие, тройчатые, доли листа остропильчато-зубчатые, ланцетовидные или продолговато-ланцетовидные. Соцветие – корзинка, одиночная или собранная в общее соцветие, краевые цветки язычковые, жёлтые, внутренние цветки трубчатые. Плод – клиновидная сплюснутая семянка, с 2–4 щетинками, оливкового, желтоватого или коричневого цвета [Виноградова и др., 2010; Васильева, 2011]. Ранее в литературе указывалось, что этот вид гибридизирует с местными близкородственными видами и образует гибриды, также обладающие инвазионной активностью [Папченков, 2003; Васильева, Папченков, 2011]. Молекулярно-генетическими методами доказано, что в верхней части бассейна

р. Волги гибриды *B. frondosa* не образуются [Виноградова и др., 2013].

Bidens frondosa L. происходит из Северной Америки, где произрастает по берегам водоёмов в сообществах гигрофитов. Естественный ареал занимает юго-восток Аляски, юг Канады, северные и центральные штаты США от 55 до 30° с. ш. [Scoggan, 1979]. В Европе черда олиственная была занесена в XVIII в. [Kroker, 1790; Lhotská, 1965]. В 1960-е гг. были сделаны первые находки этого растения на территории Европейской России, а в настоящее время оно встречается во всех регионах [Виноградова, 2010; Галкина, 2014] и пока не отмечено в Сибири [Эбель и др., 2014]. *B. frondosa* входит в число наиболее агрессивных инвазионных видов Европы [Chytrý et al., 2008; Lambdon et al., 2008; Виноградова и др., 2010]. Исследованию биологии и экологии этого вида в условиях вторичного ареала посвящено значительное число работ [Brändel, 2004; Šafarčíková, Mihulka, 2008; Галкина, 2013; Махиня, 2013; Vinogradova, Mayorov, 2013; Галкина, 2014]. В условиях Средней России этот вид также проявляет высокую инвазионность. Внедряясь в естественные сообщества, он вступает в конкуренцию с аборигенным видом *Bidens tripartita* L. и вытесняет его в результате активной гибридизации и более высокой конкурентной способности [Parchenkov, 2010; Васильева, 2011; Васильева, Папченков, 2011]. В лабораторных условиях показаны более высокие всхожесть семян и темпы роста *B. frondosa* по сравнению с местной *B. tripartita* [Васильева, 2011; Галкина, 2014; Kostrakiewicz-Gierałt, Zajac, 2014].

Целью нашей работы стало изучение популяций этого вида в условиях Республики Мордовия, где он проявляет свой инвазионный потенциал не полностью, как это отмечено для более южных областей России [Папченков, 2006]. Нами было проведено исследование экологической

приуроченности, популяционных и морфологических характеристик чужеродного вида; в лабораторных условиях проведено сравнение экологии прорастания семян *B. frondosa* и *B. tripartita* при разных эдафических условиях.

Материалы и методы

Распространение *B. frondosa* в регионе оценивалось с использованием данных Гербария Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарёва (GMU) и Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича (HMNR), современных источников литературы по флоре Республики Мордовия [Сосудистые растения..., 2010; Флора..., 2011] и данных собственных полевых исследований.

Исследование популяций *B. frondosa* проводилось в долине р. Сура, в среднем её течении (Большеберезниковский район, 54.173416° с. ш., 46.189460° в. д.) и в пойме р. Алатырь (Ичалковский район, 54.737952° с. ш., 45.476867° в. д.) (рис. 1).

Для популяционных исследований, согласно общепринятым методикам [Злобин, 2009; Хапугин и др., 2014], в каждом местообитании случайным способом были заложены по 3 учётных площади размером 1×1 м. Изучены некоторые морфометрические показатели особей *B. frondosa* (высота растения, число листьев, длина листа в средней части побега). В каждом местообитании определены плотность популяций и состав сопутствующей флоры. Морфометрические параметры в последующем были использованы для определения возрастной структуры популяций, согласно методике, разработанной Н.В. Васильевой применительно к *B. frondosa* [Васильева, 2011].

Материалом для исследований репродуктивной биологии *B. frondosa* и *B. tripartita* послужили семена, собранные в монодоминантных сообществах *Bidens* в окрестностях

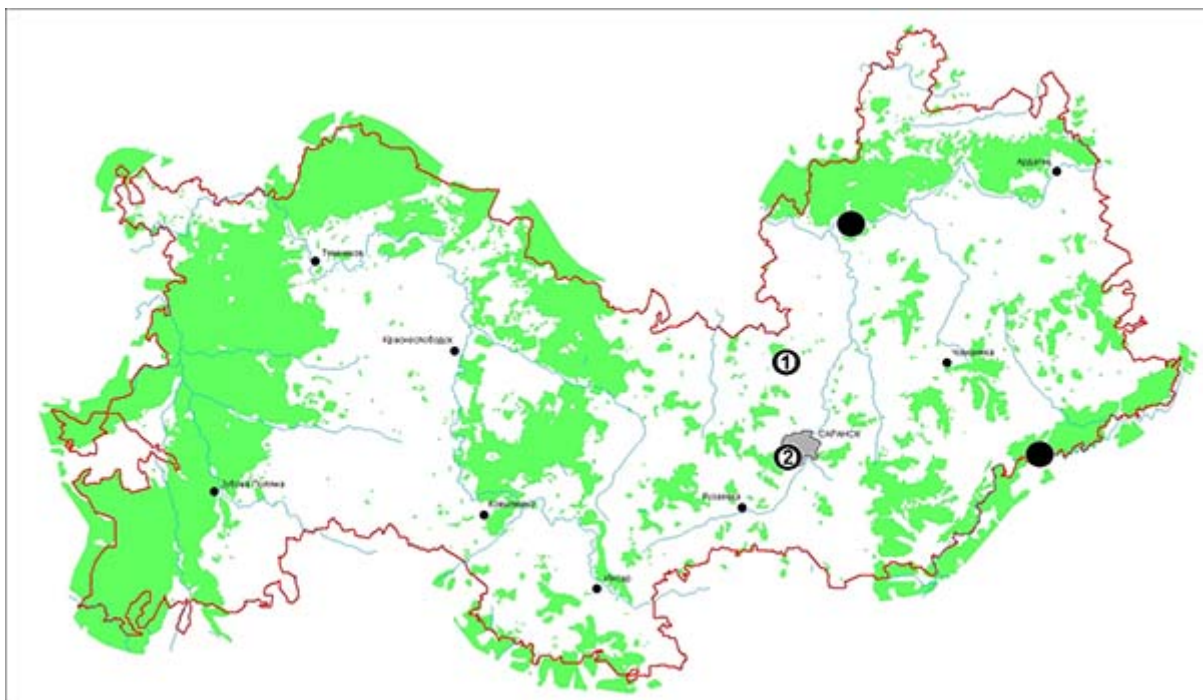


Рис. 1. Пункты исследования: ● – пункты популяционных исследований *V. frondosa*; ① – пункт сбора семян *V. frondosa* в Ромодановском районе; ② – пункты сбора семян *V. frondosa* и *V. tripartita* в черте города Саранска.

с. Салма Ромодановского района Республики Мордовия (*V. frondosa*, 54.401227° с. ш., 45.160992° в. д.) и в черте города Саранска (*V. frondosa*, 54.159872° с. ш., 45.102911° в. д.; *V. tripartita*, 54.156951° с. ш., 45.136042° в. д.) (рис. 1). После сбора семена содержали 6 месяцев в холодильной камере при 3–4 °С (холодная стратификация). Затем их высевали в растительни в 6 повторностях по 50 семян в трёх вариантах:

1. на воде, $t=29-35$ °С, искусственное освещение, 16/8 ч. (2000 лк).
2. в песке, $t=29-35$ °С, искусственное освещение, 16/8 ч. (2000 лк).
3. в почве, $t=29-35$ °С, искусственное освещение, 16/8 ч. (2000 лк).

Проросшими семенами считали те, у которых корешок имел длину не менее половины длины семени, а росток не менее половины длины семени [Николаева и др., 1985]. Каждую повторность проводили до полного прекращения прорастания семян в растительнях. Для аборигенного и чужеземного видов фиксировали период от момента закладки семян на проращивание до

начала их прорастания, продолжительность прорастания, установлены сроки учёта энергии, энергия прорастания и всхожесть семян.

Проведено сравнение некоторых показателей репродуктивной биологии *V. frondosa* и *V. tripartita* (число семян на одну корзинку, площадь цветоложа, вес семян) в пределах Республики Мордовия. Для этого с точностью до 0.1 мг было взвешено 18 навесок из 50 случайным образом выбранных семян *V. frondosa* из обоих местообитаний и *V. tripartita*.

Результаты обрабатывали статистически по общепринятым биометрическим формулам с использованием пакета R [R Core Team..., 2014] и пакетов прикладных программ Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Экология и распространение *V. frondosa* в Республике Мордовия. Согласно собственным наблюдениям, сведениям литературы и гербария, в настоящее время *V. frondosa* известна в 13 из 23 административных районов

Республики Мордовия: Ардатовский, Большеберезниковский, Дубенский, Зубово-Полянский, Ичалковский, Ковылкинский, Кочкуровский, Краснослободский, Ромодановский, Рузаевский, Темниковский, Теньгушевский, Торбеевский районы, на территории города Саранск [Сосудистые растения..., 2010; Хапугин, 2013; Хапугин и др., 2013а, б], где произрастает на отмелях, задернованных и нарушенных берегах рек, естественных и искусственных водоёмах, по железнодорожным насыпям, обочинам дорог, канавам, кюветам, в нарушенных и переувлажнённых местообитаниях в населённых пунктах. Отмечаются единичные растения, плотные заросли и заросли различной плотности среди сообществ других растений.

Для определения экологических предпочтений *B. frondosa* в изученных местообитаниях был выявлен видовой состав флоры, сопутствующей чужеродному виду. В местообитании в Ичалковском районе *B. frondosa* произрастает в придорожной канаве в пойме р. Алатырь. На учётных площадках представлена значительным числом растений и является доминантом. На всех учётных площадках зарегистрировано 19 видов растений преимущественно сорной эколого-ценотической группы; большинство – представители группы гигрофитов. Общим для всех учётных площадок является только *Ranunculus repens* L.; высокое обилие имеют *Stachys palustris* (L.) L., *Polygonum hydropiper* L.

Ценопопуляция *B. frondosa* в Большеберезниковском районе располагается в пойме р. Суры по обочине грунтовой дороги. Особи чужеродного вида расположены очень плотно. Сопутствующая флора бедна и представлена 12 видами. Примечательно наличие многочисленных всходов другого вида Чёрной книги Средней России – *Acer negundo* L. Он, наряду с *Plantago major* L. и *Urtica dioica* L.,

отмечен на всех исследованных учётных площадках.

Структура популяций и некоторые морфометрические параметры особей *B. frondosa* в Республике Мордовия. В связи с тем, что *B. frondosa* очень быстро проходит свой цикл развития [Васильева, 2011], а прорастание её семян происходит не одновременно, в ценопопуляции присутствуют особи разных возрастных состояний. Также важно учитывать соотношение состояний в определённый момент, так как спустя некоторое время оно изменяется, становясь закономерно из левостороннего или равновесного правосторонним.

В результате исследования ценопопуляций *B. frondosa* в Большеберезниковском (06.07.2013) и Ичалковском (17.07.2013) районах в их составе выявлены особи 5 возрастных состояний – проростки, ювенильные, иматурные, виргинильные и генеративные растения (табл. 1). Плотность ценопопуляций велика и варьирует от 149 до 282 (в среднем 202) особей на 1 м² в Большеберезниковском районе и от 39 до 133 (в среднем 78) особей на 1 м² в Ичалковском районе.

Как видно из таблицы 1, в обоих пунктах исследований численно преобладают особи прегенеративного периода. При этом нужно учитывать, что ценопопуляция в Большеберезниковском районе была обследована нами раньше. Поэтому здесь отмечены проростки и значительная часть ювенильных и иматурных особей. В обследованной на несколько дней позже ценопопуляции в Ичалковском районе проростки не были отмечены, значительно снизилась доля ювенильных особей, а большинство растений находилось в стадии иматурного и виргинильного возрастных состояний. В обеих ценопопуляциях доля генеративных особей составляла не более 15.0%.

Для особей каждого возрастного состояния нами рассчитаны средние

Таблица 1. Соотношение возрастных состояний в ценопопуляциях *B. frondosa* в Большеберезниковском (Бер.) и Ичалковском (Ич.) районах

Пункт	Дата	Число особей <i>B. frondosa</i> в ценопопуляции / % от всех особей					
		проростки (р)	ювенильные (j)	имматурные (im)	виргинильные (v)	генеративные (g)	всего
Бер.	06.07.2013	4 / 0.7	176 / 29.6	268 / 45.1	65 / 10.9	82 / 13.8	594
Ич.	17.07.2013	0 / 0.0	20 / 8.6	104 / 44.6	74 / 31.8	35 / 15.0	233

Таблица 2. Морфометрические параметры особей *B. frondosa* разных возрастных состояний для ценопопуляции в Большеберезниковском районе

Возрастное состояние	Морфометрические параметры особей <i>B. frondosa</i> ($M \pm m$)		
	Высота особи	Число пар листьев	Длина листа
Проростки (р) (N=4)	16.5±1.9	2	1.9±0.4
Ювенильные (j) (N=176)	24.0±0.6	4	3.4±0.1
Имматурные (im) (N=268)	38.4±0.6	6	4.9±0.1
Виргинильные (v) (N=65)	59.2±1.1	9	7.7±0.2
Генеративные (g) (N=82)	68.3±1.3	9	8.7±0.3

Примечание. М – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического.

Таблица 3. Морфометрические параметры особей *B. frondosa* разных возрастных состояний для ценопопуляции в Ичалковском районе

Возрастное состояние	Морфометрические параметры особей <i>B. frondosa</i> ($M \pm m$)		
	Высота особи	Число пар листьев	Длина листа
Ювенильные (j) (N=20)	11.0±1.0	4	2.0±0.2
Имматурные (im) (N=104)	28.8±0.8	7	5.2±0.2
Виргинильные (v) (N=74)	48.3±0.7	10	9.3±0.2
Генеративные (g) (N=35)	56.3±2.0	11	10.8±0.4

Примечание. М – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического.

параметры высоты растений, числа листьев и длины листа средней части побега, представленные в таблицах 2 и 3. Как видно из полученных значений, особи ценопопуляции череды олиственной в Ичалковском районе в целом более крупные и соответственно жизнеспособные, чем растения из Большеберезниковского района. Вероятно, это объясняется меньшей степенью антропогенной нагрузки, так как ценопопуляция в Ичалковском районе находится на границе

национального парка «Смольный», где соблюдается режим охраны.

Сравнительная характеристика некоторых морфометрических параметров ценопопуляций *B. frondosa* и ценопопуляции *B. tripartita*. Исследования плодообразования показали, что число семян в одной корзинке в целом у *B. tripartita* больше, чем у *B. frondosa*. Этот показатель для аборигенного вида колеблется от 21 до 66 (в среднем 43) семян, тогда как для чужеземного вида он варьирует от 14 до

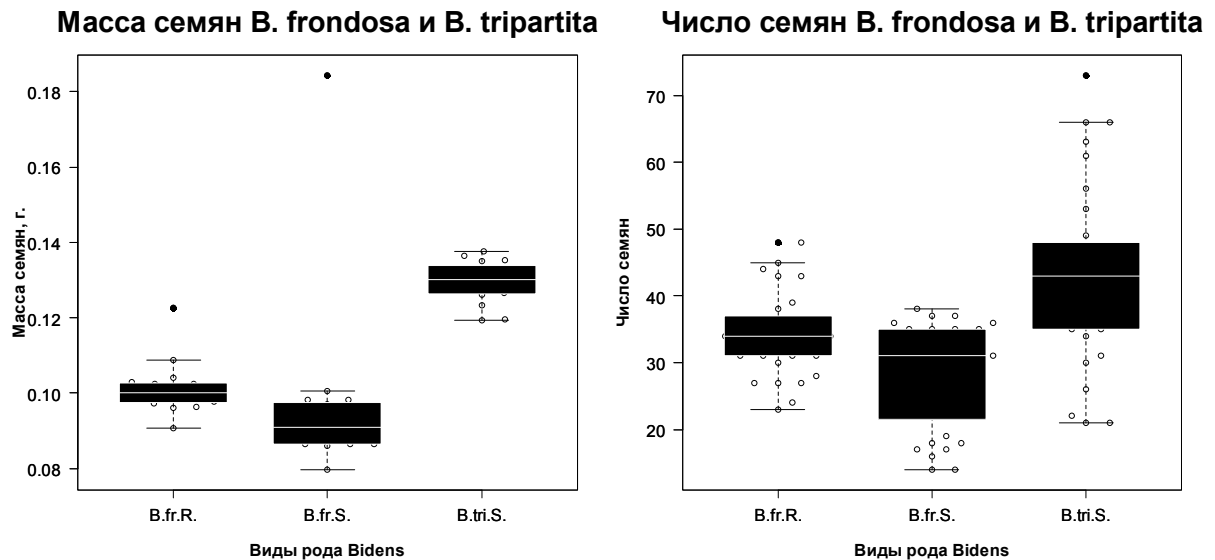


Рис. 2. Соотношение показателей массы навески из 50 семян и числа семян на одну корзинку в популяциях *B. frondosa* и *B. tripartita*: B.fr.R. – *B. frondosa* из Ромодановского района, B.fr.S. – *B. frondosa* из черты г. Саранска, B.tri.S. – *B. tripartita* из черты г. Саранска.

Таблица 4. Площадь цветоложа особей ценопопуляций *B. frondosa* и *B. tripartita*

Показатель	Площадь ложа корзинки, мм ² (B.fr.R.)	Площадь ложа корзинки, мм ² (B.fr.S.)	Площадь ложа корзинки, мм ² (B.tri.S.)
<i>M</i>	16.6	12.0	11.2
<i>m</i>	1.0	0.9	0.8
<i>min</i>	7.1	3.1	7.1
<i>max</i>	28.3	19.6	19.6

Примечание. *M* – среднее арифметическое, *m* – ошибка среднего арифметического, *min* – минимальное значение признака, *max* – максимальное значение признака, B.fr.R. – *B. frondosa* из Ромодановского района, B.fr.S. – *B. frondosa* из черты г. Саранска, B.tri.S. – *B. tripartita* из черты г. Саранска.

39 (в среднем 29) семян на корзинку в популяции в черте города Саранска и от 23 до 48 (в среднем 34) семян в популяции в Ромодановском районе (рис. 2).

Как следует из выше сказанного, аборигенный вид превосходит чужеродный по более высокой массе семян и по их числу в одной корзинке. Поэтому особенности семенной продуктивности *B. frondosa*, видимо, играют незначительную роль в инвазионной активности чужеземного вида.

Как видно из рисунка 2, масса навески из 50 семян в популяции аборигенного вида достоверно отличается от таковой для популяций

заносного вида, варьируя от 0.12 до 0.14 г (в среднем 0.13 г). В свою очередь, масса семян *B. frondosa* колеблется от 0.08 до 0.10 г (в среднем 0.09 г) в популяции в черте г. Саранска и от 0.09 до 0.12 г (в среднем 0.1 г) в популяции в Ромодановском районе (рис. 2).

Показатель площади ложа корзинки для видов рода *Bidens* L. значительно варьирует у обоих видов и не связан с числом семян в одном соцветии (табл. 4). При совместном анализе всех трёх признаков (массы семян, числа семян на одну корзинку и площади ложа соцветия) становится видно чёткое разделение двух видов по массе семян (рис. 3).

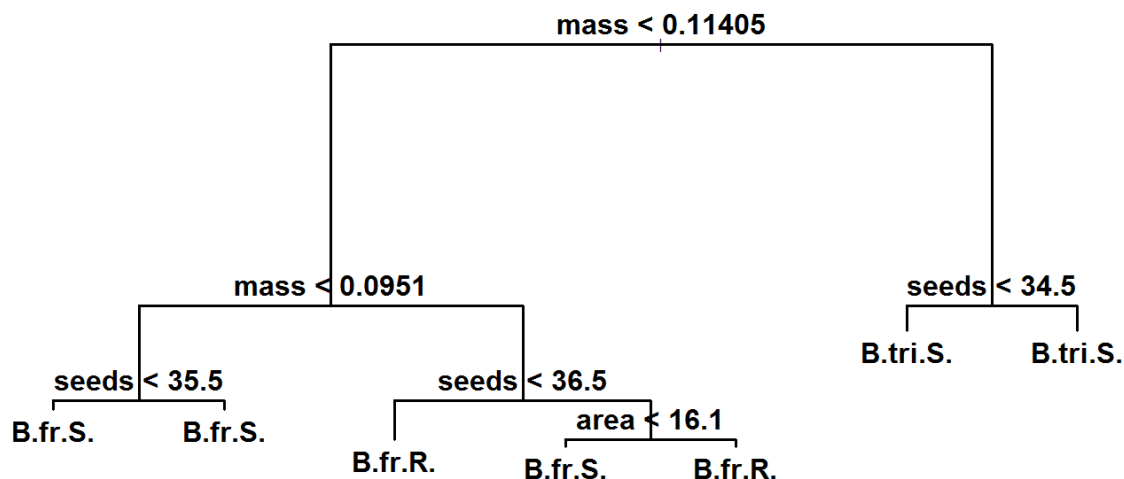


Рис. 3. Дендрограмма распределения популяций *B. frondosa* L. из Ромодановского района (B.fr.R.) и из черты г. Саранска (B.fr.S.) и популяции *B. tripartita* L. (B.tri.S.) на основе кластеризации по трём признакам: массе семян (mass), числу семян на одно соцветие (seeds), площади ложа корзинки (area).

Прорастание семян *B. frondosa* и *B. tripartita*. Оно фиксировалось визуально, путём отбора проросших семян из растилен. По литературным данным [Васильева, 2011], на начальном этапе онтогенеза свежим семенам *B. frondosa* необходимы высокие температуры (среднесуточная температура не менее +25 °C), в то время как свежие семена *B. tripartita* не прорастают ни при каких условиях. При этом стратификация семян чужеземного вида низкими положительными температурами приводит к повышению их всхожести до 90–98%. Поэтому свежесобранные семена *B. frondosa* и *B. tripartita* выдерживали в холодильной камере в течение 6 месяцев, после чего проращивали при температуре около 30 °C на воде (контроль) (вариант проращивания 1), песке (вариант проращивания 2), почве (вариант проращивания 3).

По литературным данным [Галкина, 2013], всходы *B. frondosa* появляются через две недели после посева. Однако в условиях нашего эксперимента прорастание семян началось уже на шестой день. В зависимости от условий оно продолжалось от 6 до 10 дней для семян *B. frondosa* из Ромодановского

района, от 9 до 12 дней для семян *B. frondosa* из г. Саранска, от 10 до 15 дней для семян *B. tripartita* из г. Саранска (рис. 4, табл. 5).

Минимальный период до начала прорастания семян для чужеземного вида составил 5 дней, тогда как для аборигенного – от 3 (вариант 2) до 5 (вариант 1), как видно из рисунка 4.

Срок учёта энергии прорастания определялся опытным путём, сравнивая значения «дружности» прорастания семян. При этом регистрировался показатель максимального числа проросших семян за один день учёта. Для обоих видов почти во всех вариантах эксперимента этот показатель определён в 5 дней. Энергия прорастания семян в каждой серии опыта определялась как отношение максимального числа проросших семян за один день учёта к общему числу семян в серии.

Вопреки изученным литературным данным [Васильева, 2011; Васильева, Папченков, 2011; Галкина, 2014], наибольшей всхожестью характеризовались семена *B. tripartita*, в то время как семена *B. frondosa* проросли в незначительном количестве (табл. 5).

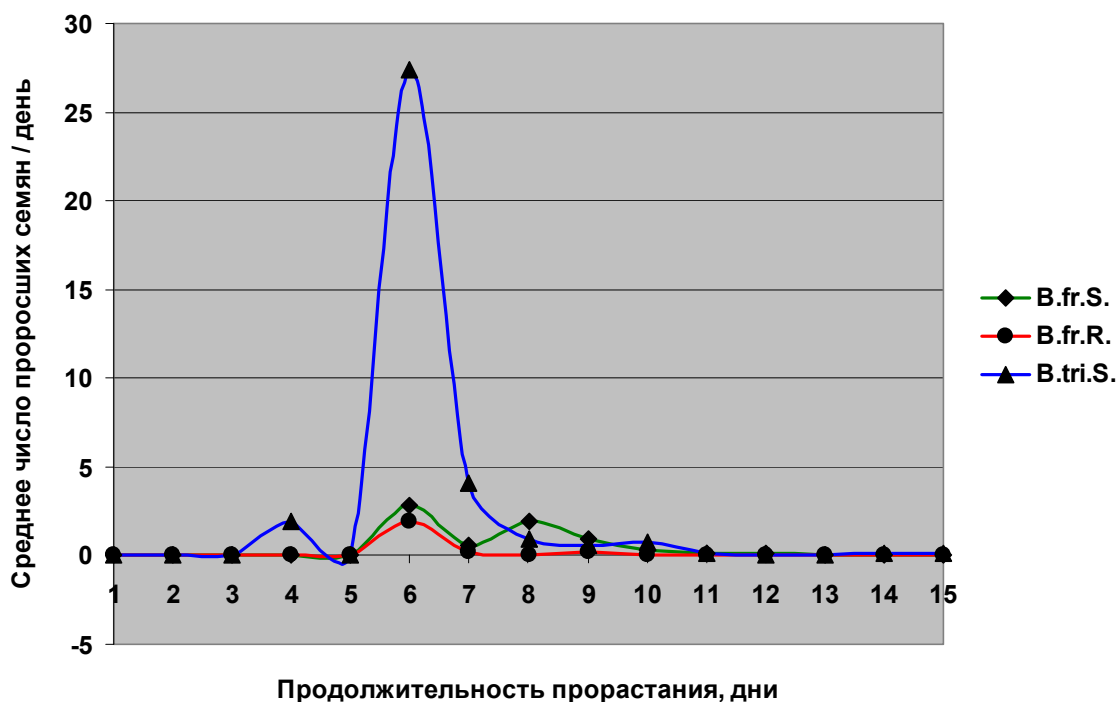


Рис. 4. Продолжительность прорастания семян *B. frondosa* и *B. tripartita*: B.fr.R. – *B. frondosa* из Ромодановского района, B.fr.S. – *B. frondosa* из черты г. Саранска, B.tri.S. – *B. tripartita* из черты г. Саранска.

Таблица 5. Прорастание семян *B. frondosa* (Ромодановский район, г. Саранск) и *B. tripartita* (г. Саранск) при разных эдафических условиях

Субстрат	Варианты проращивания	Период до начала прорастания, дни	Срок учёта энергии прорастания, дни	Продолжительность прорастания, дни	Энергия прорастания (средняя), %	Всхожесть (средняя), %
Вода	1*	5	6	10	2.0	3.0
	1**	5	8	12	5.7	6.3
	1***	5	6	10	35.0	41.7
Песок	2*	5	6	6	2.3	2.3
	2**	5	6	9	3.3	5.7
	2***	3	6	14	21.0	32.3
Почва	3*	5	6	7	1.3	1.7
	3**	5	6	10	3.7	8.0
	3***	4	6	15	26.3	34.0

Примечание. * – семена *B. frondosa*, собранные в Ромодановском районе; ** – семена *B. frondosa*, собранные в черте г. Саранска; *** – семена *B. tripartita*, собранные в черте г. Саранска.

Из таблицы 5 видно, что всхожесть семян *B. frondosa* из г. Саранска немного выше, чем у семян из Ромодановского района. Но в обоих случаях этот показатель очень низок. В отличие от чужеродного вида, семена *B. tripartita* показали высокую степень всхожести – в варианте проращивания на воде в одной из повторностей проросло 49 семян из 50. Низкая всхожесть семян *B. frondosa*, может быть связана с большим периодом покоя семян, расположенных в центре, в отличие от краевых семян, прорастающих в первую очередь [Brändel, 2004].

Заключение

B. frondosa в условиях Мордовии произрастает преимущественно в нарушенных местообитаниях, внедряясь в естественные сообщества, становясь при этом доминантом. Плотность особей на 1 м² колеблется в среднем от 78 до 202. Характерен быстрый переход особей ценопопуляций из одного возрастного состояния в другое. Морфометрические параметры особей одного и того же состояния незначительно отличаются в разных ценопопуляциях *B. frondosa*.

Масса семян и среднее число их в одной корзинке у местного вида *B. tripartita* превышает эти показатели для чужеродной *B. frondosa*. Кроме того, всхожесть семян *B. tripartita* (в среднем от 32.3 до 41.7 % в зависимости от условий проращивания) значительно превысила таковую для семян *B. frondosa* (от 1.7 до 8.0 % в зависимости от условий проращивания и места сбора семян). Отсюда можно заключить, что в условиях Республики Мордовия инвазионная активность *B. frondosa* может быть обусловлена не большей семенной продуктивностью и всхожестью семян. Вероятно, наибольшую роль в инвазионной активности вида играет формирование большего числа соцветий на одну особь [Галкина, Виноградова, 2012; Виноградова и др., 2013], что было отмечено для ценоотических популяций

этого вида в более западных регионах Средней России [Галкина, 2014]. Возможно наличие аллелопатического воздействия прорастающих семян чужеродного вида на всхожесть и развитие семян других видов *Bidens*, которое было показано для некоторых иных видов растений [Yan et al., 2012; Wang et al., 2014]. В связи с этим требуются дальнейшие исследования биологии *B. frondosa*, в том числе при взаимодействии с другими видами *Bidens*.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность в проведении полевых исследований А.А. Семчук (Саранск, МГУ им. Н.П. Огарёва), к. г. н. О.Г. Гришуткину (Пушта, Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Сидовича) за предоставленный макет картосхемы Республики Мордовия, к. б. н. М.А. Галкиной (Москва, Главный Ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН) за консультации относительно гибридизации видов *Bidens*. Авторы признательны двум анонимным рецензентам за внимательное отношение к рукописи, советы и комментарии, которые позволили улучшить структуру и содержание статьи.

Результаты были получены в рамках выполнения государственного задания Минобрнауки России (проект № 6.783.2014К).

Литература

- Васильева Н.В. Некоторые особенности онтогенеза череды олиственной (*Bidens frondosa* L.), способствующие её расселению // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, № 5. С. 75–78.
- Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* на аборигенные виды череды // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.

- Виноградова Ю.К. Изменчивость и конкурентоспособность череды облиственной (*Bidens frondosa* L.) в естественном и вторичном ареалах // Бюллетень Главного Ботанического сада. 2010. Вып. 196, №3. С. 3–23.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А., Майоров С.Р. Изменчивость таксонов рода *Bidens* L. и проблема гибридизации // Российский журнал биологических инвазий. 2013. №4. С. 2–16.
- 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.
- Галкина М.А. Онтогенез череды облиственной (*Bidens frondosa* L.) // Онтогенетический атлас растений. Т. 7. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. С. 147–150.
- Галкина М.А. Биоморфологические особенности инвазионных видов рода *Bidens* L. в Европейской части России: Дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2014. 138 с.
- Галкина М.А., Виноградова Ю.К. Биоморфология некоторых таксонов рода *Bidens* L. // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья. Материалы IV Междунар. науч. конф. (Ижевск, 4–7 дек. 2012 г.). Ижевск, 2012. С. 59–62.
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: Монография. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
- Махиня Л.М. Біологічні, еколого-ценотичні та ресурсні особливості видів роду *Bidens* L. долини Дніпра (в межах лісостепу України): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2013. 19 с.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
- Папченков В.Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидрботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидрботанике. Рыбинск, 2003. С. 82–91.
- Папченков В.Г. Интенсивность распространения и гибридизации *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) в бассейне Волги // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго междунар. симпоз. по изуч. инвазийных видов. Борок Ярославской обл., Россия, 27 сент. – 1 окт. 2005 г. Рыбинск; Борок, 2006. С. 56–57.
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): Монография / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Флора национального парка «Смольный». Мхи и сосудистые растения: Аннотированный список видов / Т.Б. Силаева, Г.Г. Чугунов, И.В. Кирюхин, А.М. Агеева, Е.В. Варгот, Г.А. Гришуткина, А.А. Хапугин; под ред. д. б. н. проф. В.С. Новикова и д. б. н. проф. Т.Б. Силаевой. М.: Изд. Комис. РАН по сохранению биологического разнообразия, 2011. 128 с.
- Хапугин А.А. Сосудистые растения Ромодановского района Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск; Пушта, 2013. 110 с.
- Хапугин А.А., Варгот Е.В., Чугунов Г.Г. Методы исследования растительного покрова наземных экосистем // Методы полевых экологических исследований / Редкол.: А.Б. Ручин (отв. ред.) и др. Саранск; Пушта, 2014. С. 4–42.
- Хапугин А.А., Варгот Е.В., Чугунов Г.Г., Дементьева А.Е. Дополнения и замечания к адвентивной флоре Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича // Российский журнал биологических инвазий. 2013а. № 2. С. 60–71.

- Хапугин А.А., Черепанова Е.А., Гладунова Н.В. О чужеземных флорах трёх административных районов Республики Мордовия // Сборник научных трудов SWorld. Одесса: КУПРИЕНКО СВ, 2013б. Выпуск 3. Т. 44. С. 24–28.
- Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Верхозина А.В., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Пликина Н.В., Рябовол С.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Терёхина Т.А., Чернова О.Д., Шауло Д.Н. Инвазионные и потенциально инвазионные виды Сибири // Бюллетень Главного Ботанического сада. 2014. Вып. 200, №1. С. 52–62.
- Brändel M. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa* // Flora. 2004. Vol. 199. P. 228–233.
- Chytrý M., Maskell L.C., Pino J., Pyšek P., Vilà M., Font X., Smart S.M. Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe // Journal of Applied Ecology. 2008. Vol. 45. P. 448–458.
- Kostrakiewicz-Gierałt K., Zając M. The influence of habitat conditions on the performance of two invasive, annuals – *Impatiens glandulifera* and *Bidens frondosa* // Biologia. 2014. Vol. 69(4). P. 449–462.
- Krocker A.J. Flora Silesiaca. 1790. Vol. 2. Part 2. P. 1–522.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriapolus P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Lhotská M. *Bidens frondosa* var. *anomala* v českých zemích // Preslia. 1965. Bd. 37. №2. S. 218–219.
- Papchenkov V.G. Dynamics of populations *Bidens frondosa* L. and its hybrids on Volga Reservoirs // The III International Symposium «Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok – 3». Programme and Abstracts. October 5th–9th 2010, Borok; Myshkin, Yaroslavl District, Russia, 2010. P. 77.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2014 // URL <https://www.r-project.org/>
- Šafarčíková S., Mihulka S. Comparative study of closely related Asteraceae species with different invasion status // Neobiota: Towards a Synthesis. 5th European Conference on Biological Invasions. 23–26. September 2008. Prague, Czech Republic, 2008. P. 170.
- Scoggan H.J. The Flora of Canada. Ottawa: Nat. Mus. of Nat. Sci., Nat. Mus. of Canada, 1979. Part. 4. P. 1117–1711.
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R. Formation of secondary distribution range and intraspecific variability of *Bidens frondosa* // 12th Reunion on Ecology and Management of Alien Plant Invasions. 22–26 September 2013. Pirenopolis, Brazil, 2013. P. 120.
- Wang X.F., Hassani D., Cheng Z.W., Wang C.Y., Wu J. Allelopathy of the invasive plant *Bidens frondosa* on the seed germination of *Geum japonicum* var. *chinense* // Genetics and Molecular Research. 2014. Vol. 13(4). P. 10592–10598.
- Yan X.H., Zeng J.J., Zhou B., Wang N., Xiang H.H., Kang Y.Y. Allelopathic potential of the extracts from alien invasive plant *Bidens frondosa* // Journal of Yangzhou University, Agricultural and Life Sciences. 2012. Vol. 33, № 2. P. 88–94.

***BIDENS FRONDOSA* L. (ASTERACEAE) IN REPUBLIC OF MORDOVIA (RUSSIA)**

© 2016 Gladunova N.V.², Khapugin A.A.^{1,2}, Vargot E.V.^{1,2,3}

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

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

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

Bidens frondosa L. populations were studied in Republic of Mordovia. Density of populations of invasive species is high and it fluctuates at average from 78 to 202 individuals per 1 m². A comparison of the seed weight, the number of seeds per calathidium, the seed germination and the area of torus of calathidium of alien *B. frondosa* L. with those for native *B. tripartita* L. was carried out. Seed germination of *B. tripartita* L. (in average from 32.3 to 41.7 % depending on generation conditions) is considerably higher than that for *B. frondosa* L. (from 1.7 to 8.0 % depending on germination conditions and the sites of seed harvesting). Number of seeds per calathidium and seed weight is higher in population of native species. Invasive activity of *B. frondosa* L. may be explained by more rapid development during ontogeny but not by peculiarities of reproductive biology of this alien species.

Key words: *Bidens frondosa* L., *Bidens tripartite* L., Black Data Book, age structure of population, seed germination, seed mass, fruit productivity, invasion.

ОСОБЕННОСТИ МЕТАБОЛИЗМА В ТКАНЯХ МОЛЛЮСКА-ВСЕЛЕНЦА В ЧЁРНОЕ МОРЕ *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) (BIVALVIA: ARCIDAE)

© 2016 Головина И.В.¹, Гостюхина О.Л.¹, Андреев Т.И.²

¹ Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
299011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2, ivgolovina@mail.ru

² Севастопольский государственный университет,
299053, г. Севастополь, ул. Университетская, 33

Поступила в редакцию 21.02.2014

Проведено сравнение показателей антиоксидантной системы, углеводного, белкового и энергетического обмена в тканях двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis*. Установлена тканевая специфика исследованных параметров, показано, что нога анадары наряду с гепатопанкреасом и жабрами является важным метаболическим органом с высоким уровнем обмена и антиоксидантной защиты. Содержание низкомолекулярных биоантиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в исследованных тканях моллюска специфически сбалансировано. Обсуждаются поведенческие, физиологические и биохимические предпосылки успеха инвазии анадары в Азово-Черноморском бассейне.

Ключевые слова: виды-вселенцы, Чёрное море, двустворчатые моллюски, метаболизм, *Anadara kagoshimensis*.

Введение

Наиболее крупной группой морских вселенцев в морях Европы являются беспозвоночные (63%), среди которых самый многочисленный тип – моллюски [Katsanevakis et al., 2013].

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (ранее *A. cornea/inaequivalvis*), систематическое положение которого в настоящее время подтверждено генетическими методами [Krapal et al., 2014], – индо-тихоокеанский вид, пример распространения термофильных организмов в северном направлении в период потепления. Первые находки анадары относятся к 1960–1970-м гг. и совпадают с началом антропогенного нарушения состояния экосистемы Чёрного моря, во время которого интенсивность появления чужеродных видов увеличилась более чем вдвое за двадцатилетний промежуток [Ревков,

2003; Заика и др., 2010; Шиганова и др., 2012]. Случайная интродукция новых видов, часто связанная со сбросом балластных вод судов, стала одной из форм антропогенного влияния. В конце 1980-х гг. появление нового черноморского вселенца, гребневика *Mnemiopsis leidyi*, на фоне общей эвтрофикации Чёрного моря привело к увеличению количества взвешенного органического вещества и заилению грунтов [Bologa et al., 1995]. В условиях пониженного содержания кислорода в воде конкурентное преимущество перед аборигенными видами двустворчатых моллюсков получила более устойчивая к заморам анадара, которая успешно натурализовалась и полностью завершила колонизацию Азово-Черноморского бассейна [Анистратенко, Халиман, 2006]. Если в первой половине XX в. в основных биоценозах донной фауны Чёрного

моря преобладали *Chamelea gallina*, *Mytilus galloprovincialis* и *Modiolula phaseolina*, то в начале XXI в. на участке шельфа с повышенным терригенным осадконакоплением и менее благоприятным кислородным режимом было обнаружено новое сообщество с доминированием вселенца *Anadara kagoshimensis* (= *Anadara* cf. *inaequivalvis*) [Чикина, 2009].

Особенности биологии анадары дают этому моллюску ряд преимуществ по сравнению с другими черноморскими *Bivalvia*. Он встречается на различном грунте (песчаном, каменистом, илистом) и глубине (3–60 м), раковина значительно толще и прочнее, чем у одноразмерных особей моллюсков рода *Cerastoderma*, поэтому вселенец может служить доступным кормом для бентосоядных рыб только в первые два года жизни [Анистратенко, Халиман, 2006; Чикина, 2009; Sahin et al., 2009; Финогонова и др., 2012]. *Anadara kagoshimensis* характеризуется продолжительным онтогенезом, низкой долей смертности взрослых особей, половое созревание наступает при длине раковины около 1–2 см [Чикина и др., 2003; Sahin et al., 2006]. Вид эвритермный и эвригалинный, устойчив к гипоксии и аноксии, имеет гемоглобинсодержащие эритроциты [Чихачёв и др., 1994; Holden et al., 1994; Новицкая, Солдатов, 2011]. Он преадаптирован к колебаниям уровня кислорода в воде, поскольку даже в условиях нормоксии гораздо более экономно потребляет кислород по сравнению с мидией [Солдатов и др., 2005]. Ткани анадары содержат большое количество каротиноидов, среди них доминируют изомеры, обладающие наиболее выраженными антиоксидантными свойствами [Бородина и др., 2009; Бородина, 2013]. Концентрация гемоцитов, которым принадлежит ведущая роль в защите от инфекционных заболеваний и заражения паразитами, в гемолимфе данного вселенца на порядок выше, чем у черноморских аборигенов *Chamelea*

gallina и *Mytilus galloprovincialis* [Колючкина, 2009]. Приведённые факты свидетельствуют о более высоком физиологическом и иммунологическом статусе анадары. Инвазионные виды обычно имеют физиолого-биохимические характеристики, позволяющие им успешно состязаться с нативными [Yao, Somero, 2013].

С целью определения особенностей метаболизма анадары в настоящей работе проведено сравнение показателей антиоксидантной системы, углеводного, белкового и энергетического обмена в её тканях.

Материал и методы

В работе использовали половозрелых особей *Anadara kagoshimensis* с длиной раковины 25–33 мм. Моллюски собраны в районе пос. Кацевели (Южный берег Крыма) с коллекторных установок устричной фермы в Голубом заливе на глубине 2.5–3.5 м. После транспортировки моллюсков выдерживали в аквариумах с проточной морской водой в течение 2–3 суток. Препарирование тканей (гепатопанкреаса, жабр и ноги), гомогенизацию и центрифугирование проводили при температуре 0–4 °С. Определяли активность лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и малатдегидрогеназы (МДГ, 1.1.1.37) – по скорости окисления НАДН₂ [Мильман и др., 1974], аспартат- и аланинаминотрансфераз (АсАТ, 2.6.1.1; АлАТ, 2.6.1.2) – динитрофенилгидрозиновым методом Райтмана-Френкеля [Камышников, 2004]. Активность γ -глутамилтранспептидазы (ГГТП, 2.3.2.2) оценивали по реакции с L-глутамил-p-нитроанилидом, активность катепсина D (3.4.23.5) – по кислоторастворимым продуктам ферментативного гидролиза гемоглобина, содержание в тканях белка определяли методом Лоури, аминного азота – по реакции с нингидрином, мочевины – по реакции с диацетилмонооксимом, концентрацию

глюкозы в тканях – глюкозидазным методом, лактата – ферментативным методом по скорости восстановления НАДН₂, пирувата – по реакции с 2,4-динитрофенилгидразином [Камышников, 2004]. Активность глутатионпероксидазы (ГП, 1.11.1.9) определяли по накоплению окисленного глутатиона (GSSG), глутатионредуктазы (ГР, 1.6.4.2) – по убыли НАДФН [Переслегина, 1989], каталазы (1.11.1.6) – по реакции с молибдатом аммония [Гирич, 1999], супероксиддисмутазы (СОД, 1.15.1.1) – по реакции с тетразолиевым нитросиним [Nishikimi et al., 1972]. Активность ферментов измеряли спектрофотометрически в супернатанте при стандартной температуре 25.0 °С. В гомогенате определяли уровень восстановленного глутатиона GSH по образованию комплекса с аллоксановым реактивом [Путилина, 1982] и интенсивность процессов пероксидного окисления липидов (ПОЛ) по количеству ТБК-активных продуктов (ТБК-АП) [Стальная, Гаришвили, 1977].

Достоверность различий оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Отличия считали статистически значимыми при $P \leq 0.05$, результаты представлены в виде $M \pm m$. Объём выборочных совокупностей составлял 10–20 особей.

Результаты и обсуждение

На рисунках 1–6 представлены полученные результаты.

Наибольшее содержание энергетических субстратов и метаболитов белкового и углеводного обмена установлено в гепатопанкреасе анадары (рис. 1 и 2). Концентрация глюкозы, лактата, пирувата, белка, аминокислот и мочевины достоверно понижается в ряду гепатопанкреас>жабры>нога, $P < 0.05$ – 0.001 . Аналогичный факт установлен по содержанию глюкозы в тканях мидии: гепатопанкреас>жабры>мышцы>гонады [Горомосова, Шапиро, 1984]. Гепатопанкреас моллюсков

представляет собой орган, совмещающий функции поджелудочной железы и печени, активно расщепляющий и запасующий углеводы, белки, жиры. Эти метаболические ресурсы интенсивно используются в процессе гаметогенеза и во время стрессов разной природы, в том числе и в анаэробных условиях [Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Горомосова, Шапиро, 1984; Бахмет и др., 2012]. На начальных этапах аноксии и голодания именно гепатопанкреас анадары выступает донором аминокислот для процессов биосинтеза и энергетического обеспечения тканей [Андреенко и др., 2009а, б].

Мочевина является не только конечным продуктом распада белков, но и низкомолекулярным антиоксидантом, способным вступать в обменные реакции с активными формами кислорода (АФК) и ингибировать ПОЛ. Значение высокой концентрации мочевины в тканях особенно велико в условиях окислительного стресса, поскольку пул АО ферментов быстро истощается, и необходимо значительное время для их синтеза. Исследователи рассматривают накопление мочевины в тканях как реализацию её защитных антиоксидантных функций, связанных со стабилизацией мембран и модификацией ферментов, сокращением числа железосодержащих центров ПОЛ, она легко проникает через гистогематический барьер, в эритроцитах связывается с гемоглобином, в сыворотке крови – с альбумином [Кения и др., 1993; Чеснокова и др., 2006]. Содержание мочевины в гепатопанкреасе и жабрах стрессоустойчивой анадары в 20–27 раз больше, а уровень ПОЛ во всех исследованных тканях вселенца вдвое меньше, чем у мидии [Солдатов и др., 2008; Гостюхина, Головина, 2013]. Обращает на себя внимание то, что в отличие от мидии, низкое содержание мочевины в ноге анадары компенсируется значительным

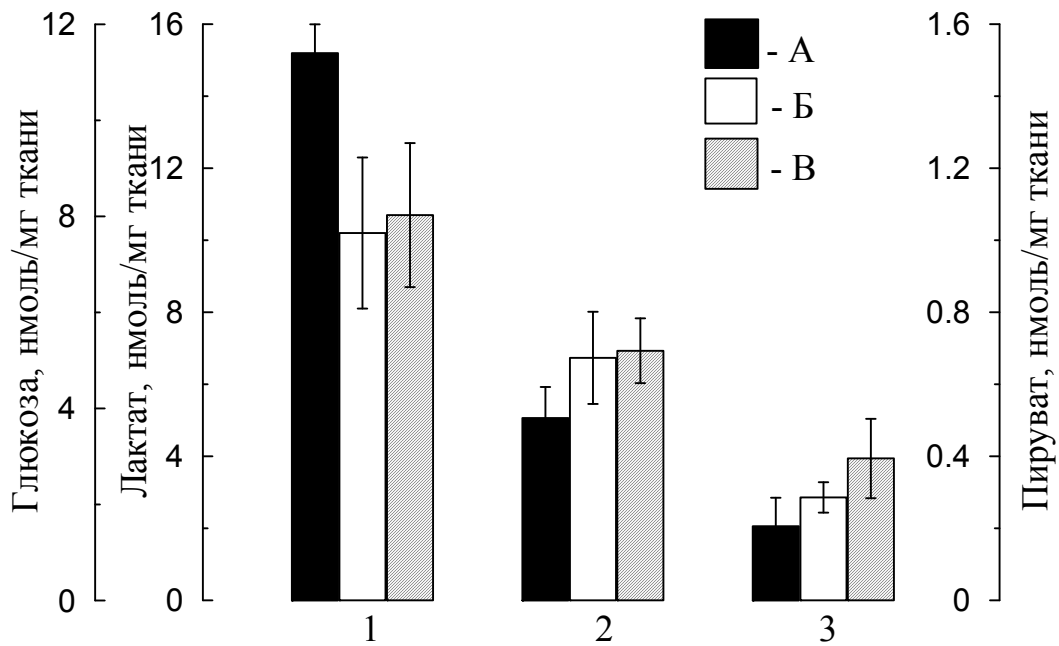


Рис. 1. Содержание глюкозы (А), лактата (Б) и пирувата (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадров.

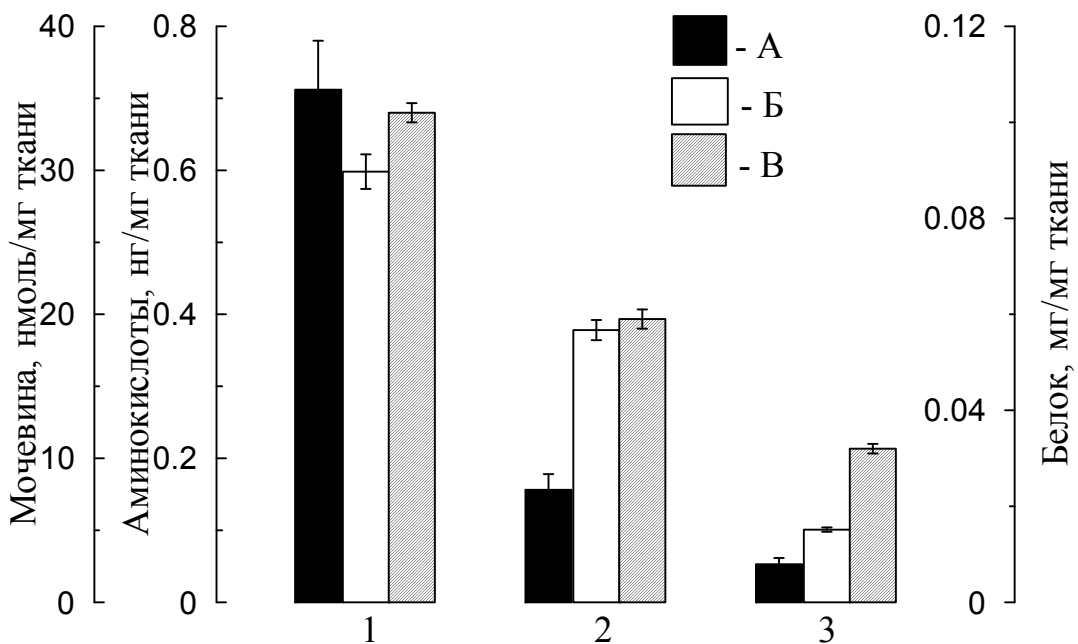


Рис. 2. Содержание мочевины (А), аминокислот (Б) и белка (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадров.

ресурсом других антиоксидантов – глутатиона (рис. 3) и каротиноидов [Бородина и др., 2009].

Любая стрессовая реакция организма в норме сопровождается кратковременным увеличением количества АФК, что приводит к усилению процессов окислительной модификации липидов, белков и

углеводов. Интенсивность ПОЛ в гепатопанкреасе анадров по сравнению с другими исследованными тканями достоверно наиболее высокая и понижается в ряду гепатопанкреас>жабры>нога, $P < 0.05 - 0.001$ (рис. 4). Нестабильные пероксиды липидов распадаются с образованием высокотоксичных альдегидов, способных

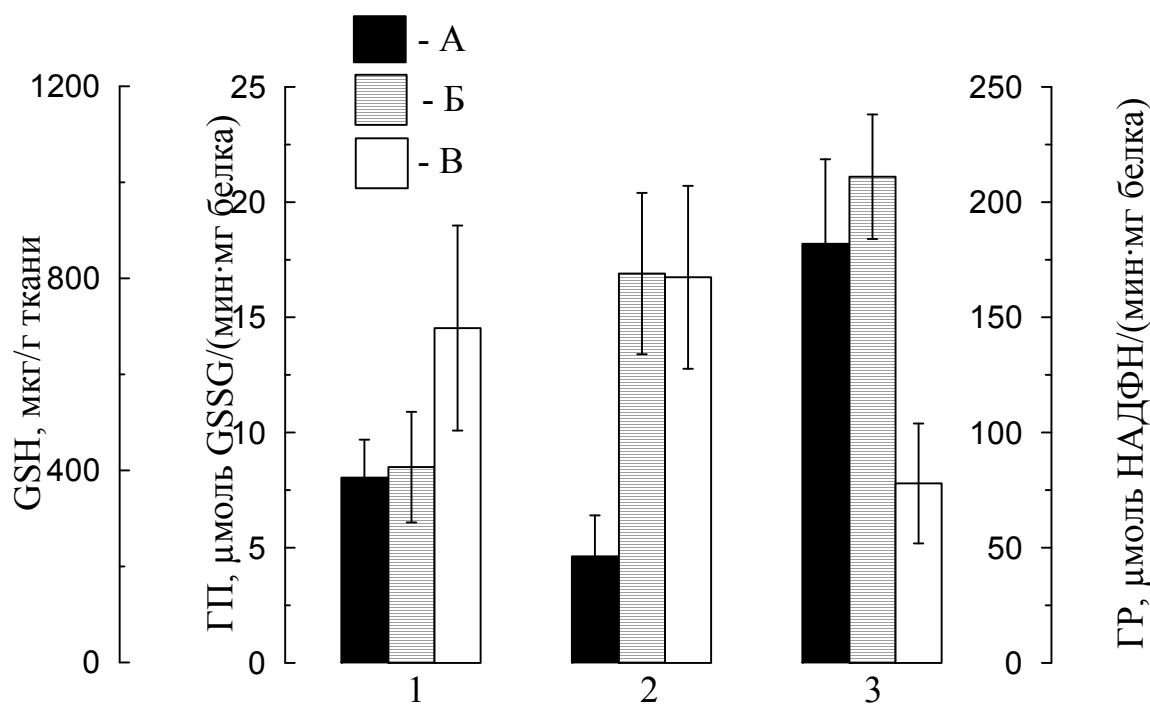


Рис. 3. Содержание глутатиона (А), активность ГП (Б) и ГР (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадары.

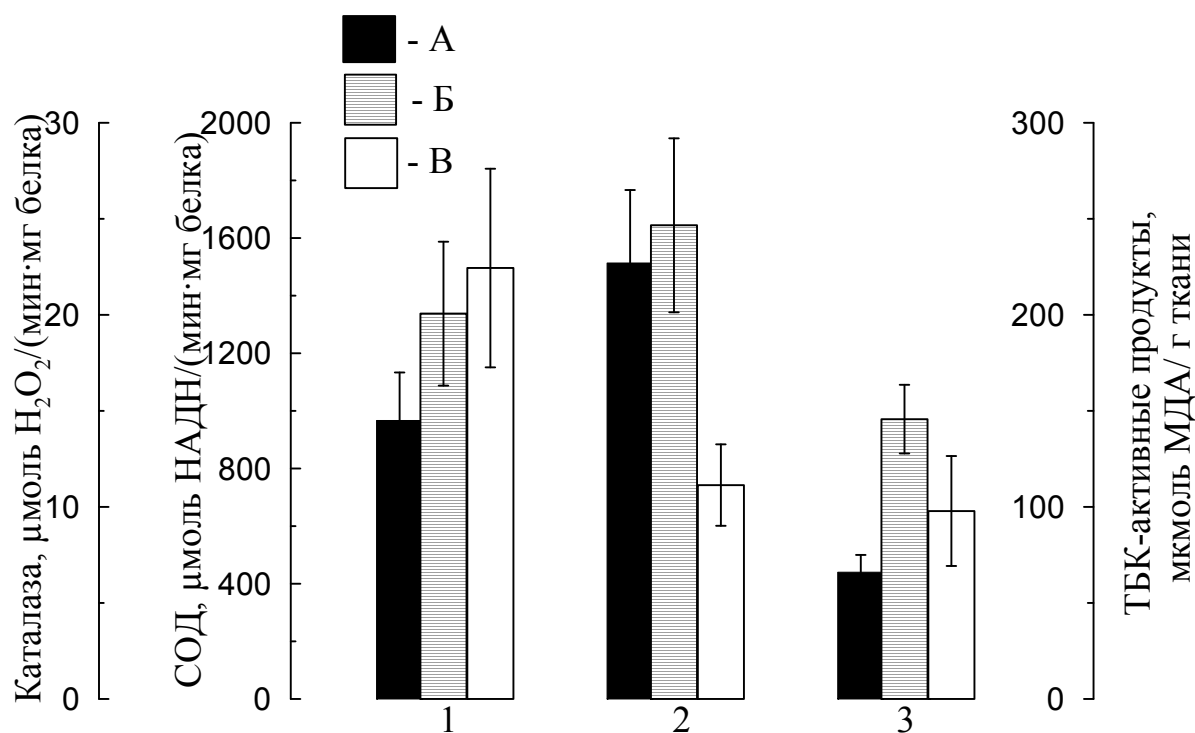


Рис. 4. Активность каталазы (А), СОД (Б) и содержание ТБК-активных продуктов (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадары.

изменять структуру мембран, подавлять гликолиз, окислительное фосфорилирование и синтез белков [Меньшикова, Зенков, 1993; Колісник та ін., 2009]. Активность ферментов ЛДГ,

МДГ, АлАТ и АсАТ, задействованных в этих процессах, в гепатопанкреасе анадары на фоне максимального уровня ПОЛ была ниже, чем в других исследованных тканях (рис. 5).

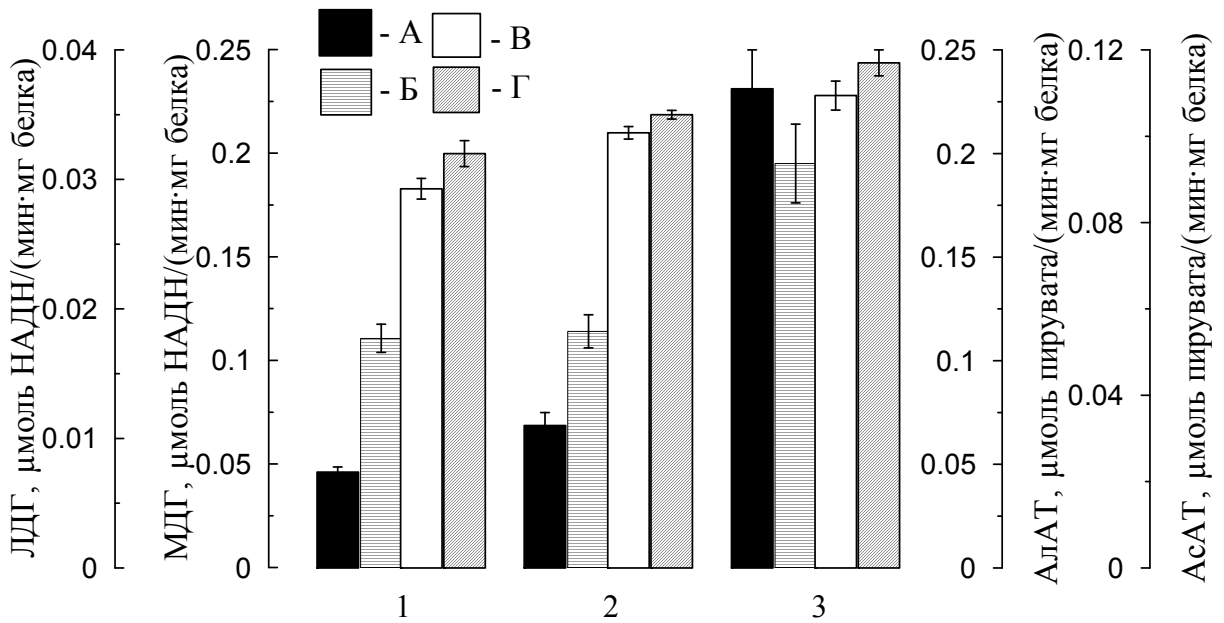


Рис. 5. Активность ЛДГ (А), МДГ (Б), АлАТ (В) и АсАТ (Г) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадары.

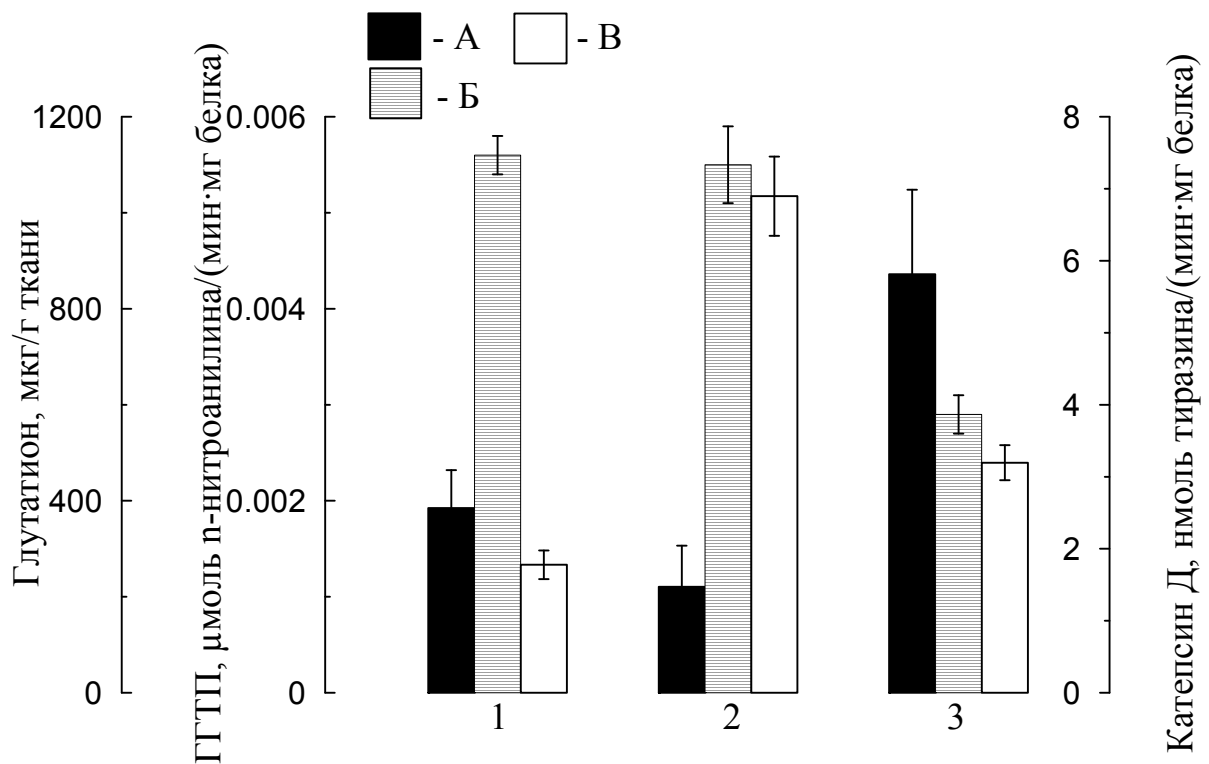


Рис. 6. Содержание глутатиона (А), активность ГГТП (Б) и катепсина Д (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадары.

Одну из первых линий защиты клеток от агрессивного действия свободных радикалов обеспечивают СОД, каталаза и глутатионзависимые ферменты, удаляющие органические перекиси. В гепатопанкреасе и жабрах

анадары установлена высокая активность каталазы, СОД и ГР, достоверно большая, чем в ноге моллюска, $P < 0.05-0.001$ (рис. 3 и 4). Активность каталазы и СОД в гепатопанкреасе ($R^2 - 0.955$) и жабрах

($R^2 = 0.655$) анадары положительно коррелирует между собой. Сбалансированность активности каталазы и СОД, утилизирующих кислородные радикалы, является важнейшим условием эффективности ферментного звена антиоксидантной системы, при сохраненной активности каталазы активность СОД не подавляется [Меньшикова, Зенков, 1993; Чеснокова и др., 2006].

В гепатопанкреасе и жабрах анадары установлена одинаково высокая, значительно большая, чем в ноге, активность ГТП (рис. 6). Наибольшая активность ГТП характерна для клеток, обладающих высокой секреторной или поглотительной способностью: печени, селезёнки, поджелудочной железы, почек, жёлчных ходов, тонкого кишечника и мозга [Мазо, 1998; Ларичева и др., 2007]. Этот фермент участвует в транспорте аминокислот и «строительстве» белковых молекул, является частью цикла глутатиона, связан с регуляцией его уровня в тканях. По нашим данным, в тканях анадары с высокой активностью ГТП уровень глутатиона был понижен, и наоборот. Очевидно, это обусловлено тем, что поступление глутатиона из плазмы крови в ткани контролируется активностью ГТП, мышечная ткань сохраняет глутатион за счёт снижения активности этого фермента, а в других тканях, напротив, в ответ на снижение снабжения глутатионом увеличивается активность ГТП [Мазо, 1998].

Функция глутатионовой системы анадары, по-видимому, была связана в большей степени с поддержанием и наращиванием ресурса GSH, поскольку в исследованных тканях активность ГР (77.9–167.4 мкмоль/мин мг) была в 4–10 раз выше, чем ГП (8.5–21.1 мкмоль/мин мг) (рис. 3 и 4). Содержание глутатиона находилось в противофазе с величиной активности каталазы и СОД, вероятно, вследствие способности глутатиона нейтрализовать супероксидный радикал и таким образом компенсировать

недостаточную активность ферментного звена АОС [Кулинский, Колесниченко, 1990; Чеснокова и др., 2006].

Активность катепсина Д в ноге и жабрах анадары была в 2–3 раза выше, чем в гепатопанкреасе, $P < 0.05$ (рис. 6). Катепсин Д является лизосомальным протеолитическим ферментом клетки, изменение его активности может служить одним из показателей интенсивности процессов окислительной модификации белков, скорость которых выше в клетках с аэробной направленностью метаболизма.

Примечательно, что отношение активности МДГ/ЛДГ, по нашим данным, в ряду тканей анадары гепатопанкреас – жабры – нога понижается: $14.95 > 10.37 > 5.27$, а у мидии, наоборот, максимально в ноге. Отношение активности МДГ/ЛДГ в тканях обоих видов обратно пропорционально процентному содержанию каротиноидов [Поспелова, Нехорошев, 2003; Бородина, 2013], способных образовывать систему внутриклеточного депонирования кислорода [Карнаухов, 1988]. Известно, чем выше приток кислорода, тем ниже коэффициент МДГ/ЛДГ в тканях пластинчатожаберных моллюсков [Горомосова, Шапиро, 1984]. Парадоксальная более аэробная направленность метаболизма в ноге по сравнению с гепатопанкреасом и жабрами проявилась при исследовании биохимических реакций в тканях анадары в условиях нормоксии [Солдатов и др., 2008].

В связи с этим необходимо обратить внимание на то, что нога анадары, сохраняя локомоторную функцию, приобрела дополнительную метаболическую нагрузку. По способу питания анадара является фильтратором, у неё нет необходимости перемещаться в поисках жертвы. У многих видов моллюсков по этой причине нога значительно уменьшается в размерах или редуцируется в процессе метаморфоза. Например, у мидии масса

ноги в несколько раз меньше гепатопанкреаса, а у взрослой устрицы нога отсутствует. Соматический индекс ноги анадары составляет 39%, жабр – 21%, гепатопанкреаса – 11% [Бородина, 2013]. В нормальных условиях *A. kagoshimensis* лежит на субстрате и через приоткрытые створки хорошо видна крупная ярко-оранжевая нога моллюска. Из-за отсутствия хорошо развитых сифонов большинство моллюсков подсемейства Anadarae не зарываются в песок и ил на любую глубину, а лежат, выступая над поверхностью [Broom, 1985]. Именно в ноге анадары сосредоточено основное количество каротиноидов – 46%, в то время как у других черноморских *Bivalvia* – в гепатопанкреасе и гонадах [Карнаухов, 1988; Минюк и др., 1996; Терещенко и др., 2000; Поспелова, Нехорошев, 2003; Бородина и др., 2009]. Каротиноиды и гемоглобин, депонируя кислород, способны принимать участие в энергообеспечении клеток при гипоксии [Карнаухов, 1988; Hourdez, Weber, 2005].

Содержание глутатиона в ноге анадары в 2–4 раза больше, чем в других тканях, $P < 0.05–0.001$, а его окисление в реакциях с ГП идёт так же быстро, как в жабрах, и вдвое превышает скорость этого процесса в гепатопанкреасе, $P < 0.05$ (рис. 3). Важность активности ГП определяется её более высоким сродством к перекиси водорода по сравнению с каталазой при низких концентрациях субстрата, которые возникают чаще. Между активностью ГП и уровнем ПОЛ в тканях анадары обнаружена обратная связь ($R^2 = 0.945$). [Гостюхина и др., 2012].

Глутатион играет важную роль в антиоксидантной защите тканей как при гипоксических, так и при гипероксических состояниях, а также обеспечивает формирование антиоксидантного потенциала в эритроцитах [Чеснокова и др., 2006]. Во всех тканях гемоглобинсодержащей анадары концентрация глутатиона

больше, чем у мидии, особенно в жабрах и ноге: в 3.4–3.9 раза [Гостюхина, Головина, 2013].

В результате гипоксии/аноксии и последующей реоксигенации возникает одно и то же явление – окислительный стресс. Участие глутатиона в этих процессах показано при изучении АО системы пищеварительной железы и жабр дальневосточной арки *Scapharca broughtoni*, к сожалению, авторы не исследовали ткань ноги моллюска на предмет содержания глутатиона и каротиноидов [Довженко, 2006; Истомина и др., 2010].

Глутатион защищает клетки от активных форм кислорода, образование которых – неизбежное следствие аэробных процессов. Он обычно отсутствует у анаэробных микроорганизмов, но есть почти у всех аэробов, что подтверждает правомочность гипотезы о появлении глутатиона в связи с возникновением аэробного метаболизма и митохондрий [Мазо, 1998]. Между содержанием глутатиона и каротиноидов в тканях анадары существует положительная корреляция ($R^2 = 0.922$) [Гостюхина и др., 2012]. Высокая концентрация двух сильнейших низкомолекулярных антиоксидантов, интенсивное окисление глутатиона в ноге *A. kagoshimensis*, свидетельствуют о значительном участии этого органа в дыхательной функции.

Интенсификация аэробного обмена и значительный ресурс антиоксидантов могут быть обусловлены необходимостью обеспечить приток кислорода и одновременно эффективную АО защиту репродуктивной системы анадары, которая, так же как у дальневосточного моллюска, погружена в кожно-мускульный мешок, образованный разрастанием ткани ноги [Масленникова, 2000]. Концентрация глутатиона и каротиноидов в репродуктивных тканях отражает важную роль этих соединений в процессах размножения [Бриттон, 1986;

Кулинский, Колесниченко, 1990; Минюк и др., 1996; Лукьянова, 2006; Чеснокова и др., 2006].

Достаточное содержание глутатиона необходимо также для поддержания клеточного уровня АТФ [Martínez и др., 1995], что согласуется с более высоким пулом аденилатов в ноге анадары по сравнению с другими тканями [Солдатов и др., 2010]. При больших физических нагрузках поток активных форм кислорода возрастает, что, по-видимому, является одной из причин значительной концентрации антиоксидантов (глутатиона и каротиноидов) в ноге анадары. Чтобы избежать опасности, *A. kagoshimensis* способна быстро передвигаться, используя массивную ногу: моллюск длиной 2.5 см в течение 20 секунд может проползти расстояние в 40 см, в то время как одноразмерным мидии и беззубке для этого понадобится около часа – большинство двустворчатых моллюсков характеризуется малой подвижностью [Справочник по экологии..., 1966]. В ноге анадары установлена наиболее высокая активность ферментов энергетического метаболизма: ЛДГ, МДГ, АлАТ и АсАТ, $P < 0.05-0.001$ (рис. 5). Активность ЛДГ в ноге анадары в 6.8 раза выше, чем у мидии [Головина, 2005]. По активности этого фермента в мышечной ткани можно судить о скоростных качествах гидробионтов: среди пластинчатожаберных моллюсков, ведущих прикрепленный образ жизни, она ниже, чем у свободных форм, у малоподвижных рыб – ниже, чем у быстроплавающих [Горомосова, Шапиро, 1984, Хочачка, Сомеро, 1988; Эмеретли, Русинова, 2001].

В исследованных тканях анадары активность МДГ и трансаминаз была значительно выше, чем ЛДГ, $P < 0.05-0.001$ (рис. 5). Известно, что одним из основных механизмов адаптации моллюсков к существованию в гипоксической среде являются особенности биохимической

организации их гликолитической системы и сопряженной части цикла Кребса [Вержбинская, Шапиро, 1968; Хочачка, Сомеро, 1977; Горомосова, Шапиро, 1984]. Сравнительно низкая активность ЛДГ позволяет не накапливать лактат в тканях, а регуляторную роль в сохранении равновесия окислительно-восстановительного потенциала, пополнении метаболитов цикла Кребса берёт на себя ряд ферментов, в том числе цитоплазматические МДГ, АлАТ и АсАТ. Высокоактивные АлАТ и АсАТ в анаэробных условиях осуществляют функции объединения углеводного и аминокислотного метаболизма. Значительная часть пирувата даже в аэробных условиях преобразуется в аланин с помощью АлАТ. В условиях гипоксии трансаминазы и МДГ, участвуя в переходе моллюсков на анаэробный обмен, активируются, что сопровождается ещё большим ингибированием ЛДГ. Особенно сильно снижается активность ЛДГ в мышечной ткани, поэтому отношение активности МДГ/ЛДГ в ней позволяет оценить состояние двустворчатых моллюсков и самой среды обитания [Горомосова, Шапиро, 1984; Головина, 2005].

Таким образом, величина исследованных показателей анадары имеет тканевую специфику. В гепатопанкреасе моллюска по сравнению с жабрами и ногой достоверно выше содержание глюкозы, лактата, пирувата, белка, аминного азота, мочевины и содержание ТБК-активных продуктов. Активность СОД, ГР и ГГТП в гепатопанкреасе и жабрах одинаково высока и значительно больше, чем в ноге. В тканях анадары с высокой активностью ГГТП, трансформирующей глутатион, уровень глутатиона был понижен, и наоборот. Жабры обладают наибольшей активностью каталазы и катепсина D. В ноге установлена максимальная активность МДГ, ЛДГ, АлАТ, АсАТ, ГП и содержание глутатиона при одновременно минимальном уровне

ТБК-активных продуктов и величине отношения активности МДГ/ЛДГ. У анадары, как и у других двустворчатых моллюсков, являющихся факультативными анаэробами, активность МДГ и трансаминаз в тканях значительно выше, чем ЛДГ. Особенностью вселенца является то, что наряду с гепатопанкреасом и жабрами нога анадары служит важным метаболическим органом с высоким уровнем обмена и антиоксидантной защиты, значительную роль в которой играет низкомолекулярное звено (глутатион и каротиноиды).

Среди исследованных показателей доминирующими компонентами антиоксидантной системы в гепатопанкреасе являются СОД, каталаза, ГР и мочевины, в жабрах – СОД, каталаза и ГР, в ноге – ГП и глутатион. Установлена положительная корреляция между активностью каталазы и СОД в гепатопанкреасе ($R^2 = 0.955$) и жабрах ($R^2 = 0.655$), что свидетельствует об эффективности ферментного звена АО системы. Концентрация низкомолекулярных биоантиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в тканях анадары специфически сбалансирована: высокий ресурс глутатиона сопровождается низким уровнем мочевины и активности каталазы и СОД, и наоборот. Повидимому, активация разных звеньев АО комплекса, тканевое разнообразие реакций, обеспечивающих регуляцию интенсивности свободнорадикального окисления, позволяют анадаре формировать быстрый адаптивный ответ на изменение условий среды обитания.

Литература

- Андреенко Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Особенности реорганизации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1978) в условиях экспериментального голодания // Морской экологический журнал. 2009а. Т. VIII, №. 3. С. 15–24.
- Андреенко Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Адаптивная реорганизация метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Bruguiere в условиях экспериментальной аноксии // Доповіді НАН України. 2009б. № 7. С. 155–160.
- Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. 2006. Т. 40, № 6. С. 505–511.
- Бахмет И.Н., Фокина Н.Н., Нефёдова З.А., Руоколайнен Т.Р., Немова Н.Н. Мидия *Mytilus edulis* L. Белого моря как биоиндикатор при воздействии растворённых нефтепродуктов // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 38–46.
- Бородина А.В. Каротиноиды тканей черноморских моллюсков с различным типом питания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 2013. 22 с.
- Бородина А.В., Нехорошев М.В., Солдатов А.А. Особенности состава каротиноидов тканей двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Bruguiere // Доповіді НАН України. 2009. № 5. С. 186–190.
- Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. М.: Мир, 1986. 422 с.
- Вержбинская Н.А., Шапиро А.З. Тканевой окислительный обмен мидий и его сезонные изменения // В кн.: Физиология и биохимия беспозвоночных. Л.: Наука, 1968. С. 233–342.
- Гирин С.В. Модификация метода определения активности каталазы в биологических субстратах // Лабораторная диагностика. 1999. № 4. С. 45–46.
- Головина И.В. Влияние неблагоприятных факторов среды на активность ферментов в тканях черноморских моллюсков // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Сер.: Біологія. 2005. Т. 4 (27). С. 46–47.

- Горомосова С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. М.: Лёгкая и пищевая промышленность, 1984. 120 с.
- Гостюхина О.Л., Головина И.В. Сравнительное исследование антиоксидантного комплекса тканей черноморских моллюсков: *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara inaequivalvis* и *Crassostrea gigas* // Гидробиологический журнал. 2013. Т. 49, № 1. С. 82–90.
- Гостюхина О.Л., Солдатов А.А., Головина И.В., Бородин А.В. Содержание каротиноидов и состояние антиоксидантного ферментативного комплекса тканей у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Br. // Журнал эволюционной физиологии и биохимии. 2012. Т. 48, № 6. С. 542–547.
- Довженко Н.В. Реакция антиоксидантной системы двустворчатых моллюсков на воздействие повреждающих факторов среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2006. 22 с.
- Заика В.Е., Сергеева Н.Г., Колесникова Е.А. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // Морской экологический журнал. 2010. Т. IX, № 1. С. 5–22.
- Истомина А.А., Довженко Н.В., Челомин В.П. Реакция антиоксидантной системы на аноксию и реоксигенацию у морского двустворчатого моллюска *Scapharca Broughtoni* // Вестник Московского государственного областного университета. 2010. № 4. С. 39–43.
- Камышников В.С. Справочник по клинико-биохимическим исследованиям и лабораторной диагностике. Москва: МЕДпресс-информ. 2004. 501 с.
- Карнаухов В.Н. Биологические функции каротиноидов. М.: Наука, 1988. 223 с.
- Кения М.В., Лукаш А.И., Гуськов Е.П. Роль низкомолекулярных антиоксидантов при окислительном стрессе // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, вып. 4. С. 456–470.
- Колісник М.І., Колісник Г.В., Нідзюлка Є., Влізло В.В. Активні форми кисню та їх роль у метаболізмі клітин // Біологія тварин. 2009. 11, № 1–2. С. 12–19.
- Колючкина Г.А. Биомаркеры воздействия загрязнений на двустворчатых моллюсков Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 27 с.
- Кулинский В.И., Колесниченко Л.С. Биологическая роль глутатиона // Успехи современной биологии. 1990. Т. 110, вып. 1(4). С. 20–33.
- Ларичева Е.С., Козлов А.В., Балябина М.Д. Методы определения активности гаммаглутамилтрансферазы // Terra medica. 2007. № 4 (Электронный журнал) // (http://www.terra-medica.spb.ru/ld4_2007/laricheva.htm). Проверено 29.01.2014.
- Лукьянова О.Н. Молекулярные биомаркеры энергетического метаболизма мидий при антропогенном загрязнении зал. Петра Великого Японского моря // Экология. 2006. № 3. С. 227–231.
- Мазо В.К. Глутатион как компонент антиоксидантной системы желудочно-кишечного тракта // Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии. 1998. Т. 8, № 1. С. 47–53.
- Масленникова Л.А. Сперматогенез двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni* (Schrenck) // Известия ТИНРО. 2000. Т. 127, № 1–2. С. 453–490.
- Меньшикова Е.Б., Зенков Н.К. Антиоксиданты и ингибиторы радикальных окислительных процессов // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, № 4. С. 442–455.
- Мильман Л.С., Юровецкий Ю.Г., Ермолаева Л.П. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // Методы биологии развития. М.: Наука, 1974. С. 346–364.

- Минюк Г.С., Нехорошев М.В., Романова З.А., Яницкая Т.Н., Козинцев А.Ф. Индивидуальная вариабельность и сезонная динамика содержания каротиноидов коллекторных мидий *Mytilus galloprovincialis* // Гидробиологический журн. 1996. 32, № 3. С. 51–57.
- Новицкая В.Н., Солдатов А.А. Эритроидные элементы гемолимфы *Anadara inaequalvis* (Mollusca: Arcidae) в условиях экспериментальной аноксии: функциональные и морфометрические характеристики // Морской экологический журнал. 2011. Т. X., № 1. С. 56–64.
- Переслегина И.А. Активность антиоксидантных ферментов слюны здоровых детей // Лабораторное дело. 1989. № 11. С. 20–23.
- Поспелова Н.В., Нехорошев М.В. Содержание каротиноидов в системе «взвешенное вещество – мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) – биоотложения мидий» // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 62–66.
- Путилина Ф.Е. Определение содержания восстановленного глутатиона в тканях // Методы биохимических исследований. Л.: ЛГУ, 1982. С. 183–186.
- Ревков Н.К. Таксономический состав донной фауны крымского побережья Чёрного моря // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2003. С. 209–218.
- Солдатов А.А., Андреевко Т.И., Головина И.В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска – вселенца *Anadara inaequalvis* Bruguiere // Доповіді НАН України. 2008. № 4. С. 161–165.
- Солдатов А.А., Столбов А.Я., Головина И.В., Андреевко Т.И., Холодов В.И. Тканевая специфика метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalvis* Br. // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія: біологія. 2005. 4, № 27. С. 230–232.
- Солдатов А.А., Сысоева И.В., Сысоев А.А., Андреевко Т.И. Аденилатная система тканей двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* в условиях экспериментальной аноксии // Гидробиологический журнал. 2010. Т. 46, № 3. С. 69–78.
- Справочник по экологии морских двустворок. М.: Наука, 1966. 352 с.
- Стальная И.Д., Гаришвили Т.Г. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // Современные методы в биохимии / Под ред. В.Н. Ореховича. М.: Медицина, 1977. С. 66–67.
- Терещенко Н.Н., Нехорошев М.В., Романова З.А. Изучение каротиноидов в черноморской фазеолине на морском шельфе с различной концентрацией кислорода в воде // Доповіді НАН України. 2000. № 6. С. 203–207.
- Финогенова Н.Л., Куракин А.П., Ковтун О.А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequalvis* (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // Гидробиологический журнал. 2012. Т. 48, № 5. С. 3–10.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 586 с.
- Чеснокова Н.П., Понукалина Е.В., Бизенкова М.Н. Молекулярно-клеточные механизмы инактивации свободных радикалов в биологических системах // Успехи современного естествознания. 2006. № 7. С. 29–36.
- Чикина М.В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 25 с.

- Чикина М.В., Колючкина Г.А., Кучерук Н.В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequalvis* (Bruguiere) (BIVALVIA, ARCIDAE) в Чёрном море // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 72–77.
- Чихачёв А.С., Фроленко Л.Н., Реков Ю.И. Новый вселенец в Азовское море // Рыбное хозяйство. 1994. № 3. С. 40.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А., Ступникова А.Н., Засько Д.Н., Анохина Л.Л., Сивкович А.Е., Гагарин В.И., Булгакова Ю.В. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 61–99.
- Эмеретли И.В., Русинова О.С. Активность ферментов основных путей окисления углеводов в тканях рыб // Гидробиологический журнал. 2001. Т. 37, № 1. С. 79–87.
- Bologa A.S., Bodeanu N., Petran A., Tiganus V., Zaitsev Y. Major modifications of the Black Sea benthic and planktonic biota in the last three decades // Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco. 1995. Vol. 15. P. 85–110.
- Broom M.J. The Biology and Culture of Marine Bivalve Molluscs of the Genus *Anadara* // International Center for Living Aquatic Resources, Manila, Philippines. 1985. 44 p.
- Holden J. A., Pipe R. K., Quaglia A., Ciani G. Blood cells of the arcid clam, *Scapharca inaequalvis* // Journal of the Marine Biological Association U.K. 1994. 74, N 2. P. 287–299.
- Hourdez St., Weber R.E. Molecular and functional adaptations in deep-sea hemoglobins // Journal of Inorganic Biochemistry. 2005. Vol. 99. P. 130–141.
- Katsanevakis S., Gatto F., Zenetos A., Cardoso A.C. How many marine aliens in Europe? // Management of Biological Invasions. 2013. Vol. 4, Iss. 1. P. 37–42.
- Krapal A.-M., Popa O.P., Levarda A.F., Iorgu E.I., Costache M., Crocetta F., Popa L.O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea // Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». 2014. Vol. 57 (1). P. 9–12.
- Martínez M., Maria Luisa Ferrándiz M.-L., Díeza A., Miquel J. Depletion of cytosolic GSH decreases the ATP levels and viability of synaptosomes from aged mice but not from young mice // Mechanisms of Ageing and Development. 1995. Vol. 84, Issue 1. P. 77–81.
- Nishikimi M., Rao N.A., Yagi K. The occurrence of superoxide dismutase anion in the reaction of reduced phenazine methosulphate and molecular oxygen // Biochemical and Biophysical Research Communications. 1972. Vol. 46. P. 849–853.
- Sahin C., Düzgüneş E., Okumuş I. Seasonal Variations in Condition Index and Gonadal Development of the Introduced Blood Cockle *Anadara inaequalvis* (Bruguiere, 1789) in the Southeastern Black Sea Coast // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2006. Vol. 6. P. 155–163.
- Sahin C., Emiral H., Okumuş I., Gozler A.M., Kalayci F., Hacimurtezaoglu N. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalvis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasi*, Crosse, 1861: Mollusc) // Journal of Animal and Veterinary Advances. 2009. Vol. 8(2). P. 240–245.
- Yao C., Somero G.N. Thermal stress and cellular signaling processes in hemocytes of native (*Mytilus californianus*) and invasive (*M. galloprovincialis*) mussels: Cell cycle regulation and DNA repair // Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular and integrative physiology. 2013. Vol. 165 (2). P. 159–168.

**PECULIARITIES OF METABOLISM IN TISSUES
OF CLAM-INVADER INTO THE BLACK SEA
ANADARA KAGOSHIMENSIS (TOKUNAGA, 1906)
(BIVALVIA: ARCIDAE)**

© 2016 Golovina I.V.¹, Gostyukhina O.L.¹, Andreyenko T.I.²

¹ A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the RAS,
2 Nakhimov Ave., Sevastopol, Russia, 299011; ivgolovina@mail.ru

² Sevastopol State University. 33 University Str., Sevastopol, Russia, 299053

A comparison of parameters of antioxidant system, carbohydrate, protein and energy metabolism in the tissues of invader, bivalve mollusk *Anadara kagoshimensis*, was carried out. Tissue specificity of the parameters examined was found. It was shown that the foot of anadara along with hepatopancreas and gills was an important metabolic organ with high level of metabolism and antioxidant defense. The content of low molecular bioantioxidants and antioxidant enzymes activity was specifically balanced in the examined tissues of mollusk. The behavior, physiological and biochemical preconditions of anadara's successful invasion in the Black Sea - Azov basin are discussed.

Key words: invader species, the Black Sea, bivalve mollusks, metabolism, *Anadara kagoshimensis*.

СВИДЕТЕЛЬСТВА НЕОДНОКРАТНОГО ПРОНИКНОВЕНИЯ *CRYPTOMPHALUS ASPERSA* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) НА ТЕРРИТОРИЮ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2016 Гураль-Сверлова Н.В.¹, Глеба В.Н.²

¹ Государственный природоведческий музей НАН Украины,
Львов 79008, sverlova@pip-mollusca.org

² Украинское общество охраны птиц, Королево 90332, glebasileus@mail.ru

Поступила в редакцию 25.11.2014

Проанализированы литературные источники и коллекционные материалы, свидетельствующие о неоднократном проникновении средиземноморского наземного моллюска *Cryptomphalus aspersa* на территорию Восточной Европы. Во второй половине XIX – начале XX в. моллюсков этого вида находили в Крыму (Феодосия), Северном Причерноморье (Одесса, Херсон) и даже в лесостепной зоне Украины (в окрестностях Винницы). Последнее указание подтверждается раковинной, хранящейся в малакологической коллекции Государственного природоведческого музея НАН Украины. Очевидно, преднамеренная или случайная интродукция *C. aspersa* на территорию Восточной Европы продолжалась и позднее, однако до сих пор отсутствуют данные, подтверждающие образование устойчивых колоний. Как пример случайного завоза этого вида описана находка 2 особей в г. Виноградов (Закарпатская область Украины), сделанная одним из авторов статьи в 2014 г.

Ключевые слова: наземные моллюски, антропохория, *Cryptomphalus aspersa*, Helicidae.

Введение

Глобальные климатические изменения, усиление транспортных и экономических связей между разными странами и регионами способствуют увеличению влияния интродукции на видовой состав наземных моллюсков [Сверлова и др., 2006]. Перенос моллюсков в новые для них регионы иногда происходит преднамеренно (крупные виды с привлекательными раковинами или употребляемые в пищу), но чаще всего – случайно, вместе с землёй, растениями, овощами, фруктами или древесиной [Лихарев, 1965].

Наземного моллюска *Cryptomphalus aspersa* (O.F. Müller, 1774), в западных литературных источниках обычно называемого *Helix aspersa* O.F. Müller, 1774, можно считать видом

средиземноморского происхождения, значительно расширившим свой ареал за счёт преднамеренной и случайной интродукции. В настоящее время он известен не только для средиземноморских стран и Западной Европы [Kerney et al., 1983]. *C. aspersa* завезён людьми в Южную Африку, Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию, на ряд островов [Шилейко, 1978]. Для бывшего СССР его обычно указывали на основании единственной находки в Феодосии (восточный Крым) [Шилейко, 1978; Sysoev, Schileyko, 2009], хотя, во-первых, зафиксированная в начале XX в. интродукция *C. aspersa* в Крым [Lindholm, 1926] не привела не только к натурализации этого вида на полуострове, но даже к образованию там долговременной колонии. Во-

вторых, в литературе зафиксированы и другие, причём более ранние случаи обнаружения *C. aspersa* в Европейской части бывшего СССР – в Одессе, Херсоне [Зыков, 1890; Taylor, 1914; Lindholm, 1926], в окрестностях Винницы [Bałowski, 1891].

Материал и методы

Проанализированы имеющиеся в литературе данные о находках *C. aspersa* в Европейской части бывшего СССР [Bałowski, 1891; Taylor, 1914; Lindholm, 1926]. На основании фондовых материалов Государственного природоохранного музея НАН Украины проверено упоминание Й. Бонковского [Bałowski, 1891] о находке этого вида в окрестностях г. Винница (малакологический фонд музея, инвентарный номер 89). Видовые названия пресноводных моллюсков, собранных в той же местности и в то же время, приведены согласно обзорной работе Ф. Вельтер-Шультеса [Welter-Schultes, 2012] о континентальных моллюсках Европы. Они не всегда соответствуют первичным этикеткам или современному каталогу малакологической коллекции музея [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012].

Исследованы также 2 особи *C. aspersa*, обнаруженные в мае и июне 2014 г. в г. Виноградов (Закарпатская область Украины, 48°08'25" с. ш., 23°02'01" в. д.) при осмотре машин, привозящих из г. Мольвена (провинция Виченца, регион Венето, Италия) сырьё для пошива защитных комбинезонов для мотоспорта. Оба моллюска были найдены внутри прицепа после разгрузки машины. Видовая принадлежность моллюсков определена на основании монографии А.А. Шилейко [1978]. Раковины моллюсков из Закарпатской области переданы на хранение в малакологический фонд Государственного природоохранного музея НАН Украины (инвентарный номер 3534).

Основные промеры раковин (высота и большой диаметр раковины, высота и

ширина устья) сделаны согласно общепринятой в малакологии методике. Малый диаметр раковины измерен по схеме, предложенной А.А. Шилейко [1978]. Количество оборотов подсчитано по схеме из работы [Kerney et al., 1983].

Результаты и обсуждение

Имеющиеся в русскоязычной малакологической литературе указания на присутствие *C. aspersa* в Крыму [Пузанов, 1927; Шилейко, 1978; Sysoev, Schileuko, 2009] базируются исключительно на работе В.А. Линдгольма [Lindholm, 1926]. По свидетельству этого автора, в 1909 г. д-р В.С. Муралевич передал ему несколько экземпляров, которые за несколько лет перед этим были собраны живыми в садах Феодосии. В связи с этой находкой известный исследователь крымской малакофауны О. Ретовский, длительное время проживавший именно в Феодосии и покинувший этот город только в 1900 г., сообщил В.А. Линдгольму о том, что никогда не встречал *C. aspersa* в Феодосии или её окрестностях. На основании этого был сделан вывод о том, что интродукция моллюсков в Крым должна была произойти незадолго перед их находкой В.С. Муралевичем, в самом начале XX в. [Lindholm, 1926]. Дальнейшая судьба феодосийской колонии *C. aspersa* неизвестна. Однако очевидно, что этот вид не смог натурализоваться в Крыму. До сих пор не было опубликовано данных о более поздних находках колоний или хотя бы отдельных особей *C. aspersa* на территории полуострова.

Показателен тот факт, что другой средиземноморский вид того же семейства Helicidae – *Eobania vermiculata* (O.F. Müller, 1774), впервые обнаруженный в районе Севастополя также в начале XX в. [Rosen, 1911], успешно натурализовался и довольно широко расселился по территории Крымского полуострова, встречаясь «повсеместно в прибрежной зоне,



Рис. 1. Географическое распространение *C. aspersa* по Дж. Тэйлору [Taylor, 1914]: тёмным цветом указан зарегистрированный, штриховкой – возможный ареал.

в центральном Крыму, зоне предгорий и на Керченском полуострове [Крамаренко, Попов, 1999]. Более того, в конце XX – начале XXI в. отмечено две колонии *E. vermiculata* за пределами Крыма – на косе в Одесской области [Сверлова и др., 2006] и в Донецком ботаническом саду НАН Украины [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012]. Правда, имеются версии о том, что *E. vermiculata* попал в Крым намного раньше начала XX в. – или во время русско-турецких войн в середине XIX в. [Пузанов, 1927], или даже в период колонизации полуострова древними греками или гетузами (как съедобный вид) [Лихарев, 1965]. Таким образом, теоретически *C. aspersa* также мог бы адаптироваться к климатическим условиям Крыма, превратившись со временем если не в обычный компонент крымской малакофауны, то хотя бы в обитателя урбанизированных территорий.

Однако известны и более ранние находки *C. aspersa* в Восточной Европе, а именно в степной [Зыков, 1890; Taylor, 1914; Lindholm, 1926] и даже в лесостепной [Bałowski, 1891] зоне

Украины. В монографии о моллюсках Британских о-вов Дж. Тэйлор [Taylor, 1914] ссылается на обнаружение этого вида д-ром Х. Джорданом в Одессе и Херсоне и значительно расширяет его возможный ареал за счёт юго-западной части Украины (рис. 1). Те же местообитания упоминает и В.А. Линдгольм [Lindholm, 1926], со ссылкой на работу В.П. Зыкова [Зыков, 1890]. К сожалению, ни в одной из перечисленных публикаций нет дополнительных сведений об этих находках. В опубликованной недавно сводке о наземных и пресноводных моллюсках Европы [Welter-Schultes, 2012] предполагаемая северо-восточная граница возможного ареала *C. aspersa*, в целом, напоминает схему Дж. Тэйлора [Taylor, 1914], но включает также черноморское побережье Крыма.

В малакологической коллекции Государственного природоведческого музея НАН Украины (г. Львов) имеется одна раковина *C. aspersa* с территории Украины, упомянутая ещё в каталоге Й. Бонковского [Bałowski, 1891]. Однако точное место и время сбора

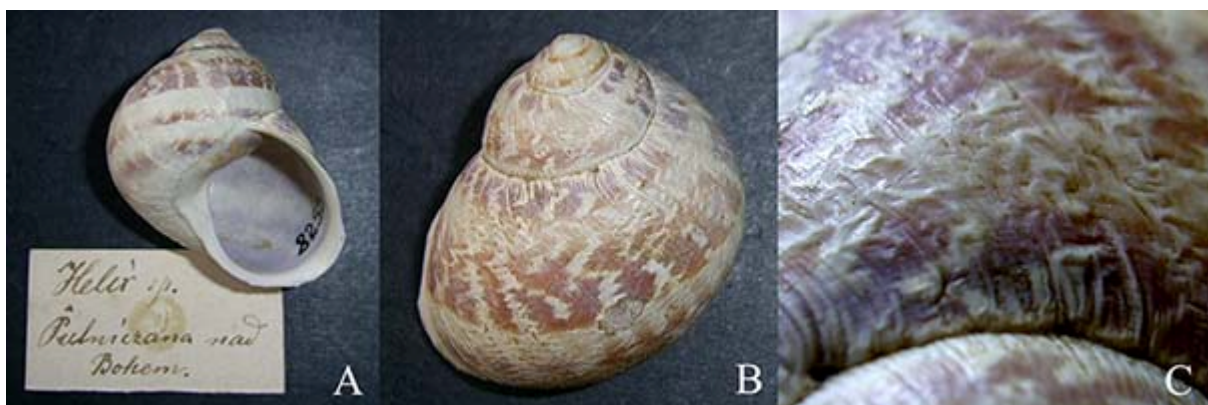


Рис. 2. Раковина *C. aspersa*, собранная в 1875 г. в окрестностях г. Винница: А – раковина с оригинальной этикеткой; В – та же раковина в другом положении; С – фрагмент поверхностной скульптуры.

данного образца удалось установить относительно недавно [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012]. К сожалению, Й. Бонковский не объясняет, каким образом раковина *C. aspersa* попала в музейную коллекцию, представленную преимущественно материалами из Галичины (теперешние Львовская, Ивано-Франковская и Тернопольская области Украины и прилегающие территории на юго-востоке Польши). Он указывает лишь на то, что «jedyny okaz muzealny pochodzi z Pietnicznan nad Boham» (единственный музейный образец происходит из Пятничан над Южным Бугом). На территории современной Украины имеется несколько населённых пунктов с названием «Пятничаны» (во Львовской и Хмельницкой областях), однако ни один из них не расположен по течению р. Южный Буг. Приведённому описанию соответствует только исторический район г. Винница, который до сих пор сохранил название «Пятничаны» – по названию расположенного тут ранее села, позднее слившегося с административным центром Винницкой области. Здесь же находится бывшая усадьба Грохольских, называемая также Пятничанским замком (дворцом). С большой долей вероятности можно предположить, что музейный образец был собран именно в этой местности. Видовой состав моллюсков, собранных

одновременно с *C. aspersa* (см. ниже), вполне типичен для окрестностей Винницы.

Хотя на оригинальной этикетке (рис. 2) отсутствует дата сбора, в музейной коллекции имеются раковины некоторых других видов с похожими этикетками: *Helix pomatia* Linnaeus, 1758, *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758), *Radix ampla* (Hartmann, 1821), *R. auricularia* (Linnaeus, 1758), *R. balthica* (Linnaeus, 1758), *Stagnicola corvus* (Gmelin, 1791), *Planorbis corneus* (Linnaeus, 1758), *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758), *Viviparus contectus* (Millet, 1813), *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828), *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), *Microcolpia daudebartii* (Prevost, 1821), *Esperia esperi* (Férussac, 1823), *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758), *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), *Unio crassus* Philipsson, 1788, *Pseudanodonta complanata* (Rossmässler, 1835), *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758), *A. cygnea* (Linnaeus, 1758), *Sphaerium rivicola* (Lamarck, 1818). Таким образом, музейный экземпляр *C. aspersa* является частью довольно крупного сбора из окрестностей Винницы, содержащего более или менее типичных для этой местности наземных и пресноводных моллюсков. На некоторых этикетках информация полнее, по ним удалось установить и год сбора – 1875-й [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012].

Исследование хранящейся в музейной коллекции раковины показало, что она действительно принадлежит *C. aspersa*, а не является раковинной встречающейся на этой же территории виноградной улитки *Helix pomatia* (есть в приведённом выше списке). Об этом свидетельствуют не только форма и окраска раковины, но и характерная для *C. aspersa* вермикулятная скульптура её поверхности (детальнее см. ниже). Подобной скульптуры никогда не бывает ни у *H. pomatia*, ни у других представителей рода *Helix*, распространённых на территории Украины. Ни в Виннице или её окрестностях, ни на территории Винницкой области в настоящее время *C. aspersa* не зарегистрирован [Балашёв, Байдашников, 2012].

Начиная с последней четверти XX в., значительно интенсифицировался процесс исследования наземной малакофауны Украины в целом, отдельных её регионов, а также наземных малакокомплексов урбанизированных территорий [Сверлова и др., 2006], где в первую очередь регистрируются чужеродные виды моллюсков. Однако ни в этот период, ни в середине XX в. не было опубликовано сведений ни об одной находке *C. aspersa* на территории Украины или вообще в Восточной Европе. Это, конечно, не исключает возможности ни периодической (случайной или преднамеренной) интродукции моллюсков этого вида на данную территорию, ни образования в некоторых местностях хотя бы кратковременно существующих колоний *C. aspersa*. Последнее касается, прежде всего, Крыма и Северного Причерноморья, а на западе Украины – Закарпатской низменности с её специфическими климатическими условиями.

В последнее время усиливается интерес к содержанию ахатин и других крупных экзотических и местных наземных моллюсков в домашних

условиях. В поле зрения любителей неизбежно попадает и *C. aspersa* с относительно крупной (диаметр у взрослых особей достигает в отдельных случаях 4–4.5 см) и красиво окрашенной раковинкой, что может дополнительно способствовать расселению этого вида. Однако главную роль в этом процессе, очевидно, играет случайная интродукция моллюсков вместе с растениями (саженцами, комнатными растениями), сельскохозяйственной продукцией и т. п.

Распространению *C. aspersa* может способствовать также промышленная гелицекультура – выращивание крупных видов наземных улиток (преимущественно рода *Helix*) на специальных фермах. Однако на тех участках Восточной Европы, климатические условия которых можно считать наиболее благоприятными для натурализации этого вида, встречаются более крупные виды рода *Helix*. Поэтому специальный завоз туда *C. aspersa* для промышленного разведения в настоящее время представляется маловероятным.

При изучении чужеродных видов наземных моллюсков обычно невозможно однозначно установить путь, каким они попали на ту или иную территорию. Чаще всего исследователи имеют дело уже с достаточно крупными колониями, иногда – с довольно большими урбанизированными территориями, заселёнными видами-вселенцами [Сверлова и др., 2006]. Лишь в редких случаях удаётся зафиксировать сам факт завоза [Trautner, 2000]. Одному из авторов статьи удалось сделать подобное наблюдение для *C. aspersa*. Первая особь этого вида была обнаружена в середине мая 2014 г. после разгрузки машины, еженедельно привозящей сырьё на фабрику по изготовлению защитных комбинезонов для мотоспорта. В начале июня при таких же обстоятельствах был найден второй моллюск (рис. 3). Пунктом отправления



Рис. 3. Особи *C. aspersa*, завезённые в 2014 г. в г. Виноградов: А – общий вид, В, С – фрагменты поверхностной скульптуры раковины.

машины с сырьём является г. Мольвена (Италия, регион Венето, провинция Виченца), а фабрика расположена в г. Виноградов (райцентр в Закарпатской области Украины, $48^{\circ}08'25''$ с. ш., $23^{\circ}02'01''$ в. д.).

Маршрут перевозок неизменен и пролегает через северную Италию, Словению и Венгрию – территории, на которых хотя бы спорадически встречается *C. aspersa* [Welter-Schultes, 2012]. Через каждые 8–10 часов движения машина останавливается на 0.5–1 час. Для другого вида наземных моллюсков – *Monacha cartusiana* (O.F. Müller, 1774) – был зафиксирован и детально описан случай, когда несколько особей залезли на днище автомобиля во время ночной стоянки и потом были перевезены на расстояние около 500 км [Trautner, 2000]. Однако здесь такая возможность кажется нам незначительной из-за небольшого времени стоянок и того факта, что моллюски были обнаружены не снаружи, а внутри машины. Наиболее вероятным остаётся предположение, что моллюски прикрепились к лежащему под открытым небом грузу и вместе с ним были погружены в машину.

Размеры раковины у всех 3 экземпляров *C. aspersa*, собранных на территории Украины, соответствуют размерным диапазонам, указанным в литературных источниках для этого вида (таблица). Форма раковины колеблется от шаровидно-кубаревидной (рис. 2) до более или менее шаровидной, с устьем, сильно оттянутым вниз и вправо [Шилейко, 1978]. Высота устья немного превышает его ширину. Устье с расширенными и отвёрнутыми наружу краями, внутри него проходит светлое валикообразное утолщение – губа.

У моллюсков из Виноградова раковина покрыта желтовато-коричневым периостракумом, на раковине из Винницы периостракум стёрт, отчего фоновый цвет раковины выглядит серовато-белым. Вдоль оборотов проходят 5 тёмных полос, вторая и третья из которых (считая от вершины раковины) слиты в одну тёмную ленту. Первая полоса сильно приближена ко шву, разделяющему обороты раковины. Окраска полос – красновато-коричневая, у экземпляров из Виноградова – местами черноватая. Как тёмные полосы, так и более светлые промежутки между ними пересекаются

Таблица. Размерные характеристики раковин половозрелых особей *C. Aspersa*

Место сбора или литературный источник	КО	ВР	БД	МД	ВУ	ШУ
Метрические признаки отдельных раковин (наши данные)						
Винница, 1875 г.	4.2	39.5	35.9	29.2	27.6	24.6
Виноградов, 2014 г.	4.3	31.1	32.0	27.0	22.8	21.9
Там же	3.6	28.2	28.4	24.2	21.0	19.0
Размерные интервалы, указанные для вида в целом						
[Шилейко, 1978]	4.5	27–35	27–38	22–32	–	–
[Kerney et al., 1983]	4.5–5.0	20–40	25–45	–	–	–
[Welter-Schultes, 2012]	4.0–5.0	30–35	32–40	–	–	–
В целом	4.0–5.0	20–40	25–45	–	–	–

Примечания: КО – количество оборотов, ВР – высота раковины, БД – большой диаметр, МД – малый диаметр, ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья.

многочисленными светлыми извилистыми линиями, отчего полосы словно распадаются на отдельные пятна неправильной формы. В местах прохождения светлых извилистых линий поверхность раковины отчётливо приподнята в виде хаотически расположенных морщин и образует очень характерную для *C. aspersa* вермикулятную скульптуру [Шилейко, 1978]. В проходящем свете морщины выглядят тёмнее фона, в падающем – светлее.

Сходные размеры и шаровидно-кубаревидную, реже – почти шаровидную форму раковины могут иметь виды рода *Helix*, однако у них никогда не бывает вермикулятной поверхностной скульптуры. Морщины на поверхности их раковин проходят радиально (поперёк оборотов), не образуют резких изгибов, как у *C. aspersa*. Цвет морщин у видов рода *Helix* не отличается существенно от фонового цвета поверхности раковины, поэтому проходящие вдоль оборотов более или менее отчётливые тёмные полосы выглядят сплошными, а не разбитыми на отдельные пятна.

Сходную с *C. aspersa* вермикулятную поверхностную скульптуру имеют раковины другого упомянутого в этой статье средиземноморского вида – *E. vermiculata*. Однако у *E. vermiculata* раковина, во-первых, мельче (особенно

это касается высоты раковины), во-вторых, имеет другую, более прижатую форму [Шилейко, 1978].

Выводы

Проанализированные данные свидетельствуют о том, что ещё во второй половине XIX – начале XX в. средиземноморский наземный моллюск *C. aspersa* неоднократно завозился людьми в южную часть Восточной Европы. Однако ни в одном из описанных в литературе того периода случаев не было образовано длительно существующей колонии. Периодическая интродукция *C. aspersa* на эту территорию, очевидно, продолжается и в настоящее время, что может в дальнейшем привести к его натурализации в Крыму или Северном Причерноморье. На западе Украины такая возможность наиболее вероятна для Закарпатской низменности.

Литература

Балашёв И.А., Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda) Винницкой области и их биотопическая приуроченность // Вестник зоологии. 2012. Т. 46. № 1. С. 19–28.

Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Наукові колекції Державного природознавчого музею. Вип. 4. Малакологічний фонд. Львів, 2012. 253 с.

- Зыков В.П. О географическом распространении наземных и пресноводных слизняков Европейской России // Вестник естествознания. 1890. № 5. С. 391–396.
- Крамаренко С.С., Попов В.Н. Особенности репродукции и роста наземного моллюска *Eobania vermiculata* (Muller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata; Helicidae) в лабораторных условиях // Экология. 1999. № 4. С. 299–302.
- Лихарев И.М. Некоторые факторы, определяющие распространение синантропных наземных моллюсков // В сб.: Моллюски. Вопросы теорет. и прикл. малакологии: Тез. докл. конф. М.; Л.: Наука, 1965. С. 48–51.
- Пузанов И.И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Ч. 3. Состав, распределение и генезис Крымской малакофауны // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1927. Т. 36. С. 221–282.
- Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. Львов, 2006. 226 с.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Л.: Наука, 1978. 384 с. (Фауна СССР. Моллюски. Новая серия. № 117. Т. 3, вып. 6).
- Bąkowski J. Mięczaki (Mollusca) Lwów: Muzeum im. Dzieduszyckich, 1891. 264 s.
- Kerney M.P., Cameron R.A.D., Jungbluth J.H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Hamburg; Berlin: Parey, 1983. 384 s.
- Lindholm W.A. Ein Beitrag zur Kenntniss der Molluskenfauna der Krim // Archiv für Molluskenkunde. 1926. B. 58. S. 161–177.
- Rosen O. Helix vermiculata Müll. in der Krim // Nachrichtenblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. 1911. B. 43. S. 32–33.
- Sysoev A., Schileyko A. Land Snails and Slugs of Russia and Adjacent Countries // In: Pensoft Series Faunistica. V. 87. Sofia; Moscow: Pensoft, 2009. 454 p.
- Taylor J.W. Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. V. 3. Leeds, 1914. 522 p.
- Trautner J. Ein Ferntransport der Kartäuserschnecke, *Monacha cartusiana* (O.F.Müller, 1774) (Gastropoda: Stylommatophora: Helicidae), mit Anmerkungen zur passiven Ausbreitung bei Schnecken // Malakologische Abhandlungen Museum für Tierkunde Dresden. 2000. B. 20. № 1. S. 161–163.
- Welter-Schultes F. European non-marine molluscs, a guide for species identification. Göttingen: Planet Poster Editions, 2012. 697 p.

EVIDENCES OF REPEATED PENETRATION OF *CRYPTOMPHALUS ASPERSA* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) INTO TERRITORY OF EASTERN EUROPE

© 2016 Gural-Sverlova N.V.¹, Gleba V.N.²

¹ State Museum of Natural History,
Lviv 79008, sverlova@pip-mollusca.org

² Ukrainian Society for the Protection of Birds, Korolevo 90332, glebasileus@mail.ru

The literature sources and collection materials evidenced about the repeated penetration of the Mediterranean land mollusc *Cryptomphalus aspersa* into the territory of Eastern Europe were analysed. In the second half of the 19th – the beginning of the 20th century the molluscs of this species were found in the Crimea (Feodosia), North Black Sea area (Odessa, Kherson) and even in the forest-steppe zone of Ukraine (in the environs of Vinnitsa). The last indication was confirmed by the shell, preserved in the malacological collection of the State Museum of Natural History (Lviv). The intentional or accidental introduction of *C. aspersa* into the territory of Eastern Europe apparently continued later on, however, the data confirming the formation of the steady colonies are still absent. The finding of two specimens in the town of Vinodragov (Transcarpatian region of Ukraine), made by one of the authors in 2014, is an example of unintentional delivery of this species.

Key words: land molluscs, anthropochory, *Cryptomphalus aspersa*, Helicidae.

ОБ ИЗМЕНЕНИИ ГРАНИЦЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВЕЧЕРНИЦЫ РЫЖЕЙ *NYCTALUS NOCTULA* SCHREBER, 1775 (MAMMALIA, CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) В СИБИРИ

© 2016 Жигалин А.В.¹, Хританков А.М.²

¹ Национальный исследовательский Томский Государственный Университет,
Томск 634050, alex-zhigalin@mail.ru

² Дирекция природного парка «Ергаки»,
Ермаковское 662821, akhritankov@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.08.2014

На основе анализа материалов о распространении рукокрылых в Сибири (личные данные, музейные коллекции, литературные источники) показано значительное смещение к востоку границы ареала вечерницы рыжей *Nyctalus noctula* Schreber, 1775 до р. Енисей. Высказывается гипотеза о возможном влиянии волн численности и изменения климата на расселение этого вида.

Ключевые слова: *Nyctalus noctula*, ареал, Сибирь.

Введение

Рукокрылые *Chiroptera* Blumenbach, 1779 – один из самых своеобразных и узкоспециализированных из ныне живущих отрядов млекопитающих. Несмотря на своё практически всесветное распространение и богатое видовое разнообразие, рукокрылые продолжают оставаться одной из наименее изученных групп млекопитающих. В конце прошлого века в России это особенно ощущалось восточнее Урала [Стрелков, Ильин, 1990]. В последние два десятилетия благодаря ряду работ [Хританков, Оводов, 2001; Хританков, Шишкин, 2001; Томиленко, 2002; Васеньков, Потапов, 2007; Хританков, Путинцев, 2007; Васеньков и др., 2008; Берников, Стариков, 2009; Жигалин, Хританков, 2013, Хританков, Жигалин, 2013] ситуация стала меняться. Однако до сих пор многие аспекты распространения и экологии рукокрылых Сибири остаются невыясненными.

Отдельного внимания, на наш взгляд, заслуживает проблема инвазии рукокрылых, которая на данный момент

освещена крайне слабо [Стрелков, 2004; Бобров и др., 2008]. Рукокрылые, выступая в роли хозяев опасных для человека инфекций, в процессе экспансии могут способствовать распространению их возбудителей. Предполагается также, что инвазия может сопровождаться распространением заболеваний самих рукокрылых [Puechmaile et al., 2011]. Таким образом, изучение инвазий рукокрылых представляет интерес не только с фундаментальной, но и прикладной точки зрения.

Проект Ассоциации заповедников и национальных парков Алтае-Саянского экорегиона «Мониторинг биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского экорегиона» позволил реализовать программу «Значение ООПТ в изучении и сохранении видового разнообразия рукокрылых Алтае-Саянского экорегиона». Итог этой программы – новые сведения о распространении и экологии рукокрылых [Васеньков и др., 2008; Жигалин, Хританков, 2012, 2013;

Хританков, Жигалин, 2013], в том числе и обнаружение нового для Средней Сибири вида – рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* Schreber, 1775.

Материал и методы

Сбор материала по фауне рукокрылых Алтае-Саянской горной страны проводился в нескольких направлениях. Во-первых, изучение коллекционных материалов зоологических музеев Зоологического института РАН, Института систематики и экологии животных СО РАН, Московского государственного университета, Национального исследовательского Томского государственного университета, Сибирского федерального университета, Красноярского педагогического университета. Во-вторых, проведение анкетирования среди населения и биологов, работающих в регионе. В анкетах предлагалось представить информацию о местах и времени встреч летучих мышей, их облике и поведении. При этом собирали информацию, которую можно отнести к рыжей вечернице: крупные рукокрылые с рыжей окраской шерсти, короткими закруглёнными ушными раковинами и зверьки, охотящиеся в вечернее время над кронами деревьев. В-третьих, проводили полевые работы, направленные на выявление фауны и мест обитания рукокрылых региона. Учёт и отлов рукокрылых проводили с помощью ультразвукового детектора фирмы «Pitterson» и паутиных сетей [Finnemore, Richardson, 2004].

Полевые работы осуществлены на пространстве от Кузнецкого Алатау до западных отрогов Восточного Саяна и центральной части Танну-Ола. Материалы собраны на территории государственных природных заповедников «Кузнецкий Алатау», «Столбы», «Хакасский», «Саяно-Шушенский», «Убсунурская котловина», национального парка «Шушенский бор», природного парка «Ергаки», а также на сопредельных

участках этих особо охраняемых природных территорий.

Результаты и обсуждения

В 1950 г. восточную границу ареала рыжей вечерницы проводили по Алтаю, где крайней точкой её обнаружения было оз. Телецкое [Кузякин, 1950]. Позднее этот вид был обнаружен в Монгун-Тайге [Путинцев, Аракчаа, 1980].

В ходе широкомасштабных раскопок в разных частях Средней Сибири, проведённых в 1970–1980-х гг., в пещере Недоступная (55°52' с. ш., 92°15' в. д.) были обнаружены останки рыжей вечерницы. Сообщение о находке здесь 7 черепов рыжей вечерницы представлено в журнале *Plecotus* [Оводов, Стрелков, 2002]. О находке, датируемой голоценом, авторы высказывают предположение как о случайном выходе зверьков за границы своего обитания во время осенних перелётов: зверьки были вынуждены зимовать в пещере, микроклиматические условия которой оказались неблагоприятными для данного вида, что и послужило причиной их гибели. На случайный характер этого явления указывает тот факт, что для рыжей вечерницы характерны дальние перелёты в западном направлении [Стрелков, 2002], а не восточном, как это произошло в данном случае.

За период исследований с 2006 по 2012 г. нам удалось зарегистрировать рыжую вечерницу в 4 местах, расположенных за пределами известного ареала.

1. В посёлке Шушенское (53°32' с. ш., 91°93' в. д.) 08.10.06 между оконными рамами административного здания была обнаружена группа зверьков, состоящая из трёх самок и одного самца [Жигалин, 2011].

2. На территории ГПБЗ «Саяно-Шушенский» в верховьях р. Сарлы (52°24' с. ш., 92°21' в. д.) в начале августа 2007 г. данный вид неоднократно отмечался нами в

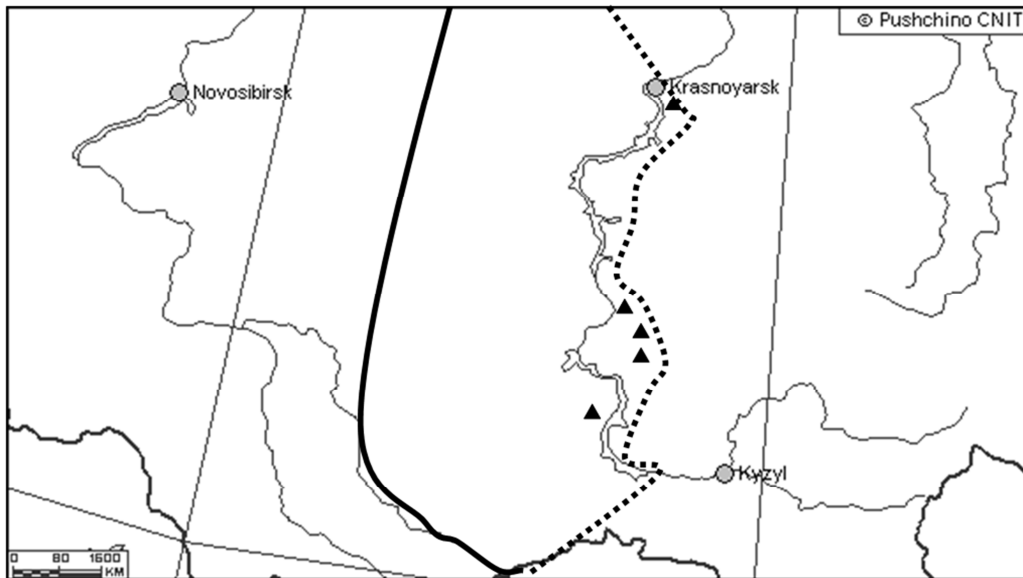


Рис. 1. Известная ранее (сплошная линия) и современная (пунктирная линия) восточные границы ареала *Nyctalus noctula*. Треугольниками указаны места регистрации вечерницы рыжей за пределами ранее известного ареала.

вечернее время над кронами деревьев и полянами.

3. В посёлке Большая Речка (53°02' с. ш., 92°41' в. д.) Ермаковского района 25.08.10 мы наблюдали, как один зверёк ударился в самый край паутиной сети на высоте 3.5 м. Однако в сети он не запутался, через несколько секунд освободился и улетел. Вторая встреча с вечерницей в этом посёлке состоялась 03.09.12.

4. В ГПЗ «Столбы» в районе кордона Лалетино (55°95' с. ш., 92°74' в. д.) в течение летнего сезона 2007 г. мы в сумеречное время неоднократно наблюдали полёты одиночных животных.

Анализ опросных данных указывает на обитание этого вида ещё в 2 местах Красноярского края.

1. В верховье р. Калтат (54°43' с. ш., 93°10' в. д.) 14.08.12 был зарегистрирован полёт одного зверька над поляной выше крон группы кедров (сообщение и видеоматериал Е.Ф. Тропиной).

2. В верховьях р. Ойская Берёзовая (52°51' с. ш., 92°26' в. д.) Ермаковского района 17.05.11 один зверёк, летая в районе солонца, присел на ствол пихты. Находился он на расстоянии всего 3–4 м от наблюдателя (В.В. Зинвалюк), что

позволило хорошо рассмотреть животное, а потом подробно его описать.

Полученные данные служат достоверным подтверждением пребывания рыжей вечерницы на территории, выходящей за пределы известного ранее ареала. В этой связи восточная граница её распространения на юге Сибири пересекает Енисей в районе Красноярска, следует к югу вдоль правого берега р. Енисей, а далее к хребту Монгун-Тайга (рис. 1).

Смещение границы ареала на восток свидетельствует о процессе расселения вида. Причины этих изменений, на наш взгляд, могут быть связаны с волнами численности и изменением климата в регионе. При этом циклические изменения численности могут служить толчком для освоения новых территорий, а также обуславливать пульсацию границ ареала. Изменение климата в пределах России происходит неравномерно, однако отмечено, что максимальный рост среднегодовой температуры воздуха можно наблюдать восточнее Урала [Стратегический прогноз..., 2005]. В сибирском регионе потепление за последний климатический период (30 лет) также характеризуется неоднородной

субрегиональной структурой с очагами ускоренных темпов потепления до 0.5 °C/10 лет [Кабанов, 2008]. Показано, что максимальное количество таких очагов расположено в Средней и Восточной Сибири [Ипполитов и др., 2004].

Находка вечерницы в административном здании в октябре может указывать на использование построек подобного рода в качестве зимних убежищ. Возможно, именно данная поведенческая адаптация во многом позволила виду закрепиться на новой для него территории. Отапливаемые здания могут служить хорошим зимним убежищем, так как температура в них выше, чем в пещерах, это, в свою очередь, способствует выживанию зверьков в период гибернации. Помимо этого, отсутствие необходимости в дальних перелётах к традиционным местам зимовки и обратно предоставило бы возможность не только сэкономить большое количество энергии, но и в более ранние сроки приступить к размножению. Последнее обстоятельство особенно актуально в условиях климата Средней Сибири, где летний период не столь продолжителен, а потому у молодых зверьков меньше времени на рост и запасание жира для перелёта и зимовки. На значимость отапливаемых построек в расселении рукокрылых указывает история расширения ареала кожана позднего *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774 и нетопыря средиземноморского *Pipistrellus kuhli* Kuhl, 1817 [Стрелков и др., 1985; Ильин, 2000; Стрелков, 2004; Sachanowicz et al., 2006; Смирнов, Вехник, 2011].

Таким образом, на наш взгляд, изменение границ распространения вечерницы рыжей стало возможным благодаря как естественным процессам, а именно колебаниям численности и изменению климата, так и деятельности человека.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность респондентам, которые предоставили ценную информацию о рукокрылых региона. Мы признательны рецензенту за ценные советы, позволившие более глубоко проанализировать проблему инвазий.

Литература

- Берников К.А., Стариков В.П. Фауна и эколого-биологические особенности рукокрылых (Chiroptera) Ханты-Мансийского автономного округа // Вестник ОГУ. 2009. №2. С. 117–113.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Васеньков Д.А., Потапов М.А. Применение индекса упитанности в изучении экологии рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) // Plecotus et. al. 2007. № 10. С. 21–31.
- Васеньков Д.А., Хританков А.М., Томиленко А.А., Потапов М.А. Фауна рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) черневой тайги Кузнецкого Алатау // Науч. тр. Ассоциации заповедников и национальных парков Алтае-Саянского экорегиона. Вып. 1: Мониторинг биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского экорегиона / Отв. ред. Е.С. Анкипович. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 34–38.
- Жигалин А.В. Рукокрылые юго-востока Минусинской котловины // В сб.: Старт в науку: Материалы докл. юбилейн. LX ежегод. науч. студен. конф. Биол. ин-та Том. гос. ун-та (25–29 апр. 2011 г.) / Под ред. С.П. Кулижского, А.С. Ревушкина, А.М. Данченко, В.И. Романова, Н.С. Москвитиной, В.Н. Романенко, Ю.В. Бушова, В.Н. Стегния, Т.П. Астафуровой, С.Ю. Семёнова. Томск: Изд-во ТГУ, 2011. С. 9.
- Жигалин А.В., Хританков А.М. О сроках и особенностях размножения некоторых видов рукокрылых юга

- Сибири // В сб.: Актуальные проблемы современной териологии: Тезисы докладов, (18–22 сентября 2012 г., Новосибирск) / Под ред. Ю.Н. Литвинова, С.А. Абрамова, Т.А. Дупала, С.В. Коняева. Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо», 2012. С. 101.
- Жигалин А.В., Хританков А.М. К распространению и экологии рукокрылых центральной части Западного Саяна и сопредельных с ним территорий // В сб.: Труды Томского государственного университета. Серия биологическая: Современные подходы и методы изучения рационального использования и охраны биоразнообразия: Материалы Молодёжной Всероссийской школы-семинара с международным участием / Под ред. С.П. Кулижского. Томск: Томский Государственный университет, 2013. Т. 284. С. 52–63.
- Ильин В.Ю. Динамика ареалов трёх видов рукокрылых на крайнем юго-востоке Европы // *Plecotus et al.* 2000. № 5 С. 43–49.
- Ипполитов И.И., Кабанов М.В., Комаров А.И., Кусков А.И. Современные природно-климатические изменения в Сибири: ход среднегодовых приземных температур и давления // География и природные ресурсы. 2004. Вып. 3. С. 90–96.
- Кабанов М.В. Некоторые закономерности климатических и экосистемных изменений в Сибири // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология. 2008. Т. 1. № 4. С. 312–322.
- Кузякин А.П. Летучие мыши (систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). М: Советская наука, 1950. 442 с.
- Оводов Н.Д., Стрелков П.П. О находке рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* на Енисее // *Plecotus et al.* 2002. №5. С. 81–85.
- Путинцев Н.И., Аракчаа Л.К. К фауне рукокрылых Тувы // Рукокрылые (Chiroptera) / Под ред. А.П. Кузякина. М.: Наука, 1980. С. 104–105.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П. О современном распространении *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) в Поволжье // Поволжский экологический журнал. 2011. № 2. С. 193–202.
- Стратегический прогноз изменений климата Российской Федерации на период до 2010–2015 гг. и их влияния на отрасли экономики России. М.: Росгидромет, 2005. 28 с.
- Стрелков П.П. Материалы по зимовкам перелётных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 2 // *Plecotus et al.* 2002. № 5. С. 35–57.
- Стрелков П.П. Расширение ареалов палеарктическими рукокрылыми (Chiroptera, Mammalia) как пример инвазии в антропогенных биотопах // В сб.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2004. С. 202–207.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 225. С. 42–167.
- Стрелков П.П., Ункурова В.И., Медведева Г.А. Новые данные о нетопыре куля (*Pipistrellus kuhlii*) и динамика его ареала в СССР // Зоологический журнал. 1985. Т. 64. № 1. С. 87–97.
- Томиленко А.А. Зимовка рукокрылых в Новосибирской области // *Plecotus et al.* 2002. pars. spec. С. 99–106.
- Хританков А.М., Жигалин А.В. Рукокрылые охраняемых территорий юга Средней Сибири // В сб.: Биоразнообразие Алтае-Саянского экорегиона: изучение и сохранение в системе ООПТ / Под ред. А.Н. Куксина, Н.А. Горева, А.М. Самдан. Кызыл: Тываполиграф, 2013. С. 164–170.

- Хританков А.М., Оводов Н.Д. О долгожительстве ночниц Брандта (*Myotis brandtii* Eversmann) в Средней Сибири // *Plecotus et. al.* 2001. № 4. С. 20–24.
- Хританков А.М., Путинцев Н.И. Рукокрылые республики Тыва и перспективы дальнейшего их изучения // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества): Мат. Международного совещания (31 янв. – 2 февр. 2007 г.) / Под ред. В.В. Рожнова, Т.И. Дмитриевой, А.К. Агаджаняна, А.Д. Бернштейна, А.А. Даналкиной, В.М. Малыгина, А.А. Никольского, Е.Г. Потаповой, А.Е. Субботина, А.В. Чабовского, Б.И. Шефтель, С.А. Шилова, Н.А. Щипанова, Х.А. Эрнандес-Бланко. М.: КМК, 2007. С. 530.
- Хританков А.М., Шишкин А.С. Естественные враги рукокрылых в Средней Сибири // В сб.: Труды государственного заповедника «Столбы» / Под ред. Р.А. Коловского. Красноярск: Кларентиум, 2001. Вып. 17. С. 95–102.
- Finnemore M., Richardson P. W. Catching bats // *The bat workers' manual* / Eds A. J. Mitchel-Jones, ed. Peterborough, UK, 2004. P. 41–47.
- Puechmaille S.J., Frick W.F., Kunz T.H., Racey P.A., Voigt C.C., Wibbelt G., Teeling E.C. White-nose syndrome: is this emerging disease a threat to European bats? // *Trends in ecology & evolution*. 2011. T. 26. №. 11. С. 570–576.
- Sachanowicz K., Wower A., Bashta A.T. Further range extension of *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) in central and eastern Europe // *Acta Chiropterologica*. 2006. T. 8. №. 2. С. 543–548.

CHANGE IN DISTRIBUTION AREA BOUNDARY OF COMMON NOCTULE *NYCTALUS NOCTULA* SCHREBER, 1775 IN SIBERIA

© 2016 Zhigalin A.V.¹, Khritankov A.M.²

¹ National Research Tomsk State University,
Tomsk 634050, alex-zhigalin@mail.ru

² Management of the Natural Park «Ergaki»,
Ermakovskoe 662821, akhritankov@yandex.ru

On the basis of Chiroptera distribution area analysis in Siberia (personal data, museum collections, and literary sources), a significant shift of range boundary for the common noctule, *Nyctalus noctula* Schreber, 1775 to the east until the Yenisei River is demonstrated. A hypothesis about possible influence of number waves and climate change on the dispersion of this species is considered.

Key words: *Nyctalus noctula*, range, Siberia.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ В БАССЕЙНЕ ОБИ

© 2016 Интересова Е.А.^{1,2}

¹ Новосибирский филиал ФГБНУ «Госрыбцентр»,
Новосибирск 630091

² Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск 634050
e.interesova@ngs.ru

Поступила в редакцию 08.06.2014

К настоящему времени известно о 22 чужеродных видах рыб в бассейне Оби. Из них 9 видов образовали самовоспроизводящиеся популяции в естественных водоёмах и начали саморасселение: судак *Sander lucioperca*, лещ *Abramis brama*, сазан *Cyprinus carpio*, верховка *Leucaspis delineatus*, уклейка *Alburnus alburnus*, амурский чебачок *Pseudorasbora parva*, ротан *Perccottus glenii*, вьюн Никольского *Misgurnus nikolskyi* и малая южная колюшка *Pungitius platygaster*.

В настоящей работе обобщены данные по инвазии чужеродных видов рыб в бассейне Оби. Приводятся сведения по истории, скорости расселения, современному распространению и относительной численности. Показано, что основным фактором среды, сдерживающим экспансию интродуцентов в бассейне Оби, является температура воды.

Ключевые слова: Западная Сибирь, Обь, инвазия, чужеродный вид, интродуценты, рыбы.

Введение

Первые попытки интродукции рыб в бассейне Оби были предприняты в середине XIX в., когда в Зауралье, в бассейн р. Исеть, был выпущен лещ *Abramis brama* из Волжского бассейна. В 1891 г. В.В. Меллер-Закомельский осуществил инкубацию икры лососёвых с последующим выпуском молоди в р. Кыштым (бассейн р. Исеть). Однако систематическими работы по интродукции чужеродных видов рыб стали с начала XX в. под руководством И.В. Кучина, организовавшего ихтиологическую лабораторию на оз. Иртяш и создавшего первый в бассейне Оби рыболовный завод на оз. Аракуль. Там получали молодь европейской ряпушки *Coregonus albula* и микижи *Parasalmo mykiss*, с последующим, часто удачным, выпуском её в озёра Зауралья. Акклиматизационные работы в водоёмах Восточного Урала продолжались на протяжении всего XX в. [Иоганзен и др., 1972; Кудерский, 2001]. В их ходе в озёра,

многочисленные пруды и водохранилища региона вселяли леща, судака *Sander lucioperca*, сазана *Cyprinus carpio*, белого амура *Stenopharyngodon idella*, белого *Hypophthalmichthys molitrix* и пёстрого *Aristichthys nobilis* толстолобиков и их гибридов, канального сомика *Ictalurus punctatus*, европейскую корюшку *Osmerus eperlanus*.

Со второй половины XX в. ещё одним центром преднамеренной интродукции стало созданное в 1957 г. Новосибирское водохранилище: в него вселяли леща, судака, сазана, ряпушку, белого и чёрного *Mylopharyngodon piceus* амуров, белого и пёстрого толстолобиков.

В данной работе на основании анализа имеющихся опубликованных данных и материалов, накопленных автором, сделан обзор истории проникновения и современной картины распространения чужеродных видов рыб в бассейне Оби, проведён анализ скорости их расселения и факторов,

оказывающих влияние на ход экспансии.

Материалы и методы

Для анализа результатов интродукции, широты и скорости расселения чужеродных видов рыб использовали опубликованные данные об их находках в бассейне Оби. Для оценки результатов вселения натурализовавшихся чужеродных видов использовали показатель «успешности интродукции» $K_i = p_1 + p_2 + p_3 + p_4 + p_5 + p_6 + p_7 + p_8 + p_9$, где $p_1, p_2, p_3, p_4, p_5, p_6, p_7, p_8, p_9$ – относительная численность (1 – известны случаи находок; 2 – обычный вид; 3 – многочисленный вид) в Горно-Иртышском, Горно-Обском, Верхне-Иртышском, Верхне-Обском, Средне-Иртышском, Средне-Обском, Нижне-Иртышском, Нижне-Обском (нижняя часть Обь-Тазовской губы с притоками) и Приморско-Обском участках бассейна. Деление бассейна Оби на участки приведено по Карасёву Г.Л. [2006].

Связь успешности интродукции с особенностями воспроизводства отдельных видов оценили с применением коэффициента корреляции Спирмена (R_s). Расчёты проведены в программе Statistica 6.0.

История вселения и итоги интродукции

К настоящему времени известно о 22 чужеродных видах рыб в бассейне Оби.

Судак *Sander lucioperca*. В водохранилища и озёра Зауралья судака начали вселять с 1956 г. В 1958 г. 1262 экз. было выпущено в Усть-Каменогорское водохранилище [Попов, 2007]. В Верхней Оби этот вид появился с начала 1960-х гг., после того как с 1959 по 1964 г. в Новосибирское водохранилище из разных водоёмов Европейской части России (оз. Жижицкое, оз. Селигер, Рыбинское водохранилище и др.) было завезено около 31 млн его икринок и личинок [Феоктистов, 1970].

В целом, в настоящее время судак успешно натурализовался, является одним из промысловых видов рыб и встречается от верховий Оби, Иртыша [Соловов, 1971; Рыбы Казахстана, 1989; Кудерский 2001; Экология рыб..., 2006] и их притоков (Тобол, Ишим, Чулым, уральские притоки Нижней Оби) [Амстиславский, 1973; Карасёв, 2003; Кижеватов, 2010; Коломин, 2011; Злотник, 2014] вплоть до Обской и Тазовской губ [Анчутин, 1976; Экология рыб..., 2006]. По Катунь он поднялся до устья р. Майма; по Бий – до оз. Телецкого [Голубцов, Малков, 2007].

Относительно высокая численность вида наблюдается только в Новосибирском водохранилище: после появления его в промысловой статистике в 1968 г. к середине 1970-х гг. он вошёл в доминирующую группу видов и с тех пор составляет около 10% от общего вылова рыб [Котов, Визер, 2000]. Выше Новосибирского водохранилища в статистике промысла судак появился в начале 1970-х гг., но доля его в уловах не превышает 1% [Водоёмы..., 1999], как и вниз по течению Оби [Доклад..., 2011]. Немногочислен этот вид также в Иртыше и его притоках [Карасёв, 2003; Коломин, 2011], и только в водохранилищах в его верховьях составляет около 10% вылова [Рыбы Казахстана, 1989].

Лещ *Abramis brama*. В бассейне Оби первая интродукция молоди леща, привезённой из р. Уфа, была осуществлена в 1862 г. в пруды в бассейне р. Исеть, в последующие годы посадки были неоднократно повторены, и уже в конце XIX в. вид стал обычным в отдельных водоёмах. Однако его распространение вниз по течению происходило медленно: первая поимка в р. Иртыш (близ Тобольска) датирована 1924 г. В 1930-х гг. неоднократно проводили посадки молоди и икры леща в различные водоёмы Зауралья, но образование самовоспроизводящихся популяций происходило не везде [Иогансен, Петкевич, 1951]. В 1949 г.

371 экз. разновозрастных особей аральского леща был выпущен в оз. Зайсан, а в 1954 – 1450 экз. в Усть-Каменогорское водохранилище, где вид образовал самоподдерживающуюся популяцию [Иоганзен, Петкевич, 1961], с 1967 г. находится в промысле и в настоящее время составляет до 80% уловов [Рыбы Казахстана, 1988]. В нижнем течении р. Иртыш, на территории Тюменской области, лещ отмечается в промысле с 1964 г. [Петрачук и др., 2009], в настоящее время его уловы достигают 25% [Промоторова, 2000]. Большая работа была проведена по интродукции этого вида в Новосибирское водохранилище: с 1957 по 1960 г. в него было выпущено около 24 тыс. половозрелых особей из оз. Убинского, куда лещ был вселён ранее [Иоганзен и др., 1972]. Интродукция была успешной: в промысловой статистике лещ появился в 1963 г., быстро вошёл в группу доминирующих видов, с 1969 г. составлял уже более 50%, а с начала 1990-х гг. – около 90% от общего вылова рыб в водохранилище [Котов, Визер, 2000]. С 1957 г. проводились посадки разновозрастного леща в верхнечулымские озёра, где он также натурализовался [Лобовикова, 1968]. В р. Чулым он начал ловиться в середине 1970-х гг. [Биологические ресурсы..., 1980].

На сегодняшний день лещ является наиболее успешным и широко распространённым интродуцентом в бассейне Оби от Телецкого озера [Жданов, Собанский, 1975а] до Обской губы и р. Таз [Экология рыб..., 2006; Петрачук, 2013], в р. Иртыш и его притоках [Карасёв, 2003; Терентьева, Мухачёв, 2006; Убаськин, 2007; Коломин, 2011]. В большинстве мест обитания вид многочислен, кроме как в уральских притоках Нижней Оби [Кижеватов, 2010] и в предгорной и горной части бассейна Верхней Оби [Голубцов, Малков, 2007].

Сазан *Cyprinus carpio*. Первая интродукция сазана в бассейне Оби

была проведена в 1909–1910 гг. в озёра Восточного Урала из р. Белая, но оказалась безрезультативной [Иоганзен, Петкевич, 1961]. В 1934 г. 347 взрослых особей из оз. Балхаш были выпущены в оз. Зайсан, где сазан натурализовался, но высокой численности никогда не достигал. В 1937 и 1941 гг. молодь из оз. Балхаш была выпущена в бассейн Верхней Оби – в оз. Иткуль (в 20 км от г. Бийска, в бассейне р. Чемровка, правого притока Оби), где сазан успешно прижился [Иоганзен, Петкевич, 1951]. Позже на протяжении более 40 лет его неоднократно вселяли в различные озёра юга Западной Сибири. В некоторых из них, преимущественно более крупных, он натурализовался и стал промысловым. Значительная работа была проделана по интродукции сазана в Новосибирское водохранилище: с 1957 по 1959 г. было выпущено почти 12 тыс. взрослых особей из оз. Балхаш, оз. Бийликуль, оз. Сасык-Куль и из р. Амур; а с 1963 г. – около 3 400 тыс. сеголетков из Новосибирского нерестово-выростного хозяйства. Однако к началу 1970-х гг. в водохранилище залавливались только единичные экземпляры сазана, не было сведений о его нересте в естественных условиях [Шеффер, 1983]. Не встречался он и ниже по течению Оби [Иоганзен и др., 1972].

В настоящее время сазан натурализовался в Новосибирском водохранилище [Котов, Визер, 2000; Попов и др., 2000] и выше по течению Оби [Водоёмы..., 1999; Журавлёв, 2003], однако служит объектом в большей степени любительского рыболовства, поскольку не многочислен. По Катунь изредка отмечается не выше с. Сростки, а по Бии – не выше устья р. Неня [Кучин, 2001]. В среднем течении Оби сазан также известен [Гундризер и др., 2000], но довольно редок и даже не входит в статистику промлова [Доклад..., 2011]. В уральских притоках Нижней Оби (р. Сось) этот вид известен с 1970-х гг., но малочислен [Кижеватов, 2010]. В

нижнем течении Оби вид не зафиксирован [Экология рыб..., 2006]. В пойменных водоёмах Иртыша и его притоков (Ишима, Тобола, Вагая) в настоящее время сазан встречается повсеместно [Карасёв, 2003; Терентьева, Мухачёв, 2006], но относительно высокая численность его отмечена только на территории Павлодарской области [Убаськин, 2007]. В верховьях Иртыша он также не многочислен [Рыбы Казахстана, 1988].

Верховка *Leucaspis delineatus*. В 1962 г. верховка была случайно завезена в пруды рыбопитомника, расположенного на р. Ояш (правый приток р. Обь), вместе с карпом из Брянской области [Кривощёков, 1973]. К концу 1990-х гг. она освоила Новосибирское водохранилище [Попов и др., 2000], была известна в р. Томь, но не встречалась в Средней Оби [Гундризер и др., 2000]. В середине 1970-х гг. с рыбопосадочным материалом сазана из Новосибирской области этот вид был завезён в озёра бассейна р. Иртыш [Быков, Мухачёв, 1994].

В настоящее время верховка широко распространена в бассейне Верхней и Средней Оби от нижнего течения р. Катунь [Голубцов, Малков, 2007] до оз. Монатка [Интересова, 2012]; встречается в р. Иртыш и его притоках, пойменных водоёмах, в частности, известна в бассейне р. Миасс [Перескоков, 2004; Зиновьев, Бакланов, 2007], верхнем течении р. Ишим [Коломин, 2006]. В бассейне Нижнего Тобола не отмечена [Карасёв, 2003]. В типичных местообитаниях образует скопления.

Уклейка *Alburnus alburnus*. Первое упоминание об уклейке из бассейна р. Обь делает Л.С. Берг [1933], позже её присутствие в бассейне было взято под сомнение [Иоганзен, 1947], и с тех пор в списках видов рыб Сибири она не упоминалась. Однако в начале 1990-х гг. уклейка была обнаружена в р. Тобол в пределах Курганской и юга Тюменской областей [Терентьева,

Мухачёв, 2006], в 2000 г. отмечена в верхнем течении р. Ишим [Коломин, 2006], в 2004 г. нами в р. Омь, в 2007 г. упоминается Е.А. Зиновьевым и М.А. Баклановым как обычный вид для р. Миасс [Зиновьев, Бакланов, 2007]. В бассейне Верхней Оби она была отмечена к концу 1990-х гг. в р. Томь [Юракова, Петлина, 2001], но не была известна для Новосибирского водохранилища [Попов и др., 2000] и Средней Оби [Гундризер и др., 2000].

В настоящее время вид обитает в Новосибирском водохранилище, Верхней и Средней Оби и её притоках (реках Бакса, Шегарка, Иня, Томь, Чулым, Чая) [Колосов, Скалон, 2004; Бабкина и др., 2013; Злотник, 2014; Интересова, Хакимов, 2015]. Таким образом, вероятно существование двух центров интродукции уклейки – в бассейне Верхней Оби при завозе хозяйственно ценных видов рыб и в бассейне р. Иртыш путём саморасселения из волжского бассейна [Терентьева, Мухачёв, 2006; Корляков, Нохрин, 2014]. Местами уклейка многочисленна.

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva*. Впервые отмечен в 1972 г. в р. Ишим, в настоящее время многочислен в бассейне р. Иртыш выше Тобола, встречается вплоть до притоков Бухтарминского водохранилища (Чёрного Иртыша) [Мухачёв, 2002; Терентьева, Мухачёв, 2006; Куликов, 2007].

Пёстрый толстолобик *Aristichthys nobilis*. В 1958 г. 1000 экз. молоди этого вида, привезённой из КНР, были выпущены в Новосибирское водохранилище [Иоганзен, Петкевич, 1961]. Сведений о последующих находках *Aristichthys nobilis* в этом водоёме нет. В 1964 г. 50 000 личинок этого вида было выпущено в пруды в бассейне р. Тобол, но они также не прижились [Иоганзен и др., 1972].

В 1980 г. пёстрый толстолобик вселён в Беловское водохранилище. Имеются сведения о его натурализации и относительно высокой численности в

этом водоёме [Колосов, Скалон, 2004]. Нами в ходе контрольных ловов в Беловском водохранилище в 2014 г. молодь этого вида не обнаружена.

В последние годы разновозрастных особей пёстрого толстолобика иногда вылавливают в реках Иртыш, Тобол, Обь, Иня и Томь, куда, вероятно, они попадают из рыбоводческих хозяйств. Сведений о естественном размножении вида в бассейне Оби (кроме, возможно, Беловского водохранилища) нет.

Белый толстолобик
Hypophthalmichthys molitrix. Посадка 76 800 экз. молоди этого вида из КНР была произведена в 1958 г. в Новосибирское водохранилище [Иоганзен, Петкевич, 1961]. В последующие годы данных о его поимке в этом водоёме нет. Со второй половины 1960-х гг. белый толстолобик и его гибрид с пёстрым толстолобиком широко используются как объекты товарного рыбоводства в хозяйствах Южного Урала [Иоганзен и др., 1972], с 1980-х гг. – в водоёмах юга Тюменской области [Литвиненко, 1995], однако до сих пор белый толстолобик не натурализовался [Карасёв, 2003; Зиновьев, Бакланов, 2007]. В 1970-х гг. этот вид интродуцирован в водохранилища канала Иртыш-Караганда и Бухтарминское водохранилище, однако естественное воспроизводство не отмечено [Рыбы Казахстана, 1992; Убаськин, 2007].

В 1980 г. белый толстолобик был завезён в Беловское водохранилище. Имеются сведения об образовании им в этом водоёме немногочисленной самовоспроизводящейся популяции [Колосов, Скалон, 2004]. Нами в ходе контрольных ловов в Беловском водохранилище в 2014 г. молодь этого вида не обнаружена.

Как и пёстрый толстолобик, *Hypophthalmichthys molitrix* в настоящее время иногда отмечается в реках Обь, Томь, Иртыш и Тобол, куда, вероятно, попадает из рыбоводческих хозяйств. Но данных о естественном размножении этого вида в бассейне Оби

(кроме, возможно, Беловского водохранилища) нет.

Белый амур *Stenopharyngodon idella*. В 1958 г. 19 200 экз. молоди данного вида вселили в Новосибирское водохранилище [Иоганзен, Петкевич, 1961]. В последующие годы сведений о находках белого амура нет. В 1959 г. 20 000 мальков этого вида было выпущено в оз. Улагач (бассейн р. Исеть), но они также не прижились. Со второй половины 1960-х гг. этот вид широко используется как объект товарного рыбоводства в хозяйствах Южного Урала [Мухачёв, 1968; Иоганзен и др., 1972;], с 1980-х гг. – в водоёмах юга Тюменской области [Литвиненко, 1995], однако до сих пор вид не натурализовался [Зиновьев, Бакланов, 2007].

С 1975 г. *Stenopharyngodon idella* интродуцирован в водохранилища канала Иртыш-Караганда, однако естественное воспроизводство не отмечено [Убаськин, 2007]. Интенсивные попытки вселения его в Бухтарминское водохранилище предпринимались с 1968 г.: всего по 1985 г. в этот водоём выпущено около 12 млн разновозрастной молоди данного вида [Рыбы Казахстана, 1992], однако натурализации не произошло.

В 1989 г. белый амур был выпущен в Беловское водохранилище. Имеются сведения о его натурализации и относительно высокой численности в этом водоёме [Колосов, Скалон, 2004]. Нами в ходе контрольных ловов в Беловском водохранилище в 2014 г. молодь этого вида не обнаружена.

В последние годы большой интерес к белому амуру проявляют многие рыбоводческие хозяйства юга Западной Сибири. В частности, в 2011 г. в Новосибирской области было выпущено около 500 экз. годовиков и двухлеток этого вида в оз. Белое (пойма р. Чаус, левый приток р. Обь). Единичные разновозрастные особи регулярно вылавливаются в реках Обь, Иртыш и Томь, Новосибирском водохранилище, куда, вероятно, попадают из

близлежащих рыбоводческих хозяйств. Но данных о естественном размножении белого амура в бассейне Оби (кроме, возможно, Беловского водохранилища) нет.

Чёрный амур *Mylopharyngodon piceus*. 3000 экз. молоди этого вида вместе с белым амуром, белым и пёстрым толстолобиками было выпущено в Новосибирское водохранилище в 1958 г. [Иоганзен, Петкевич, 1961]. Сведений о последующих встречах чёрного амура в бассейне Оби нет.

Большеротый буффало *Ictiobus cyprinellus*. В 1980 г. завезён в Беловское водохранилище; имеются сведения об образовании в данном водоёме немногочисленной самовоспроизводящейся популяции [Колосов, Скалон, 2004]. Нами в ходе контрольных ловов в Беловском водохранилище в 2014 г. молодь этого вида не обнаружена. Известны также случаи его поимки в верховьях Оби [Бабуева, 1997] и Новосибирском водохранилище [Терещенко и др., 2004]. Сведений о естественном воспроизводстве большеротого буффало (кроме, возможно, Беловского водохранилища) нет.

Чёрный буффало *Ictiobus niger*. В 1980 г. выпускался в Беловское водохранилище, но не натурализовался [Колосов, Скалон, 2004].

Канальный сомик *Ictalurus punctatus*. В 1980-х гг. вселён в Троицкое водохранилище (р. Уй, бассейн р. Тобол), где натурализовался и в настоящее время в значительном количестве вылавливается рыбаками-любителями как в этом водоёме, так и ниже по течению р. Уй [Корляков, Корлякова, 2013]. В 1992 г. завезён в Беловское водохранилище. Имеются сведения об образовании им в этом водоёме немногочисленной самовоспроизводящейся популяции [Колосов, Скалон, 2004]. Нами в ходе контрольных ловов в Беловском водохранилище в 2014 г. молодь этого вида не обнаружена.

Ротан-головешка *Perccottus glenii*. Первая находка в бассейне Оби зафиксирована в 1986 г. в оз. Большое Камышное (бассейн р. Тобол) [Михайлов, 2002]. В настоящее время этот вид широко распространён в бассейне р. Иртыш вплоть до его нижнего течения [Терентьева, Мухачёв, 2006], известен также в бассейнах его притоков: р. Ишим, вплоть до верхнего течения [Коломин, 2011], рек Исеть, Пышма, Тура, Тавда [Лугаськов, 2008], Омь [Корзун, Кассал, 2012]. В 1990 г. ротан был обнаружен в водоёмах в окрестностях г. Томска, куда, вероятно незадолго до этого, был выпущен аквариумистами-любителями [Петлина, Рябова, 2004]. В 1998 г. произошла первая находка его в бассейне Оби выше Новосибирского водохранилища [Торопов, 2000], а в настоящее время известно о широком распространении вида на территории Алтайского края [Журавлев и др., 2006]. Ниже Новосибирского водохранилища ротан встречается в пойменных водоёмах р. Обь и её притоков вплоть до р. Кеть [Решетников, Петлина, 2007]. Широко распространённый, местами многочисленный вид.

Вьюн Никольского *Misgurnus nikolskyi*. Впервые отмечен в 2008 г. в пойменных озёрах Верхней Оби, куда, вероятно, попал в конце 1950-х гг. в ходе работ по интродукции рыб из КНР в Новосибирское водохранилище [Интересова и др., 2010]. Имеются сведения о нахождении этого вида в притоках Оби, однако эта информация подлежит уточнению.

Малая южная колюшка *Pungitius platygaster*. В 1982 г. обнаружена в р. Ишим [Зюганов, 1984]. Имеются сведения о находках этого вида в р. Иртыш [Мухачёв, 2002; Терентьева, Мухачёв, 2006]. В верхнем течении р. Иртыш, в пределах Казахстана, пока не отмечена [Рыбы Казахстана, 1989].

Микижа *Parasalmo mykiss*. Известно, что в начале XX в. радужную форель вместе с ручьевой разводили на рыбоводном заводе на оз. Аракуль.

С 1965 г. микижу разводят в форелеводческом хозяйстве «Урожайный» Алтайского края на р. Каменка (приток нижнего течения р. Катунь) [Скопинцева, 1967], откуда с начала 1970-х гг. посадочный материал переносили в ряд высокогорных озёр Горного Алтая, относящихся к бассейнам оз. Телецкого и р. Катунь [Кучин, Кучина, 1976; Собанский, 1979; Ростовцев, 1982]. По экспертным оценкам, число таких озёр может достигать сотни [Голубцов, Малков, 2007]. В 1989 г. был осуществлён выпуск разновозрастных особей радужной форели в Беловское водохранилище, где в последующем в течение ряда лет в уловах присутствовал этот вид [Колосов, Скалон, 2004].

В настоящее время радужную форель разводят в рыбоводческих хозяйствах Алтайского края, откуда периодически она попадает в естественные водотоки [Водоёмы..., 1999]. Кроме того, имеются сведения о неконтролируемом расселении радужной форели населением Горного Алтая и поимках отдельных экземпляров этого вида в оз. Телецком [Голубцов, Малков, 2007]. Однако достоверной информации о современном существовании самовоспроизводящейся популяции радужной форели в бассейне Оби нет.

Кумжа *Salmo trutta*. Ещё в 1891 г. молодь ручьевой форели, полученная из икры с Никольского рыбоводного завода, была выпущена в р. Кыштым (приток р. Исеть). В 1931 г. была сделана попытка вселения этого вида в притоки верховьев р. Чулым, однако эти работы успехом не увенчались [Иоганзен, Петкевич, 1951]. Имеются сведения о вселении кумжи в некоторые водоёмы Горного Алтая [Жданов, Собанский, 1975б].

В настоящее время ручьевая форель в бассейне Оби разводится в садковых хозяйствах, откуда периодически попадает в естественные водотоки. Так, она известна в р. Каменка и притоках

верхнего течения р. Чулым. Имеются сведения о находках кумжи в притоках р. Миасс и Аргазинском водохранилище [Магазов, Речкалов, 2007]. Сведений о естественном размножении ручьевой форели в бассейне Оби нет.

Кета *Oncorhynchus keta*. В 1932 и 1933 гг. в питомнике на р. Кокши (приток р. Катунь) была проинкубирована икра кеты, полученная с Тепловского рыбоводного завода [Иоганзен, Петкевич, 1951]. После выклева личинок выпустили в р. Катунь. Достоверных сведений о позднейшем обнаружении кеты в бассейне Оби нет.

Горбуша *Oncorhynchus gorbusha*. В бассейне Оби стала отмечаться с начала 1970-х гг., после её акклиматизации на Кольском полуострове [Богданов, 2007], в частности, встречается в р. Сось [Кижеватов, 2010]. Однако натурализации этого вида пока не произошло [Богданов, 2007; Кижеватов, 2010].

Европейская ряпушка *Coregonus albula*. Первые опыты по интродукции этого вида в 1912 г. в Каслинские озёра и в 1913 г. в оз. Аракуль (бассейн р. Исеть) оказались удачными. Позже вселение ряпушки в уральские озёра было продолжено: только в период с 1932 по 1934 г. в 21 озеро было посажено 50 млн икры и молоди этого вида. В некоторых из них ряпушка прижилась и в настоящее время является промысловым видом [Мухачёв, 1968; Иоганзен и др., 1972]. В период с 1968 по 1988 г. она была интродуцирована в ряд водоёмов бассейна Верхнего Ишима [Коломин, 2011], и во многих образовала самовоспроизводящиеся популяции.

В 1931 г. ряпушку из Ладожского озера выпустили в оз. Круглое, а в 1939 г. – в оз. Инголь (бассейн верхнего течения р. Чулым). В последнем она прижилась, встречается до сих пор, хотя не многочисленна [Злотник, Романов, 2011]. Информации о поимке ряпушки в самом Чулыме нет.

В 1957–1958 гг. 18 млн личинок этого вида было выпущено в Новосибирское водохранилище. Однако опыт был неудачным, отмечались только единичные случаи поимки в первые годы после зарыбления [Иоганзен и др., 1972].

Европейская корюшка *Osmerus eperlanus*. Попытки вселения этого вида в озёра Южного Урала начались в 1930 г. и были неоднократными [Подлесный, 1939]. В некоторых озёрах (в частности, оз. Большой Кисегач, бассейн р. Исеть) самовоспроизводящаяся популяция корюшки обитает в настоящее время [Корляков, Мухачёв, 2009].

Обсуждение

Из 22 известных в бассейне Оби чужеродных видов рыб только для 3 интродукция была неудачной, и в настоящее время в Западной Сибири чёрный амур, чёрный буффало и кета не встречаются.

Для 3 видов – горбуша, ручьевая и радужная форели – известны случаи поимки в водоёмах и водотоках, но на сегодняшний день достоверных сведений об их естественном воспроизводстве в бассейне Оби нет.

Семь видов образовали локальные самовоспроизводящиеся популяции, но не начали саморасселение. Европейская ряпушка и европейская корюшка обитают в озёрах Урала и Хакасии (бассейн верхнего течения Чулыма), куда были вселены. Процесс саморасселения для этих озёрных рыб сдерживается, вероятно, необходимостью преодолевать речные участки бассейна. Канальный сомик, белый и пёстрый толстолобики, белый амур и большеротый буффало, возможно, образуют самовоспроизводящиеся популяции в водоёмах, куда были выпущены и где искусственно поддерживается повышенная относительно фоновой температура воды (в частности, в водоёмах-охладителях на территории Урала, в Беловском водохранилище и водохранилищах Казахстана), а также

отмечаются в близлежащих водотоках. Так, достоверно известно о натурализации канального сомика в Троицком водохранилище (бассейн р. Тобол), где температура воды в зоне сброса тёплых вод не опускается ниже 15 °С [Корляков, Корлякова, 2013].

Наконец, натурализовались (то есть образовали самоподдерживающиеся популяции в естественных водоёмах и начали саморасселение) 9 видов – 41% всех известных для бассейна Оби чужеродных видов рыб.

Таким образом, наиболее успешно в бассейне Оби натурализовались виды – представители понтического пресноводного фаунистического комплекса (100% вселенцев образовали самовоспроизводящиеся популяции). Из интродуцированных представителей китайского равнинного комплекса саморасселение начали только 43% видов.

Основным вектором инвазии чужеродных видов рыб в бассейне Оби является преднамеренная интродукция. Вместе с хозяйственно-ценными видами в бассейн были занесены непромысловые случайные вселенцы. Другим вектором инвазии служит саморасселение, проявившееся в распространении в Обском бассейне малой южной колюшки и амурского чебачка, первоначально отмеченных в р. Ишим (скорее всего, проникнувших из р. Нура через канал, созданный в начале 1970-х гг.). Со временем вероятно усиление значения этого вектора инвазии, чему будет способствовать расширение водной связи между Обским и Волжским бассейнами. Так, помимо каналов, с 1940-х гг. связывающих р. Чусовая (бассейн р. Кама) и р. Исеть (бассейн р. Тобол) и, по-видимому, обеспечивших возможность проникновения уклейки в водоёмы Зауралья [Терентьева, Мухачёв, 2006], с конца 2000-х гг. образовалась водная связь через сеть каналов и водохранилищ между р. Уфа (бассейн р. Кама) и р. Миасс (бассейн р. Тобол). При этом, если в первом случае

вода из р. Чусовая поступает сперва на фильтровальную станцию водозабора Екатеринбурга, что, очевидно, является определённым препятствием для проникновения чужеродных гидробионтов в бассейн р. Обь, то во втором случае, вода из р. Уфа направлена в одно из водохранилищ на р. Миасс [Корляков, Нохрин, 2014].

Виды, сумевшие начать саморасселение, делали это с разной скоростью: наиболее стремительно распространялись судак, лещ и ротан. Так, после появления их в бассейне Верхней Оби, все три вида менее чем за десять лет стали известны на расстоянии до 1000 км от места вселения (для ротана – первого обнаружения). Сазан по бассейну распространялся значительно медленнее: более 10 лет после начала интродукционных работ на Новосибирском водохранилище он не отмечался в Оби вне этого водоёма. Только через 20 лет стали фиксироваться его поимки в Оби ниже впадения р. Томь, то есть на расстоянии около 300 км от места интродукции. Скорость распространения верховки была ещё ниже: появившись в начале 1960-х гг. в одном из притоков Оби в 200 км ниже по течению от Новосибирской ГЭС, в водохранилище она стала известна только через 30 лет. В бассейне р. Иртыш скорость расселения этих видов оценить сложно, поскольку их распространение могло идти как из мест первых интродукций (обнаружений) в водоёмах Зауралья (бассейн Среднего и Нижнего Иртыша), так и из водохранилищ в верховьях Иртыша. Наименьшая скорость распространения у вьюна, места встречаемости которого на сегодняшний день известны не более чем в 100 км от Новосибирского водохранилища. Скорость расселения амурского чебака, уклейки и малой южной колюшки оценить невозможно, поскольку не известно время, а для уклейки – и первое место появления в бассейне Оби.

Из начавших саморасселение видов 2 (лещ и судак) распространились по всему бассейну; 4 (сазан, верховка, уклейка и ротан) распространились широко, но не по всему бассейну; а 3 вида (амурский чебачок, вьюн и малая южная колюшка) известны на ограниченных территориях. Наибольшее число чужеродных видов характерно для Верхне- и Средне-Иртышского участков бассейна Оби (таблица).

Попытаемся проанализировать факторы, оказывающие влияние на ход экспансии чужеродных видов рыб в бассейне Оби.

Количество интродукций.

Наиболее широко распространившиеся судак и лещ имели по несколько очагов инвазии в бассейне Оби, их в различные водоёмы Зауралья и Верхней Оби вселяли в ходе плановых акклиматизационных работ. Однако неоднократно выпускались и не столь распространённые виды. Так, работы по интродукции сазана интенсивно проводились на территории Западной Сибири на протяжении всего XX в.; верховка часто случайно сопутствует преднамеренно вселяемым видам (в первую очередь, сазану); ротан несанкционированно расселяется рыбаками-любителями по всему региону. Таким образом, количество интродукций само по себе не является определяющим успешность экспансии видов.

Мигрантная активность. При акклиматизационных работах в бассейне Оби широко применялось вселение чужеродных видов рыб в водохранилища, в частности, Усть-Каменогорское, Новосибирское, Беловское, малые водохранилища на большинстве уральских притоков р. Иртыш. В водотоки ниже по течению интродуценты попадали преимущественно во время попусков воды через плотины, после чего шло их расселение по бассейну. До сих пор значение выноса рыб из водохранилищ в пополнении стад в водотоках весьма

Таблица. Связь успешности интродукции чужеродных видов рыб в бассейне Оби с некоторыми особенностями их биологии размножения

Вид	Присутствие вида в различных районах Обского бассейна									Успешность интродукции	Особенности размножения [Атлас..., 2002; Попов, 2007; Kottelat M., Freyhof J., 2007]			
	Горно-Иртышский	Верхне-Иртышский	Средне-Иртышский	Нижне-Иртышский	Горно-Обский	Верхне-Обский	Средне-Обский	Нижне-Обский	Приморско-Обский		Минимальная известная температура нереста, °С	Абсолютная плодовитость, в среднем, тыс.	Количество икрометаний за сезон	Возраст созревания
Сулак	2	2	2	2	1	2	2	1	1	15	628	1	2	
Лещ	2	3	3	3	1	3	3	2	1	21	144	1	3	
Сазан	2	2	1	0	0	2	1	0	0	8	490	2	3	
Верховка	0	2	2	0	0	2	2	0	0	8	2.3	2	1	
Уклейка	0	1	2	2	0	2	2	0	0	9	7	2	2	
Амурский чебачок	2	3	2	0	0	0	0	0	0	7	1.4	2	1	
Ротан	0	2	2	1	0	2	2	0	0	9	4.1	2	2	
Вьюн	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2.3	1	2	
Южная колوشка	0	2	2	0	0	0	0	0	0	4	0.4	2	1	
Коэффициент корреляции Спирмена успешности интродукции с особенностями размножения											0.758*	-0.054	0.567	

* – $p < 0.05$

значительно [Селезнёва, Трифонова, 2005]. Однако влияние мигрантной активности отдельных видов на успешность их интродукции, вероятно, не велико, поскольку индекс мигрантности судака существенно выше, чем у леща [Павлов и др., 1999], а успешность натурализации (в части численности в бассейне Оби) – существенно ниже.

Места обитания. Наиболее широко распространившиеся виды (лещ и судак) – обитатели большей частью крупных рек и озёр. Менее широко распространённые виды являются преимущественно обитателями небольших, медленно текущих и стоячих водоёмов. Однако для Средне-Обского и Нижне-Обского участков бассейна характерно наличие пойменных озёр, стариц и небольших притоков, но присутствие большинства вселенцев в этих районах не отмечено.

Газовый режим. Основным лимитирующим фактором для гидробионтов в бассейне Оби считается дефицит растворённого в воде кислорода, развивающийся в зимний период, когда река покрыта льдом. Однако более чувствительные к содержанию кислорода в воде лещ и судак распространены значительно шире, чем менее чувствительные вьюн и ротан.

Питание. Биомасса зоопланктона, бентоса и рыб в целом возрастает вниз по течению Оби [Экология рыб..., 2006; Безматерных, 2007]. Поскольку среди начавших саморасселение интродуцентов нет фитопланктофагов и растительноядных рыб, то недостаток в корме не может являться сдерживающим фактором для расселения чужеродных видов.

Размножение. Успешность интродукции имеет отрицательную корреляцию с минимальной известной температурой нереста начавших саморасселение чужеродных видов рыб: -0.763 (таблица). Поскольку Обь отличается большой протяжённостью с севера на юг, велики и различия в

температуре воды на разных её участках. Очевидно, что чем ниже температурный порог нереста, тем дальше на север может продвигаться вид (рисунок).

Считается, что успеху интродукции также способствует высокая плодовитость видов, порционность икротетания и раннее созревание. В ходе нашего исследования достоверная связь распространённости интродуцентов выявлена только с плодовитостью (0.758), тогда как количество икротетаний за сезон и сроки первого нереста существенного влияния не оказывают.

Распространение в бассейне Оби в неогеновый период. Известно, что неогеновая ихтиофауна на территории Сибири включала такие роды как *Abramis*, *Acerina* (*Gymnocephalus*), *Acipenser*, *Alburnus*, *Blicca*, *Chondrostoma*, *Coregonus*, *Esox*, *Gobio*, *Leuciscus*, *Lucioperca* (*Sander*), *Perca*, *Pungitius*, *Rutilus*, *Scardinius*, *Silurus*, *Tinca* [Яковлев, 1961]. Возможно, успешность интродукции леща, судака и уклейки определена освоением ими своих доледниковых ареалов. Это наблюдение имеет некоторую прогностическую ценность, позволяя предполагать возможность натурализации таких видов, как белоглазка *Abramis sapa*, густера *Blicca bjoerkna*, волжский подуст *Chondrostoma variabile*, голавль *Leuciscus cephalus*, краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus* и европейский сом *Silurus glanis* в случае проникновения их из Волжского бассейна. Однако это не исключает натурализацию иных родов рыб.

Заключение

Таким образом, в настоящее время в бассейне Оби можно встретить 19 чужеродных видов рыб. Это 35% всех известных пресноводных видов рыб Западной Сибири.

Большинство натурализовавшихся интродуцентов в бассейне Оби происходят из двух регионов-доноров:

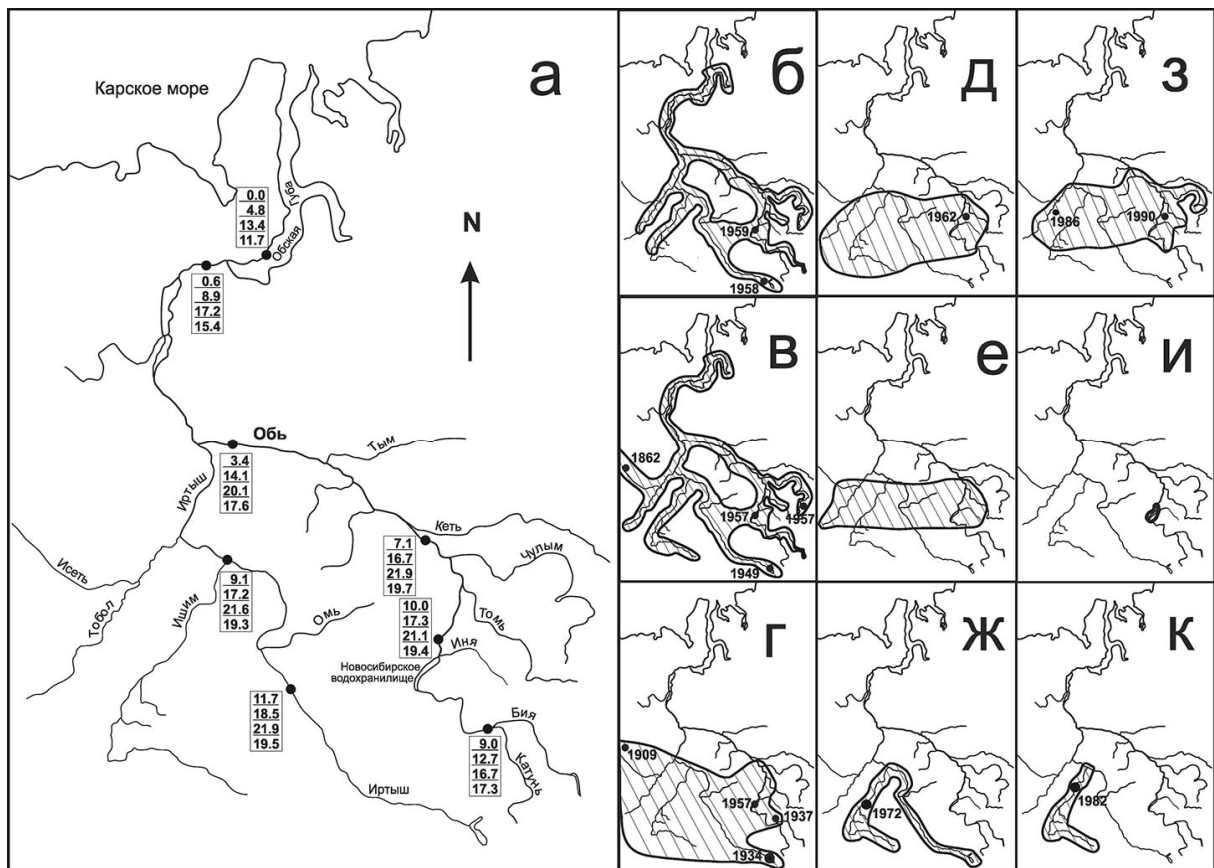



Рисунок. Связь температуры воды и распространения натурализовавшихся видов рыб в бассейне Оби.

а – Среднемесячная температура воды (по данным Росгидромет)

Май
Июнь
Июль
Август

б – к :  – области распространения видов:

б – *Sander lucioperca*, в – *Abramis brama*,
г – *Cyprinus carpio*, д – *Leucaspis delineatus*,
е – *Alburnus alburnus*, ж – *Pseudorasbora parva*,
з – *Perscottus glenii*, и – *Misgurnus nikolskyi*,
к – *Pungitius platygaster*

● 1957 – место и год первой интродукции (обнаружения)

Европейской части России и юга Дальнего Востока. При этом наиболее успешными инвазионными видами оказались рыбы понтического пресноводного фаунистического комплекса – все его представители, попавшие в бассейн Оби, образовали самовоспроизводящиеся популяции и начали саморасселение.

Основным вектором инвазии является преднамеренная интродукция – большая часть чужеродных видов рыб была преднамеренно вселена в бассейн Оби в ходе акклиматизационных работ, широко проводившихся в Западной Сибири на протяжении всего XX в.

В целом прослеживается тенденция уменьшения числа чужеродных видов

рыб к северу и к югу бассейна. Распространённость видов по бассейну имеет отрицательную корреляцию с пороговой температурой нереста и положительную с плодовитостью данных видов рыб. Таким образом, основным экологическим фактором, сдерживающим экспансию чужеродных видов рыб в бассейне Оби, является температура воды.

Литература

- Амстиславский А.З. Роль судака в ихтиогенезах левобережных и уральских притоков Оби // Водоёмы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1973. С. 46–75.
- Анчутин В.М. О нахождении судака в бассейне Тазовской губы // Вопросы ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 3. С. 556–557.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 632 с.
- Бабкина И.Б., Петлина А.П., Шестакова А.С. Морфо-экологические особенности уклейки (*Alburnus alburnus* (L.)) Нижней Томи // Вестник ТГПУ. 2013. Т. 8 (136). С. 61–69.
- Бабуева Р.В. Современная ихтиофауна Верхней Оби // Первый конгр. ихтиологов России. М., 1997. С. 140.
- Безматерных Д.М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири: Аналитический обзор. Новосибирск: Гос. публич. науч.-техн. б-ка СО РАН: Ин-т вод. и экол. проблем, 2007. 87 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран: В 2 т. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. С. 545–903.
- Биологические ресурсы водоёмов бассейна реки Чулыма. Томск: Изд-во ТГУ, 1980. 165 с.
- Богданов В.Д. Состояние рыбных ресурсов восточного склона Полярного и Приполярного Урала // Экономика региона. 2007. Вып. 2. С. 90–98.
- Быков Г.М., Мухачёв И.С. Опыт рыбохозяйственного использования озера Андреевского в процессе изменения его экологического режима // Экологические проблемы рекультивации озёр заморного типа. Тюмень: ТГУ, 1994. С. 176–188.
- Водоёмы Алтайского края: биологическая продуктивность и перспективы использования. Новосибирск: Наука, 1999. 285 с.
- Голубцов А.С., Малков Н.П. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 164 с.
- Гундризер А.Н., Залозный Н.А., Голубых О.С. и др. Состояние изученности гидробионтов русла средней Оби // Сиб. экол. журн. 2000. № 3. С. 315–322.
- Доклад об экологической ситуации в Томской области в 2010 г. // Собрание законодательства Администрации Томской области. 2011. № 2/2 (67). С. 249–304.
- Жданов В.Д., Собанский Г.Г. О редких и новых видах рыб в Телецком озере // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана: Матер. конф. Новосибирск: Наука, 1975а. С. 19–21.
- Жданов В.Д., Собанский Г.Г. Ещё о необходимости и возможности зарыбления некоторых озёр и рек Северо-Восточного Алтая // Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края. Барнаул: Алтайское книжное изд-во, 1975б. С. 364–366.
- Журавлёв В.Б. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2003. 291 с.
- Журавлёв В.Б., Ломодуров Е.И., Лукьянов Д.П. Вселение ротанголовешки в пойменные водоёмы

- бассейна Верхней Оби // Тез. докл. IX Съезда Гидробиол. об-ва РАН. Тольятти, 2006. Т. 1. С. 163.
- Зиновьев Е.А., Бакланов М.А. Фауна рыб и её необычные элементы в водоёмах Челябинской и Курганской областей // Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2007. Вып. 5 (10). С. 53–56.
- Злотник Д.В. Ревизия видового состава рыб бассейна р.Чулым на современном этапе (бассейн Средней Оби) // Материалы II всероссийской школы-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана». Борок, 2014. С. 154–157.
- Злотник Д.В., Романов В.И. Современное состояние популяции европейской ряпушки, интродуцированной в оз. Инголь // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2011. № 4. С. 23–26.
- Зюганов В.В. О проникновении аральской колюшки в бассейн Оби // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 4. С. 671–672.
- Интересова Е.А. Верховка *Leucaspis delineatus* (Cyprinidae) в водоёмах юга Западной Сибири // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 52. № 3. С. 352–357.
- Интересова Е.А., Хакимов Р.М. К биологии уклейки *Alburnus alburnus* (Cyprinidae) реки Иня (юг Западной Сибири) // Вопр. ихтиологии. 2015. Т. 55. № 2. С. 225–227.
- Интересова Е.А., Ядрёнкина Е.Н., Васильева Е.Д. Находка вьюна Никольского *Misgurnus Nikol'skyi* (Cobitidae) на юге Западной Сибири // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 2. С. 270–273.
- Иоганзен Б.Г. Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. II. Эколого-географический очерк рыб бассейна р. Обь // Учён. зап. Томского ун-та. 1947. № 3. С. 43–60.
- Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н. Акклиматизация рыб в Западной Сибири // Тр. Барабинского отд-ния ВНИОРХ. 1951. Т. 5. С. 3–204.
- Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н. Новые рыбы Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во отдел. ВООП, 1961. 52 с.
- Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н., Вотинов Н.П., Нестеренко Н.В., Подлесный А.В., Тиронов М.Д. Акклиматизация и разведение ценных рыб в естественных водоёмах и водохранилищах Сибири и Урала. Свердловск: Средне-Уральское книжное изд-во, 1972. 286 с.
- Карасёв Г.Л. Зоогеографическое районирование территории Западно-Сибирского региона по фауне рыб // Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 37–70.
- Карасёв С.Г. Экология и морфологические особенности рыб бассейна нижнего Тобола: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сургут, 2003. 18 с.
- Кижеватов Я.А. Динамика рыбных ресурсов р. Соби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 18 с.
- Коломин Ю.М. О нахождении двух видов карповых рыб: уклей *Alburnus alburnus* и верховки *Leucaspis delineatus* в водоёмах Северо-Казахстанской области // Рыбохозяйственные исследования в Республике Казахстан. Алматы: Бастау, 2006. С. 203–206.
- Коломин Ю.М. Ихтиофауна водоёмов Северо-Казахстанской области // Материалы Всероссийской конференции «Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования». Томск, 2011. С. 78–82.
- Колосов М.Ю., Скалон Н.В. Ихтиофауна Беловского и Яшкинского районов Кемеровской области // Тр. Кузб. комплексной экспедиции. Кемерово, 2004. Т. 1. С. 290–297.
- Корзун А.С., Кассал Б.Ю. Распределение чужеродных видов рыб в

- водоёмах Омской области // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 57–66.
- Корляков К.А., Корлякова Е.М. Натурализация канального сома *Ictalurus punctatus* в Обь-Иртышском бассейне (водоём-охладитель Троицкой ГЭС) // Вестник Челябинского государственного университета. 2013. №7 (298). Биология. Выпуск 2. С. 173–174.
- Корляков К.А., Мухачёв И.С. О европейской корюшке *Osmerus eperlanus*, вселённой в озеро Большой Кисегач на Южном Урале // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 5. С. 687–692.
- Корляков К.А., Нохрин Д.Ю. Тенденции возникновения инвазионного коридора Волга-Обь // Вестник Совета молодых учёных и специалистов Челябинской области. 2014. № 2. С. 19–28.
- Котов В.Д., Визер А.М. Состояние ихтиофауны Новосибирского водохранилища Сибири // Водное хозяйство России. 2000. Т. 2. № 5. С. 439–443.
- Кривощёков Г.М. Верховка в Западной Сибири // Водоёмы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во ТГУ, 1973. С. 86–87.
- Кудерский Л.А. Акклиматизация рыб в водоёмах России: состояние и пути развития // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2, № 1 (5). С. 6–85.
- Куликов Е.В. Возможные последствия для рыбного хозяйства на Иртыше от увеличения забора воды в КНР // Известия Челябинского научного центра. 2007. Вып. 4. С. 55–58.
- Кучин А.П. Флора и фауна Алтая. Горно-Алтайск: Всемирный фонд дикой природы, 2001. 263 с.
- Кучин А.П., Кучина А.С. Водная фауна Алтая и воздействие на неё человека за последние полвека // Вопросы охраны природы Горного Алтая. Горно-Алтайск: Горно-Алтайское отд. Алтайского книжного изд-ва, 1976. С. 12–15.
- Литвиненко А.И. Растительноядные рыбы в Тюменской области // Рыбоводство и рыболовство. 1995. № 3. С. 26–27.
- Лобовикова А.А. Акклиматизация леща в Красноярском крае // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоёмах СССР. М.: Наука, 1968. С. 219–222.
- Лугаськов А.В. Распространение, биология и морфология ротана в водоёмах Урала // Материалы международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2008. С. 149–154.
- Магазов О.А., Речкалов В.В. Ихтиофауна водоёмов Челябинской области // Вест. Челябинского гос. ун-та. Экология. 2007. № 6. С. 85–87.
- Михайлов Т.В. К вопросу об экологии ротана (*Percottus glenii*) в Курганской области // Материалы II Всероссийской конференции «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах». Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2002. С. 123–126.
- Мухачёв И.С. Рыбоводно-акклиматизационные работы в водоёмах Челябинской области // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоёмах СССР. Л., 1968. С. 197–207.
- Мухачёв И.С. Увеличение биоразнообразия фауны рыб Обского бассейна // Тез. докл. конференции «Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах». М., 2002. С. 149.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 1999. 255 с.
- Перескоков А.В. Состояние ихтиофауны озера Большое Миассово // Сибирская зоологическая конференция: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 166–167.

- Петлина А.П., Рябова Т.С. К экологии ротана водоёмов окрестностей г. Томска // Сибирская зоологическая конференция: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 303–304.
- Петрачук Е.С. Экологическая изменчивость биологических параметров и морфотипа леща Обь-Иртышского бассейна в связи с расширением ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень. 2013. 18 с.
- Петрачук Е.С., Янкова Н.В., Исламгалиева К.Р. Сведения к биологии леща реки Иртыш // X съезд ГБО РАН: Тез. докл. Владивосток, 2009. С. 309–310.
- Подлесный А.В. Акклиматизация рыб на Урале и её результаты // Тр. Урал. ВНИОРХ, 1939. Т. 1. С. 86–141.
- Попов П.А. Рыбы Сибири. Новосибирск: Изд-во Новосиб. гос. ун-та, 2007. 526 с.
- Попов П.А., Визер А.М., Упадышев Е.Э. Рыбы Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2000. № 2. С. 177–186.
- Промоторова Е.Ю. Экология леща бассейна Нижнего Иртыша: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень. 2000. 18 с.
- Решетников А.Н., Петлина А.П. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в реке Оби // Сиб. экол. журн. 2007. № 4. С. 551–555.
- Ростовцев А.А. Морфобиологическая характеристика радужной форели, акклиматизированной в Алтайском крае // Рыбоводство в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск: Сибирское отделение ВАСХНИЛ, 1982. С. 59–65.
- Рыбы Казахстана: В 5 т. Т. 3. Алма-Ата: Наука, 1988. 304 с.
- Рыбы Казахстана: В 5 т. Т. 4. Алма-Ата: Наука, 1989. 312 с.
- Рыбы Казахстана: В 5 т. Т. 5. Алма-Ата: Гылым, 1992. 464 с.
- Селезнёва М.В., Трифонова О.В. Влияние режима эксплуатации Новосибирского водохранилища на состояние рыбных запасов // Материалы Всерос. науч.-практич. конференции «Научные основы экологического мониторинга водохранилищ». Хабаровск: ДВО РАН, 2005. С. 147–150.
- Скопинцева В.Т. Первый опыт выращивания форели в Алтайском крае // Вопросы сельскохозяйственного рыбоводства и гидробиологии Западной Сибири. Барнаул: Алтайское книжное изд-во, 1967. С. 106–110.
- Собанский Г.Г. Первые итоги выпуска форели в оз. Ежелюколь на Алтае // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979. С. 179–180.
- Соловов В.П. О судаке верховьев Оби // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11. № 1 (66). С. 145–147.
- Терентьева Н.Н., Мухачёв И.С. Эколого-рыбохозяйственное значение новых видов бассейна Оби // Тез. докл. IX Съезда Гидробиол. об-ва РАН. Т. 2. Тольятти, 2006. С. 188.
- Терещенко В.Г., Трифонова О.В., Терещенко Л.И. Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 5. С. 619–631.
- Торопов А.В. Рыбы-акклиматизанты реки Бия и их влияние на местную ихтиофауну // Региональные проблемы экологии и природопользования: Матер. Всерос. конф. Томск: ТУСУР, 2000. С. 35–36.
- Убаськин А.В. Ихтиофауна водоёмов Павлодарской области // Биологические аспекты рационального использования и охраны водоёмов Сибири: Матер. Всерос. конф. Томск: Изд-во ТГУ, 2007. С. 274–278.
- Феоктистов М.И. Акклиматизация судака в Новосибирском

- водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1970. 21 с.
- Шеффер Ф.Ф. Акклиматизация рыб в водоёмах юга Западной Сибири // Биологические основы рыбного хозяйства Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. С. 17–20.
- Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 596 с.
- Юракова Т.В., Петлина А.П. Структура ихтиоценозов притоков Нижней Томи // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 2001. С. 105–106.
- Яковлев В.Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопросы ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 2. С. 209–220.
- Kottelat M, Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, 2007. 646 pp.

NON-NATIVE FRESHWATER FISH SPECIES IN THE OB RIVER BASIN

© 2016 Interesova E.A.^{1,2}

¹ Novosibirsk Branch of State Scientific-and-Production Centre of Fisheries,
Novosibirsk, 630091

² Tomsk State University,
Tomsk, 634050

elena.interesova@gmail.com

To date 22 alien freshwater fish species are known in the Ob basin. From them, nine species have formed self-sustaining populations in natural waters and begun to disperse: the *Sander lucioperca*, the *Abramis brama*, the *Cyprinus carpio*, the *Alburnus alburnus*, the *Leucaspis delineatus*, the *Pseudorasbora parva*, the *Perccottus glenii*, the *Misgurnus nikolskyi* and the *Pungitius platygaster*.

This paper summarizes the data on invasion of alien fish species in the Ob River basin. The data on the history, speed of dispersion, modern distribution and relative number are given. It is shown that the main environmental factor, which constrained invader species expansion in the Ob basin, is the water temperature during the spawning period.

Key words: Western Siberia, the Ob River, invasion, alien species, invader, freshwater fish.

ПЕРВАЯ НАХОДКА *ТУРФА AUSTRO-ORIENTALIS* (ТУРФАСЕАЕ) В УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ

© 2016 Капитонова О.А.¹, Капитонов В.И.^{1,2}

¹ ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет»,
426034, Ижевск, ул. Университетская, 1, kapova@uni.udm.ru

² ФГБУН «Тобольская комплексная научная станция УрО РАН»,
626152, Тобольск, ул. имени Академика Юрия Осипова, 15, kvi@uni.udm.ru

Поступила в редакцию 02.12.2014

Представлены материалы о находке рогоза юго-восточного (*Typha austro-orientalis* Mavrodiev, Typhaceae) на прибрежном мелководье старицы р. Камы в пределах Удмуртской Республики. Дана характеристика биотопа, приводятся некоторые морфологические параметры диагностических признаков растений выявленной популяции.

Ключевые слова: рогоз, *Typha austro-orientalis*, Typhaceae, макрофиты, прибрежно-водные растения, р. Кама, Удмуртская Республика.

Во время экспедиции в южные районы Удмуртской Республики (УР) в августе 2014 г. нами был обнаружен новый для территории республики вид растений – *Typha austro-orientalis* Mavrodiev (рогоз юго-восточный). Произрастание этого вида зафиксировано нами на крайнем юге УР (рис. 1): Каракулинский р-он, 2 км к ЮВ от д. Быргында (55°53'06" N, 53°26'49" E), мелководье у южного берега оз. Медведка (правобережная старица р. Камы), 25.VIII.2014. О.А. Капитонова, В.И. Капитонов.

Эта находка представляет значительный интерес, прежде всего, потому, что удалена от северной границы современного ареала вида как минимум на 400 км, кроме того, ещё раз подтверждает значение долины р. Камы в осуществлении миграционных потоков южных видов в северном направлении. В определённой степени данная находка была ожидаемой, так как за последнее время в регионе обнаружено около десятка новых видов растений из числа водных и прибрежно-водных, расширивших область своего распространения к северу. Это касается и нескольких видов рогозов,

произрастание которых установлено на рассматриваемой территории [Капитонова и др., 2012]. В непосредственной близости от места находки *T. austro-orientalis* произрастает ещё целый ряд чужеродных видов макрофитов, использующих долину Камы в качестве миграционного коридора: *Lemna gibba* L., *Najas major* All., *Typha laxmannii* Lepechin, *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabilille, *Bidens frondosa* L. и др. [Капитонова, 2011].

Рогоз юго-восточный хорошо знаком нам с территории Астраханской обл., где он формирует обширные мощные заросли (рис. 2) на мелководьях ильменных водоёмов и в авандельте р. Волги [Капитонова и др., 2011, 2013]. Именно этот опыт во многом способствовал тому, что в ходе описания водной и прибрежно-водной растительности на мелководьях р. Камы и пойменных водоёмов мы обратили внимание на заросли необычно крупного рогоза.

T. austro-orientalis описан в 2006 г. из Волгоградской обл. [Мавродиев, Сухоруков, 2006]. Вид имеет восточноевропейско-среднеазиатский

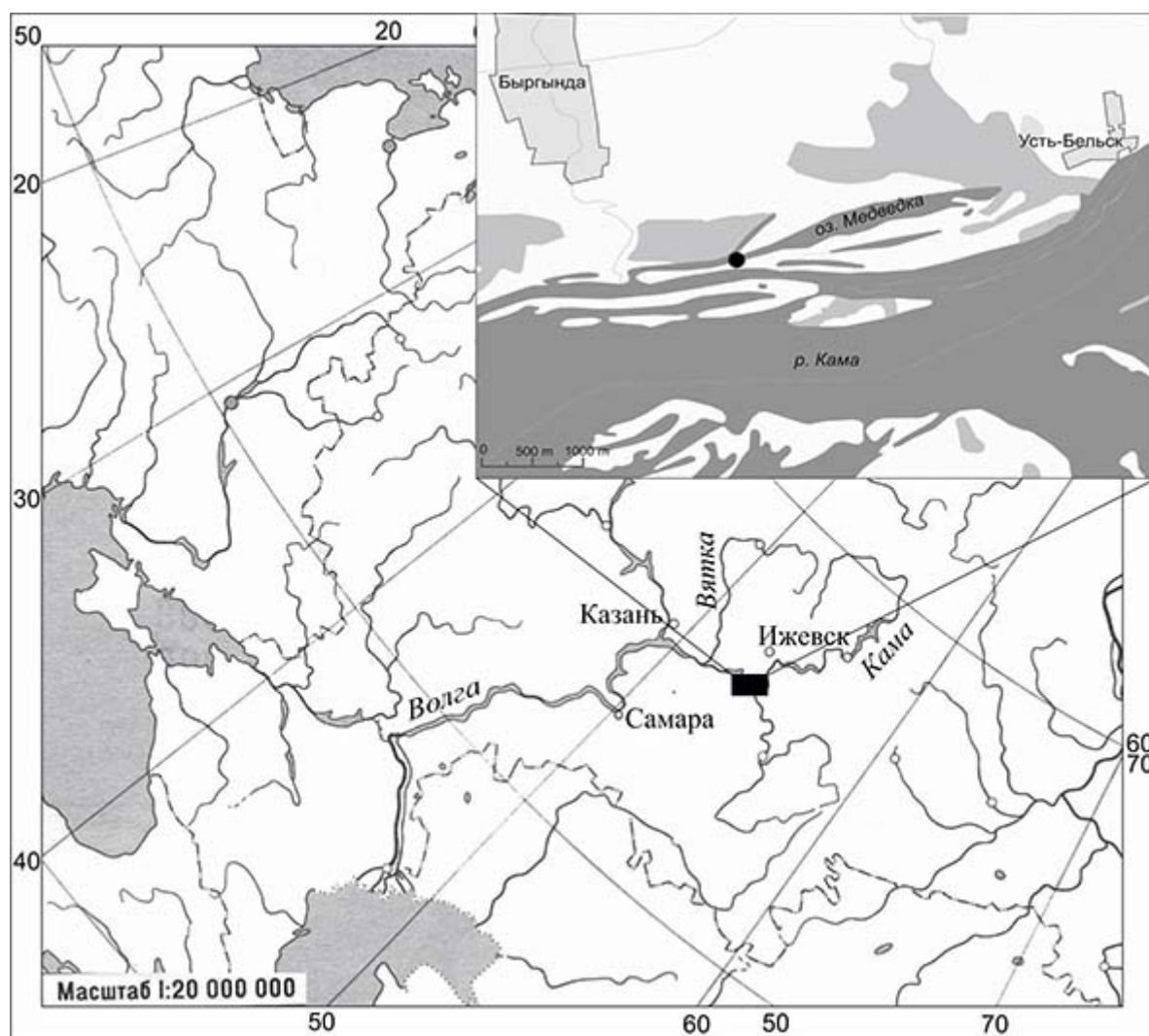


Рис. 1. Место находки *Typha austro-orientalis* в УР.

температно-меридиональный ареал. В пределах России область распространения рогоза юго-восточного охватывает Калмыкию, Астраханскую, Волгоградскую, Саратовскую, Самарскую, Нижегородскую, Оренбургскую области, встречается также в Казахстане и Узбекистане [Мавродиев, Сухоруков, 2006; Лисицына и др., 2009]. Произрастает на мелководьях и берегах разнообразных водоёмов, в сырых местообитаниях.

Вид входит в состав секции *Bracteolatae* Graebner рода *Typha* L. От близкого вида *Typha angustifolia* L. (рогоз узколистный) он хорошо отличается более широкими, сизыми или сероватыми листьями (6)8–15(21) мм ширины, более длинным пестичным соцветием (15)17–45 см длины, более длинными (до 0.8 мм) базальными

участками колосков женского соцветия, общими более крупными размерами всего растения [Мавродиев, Сухоруков, 2006].

Территория юга УР, где был обнаружен этот вид, характеризуется умеренно-континентальным климатом со среднегодовой температурой воздуха +3.1 °С, со средними температурами в январе –13.5 °С, в июле +19.4 °С и продолжительностью безморозного периода 144 суток [Переведенцев и др., 2009]. Среднегодовое количество осадков составляет 580 мм [Шанталинский, Шерстюков, 2009]. Сумма активных температур находится в пределах 2170 °С, гидротермический коэффициент в течение вегетационного сезона изменяется от 0.6 в мае до 1.0 в августе [Хабутдинов, 2009]. Вся территория УР входит в бассейн



а



б

Рис. 2. *Typha austro-orientalis* на юге России (Астраханская обл.): а – бордюрные заросли на прибрежных мелководьях ильменных водоёмов в районе Западных подступных ильменей (фото О.А. Капитоновой, 18.VIII.2011 г.); б – плотные обширные заросли в авандельте р. Волги в пределах Астраханского государственного природного биосферного заповедника (фото О.А. Капитоновой, 9.VIII.2013 г.).

р. Камы, являющейся важной транспортной магистралью, по которой осуществляются грузовые и пассажирские перевозки вплоть до г. Астрахани, а через Волго-Донской

канал – с выходом в бассейны Чёрного и Средиземного морей. Долина р. Камы представляет собой удобный миграционный коридор, используемый видами южного распространения для



Рис. 3. *Typha austro-orientalis* в Каракулинском р-не УР (фото В.И. Капитонова, 25.VIII.2014 г.): а – заросли на мелководье оз. Медведка; б – внешний вид верхней части генеративного побега с пестичным соцветием.

продвижения в северном направлении. Плодородные пойменные почвы предоставляют благоприятные условия для обитания в долине Камы лесостепных и даже степных видов, значительно усиливших свои позиции в последнее время в связи с масштабной вырубкой лесов в водосборном бассейне Средней Камы и созданием безлесных антропогенных ландшафтов [Растительность, 2008].

Вода в р. Кама испытывает влияние стоков химического, машиностроительного, сельскохозяйственного производств и коммунального хозяйства, в районе с. Каракулино по качеству относится к 3-му классу разряда «Б» очень загрязнённых вод со среднегодовыми концентрациями меди 6 ПДК, железа общего – 2.3 ПДК, цинка – 1.7 ПДК, азота аммонийного – 1.1 ПДК [О состоянии..., 2014].

В описываемом нами местонахождении *T. austro-orientalis* был представлен небольшой куртинкой размером около 4 м², состоявшей из вегетативных и генеративных побегов

(рис. 3), что и позволило без особого труда идентифицировать этот рогоз. Растения имели высоту около 2.5 м, длина пестичных соцветий составляла 29–31 см, толщина – 20–22 мм, длина тычиночного соцветия – 27–28 см, тычиночное соцветие отделено от пестичного на 12–20 мм. Мужские цветки на момент описания отсутствовали. Листья серо-зеленого цвета, их ширина составляла 10–12 мм, в гербарии несколько уже – 7–8 мм (рис. 4). Женские цветки с прицветниками, которые несколько темнее линейных рылец (рис. 5).

На некотором расстоянии от описанной куртины находились внешне сходные заросли, однако они не имели плодоносящих побегов и, вероятно, представляли собой молодые вегетирующие клоны рогоза юго-восточного, которые, чередуясь с сообществами рогозов узколистного (*T. angustifolia*) и широколистного (*T. latifolia* L.), а также тростника южного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), формировали вдоль берега



Рис. 4. Гербарный образец *Typha austro-orientalis* из Каракулинского р-на УР (фото В.И. Капитонова, 15.X.2014 г.).



Рис. 5. Женские цветки *Typha austro-orientalis*: 1 – рыльца, 2 – прицветники, 3 – волоски околоцветника (фото В.И. Капитонова, 15.X.2014 г.).

Таблица. Описание сообщества с *Typha austro-orientalis* в УР

Дата	25.VIII.2014
Местонахождение	Каракулинский р-он, окрестности д. Быргында (2 км к ЮВ), старица р. Кама
Автор	О.А. Капитонова
Площадь описания, м ²	4
ОПП (%)	60
Глубина (м)	0.5
Скорость течения, м/с	0
Тип грунта или субстрата	илисто-песчаный
Число видов	3
<i>Typha austro-orientalis</i>	3
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	1
<i>Phragmites australis</i>	+

Примечания: ОПП – общее проективное покрытие; в таблице приведены баллы обилия-покрытия видов в сообществе по шкале Браун-Бланке: + – вид редок, имеет малое проективное покрытие, 1 – особи вида разрежены, но покрытие их относительно большое, около 5% площади сообщества, 3 – проективное покрытие особями вида составляет 25–50%.

старицы заросли бордюрного типа шириной до нескольких метров.

В месте произрастания рогоз юго-восточный являлся эдификатором сообщества, в которое, кроме него, входили еще 2 вида (таблица).

Учитывая удалённость находки *T. austro-orientalis* от основной части ареала вида, можно считать, что на территории УР его следует рассматривать как чужеродное включение во флоре, находящееся на стадии внедрения в прибрежно-водные экосистемы региона. Предположительно, рогоз юго-восточный встречается по Волге и Каме на всём протяжении от Нижней Волги до Средней Камы. На сегодняшний день ближайшее к УР местонахождение вида известно из Самарской обл., что даёт основания говорить о начавшейся экспансии этого рогоза к северу. Последнее может сопровождаться гибридными процессами, прежде всего, скрещиванием с близкородственным видом – рогозом узколистным. Не исключена также гибридизация с видами типовой секции, поскольку один из таких межсекционных гибридов – *T. × glauca* Godron (*T. angustifolia* × *T. latifolia*) –

хорошо известен и спорадически встречается в водоёмах рассматриваемой территории [Капитонова и др., 2012].

Гербарные образцы *T. austro-orientalis* из описанного местонахождения переданы в UDU, дубликаты – в LE.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Е.В. Мавродиеву (Department of Botany, University of Florida, USA) за обсуждение материалов статьи.

Литература

- Капитонова О.А. Чужеродные виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 34–43.
- Капитонова О.А., Крутских Е.В., Литвинова Н.В. Материалы к изучению флоры водоёмов и водотоков Астраханского заповедника // Известия Самарского НЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3(7). С. 2139–2149.
- Капитонова О.А., Платунова Г.Р., Капитонов В.И. Рогозы Вятско-Камского края: Монография. Ижевск: Удмуртский университет, 2012. 190 с.

- Капитонова О.А., Сорокин А.Н., Крутских Е.В., Иванова А.В. Материалы к изучению флоры водных макрофитов западных подstepных ильменей // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». 2011. Вып. 12. С. 137–143.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артёмов В.И. Флора водоёмов Волжского бассейна: Определитель сосудистых растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 219 с.
- Мавродиев Е.В., Сухоруков А.П. Некоторые новые и критические таксоны флоры крайнего Юго-Востока Европы // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2006. Т. 111, вып. 1. С. 77–83.
- О состоянии и об охране окружающей среды в Удмуртской Республике в 2013 г.: Государственный доклад. Ижевск, 2014. 262 с. (Электронный документ) // (<http://минприрода-удм.рф/gosdoclad/index.php>). Проверено 22.11.2014.
- Переведенцев Ю.П., Шерстюков Б.Г., Исмагилов Н.В. Температурный режим атмосферы // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: Учеб. пособие / Под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. Дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. С. 100–120.
- Растительность // Удмуртская Республика: Энциклопедия. Изд. 2-е, испр. и доп. Ижевск: Удмуртия, 2008. С. 30–33.
- Хабутдинов Ю.Г. Климатические ресурсы тепла и влаги // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: Учеб. пособие / Под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. Дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. С. 134–140.
- Шанталинский К.М., Шерстюков Б.Г. Атмосферные осадки // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: Учеб. пособие / Под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. Дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. С. 127–134.

**THE FIRST RECORD OF
TYPHA AUSTRO-ORIENTALIS (TYPHACEAE)
IN UDMURT REPUBLIC**

© 2016 Kapitonova O.A.¹, Kapitonov V.I.^{1,2}

¹ Federal State-Funded Educational Institution of Higher Professional Education «Udmurt State University», 462034, Russia, Izhevsk, Universitetskaya str., 1, kapoa@uni.udm.ru

² Tobolsk complex scientific station of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 626152, Tobolsk, Academician Yuri Osipov str., 15, kvi@uni.udm.ru

The data on finding of *Typha austro-orientalis* Mavrodiev (Typhaceae) in the shallow riverside waters of oxbow of the Kama River in Udmurt Republic are given. The characteristics of the biotope and some morphological parameters of diagnostic features of plants for identified population are described. It is assumed that this species has the status of invasive plant in the region.

Key words: cattail, *Typha austro-orientalis*, Typhaceae, macrophyte, semi-aquatic plants, the Kama, Udmurt Republic.

ВСЕЛЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MARENZELLERIA* MESNIL, 1896 (POLYCHAETA: SPIONIDAE) В ДЕЛЬТУ ДОНА И ТАГАНРОГСКИЙ ЗАЛИВ

© 2016 Сёмин В.Л.¹, Сикорский А.В.², Коваленко Е.П.¹,
Булышева Н.И.¹

¹ Институт аридных зон Южного научного центра РАН,
344006 г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41; semin@ssc-ras.ru

² Akvaplan-niva AS, Framsenderet, N – 9296, Tromsø, Norway; as@akvaplan.niva.no

Поступила в редакцию 19.06.2014

В ходе мониторинговых исследований в дельте р. Дон и Таганрогском заливе обнаружены полихеты сем. Spionidae, относящиеся к не отмеченному ранее из Азово-Черноморского бассейна роду *Marenzelleria* Mesnil, 1896, встречающемуся, как правило, в морских биотопах с разной степенью распреснения. Полихеты отмечались в пробах, отобранных в марте – апреле и ноябре 2014 г. Приводится описание собранных взрослых экземпляров и нектохет, выделяется два морфотипа, обсуждается их возможная видовая принадлежность, вероятные последствия вселения этих полихет. Предполагаемым путём проникновения этих видов является транспорт пелагических личинок с балластными водами из Балтийского или Северного моря.

Ключевые слова: *Marenzelleria*, Spionidae, Polychaeta, балластные воды, вселенец.

Введение

Дельта Дона – район с широким спектром гидролого-гидрохимических параметров, что влечёт за собой биотопическое разнообразие и обуславливает высокое биологическое разнообразие его экосистемы. В настоящее время данный район является и одним из наиболее урбанизированных в нижнем течении Дона. Необходимость тщательного изучения и мониторинга макрозообентоса диктуется той скоростью, с которой происходят изменения в структуре водных, в том числе донных, сообществ. Предполагается возможность прогнозирования ответной реакции бентосных сообществ на антропогенную нагрузку.

Длительная история исследования фауны нижнего течения и устья Дона, Таганрогского залива и Азовского моря

[Чернявский, 1868; Остроумов, 1903; Анненкова, 1930 (Цит. по: Киселёва, 2004); Мордухай-Болтовской, 1939, 1960; Воробьев, 1949; Брайко, Бэческу, Виноградов, 1968; Студеникина и др., 1998; Фроленко, 2000; Киселёва, 2004; Основные проблемы..., 2012], позволяет говорить о детальной изученности видового состава макрогидробионтов в данной акватории. Из дельты Дона и Таганрогского залива в предшествующие годы были отмечены половозрелые особи только пяти видов полихет: это понто-каспийские реликты *Hypania invalida* (Grube, 1960), *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877) (сем. Ampharetidae) и *Manayunkia caspica* Annenkova, 1929 (сем. Sabellidae) и эвригалинные атлантические представители сем. Nereidae *Hediste diversicolor* (Müller, 1776) и *Alitta succinea* (Leuckart, 1847).

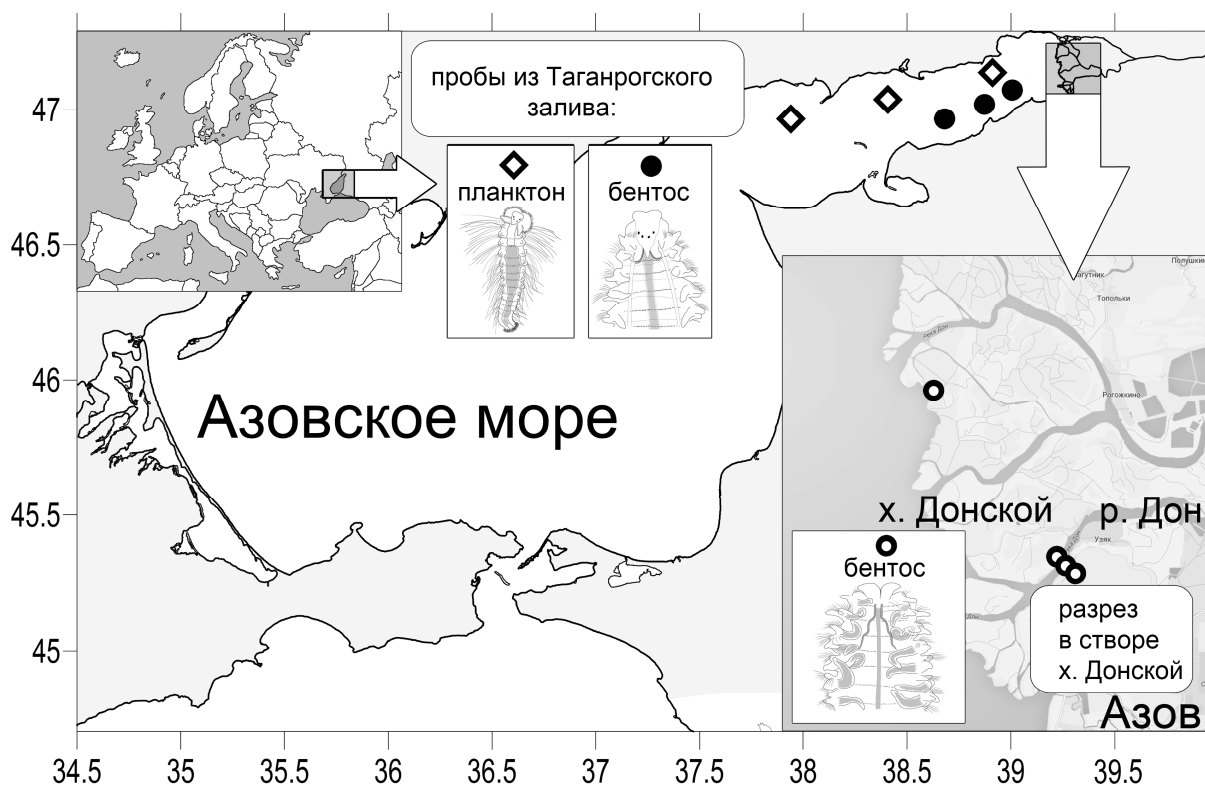


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

Понто-каспийские виды присутствуют в р. Дон, причём амфаретиды распространены и в Таганрогском заливе, преобладая в наиболее пресных его районах (кутовая часть, устья Ейского и Миусского лиманов). Нереиды преобладают в западной части залива, эпизодически встречаясь в авандельте. Поэтому регистрация в последнее время по меньшей мере двух, а возможно и трёх, ранее не отмеченных видов полихет является весомым прибавлением к региональному видовому составу. Это, в свою очередь, позволяет говорить об инвазивном характере произошедших фаунистических изменений. Нахождение вида рода *Aracia*, нового для фауны исследуемого района, рассматривается в статье Сёмина В.Л. с соавторами [2014]. В настоящей статье описаны результаты обработки бентосных дночерпательных сборов 2014 г., в которых обнаружены многочисленные представители двух морфотипов полихет, принадлежащих семейству Spionidae.

Материалы и методы

Мониторинговые исследования в створе хутора Донского (рис. 1) проводятся с 2011 г. Пробы зообентоса, послужившие основой данного исследования, отбирали в марте и апреле 2014 г. с борта моторной лодки модифицированным дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.034 м^2 на трёх постоянных станциях (№ 1 ($N47.11002^\circ$; $E39.31217^\circ$), № 2 ($N47.10963^\circ$; $E39.31417^\circ$), № 3 ($N47.10963^\circ$; $E39.31528^\circ$) – по одной у каждого берега и одна на фарватере, а также на ст. № 4 ($N47.16718^\circ$; $E39.23935^\circ$). Грунт – заиленный песок (у берегов), чёрный ил с песком на фарватере. Глубина на фарватере 8 м, у берегов – 1.5...2 м. Отобранные пробы промывали через сито с размером ячеек 0.5 мм и без фиксации исследовали видовой состав, затем фиксировали 4%-м формалином. Для более детального морфологического изучения полихет окрашивали метиловым зелёным, затем на короткое время помещали в спирт для удаления излишков красителя, после чего просветляли в глицерине и

рассматривали под микроскопом МикМед2 Вар.2. Пробы зообентоса в Таганрогском заливе (станции № 4 (N47.0172°; E38.86655°), № 7 (N46.96612°; E38.70225°), № 12 (N47.05098°; E39.0509°) отбирали с борта НИС «Профессор Панов» в апреле 2014 г. дночерпателем Петерсена. Пробы зоопланктона отбирались в феврале 2014 г. с борта д/э «Капитан Демидов» сетью Апштейна (станции № 24 (N47.06525°; E38.8056°), № 25 (N47.019717°; E38.420067°), № 26 (N46.959133°; E38.003217°)) и фиксировали 3–4%-м формалином. Методика окраски аналогична описанной для взрослых особей. Взрослые полихеты были обнаружены в 11 пробах зообентоса (49 экз.), нектохеты – в трёх пробах зоопланктона (просмотрено 20 экз.).

В работе приводятся следующие условные обозначения (в целях стандартизации нами использованы сокращения из работы Sikorski A.V. и Bick A. [2004]: VNH – номер сегмента появления невроподиальных крючководных щетинок; DNH – номер сегмента появления нотоподиальных крючководных щетинок; Vg – номер последнего жаброносного сегмента; NO – номер сегмента окончания нухальных органов; b, m, e – начало, середина и конец щетинкового сегмента. Аббревиатура ЩС обозначает щетинконосный сегмент.

Поскольку, согласно М. Бланк и Р. Бастропу [Blank, Bastrop, 2009], таксономические выводы в пределах рода *Marenzelleria* должны быть поддержаны генетическими исследованиями, мы употребляем термин «морфотип» в отношении двух выделенных нами форм, несмотря на сделанные предположения об их соответствии двум видам рода.

Результаты

Инвазия чужеродных видов в настоящее время затрагивает экосистемы во всём мире. В морских экосистемах основным путём вселения

чужеродных видов в последние несколько десятилетий были судовые балластные воды, с которыми переносятся не только планктонные организмы, но и пелагические личинки бентосных животных. Однако для континентальных водоёмов, вследствие большой разницы в уровнях минерализации между морскими и пресными водами, этот путь, как правило, не столь значим. Также играет свою роль и то, что у пресноводных донных беспозвоночных в жизненном цикле гораздо реже имеется пелагическая личиночная стадия. Тем не менее, с сентября 2013 г. по март 2014 г. на мониторинговом разрезе в дельте р. Дон (створ хутора Донской), расположенном в районе, где неоднократно отмечался слив танкерами балластных вод, нами обнаружено три вида полихет, имеющих пелагическую личинку. Полихета *Aracia sp.* в настоящее время встречается в наших пробах и, по-видимому, натурализовалась в дельте Дона. В данной работе описываются два морфотипа, относящихся к семейству Spionidae, обнаруженные в донных пробах весной 2014 г., а также нектохеты из Таганрогского залива, относящиеся, предположительно, к одному из этих морфотипов (февраль 2014 г.). Все материалы хранятся в лаборатории зообентоса Института аридных зон ЮНЦ РАН.

Все изученные экземпляры мы относим к роду *Marenzelleria* Mesnil, 1896 на основании перечисленных ниже признаков. Форма простомиума треугольная до колоколообразной, перистомиум не слит с ЩС-1, не образует боковых крыльев. Жабры начинаются с ЩС-1 и присутствуют примерно на передней трети или половине тела, слиты в основании с нотоподиальными защетинковыми лопастями. Нухальные органы короткие, имеют форму «эполетов», либо канавок, начинающихся от основания палъп и простирающихся каудально в виде углублений,

Таблица. Изменчивость меристических признаков в зависимости от размера особи

Признак	Форма	Размерная группа, ширина (мм)			
		≤0.4	0.5...0.7	0.8...1.0	≥1.1
NO	<i>Marenzelleria sp.1</i>	m2...b3	–	–	e3...e4
	<i>Marenzelleria sp.2</i>	e1...b2	e1...b2	m2	m2
VНН	<i>Marenzelleria sp.1</i>	10...11	–	–	47...51
	<i>Marenzelleria sp.2</i>	17	23...27	25...28	23...26
DНН	<i>Marenzelleria sp.1</i>	11...12	–	–	53...55
	<i>Marenzelleria sp.2</i>	18	27...31	30...31	28...33
Br	<i>Marenzelleria sp.1</i>	9...10	–	–	47...51
	<i>Marenzelleria sp.2</i>	9...13	15...18	18...20	17...26
DНН– VНН	<i>Marenzelleria sp.1</i>	1	–	–	4...6
	<i>Marenzelleria sp.2</i>	1	3...5	3...5	5...7
Br–VНН	<i>Marenzelleria sp.1</i>	–1	–	–	–4...4
	<i>Marenzelleria sp.2</i>	–8...–4	–9...–7	–8...–7	–6...0
Br–DНН	<i>Marenzelleria sp.1</i>	–2	–	–	–8...–2
	<i>Marenzelleria sp.2</i>	–9...–5	–13...–10	–12...–11	–11...–7

окаймлённых ресничками. Генитальные карманы отсутствуют. Пигидиум с билатерально симметрично расположенными парами анальных усиков. Щетинки в передней части тела только капиллярные, расположенные в два ряда, верхний пучок нотоподии с более длинными щетинками начиная с ЩС-1. Крючковидные щетинки появляются каудальнее во втором ряду невроподии, а затем и нотоподии, они дву- или трёхзубые. Щетинки в нижнем пучке невроподии, называемые саблевидными, выглядят как более длинные и толстые волосовидные щетинки. Нижний пучок щетинок невроподии бывает заметен, начиная с первого по пятый ЩС.

Описание

Взрослые особи были найдены на всех трёх станциях в створе хутора Донской и на трёх станциях в восточной и центральной частях Таганрогского залива. Нами выделены две морфологические группы. Изменчивость основных меристических признаков и арифметических разностей их значений в зависимости от размера показана в таблице.

Первая морфа (Marenzelleria sp. 1), количественно преобладавшая на станциях из дельты Дона, в Таганрогском заливе отсутствовала. В

пробах представлены мелкие (шириной 0.15...0.4 мм) (рис. 2, А), либо крупные (шириной 2 мм и более) особи. Простомиум ювенильных особей треугольный с расширенным передним краем (колоколообразный), спереди прямой или чуть закруглённый (рис. 2, В); четыре глаза, пропадающие после фиксации, но проявляющиеся при окраске метиловым зелёным, расположены трапециевидно (задняя пара ближе друг к другу) или почти в линию. У крупных экземпляров на дорзальной стороне простомиума имеется глубокая продольная срединная депрессия, переходящая на передний край, отчего простомиум, особенно при взгляде немного сзади (благодаря тому, что обычно он ориентирован не параллельно продольной оси тела, а направлен немного вниз), выглядит почти двудольным (рис. 2, С). При взгляде сверху-спереди (рис. 2, D) передний край выглядит более ровным, простомиум не производит впечатление двудольного. Затылочной папиллы нет. Пальпы короткие, не пигментированные. Нухальные органы молоди в виде хорошо заметных на спинной стороне петлевидных узких, вытянутых депрессий, немного расширяющихся каудально (рис. 2, Н); они начинаются между основаниями пальп и простомиумом и продолжают

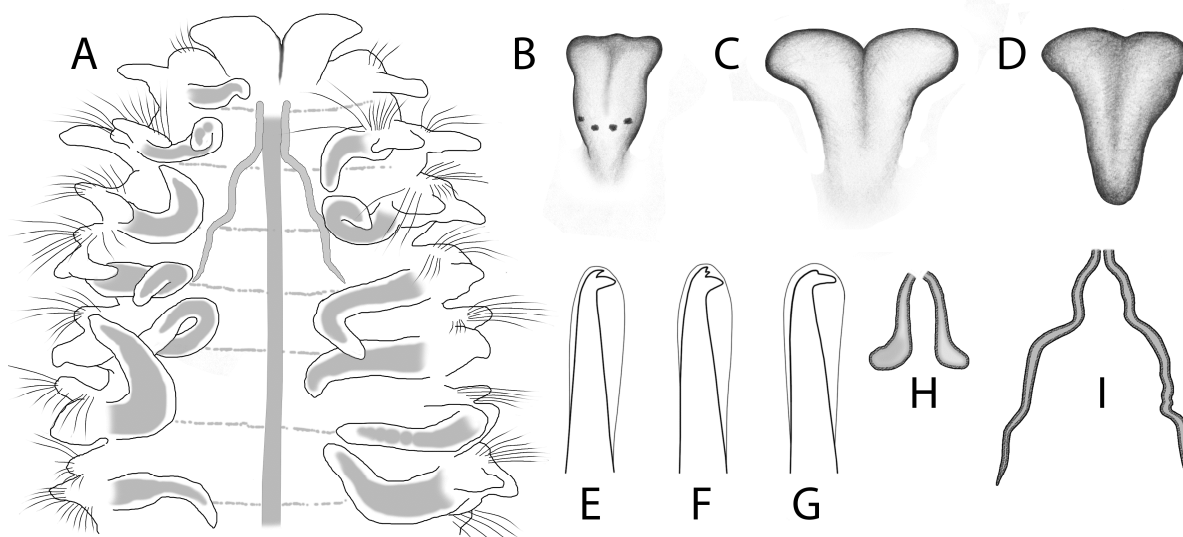


Рис. 2. *Marenzelleria sp. 1*. А – передний конец, В – простомииум ювенильной особи, С – простомииум крупной особи, вид сверху, D – простомииум крупной особи, вид сверху-спереди, E–G – крючковидные щетинки, H – нухальные органы ювенильной особи, I – нухальные органы крупной особи.

либо до поперечной срединной ресничной полоски ЩС-2, либо (редко) пересекают границу ЩС-2 и достигают начала ЩС-3. У крупных экземпляров они представлены изогнутыми и вытянутыми до конца третьего или середины четвертого ЩС (рис. 2, I) канавками, окаймлёнными ресничками. Карункул отсутствует. Число сегментов определить не удалось из-за отсутствия целых экземпляров. Жабры начинаются с первого сегмента, отсутствуют в задней половине тела. Их 9...10 пар у мелких (шириной 0.15...0.4 мм) особей; у крупных особей их число достигает 51. Жабры выше нотоподиальных защетиновых лопастей на всех жаброносных сегментах кроме нескольких последних. В своём основании жабры сросшиеся с нотоподиальными защетиновыми лопастями; верхняя часть нотоподиальной защетиновой лопасти на передних сегментах удлинённо-треугольная; каудальнее она становится короче, и приобретает закруглённо-треугольную форму. Невроподиальные защетиновые лопасти передних сегментов округлые, каудально становятся асимметрично-треугольными. Щетинки в передней

части тела волосовидные, расположены в два ряда; в нотоподии сверху имеется пучок более длинных щетинок. Крючковидные щетинки дву- или трёхзубые, апикальные зубцы намного меньше основного (рис. 2, E, F), могут быть почти полностью редуцированными (рис. 2, G). У молодки они появляются во втором ряду невроподии, начиная с ЩС-10...12; в нотоподиях – на один сегмент позже, чем в невроподиях. У крупных экземпляров невроподиальные крючковидные щетинки появляются на ЩС-41...44, нотоподиальные – до 9 сегментов позднее невроподиальных. Саблевидные щетинки появляются в невроподиях ЩС-1...3, по две в пучке; у крупных (шириной более 1 мм) экземпляров их число на последующих сегментах доходит до 4...6, но к ЩС-35...40 снова сокращается до двух. Пигидиум несёт 2...5 пар усиков.

Вторая морфа (Marenzelleria sp. 2) (рис. 3, А) в Таганрогском заливе достигала плотности поселений до 400 экз/м², в дельте Дона отмечена в двух пробах одновременно с представителями первой морфы (по 1 и 2 экземпляра на пробу). Простомииум короткий, треугольный или

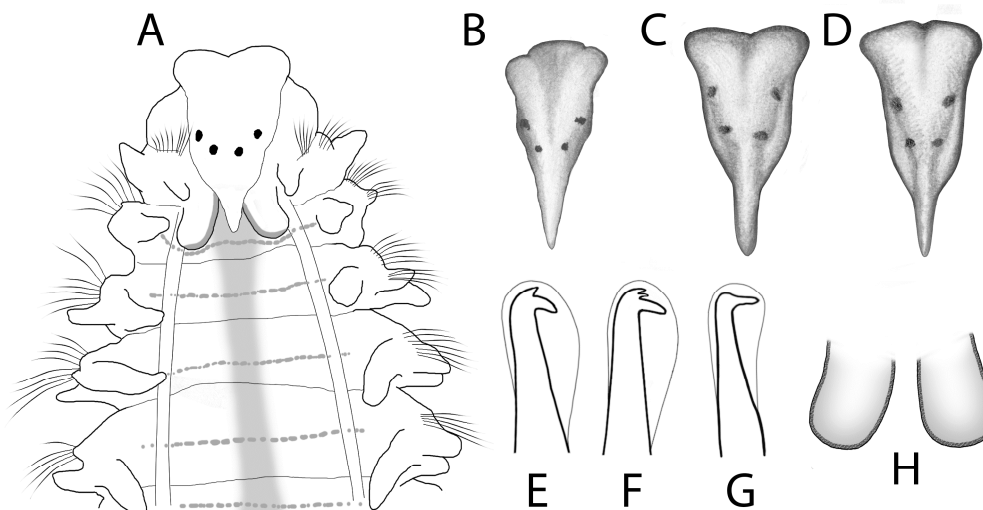


Рис. 3. *Marenzelleria* sp. 2. А – передний конец, В – простомииум ювенильной особи, С–D – простомииум крупной особи, Е–G – крючковидные щетинки, Н – нухальные органы.

колоколообразный, спереди прямой, с небольшой выемкой посередине (рис. 3, С, D); у наиболее мелких особей выемка может отсутствовать (рис. 3, В); задний конец простомииума образует короткий карункул, достигающий середины ЩС-1. Затылочной папиллы нет. У живых особей заметны четыре глазных пятна, иногда выцветающие при фиксации, но проявляющиеся при окраске метиловым зелёным; их расположение от трапециевидного до почти линейного, глазные пятна в задней паре располагаются теснее друг к другу. У ювенильных особей они видны отчётливо, у крупных относительно плохо различимы сквозь кутикулу. Пальпы короткие, у фиксированных экземпляров бывают лишь в 2–3 раза длиннее самой длинной жабры, иногда с тёмными пятнами. Нухальные органы в виде неглубоких широких впадин, начинаются между основаниями пальп и простомииумом (рис. 3, Н). Они достигают до срединной ресничной полосы ЩС-2, но не пересекают её. Число сегментов до 91. Жабры начинаются с первого сегмента, отсутствуют в задних двух третях или половине тела. Их 9...13 пар у мелких (шириной 0.3...0.4 мм) особей, 17...26

(чаще всего 18...20) пар у экземпляров шириной более 1 мм (см. табл.). Жабры задних жаброносных сегментов, как правило, ниже нотоподиальных заштитковых лопастей. В основании жабры слиты с нотоподиальными заштитковыми лопастями, свободная верхняя часть нотоподиальных заштитковых лопастей удлинённая на передних сегментах, каудальнее укорачивается и приобретает более закруглённую форму. Невроподиальные заштитковые лопасти на большей части тела округлые. К заднему концу тела и невроподиальные, и нотоподиальные заштитковые лопасти становятся асимметрично-треугольными. Щетинки в передних параподиях волосовидные, расположены в два ряда; в верхней части нотоподий имеется пучок более длинных щетинок. Крючковидные щетинки появляются во втором ряду невроподии в количестве 2...6, номер сегмента варьирует в зависимости от размера (см. табл.). Так, у особей шириной 0.3...0.4 мм крючковидные щетинки появляются в невроподиях начиная с ЩС-17, в нотоподиях – на один сегмент позже; у особей же шириной более 1 мм – с ЩС-23...36,

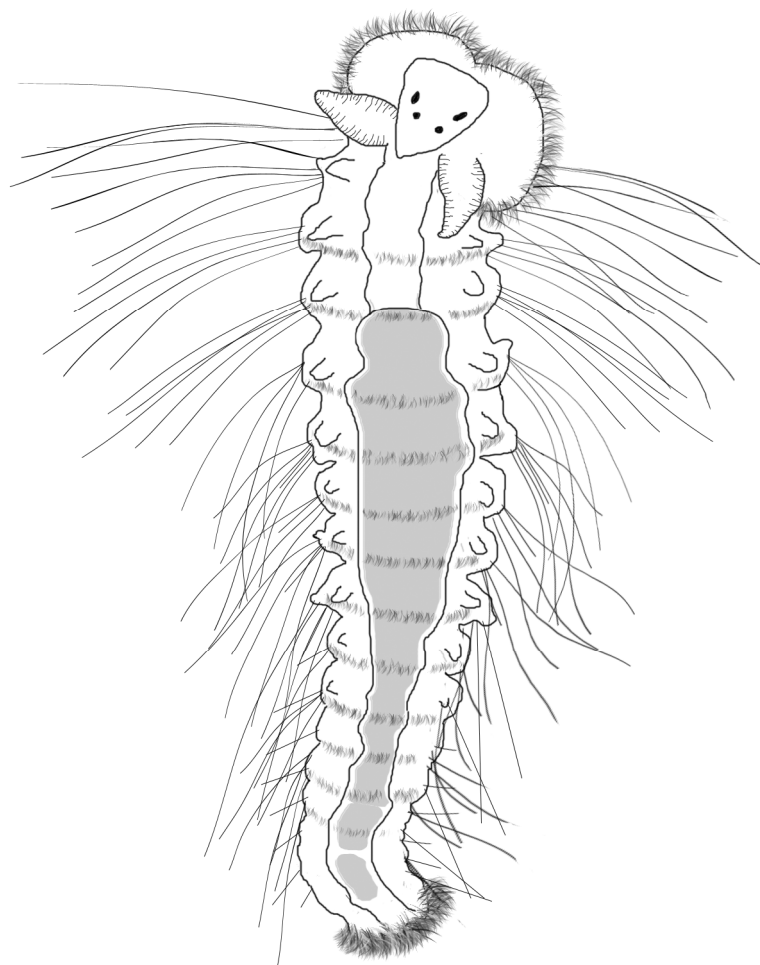


Рис. 4. Нектохета Spionidae (*Marenzelleria sp.*) из Таганрогского залива.

в нотоподиях – на 5...7 сегментов позже. Они дву- или трёхзубые, не отличаются от таковых первой морфы (рис. 3, E–G). Нижний пучок невроподии у ювенильных особей заметен с ЩС-1...2. У особей шире 0.5 мм он выделяется с ЩС-3...4 и содержит на передних сегментах обычно по 2...3 саблевидные щетинки в пучке (редко 4...5), каудальнее их число не превышает двух, они становятся более массивными. Пигидиум несёт 3...5 пар усиков, иногда раздвоенных.

Нектохеты. В трёх пробах сетного планктона, собранных в Таганрогском заливе (рис. 1) с борта ледокола «Капитан Демидов» (февраль 2014 г.), отмечены в большом количестве личинки полихет сем. Spionidae на стадии нектохеты, относящихся к виду, не известному ранее из этого района.

Все личинки находились на стадии 14...17 сегментов. Ширина тела примерно равна ширине прототроха. Простомииум треугольный, с четырьмя глазами, расположенными трапециевидно. Пальпы достигают конца второго сегмента. Нототрохи имеются, начиная со второго сегмента, отсутствуют на двух-трёх последних. Гастротрохи имеются на 3, 5, 7, 9, 11 сегментах. Провизорные щетинки покрыты мелкими зубчиками, наиболее длинные на первом сегменте. Их число уменьшается каудально. Волосовидные щетинки имеются на всех сегментах. Двухзубые крючковидные щетинки появляются в невроподии 10...12 сегмента, в нотоподии, как правило, – на один сегмент позже. Жабры присутствуют с первого по десятый-одиннадцатый сегменты (рис. 4).

Обсуждение

Различия между выделенными морфами включают в первую очередь форму нухальных органов, а также номера первых сегментов с невроподиальными и нотоподиальными крючковидными щетинками, наличие карункула, форму простомиума и пигментацию палъп.

1. Основным отличием между отмеченными двумя видами является форма нухальных органов (см. рис. 2, Н, I и рис. 3, Н). Именно этот признак и позволил связать молодь и крупные экземпляры *Marenzelleria sp. 1*. У молодки этого вида нухальные органы представляют собой узкие петлевидные, вытянутые и расширенные каудально (эполетовидные), окаймлённые ресничками дорсальные депрессии, начинающиеся между простомиумом и основаниями палъп и заканчивающиеся либо до срединной ресничной полоски, соединяющей основания жабр, на втором ЩС, либо пересекая её, в начале ЩС-3. У крупных же экземпляров петлевидность нухальных органов не видна: они представлены изогнутыми и вытянутыми до конца третьего или середины четвёртого ЩС (рис. 2, I) канавками, окаймлёнными ресничками. У *Marenzelleria sp. 2* нухальные органы не имеют расширенного по сравнению со средним каудального отдела; они достигают ресничного пояса ЩС-2, но никогда не пересекают его (рис. 3, Н).

2. Невроподиальные крючковидные щетинки у молодки *Marenzelleria sp. 1* появляются на ЩС-10...12, тогда как у молодки *Marenzelleria sp. 2* они появляются не ранее ЩС-17. Нотоподиальные крючковидные щетинки у молодки обоих видов на один сегмент позже, чем невроподиальные крючковидные щетинки. У крупных же экземпляров *Marenzelleria sp. 1* невроподиальные крючковидные щетинки могут появляться на ЩС-41...44, тогда как у *Marenzelleria sp. 2* появление их отмечено с ЩС-23...26. Нотоподиальные крючковидные

щетинки у крупных экземпляров *Marenzelleria sp. 1* появляются на 9 сегментов позднее появления невроподиальных крючковидных щетинок, а у *Marenzelleria sp. 2* позднее на 5...7 сегментов.

3. Карункул у *Marenzelleria sp. 1* не выражен, и задняя граница простомиума незаметна. У *Marenzelleria sp. 2* карункул короткий, но отчётливый, достигающий примерно середины ЩС-1.

4. Передний край простомиума молодки *Marenzelleria sp. 1* широко закруглён, тогда как у крупных экземпляров простомиум с глубокой средней выемкой на переднем крае, делающей простомиум спереди (особенно при взгляде не строго сверху, а чуть сзади) почти двудольным. Это объясняется наличием на спинной стороне простомиума срединной продольной депрессии, переходящей на передний край, и ориентацией передней части простомиума, как правило, немного вниз. Передний край простомиума у молодки *Marenzelleria sp. 2* или широко закруглённый, или с небольшой, но явственной срединной выемкой; у практически всех крупных экземпляров этого вида передний край простомиума несёт небольшую (отличающуюся от таковой у *Marenzelleria sp. 1* – см. рис. 3, С, D) выемку.

5. У особей шире 1.1 мм существенно различается номер последнего жаберного сегмента: у *Marenzelleria sp. 1* Br=47...51, в то время как у *Marenzelleria sp. 2* Br=17...26.

6. У представителей *Marenzelleria sp. 1* палъпы не пигментированы; у крупных экземпляров *Marenzelleria sp. 2* на палъпах имеется тёмная пигментация в виде тёмных точек и поперечных коротких полос.

На сегодняшний день из рода *Marenzelleria* известно лишь 5 видов [Bick, 2005; World Polychaeta..., 2014]. Длина и форма нухальных органов делает возможным предположение о

соответствии *Marenzelleria sp.* 1 виду *Marenzelleria neglecta* (Sikorski et Bick, 2004), а *Marenzelleria sp.* 2 виду *Marenzelleria arctia* (Chamberlin, 1920). Нумерические признаки также не противоречат этому допущению. Тем не менее, согласно декларированной не так давно норме, таксономические выводы внутри данного рода могут с несомненностью быть сделаны, лишь будучи поддержанными методами генетического анализа [Blank et al., 2008; Blank, Bastrop, 2009]. Эта задача и должна быть разрешена в будущем. Поэтому мы и планируем сопроводить наши выводы более подробной таксономической частью, содержащей как дополнения, так и исправления существующих на данный момент описаний исследуемых видов.

Нектохеты. В Таганрогском заливе из семейства Spionidae нами ранее отмечались только личинки рода *Polydora*, у которых уже на стадии 14 сегментов видны специализированные щетинки V сегмента и имеется характерная тёмная пигментация тела. Виды, личинки которых могли быть занесены из Азовского моря с течениями, также отчётливо отличаются от наших экземпляров. Нектохеты *Scolecopsis (Parascolecopsis) sp.* (у М.И.Киселёвой [2004] приводятся как *Pseudomalacoceros tridentata*) отличаются в первую очередь тем, что ширина средней части тела больше ширины прототроха, спинные провизорные щетинки только с одним рядом зубчиков, кишечник с отчётливым сужением в задней части [Киселёва, 2004]. Личинки *Microspio mecznikowianus* (Claparède, 1869) на 14-сегментной стадии отличаются значением VH, равным 9, длинными (доходящими до 3...4 сегмента) пальцами, тремя парами глаз, расположенными в одну линию и тёмной пигментацией простомиума и щетинковых сегментов [Киселёва, 2004]. Нектохеты *Pygospio elegans* (Claparède, 1863) отличаются чёрной пигментацией кишечника и глотки,

рядами пигментных клеток на сегментах туловища, особенно на последнем [Киселёва, 2004]. Нектохеты *Spio filicornis* (Müller, 1776) отличаются наличием трёх пар глаз и парных пигментных пятен на сегментах тела [Киселёва, 2004]. При этом признаки наших экземпляров хорошо соответствуют описанию личинок *M. neglecta*, развитие которых (под именем *M. viridis*) описано в работе R. Bochert и A. Bick [1995]; однако аналогичной работы для других видов рода нет. Таким образом, установить принадлежность нектохет к конкретному виду на данный момент не представляется возможным.

Следует отметить, что представители рода *Marenzelleria* уже известны как инвазивные [Bick, Zettler, 1997]. Так, *M. neglecta*, распространённый на атлантическом побережье Америки и в Канадской Арктике, вселился в Балтийское море и в настоящее время является одним из устойчивых компонентов его экосистемы, а массовое развитие *M. arctia* в Финском заливе вызвало коренную перестройку всей экосистемы [Максимов и др., 2014]. В фауне морей юга России и Средиземного моря этот род до сего дня не был известен [Киселёва, 2004; Güley K.Ş., Melih E.Ç., 2012]. Таким образом, в бассейн Азовского моря представители этого рода могли попасть с судами, идущими как из северной Атлантики через Средиземное и Чёрное моря, так и из Балтийского моря через Волго-Балтийский и Волго-Донской канал. Причём второй путь кажется более вероятным, так как именно оба этих вида (*M. arctia* и *M. neglecta*) сосуществуют в районе Финского залива Балтийского моря. В случае подтверждения этих предположений логично ожидать скорого появления представителей рода *Marenzelleria* и в бассейне Каспийского моря: абиотические условия в дельте Волги и Северном Каспии сходны с таковыми дельты Дона и Таганрогского залива.

Заключение

Как показали исследования вселения *Marenzelleria* spp. в прибрежные воды северной Европы, появление этих полихет приводит, вследствие активной биотурбации грунта, к улучшению кислородного режима придонного слоя вод. Увеличивается окисленный слой донных осадков, препятствующий выходу фосфатов из отложений [Norikko et al., 2012]. Изменение соотношения растворённого азота и фосфора приводит к уменьшению доли сине-зелёных водорослей в фитопланктоне, что, в свою очередь, улучшает кормовую базу зоопланктона. В частности, исследования в Финском заливе показали благоприятный эффект вселения *M. arctia* на кислородный режим и формирование кормовой базы рыб – как планктофагов (косвенно, за счёт увеличения биомассы кормового планктона), так и бентофагов [Максимов и др., 2014]. Поэтому, в случае успешной натурализации этих полихет можно ожидать уменьшения летнего цветения сине-зелёных водорослей, значительно усилившегося в последние годы, и некоторого общего улучшения санитарного состояния вод дельты Дона и Таганрогского залива.

Благодарности

Авторы благодарны Свистуновой Л.Д. за предоставление для работы сборов сетного зоопланктона, а также команде НИС «Профессор Панов» и работникам НЭБ «Кагальник».

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения наук о Земле РАН № 13 «Географические основы устойчивого развития РФ и её регионов»: «Влияние экосистемных перестроек на биоту Азовского и Каспийского бассейнов в процессе изменения климата и антропогенного воздействия», гос. регистрация № 01201261869, и базовой темы НИР «Современное состояние и многолетняя изменчивость прибрежных

экосистем южных морей России», гос. регистрация № 01201363187.

Литература

- Анненкова Н.П. Пресноводные и солоноватоводные Polychaeta СССР // Определители организмов пресноводных вод СССР: Пресноводная фауна. Л., 1930. Вып. 2. С. 1–47.
- Брайко В.Д., Бэческу М., Виноградов К.А. Простейшие, черви: Определитель фауны Чёрного и Азовского моря. Киев: Наукова думка, 1968. Т. 1. 426 с.
- Воробьёв В. П. Бентос Азовского моря // Тр. АзЧерНИРО. 1949. Т. 13. С. 1–193.
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. 409 с.
- Максимов А.А., Ерёмкина Т.Р., Ланге Е.К., Литвинчук Л.Ф., Максимова О.Б. Режимная перестройка экосистемы восточной части Финского залива вследствие инвазии полихет *Marenzelleria arctia* // Океанология. М.: Наука, 2014. Т. 54. № 1. С. 52–59.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. О реликтовой фауне низовьев Дона // Труды Ростовского областного биологического общества. Ростов-на-Дону, 1939. Вып. 3. С. 3–17.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря // Зоол. журн. 1960. Т. 39. № 10. С. 1454–1466.
- Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна: Сборник научных трудов (2010–2011 гг.). Ростов-на-Дону: ФГУП «АзНИИРХ», 2012. 406 с.
- Остроумов А.А. Разбор книги В.К. Совинского «Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна // Учёные записки Казанского ун-та. 1903.
- Сёмин В.Л., Коваленко Е.П., Савикин А.И. *Aracia* sp. (Polychaeta: Sabellidae) из дельты р. Дон // Российский журнал биологических инвазий, 2014. №4. С. 97–101.

- Студеникина Е.И., Воловик С.П., Толоконникова Л.И., Фроленко Л.Н., Селиванова Е.В. Характеристика донных сообществ Азовского моря в современный период // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна: Сборник научных трудов (1996–1997 гг.). Ростов-на-Дону, 1998. С. 67–78.
- Фроленко Л.Н. Полихеты Азовского моря и особенности их развития // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна: Сборник научных трудов АзНИИРХ (1998–1999 гг.) / Под ред. Э.В. Макарова. Ростов-на-Дону: БКИ, 2000. С. 62–65.
- Чернявский В.И. Материалы для сравнительной зоогеографии Понта // Труды I съезда русских естествоиспытателей и врачей. 1868. Отд. зоол. С. 19–136.
- Bick A. A new Spionidae (Polychaeta) from North Carolina, and a redescription of *Marenzelleria wireni* Augener, 1913, from Spitsbergen, with a key for all species of *Marenzelleria* // Helgol. Mar. Res. 2005. 59: 265–272.
- Bick A., Zettler M.L. On the identity and distribution of two species of *Marenzelleria* (Polychaeta, Spionidae) in Europe and North America // Aquatic Ecology. 1997. 31: 137–148.
- Blank M., Bastrop R. Phylogeny of the mud worm genus *Marenzelleria* (Polychaeta, Spionidae) inferred from mitochondrial DNA sequences // Zoologica Scripta. May 2009. 38, 3. P. 313–321.
- Blank M., Laine A. O., Jürss K., Bastrop R. Molecular identification key based on PCR/RFLP for three polychaete sibling species of the genus *Marenzelleria*, and the species' current distribution in the Baltic Sea // Helgoland Marine Research. June 2008. Volume 62. Issue 2. P. 129–141.
- Bochert R., Bick A. Reproduction and larval development of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) // Marine Biology. 1995. 123: 763–773.
- Güley K.Ş., Melih E.Ç. A check-list of polychaete species (Annelida: Polychaeta) from the Black Sea // Black Sea/Mediterranean Environment. 2012. Vol. 18. No. 1. P. 10–48.
- Norkko J., Reed D.C., Timmermann K., Norkko A., Gustafsson B.G., Bonsdorff E., Slomp C.P., Carstensen J., Conley D.J. A welcome can of worms? Hypoxia mitigation by an invasive species // Global Change Biology. 2012. V.18. Issue 2. P. 422–434.
- Sikorski A.V., Bick A. Revision of *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Spionidae, Polychaeta) // Sarsia. 2004. 89: 253–275.
- World Polychaeta database. Accessed through / Ed. G. Read, K. Fauchald. 2014 // World Polychaeta database on 2014-04-25 // (<http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetails&id=329222>). Проверено 25.04.2014.

PENETRATION OF GENUS *MARENZELLERIA* (POLYCHAETA: SPIONIDAE) INTO THE DON RIVER ESTUARY AND THE TAGANROG BAY

© 2016 Syomin V.L.¹, Sikorski A.V.², Kovalenko E.P.¹, Bulysheva N.I.¹

¹ Institute of Arid Zones of Southern Scientific Center of the RAS; semin@ssc-ras.ru

² Akvaplan-niva AS, Framcenteret, N – 9296, Tromsø, Norway; as@akvaplan.niva.no

During the monitoring investigations in the Don River estuary and the Taganrog bay, two alien polychaete species of the genus *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (fam. Spionidae) were recorded. Adult specimens were collected in March – April and November 2014. Also, high abundances of spionid nectochaetes supposedly belonging to these species were recorded in February 2014 in the Taganrog bay. Descriptions of present adult and larval specimens are given, and two morphological groups are distinguished, followed by the discussion of their identity and possible results of their settling. Probable way of their penetration is transferring of pelagic larval stages from the Baltic or North seas in ballast water tanks, for many tankers use to spill their ballast waters in this area.

Key words: *Marenzelleria*, Spionidae, Polychaeta, ballast waters, invader species.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ФЛОРЫ В БАССЕЙНЕ РЕКИ МОКШИ

© 2016 Силаева Т.Б., Агеева А.М.

Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва, г. Саранск 430005
tbsilaeva@yandex.ru, ageeva-75@bk.ru

Поступила в редакцию 15.10.2014

Приводятся данные о видовом составе чужеродной флоры бассейна Мокши в пределах Приволжской возвышенности. Отмечены редкие и вновь выявленные виды. Выделены группы заносных видов по времени, способу заноса и степени натурализации. Доминируют во флоре азиатские, средиземноморские виды, значительна группа американских растений. Приводятся списки растений бассейна, включённые в Чёрную книгу флоры Средней России. Показаны различия в характере натурализации случайно и преднамеренно интродуцированных видов. Перечислены инвазионные растения, отмечены особенности их распространения в пределах изученной территории.

Ключевые слова: бассейн реки Мокши, чужеродные и инвазионные растения, пути и способы заноса, натурализация, Чёрная книга флоры.

Введение

Всё более актуальной становится проблема вселения многочисленных видов растений и животных на новые территории. Глобальный характер этих процессов приводит к серьёзным экологическим последствиям. Биологические инвазии становятся одной из главных угроз сохранению биологического разнообразия. Чужеземные виды наносят большой ущерб лесному и сельскому хозяйству, нарушают функционирование городских экосистем, влияют на здоровье людей, вызывая различные аллергии и другие заболевания [Миркин, Наумова, 2002; Алимов, Богуцкая, 2004; Павлов и др., 2009]. Происходит внедрение инородных видов в природные сообщества, в том числе и на особо охраняемые территории, задача которых – сохранение природного разнообразия. Для разработки мер по предотвращению биологических инвазий, снижению их негативного эффекта в первую очередь необходимы исследования видового состава заносных видов, особенностей

их распространения и натурализации во вторичном ареале [Gilbert, Lechowicz, 2005; Richardson, Pyšek, 2006; Pyšek et al., 2010]. Актуальны исследования, посвящённые рассмотрению вопросов устойчивости растительных сообществ к инвазиям инородного происхождения [Davis et al., 2000; Davies et al., 2007; Акатов, Акатова, 2010].

Материал и методика

Мокша – крупная река, протекающая в Пензенской области, Республике Мордовия и Рязанской области, небольшие фрагменты бассейна расположены также в Тамбовской и Нижегородской областях. Верхняя часть бассейна Мокши находится на северо-западных отрогах Приволжской возвышенности, средняя и нижняя – на Окско-Донской равнине. Река впадает в Оку в Рязанской области. Её длина 656 км, площадь бассейна – 51 000 км² [Ямашкин, 1998, 2001; Водные ресурсы..., 1999; Ямашкин и др., 2004; Географический атлас..., 2012].

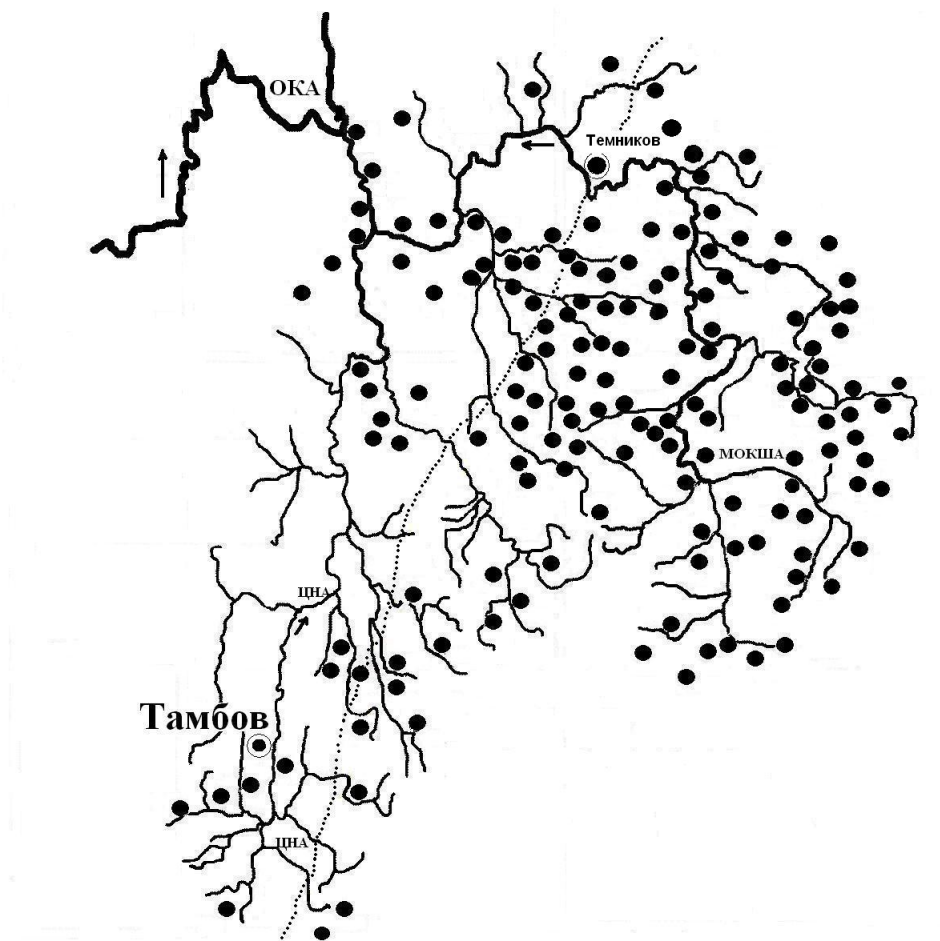


Рис. 1. Основные пункты полевых исследований в бассейне р. Мокши (пунктиром – показана граница между Окско-Донской низиной (слева) и Приволжской возвышенностью (справа)).

Растительный покров бассейна Мокши богат из-за расположения в переходной полосе между подтаёжными и широколиственными лесами и лесостепью. Колебания погодных условий, разнообразие типов рельефа, почв обуславливают существование различных флористических комплексов. Однако бассейн Мокши как и весь Волжский бассейн, находится в зоне интенсивного хозяйственного освоения, поэтому его растительный покров испытывает значительное воздействие деятельности человека [Коломыц, 2008; Розенберг, 2009]. В последние несколько столетий произошла значительная трансформация растительного покрова изучаемой территории. Вырублены леса, распаханы степные и луговые территории. На обширных пространствах существуют пашни и

пастбища. Построены города и посёлки, многочисленные транспортные магистрали, промышленные предприятия. В результате возникли благоприятные условия и биотопы для вселения чужеземных растений и животных.

С 2003 по 2014 г. в рамках исследований флоры бассейна р. Мокши, изучена чужеземная фракция данной флоры. Для этого обследовано во флористическом отношении более 160 пунктов. Полевые исследования проведены традиционным маршрутным методом [Программы флористических исследований..., 1987; Полевые методы..., 2004]. Пункты полевых исследований с участием авторов приведены на рисунке 1.

Кроме того, учтены гербарные сборы по флоре бассейна р. Мокши в Гербариях Москвы (MW, МНА, МОСП),

Санкт-Петербурга (LE), Пензы (PKM), Саранска (GMU), Мордовского государственного заповедника (HMNR), а также доступные источники литературы. Отдельные участки бассейна в ботаническом отношении изучались в рамках исследования флоры отдельных административных регионов [Космовский, 1890; Флора Мордовской АССР, 1968; Бармин, 2000; Солянов, 2001; Васюков, 2004, Письмаркина, 2006; Сосудистые растения..., 2010; и др.], а также бассейна Мокши в целом или его частей [Силаева, 1989; Агеева, Силаева, 2010; Агеева, 2011].

Результаты

На основе собственных полевых исследований и обобщения материала, имеющегося в литературе и гербарных хранилищах, во флоре части бассейна Мокши, расположенной на Приволжской возвышенности, зарегистрировано 314 видов (около 25% флоры в целом) сосудистых растений из 204 родов и 54 семейств. Обнаружены новые виды заносных сосудистых растений для Средней России – *Ornithopus sativus* L., для бассейна р. Мокши в целом и в частности – Республики Мордовия, Пензенской и Тамбовской областей: *Juncus nastantus* V. Krecz. et Gontsch., *Crataegus chlorocarpa* Lenne et C. Koch., *Rosa dumalis* Bechst., *R. villosa* L. В 2013 г. обнаружены новые виды для флоры Республики Мордовия *Typha elata* Vogeau, *Atriplex patens* (Litv.) Pjin (07.09.2013, А. Агеева, А. Агеев GMU, MW). Выявлены новые местонахождения многих редких заносных видов. Например, *Spergularia salina* J. et C. Presl в Республике Мордовия был известен по единичным находкам из Ардатовского, Zubovo-Полянского, Рузаевского и Чамзинского районов [Сосудистые растения..., 2010]. В 2013 г. он впервые отмечен в Торбеевском районе. *Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz. был собран в Мордовии лишь в 1991 г. на

засолённом лугу у основания ж.-д. насыпи в г. Рузаевка (21.09.1991, С.Р. Майоров, MW). Нами зарегистрирован в сходных условиях на ж.-д. насыпи в пос. Торбеево (07.09.2013, А. Агеева, А. Агеев GMU, MW). Несколько чужеродных видов (*Bromus secalinus* L., *Vaccaria hispanica* (Miller) Rauschert и другие) в бассейне Мокши, как и на сопредельных территориях [Силаева, 2011] принадлежат к числу исчезающих.

Ядро чужеземной флоры бассейна р. Мокши образуют десять семейств покрытосеменных растений, приведённых ниже на рисунке 2. По сравнению с аборигенной фракцией в число ведущих семейств среди заносных растений не попали *Cyperaceae*, *Scrophulariaceae*, *Ranunculaceae*. Семейства *Cruciferae*, *Chenopodiaceae* и *Polygonaceae* напротив, оказались в группе лидирующих.

Доминируют среди чужеземных растений травянистые растения, их 261 (83%) вид, причём более половины из них – однолетники (52%), что свидетельствует о значительной терофитизации флоры изучаемого бассейна и типично для чужеземных фракций многих флор.

По результатам наших исследований выявлены следующие соотношения групп видов по способу вселения и степени их натурализации (таблица).

Во флорогенетическом спектре чужеземных видов самую многочисленную группу составили азиатские виды (32%), в том числе выходцы из Ирано-Туранской флористической области (16%). Вторую позицию занимают виды Средиземноморской флористической области (25%), а третью – выходцы из Америки (22%). По времени заноса во флору 57 видов археофитов и 255 – кенофитов.

Устойчивый компонент чужеродной фракции составляют агриофиты и эпокофиты, участие которых в изученной флоре повышено

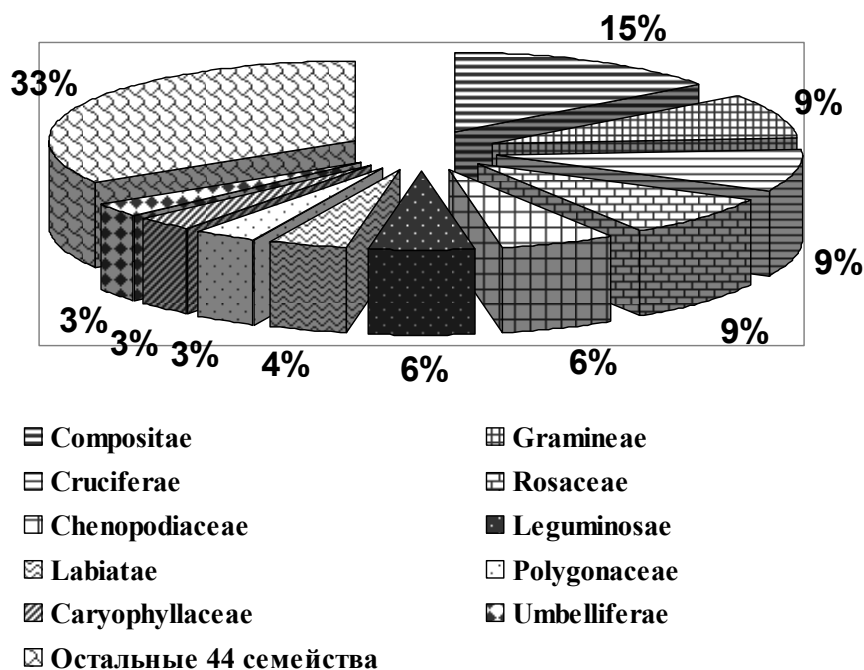


Рис. 2. Соотношение ведущих десяти семейств чужеродной фракции флоры бассейна р. Мокши.

Таблица. Соотношение групп видов адвентивной флоры по способу вселения и степени натурализации

Группы видов	эфемерофиты		колонофиты		эпекофиты		агриофиты		ИТОГО:	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Ксенофиты	27	8.6	22	7.0	86	27.4	14	4.5	149	46.8
Эргазиофитофиты	61	19.4	35	11.1	18	5.7	6	1.9	120	38.5
Ксено-эргазиофитофиты	9	2.9	25	8.0	8	2.5	4	1.3	46	14.7
ВСЕГО	97	30.9	82	25.8	112	35.9	24	7.7	314	100.0

(около 45%). Во флоре Республики Мордовия на эти группы приходится всего 36%, Тульской области – 35, бассейна реки Суры – 32%. Считаем, что это связано с отсутствием на изученной территории крупных городов, малой протяжённостью железных дорог. В урбанофлорах кроме транспортных путей влияют на состав чужеземной флоры озеленение, садоводство и огородничество, наличие ботанических садов и дендрариев, которые привносят во флоры большое число эфемерофитов и колонофитов.

Изучение чужеземных растений бассейна Мокши показало значительные различия в характере натурализации случайно занесённых растений (ксенофитов) с одной стороны и растений, ускользающих из культуры (эргазиофитофитов и ксеноэргазиофитофитов) с другой стороны (рис. 3).

Среди случайно интродуцированных видов повышены доли агриофитов и особенно эпекофитов (более чем в 3.5 раза). В группе преднамеренно интродуцированных растений напротив,

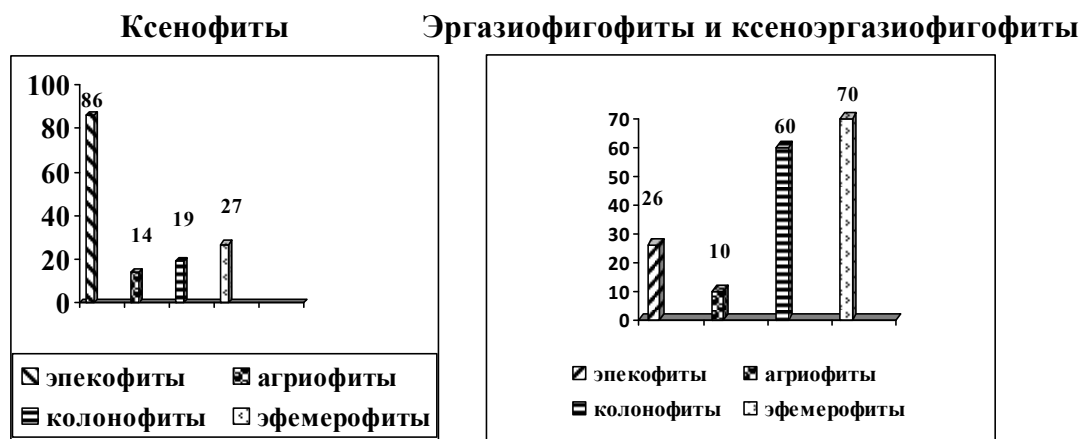


Рис. 3. Различия в соотношении видов по степени натурализации в группе ксенофитов и эргазиофитов и ксеноэргазиофитов

почти в 3 раза больше колонофитов и более чем в 2 раза – эфемерофитов.

Среди чужеродных растений есть надоедливые сорняки посевов, растения опасные для здоровья человека (источники поллинозов *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. trifida*, *Acer negundo* L.; ядовитые – *Heracleum sosnowskyi* Manden. и др.).

Во флоре бассейна зарегистрировано 46 видов цветковых растений из 52, включенных в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010]. Они принадлежат к 21 семейству. Ниже приводим их список: *Eloдея canadensis* Michx., *Hordeum jubatum* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina, *Puccinellia distans* (L.) Parl., *Juncus tenuis* Willd., *Reynoutria japonica* Houtt., *Atriplex tatarica* L., *Amaranthus albus* L., *A. retroflexus* L., *Sisymbrium volgense* Bieb. ex Fourn., **Cardaria draba* (L.) Desv., *Lepidium densiflorum* Schrad., **Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E. Schulz, **Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Oxalis stricta* L., **Euphorbia peplus* L., *Acer negundo* L., *Impatiens glandulifera* Royle, **I. parviflora* DC., *Elaeagnus angustifolia* L., **Hippophaë rhamnoides* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. pseudorubescens* A. Skvorts., *Oenotera biennis* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.,

Symphytum caucasicum Bieb., *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et. Gray, *Helianthus tuberosus* L., *Bidens frondosa* L., *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake, *G. parviflora* Cav., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz, *Senecio viscosus* L., *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb., *Solidago canadensis* L., *S. gigantea* Ait., *Aster × salignus* Willd., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *E. canadensis* L.

Большинство перечисленных растений по их роли в растительном покрове бассейна – инвазионные. Исключение составляют 6 видов, которые имеют в бассейне тенденцию к расселению, но распространены локально, лишь на отдельных участках бассейна (в списке они отмечены * – звездочкой).

На территории бассейна встречаемость инвазионных видов различна. В северной части изученной территории в массе отмечены *Lupinus polyphyllus* (рис. 4), *Heracleum sosnowskyi*, *Geranium sibiricum*, *Epilobium adenocaulon*, *Erigeron annuus*. На юге бассейна массово распространены *Anisantha tectorum*, *Bidens frondosa*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Onopordum acanthium*. К группе видов, которые встречаются равномерно по всей изучаемой территории, относятся *Eloдея canadensis*, *Juncus tenuis*,

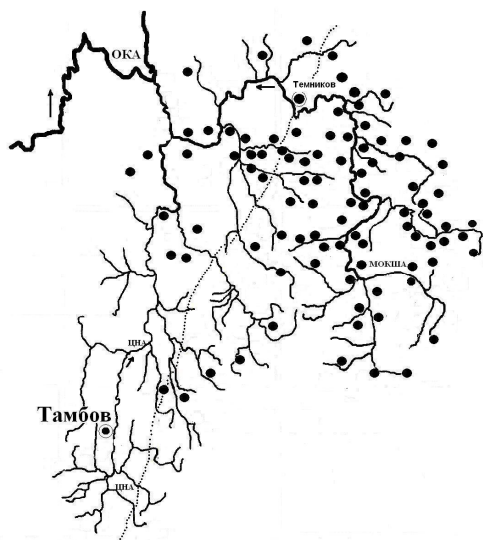


Рис. 4. Карта-схема распространения в бассейне Мокши *Lupinus polyphyllus*.

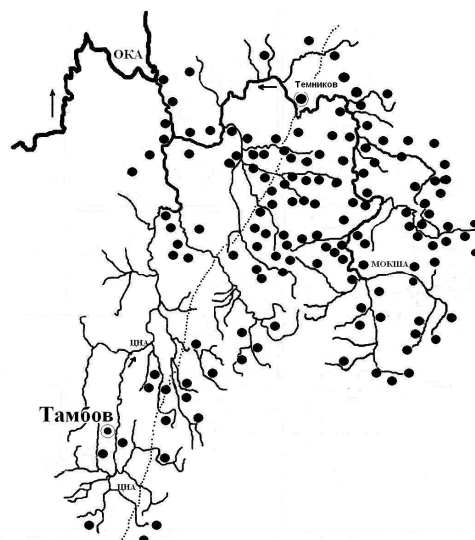


Рис. 5. Карта-схема распространения в бассейне Мокши *Echinocystis lobata*.

Amaranthus albus, *A. retroflexus*, *Lepidium densiflorum*. *Acer negundo*, *Echinocystis lobata* (рис. 5), *Erigeron canadensis*, *Senecio viscosus*.

К группе видов, отмечаемых на территории флоры спорадически, относятся *Galega orientalis*, *Oenothera biennis*, *O. rubricaulis*, *Aster salignus*, *Galinsoga ciliata*, *G. parviflora*.

Необходимо отметить, что расселение нескольких видов на изученной территории происходит крайне стремительно. Например, *Bidens frondosa* впервые в Мордовии была зарегистрирована в 1993 г., в настоящее время произрастает повсеместно по территории республики и бассейну Мокши. По данным Н.А. Бармина [2000], при специальном исследовании адвентивной флоры Республики Мордовия приводится лишь 5 местонахождений *Erigeron annuus*, который в настоящее время встречается повсеместно, а на вырубках, брошенных полях образует сплошные массовые заросли. *Galinsoga parviflora* зарегистрирована нами лишь в 1982 г. [Силаева, 1989]. В настоящее время в бассейне Мокши это массовый сорняк полей и огородов, сильно снижающий урожайность особенно овощных и пропашных культур.

Инвазионные виды разделены по категориям, принятым в Чёрной книге флоры Средней России [Виноградова и

др., 2010]: 0 – трансформеры, в значительной степени преобразующие природные сообщества (*Elodea canadensis*, *Acer negundo*, *Heracleum sosnowskyi*, *Bidens frondosa*); 1 – трансформеры, активно внедряющиеся в сообщества (12 видов – *Juncus tenuis*, *Impatiens glandulifera*, *Erigeron annuus*, *Lupinus polyphyllus* и др.); 2 – активно расселяющиеся инвазионные виды (11 видов – *Galega orientalis*, *Sisymbrium volgense*, *Geranium sibiricum*, *Solidago canadensis* и др.), 3 – активно натурализующиеся инвазионные растения (13 видов – *Hordeum jubatum*, *Cardaria draba*, *Galinsoga ciliata*, *Helianthus tuberosus* и др.), 4 – потенциальные инвазионные виды (6 видов – *Amaranthus blitoides*, *Impatiens parviflora*, *Solidago serotinoidea* и др.).

Важнейшими инструментами мониторинга состояния растительного покрова и живой природы в целом конкретных регионов являются и могут стать «цветные книги»: красные, зелёные, чёрные. На основе изучения современного распространения чужеземных видов и их роли в растительных сообществах нами составлены списки видов для включения в региональные Чёрные книги флор Республики Мордовия, Пензенской и Тамбовской областей. Всего таких 46 видов. Почти половина из них (47%) проникли в естественные

сообщества, остальные – активно натурализуются по нарушенным местообитаниям. Половина видов этого списка – выходцы из Северной Америки, легко натурализующиеся на нашей территории на тех же широтах в сходных климатических условиях. В отличие от флоры Средней России в бассейне Мокши по способу иммиграции среди инвазивных видов преобладают ксенофиты (65% против 42), следовательно – биологическое загрязнение флоры на территории бассейна обусловлено в большей степени случайным заносом видов. Это также связано с отсутствием в бассейне Мокши крупных городов и посёлков, которым, как правило, сопутствуют развитые системы озеленения. Основное число инвазивных растений отмечено в рудеральных местообитаниях (62%). Среди природных ценозов наибольшей трансформации подверглись луговые (15%), лесо-луговые и лугово-болотные (14%) сообщества.

Таким образом, ландшафты бассейна р. Мокши в пределах Приволжской возвышенности испытывают ощутимое антропогенное воздействие. Ярким проявлением такого воздействия служит проникновение на изученную территорию многих чужеземных растений, среди которых есть меняющие структуру местных растительных сообществ. Инструментом для сокращения негативных последствий вселения и распространения на изучаемой территории чужеземных растений должны стать региональные Чёрные книги и программы по их ведению.

Заключение

Чужеземные растения во флоре бассейна Мокши в пределах Приволжской возвышенности включают более 25% видов. 10 ведущих семейств (*Compositae*, *Gramineae*, *Cruciferae*, *Rosaceae*, *Chenopodiaceae* и др.) объединяют 66% чужеродных видов. Преобладают среди заносных

растений травы (83%), а в их составе – однолетники (52%). Большинство растений представлено азиатскими видами (32%), в том числе выходцами из Ирано-Туранской флористической области (16%). Значительна группа видов Средиземноморской флористической области – 25%, американских видов – 22%. Различен характер натурализации случайно и преднамеренно занесённых видов. Среди первых повышены доли агриофитов и эпекофитов (более чем в 3.5 раза), а в группе сознательно занесённых растений почти в 3 раза больше колонофитов и более чем в 2 раза – эфемерофитов. К числу инвазивных отнесено 46 видов, большинство из них – результат случайного заноса.

Благодарности

Авторы выражают благодарность всем коллегам – сотрудникам МГУ им Н.П. Огарёва, участвовавшим в проведении исследований; за помощь в определении гербария сотрудникам МГУ им. М.В. Ломоносова: В.С. Новикову, Ю.Е. Алексею, Т.И. Варлыгиной, С.Р. Майорову, Е.Э. Северовой, А.П. Сухорукову, А.В. Щербакову, О.В. Юрцевой; сотрудникам БИН РАН: Н.Н. Цвелёву, Р.В. Камелину, Д.В. Гельтману, И.О. Бузуновой, В.И. Дорофееву, А.Н. Сенникову, А.К. Сытину.

Часть результатов получена в рамках выполнения государственного задания Минобрнауки России (проект № 6.783.2014К).

Литература

- Агеева А.М. Флора бассейна реки Мокши в пределах Приволжской возвышенности: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2011. 549 с.
- Агеева А.М., Силаева Т.Б. К адвентивной флоре бассейна р. Мокши в пределах Приволжской возвышенности // Тр. Рязан. отд-ния Рус. бот. о-ва. Рязань, 2010. Вып. 2, ч. 1: Окская флора: материалы Всерос. шк.-семинара по сравнительной флористике,

- посвящ. 100-летию «Окской флоры» А.Ф. Флёрова (23–28 мая 2010 г., Рязань). С. 156–160.
- Акатов В.В., Акатова Т.В. Полночленность и устойчивость к инвазивным видам растительных сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий // Экология. 2010. № 3. С. 191–198.
- Алимов А.Ф., Богоуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., 2004. 436 с.
- Бармин Н.А. Адвентивная флора Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 302 с.
- Васюков В.М. Растения Пензенской области. Пенза: Изд-во Пенз. гос. ун-та, 2004. 184 с.
- 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.
- Водные ресурсы Республики Мордовия и геоэкологические проблемы их освоения / А.А. Ямашкин, В.Н. Сафонов, А.М. Шутов [и др.]. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1999. 720 с.
- Географический атлас Республики Мордовия. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2012. 204 с.
- Коломыц Э.Г. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука. 2008. 427 с.
- Космовский К.А. Ботанико-географический очерк западной части Пензенской губернии и список дикорастущих в ней семенных и высших споровых растений. М.: Изд-во МОИП, 1890. 92 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, № 6. С. 500–508.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварёва Е.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. М.: ООО «Типография левко»; Институт устойчивого развития / Центр экологической политики России, 2009. 84 с.
- Письмаркина Е.В. Флора городов Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2006. 362 с.
- Полевые методы исследования растений: Учеб. пособие по проведению полевых практик / А.С. Лукаткин, В.К. Левин, В.В. Лещанкина [и др.]; под общ. ред. проф. А.С. Лукаткина. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2004. 160 с.
- Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л.: Наука, 1987. С. 219–237.
- Розенберг Г.С. Волжский бассейн: На пути к устойчивому развитию. Тольятти: ИЭВБ РАН. 2009. 477 с.
- Силаева Т.Б. О новых адвентивных видах флоры Мордовии // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: материалы совещ. (1–3 февр. 1989 г., Москва). М., 1989. С. 44–45.
- Солянов А.А. Флора Пензенской области. Пенза: ПГУ им. В.Г. Белинского, 2001. 310 с.
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): Монография / Т.Б. Силаева, И.В. Кирюхин, Г.Г. Чугунов и др. Под общ. ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Флора Мордовской АССР. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 1968. 137 с.
- Ямашкин А.А. Физико-географические условия и ландшафты Мордовии. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1998. 156 с.
- Ямашкин А.А. Геоэкологический анализ процесса хозяйственного

- освоения ландшафтов Мордовии. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2001. 232 с.
- Ямашкин А.А., Руженков В.В., Ямашкин Ал.А. География Республики Мордовия. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2004. 168 с.
- Davies K.F., Harrison S., Safford H.D., Viers J.H. Productivity alters the scale dependence of the diversity-invasibility relationship // *Ecology*. 2007. Vol. 88, № 8. P. 1940–1947.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // *J. of Ecology*. 2000. V. 88. P. 528–536.
- Gilbert B., Lechowicz M.J. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity // *Ecology*. 2005. V. 86, № 7. P. 1848–1855.
- Pyšek P., Chytrý M., Jarošík V. Habitats and land use as determinants of plant invasions in the temperate zone of Europe // *Bioinvasions and Globalization. Ecology, economics, management, and policy*. Oxford University Press, 2010. P. 66–79.
- Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // *Progress in Physical Geography*. 2006. V. 30, № 3. P. 409–431.
- Silaeva T.B. Alien Species of the Flora in the Sura River Basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. Vol. 2, No. 4. P. 250–255.

FLORA ALIEN SPECIES IN THE MOKSHA RIVER BASIN

© 2016 Silaeva T.B., Ageeva A.M.

N.P.Ogarev Mordovian State University, 430005, Russia, Republic of Mordovia, Saransk
tbsilaeva@yandex.ru, ageeva-75@bk.ru

Data on species composition of the alien flora of the Moksha River basin within Privolzhskaya Vozvyshennost' are given. Rare and newly revealed species are recorded. The groups of alien species are identified according to the way of introduction, time introduction and degree of naturalization. Asian and Mediterranean species dominate in all of flora, and the group of American plants is also considerable. The lists of plants of the basin included into the Black Data Book of the Central Russian flora are presented. The differences in the character of naturalization between accidentally and intentionally introduced species are shown. Invasive plants are listed, and the features of their distribution within the area studied are noted.

Key words: Moksha River basin, alien and invasive plants, ways of introduction, naturalization, Black Data Book of flora.

НАХОДКИ БРАЗИЛЬСКОЙ ЭЛОДЕИ В ВОДОЁМАХ-ОХЛАДИТЕЛЯХ ВЕРХНЕТАГИЛЬСКОЙ ГРЭС (СРЕДНИЙ УРАЛ)

© 2016 Фоминых А.С.¹, Мухутдинов В.Ф.¹, Киприянова Л.М.²

¹ ФГУП РосНИИ Комплексного использования и охраны водных ресурсов,
Екатеринбург 620049, fominyh82@mail.ru

² ФГБУН Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирский филиал,
Новосибирск 630090, kipr@iwep.nsc.ru

Поступила в редакцию 09.12.2014

В статье приведены данные о находках вида-вселенца бразильской элодеи *Egeria densa* на Среднем Урале в двух водоёмах-охладителях Верхнетагильской ГРЭС. Предполагаемая причина появления *E. densa* в водоёмах-охладителях – занос из аквариумной культуры.

Ключевые слова: *Egeria densa*, чужеродный вид, высшая водная растительность, водоём-охладитель, Средний Урал.

Введение

Egeria densa Planch. (syn. *Anacharis densa* (Planch.) Vict., *Elodea densa* (Planch.) Caspari) – бразильская элодея, в русскоязычной литературе также упоминается как элодея густолиственная или элодея зубчатая, относится к семейству водокрасовые Hydrocharitaceae (подкласс Alismatidae). Девять из семнадцати родов семейства происходят из Южной Америки, произрастая в тропическом и субтропическом климате [Koehler, Vove, 2001]. В состав рода *Egeria* входят три вида. *E. najas* Planch. и *E. densa*, впервые описанные в 1848 г., распространены симпатрично в штате Минас-Жерайс Восточной Бразилии и прибрежных районах Аргентины и Уругвая [Cook, Urmí-König, 1984]. Третий вид *E. heterostemon* Koehler & Vove был недавно описан из штатов Мату-Гросу и Гояс (Центральная Бразилия) [Koehler, Vove, 2001].

Привлекательный и неприхотливый вид, *Egeria densa* стала очень популярна в качестве аквариумного растения и начала продаваться в аквариумных магазинах по всему земному шару. Самая ранняя находка вида за

пределами естественного ареала датируется 1893 г., когда данное растение было обнаружено в Лонг-Айленде, Нью-Йорк, США. На сегодняшний день *E. densa* обнаружена в водоёмах большинства восточных и западных штатов и даже проникла на Гавайи, Аляску и в некоторые штаты Канады [Les, Mehrhoff, 1999; Yarrow et al., 2009]. На данный момент в большинстве штатов США и Канады её запрещено ввозить и распространять в коммерческих целях [Les, Mehrhoff, 1999].

В Европе первые сообщения о появлении *Egeria densa* в водоёмах начали поступать с 1910 г. из Германии [Yarrow et al., 2009]. В дальнейшем на протяжении XX в. данный вид начал распространяться во Франции, Испании, Португалии, Англии, Бельгии и ряде других стран [Cirujano et al., 1995; Dutartre et al., 1999]. В большинстве случаев находки были сделаны в областях с относительно мягким океаническим климатом, однако в последнее время начала поступать информация о находках этого растения в геотермальных водоёмах субарктических и арктических регионов

[Wasowicz et al., 2014]. На данный момент бразильская элодея встречается более чем в 12 странах Европы. Европейско-средиземноморская организация по защите растений (ЕОЗР) внесла её в список инвазионных видов [Hussner, 2012].

Во второй половине прошлого века *E. densa* была занесена в Новую Зеландию [Coffey, Clayton, 1987], Австралию [Roberts et al., 1999], в страны Азии – Японию [Haramoto, Ikusima, 1988], Бангладеш [Alfasane et al., 2010].

На территории стран бывшего СССР *E. densa* впервые была обнаружена в начале 1980-х в Москве – р. Пехорка и пруд в Кузьминках [Лисицына и др., 2009; Щербаков, Майоров, 2013]. Следующая находка была сделана в 2001 г. в Крыму – в водоёмах, расположенных в окрестностях г. Севастополь [Бялт, Орлова, 2003]. С 2004 по 2011 г. данный вид был обнаружен на территории Украины в окрестностях г. Киева в р. Днепр, ниже первого шлюза бортнической очистной системы [Багацька, 2007], и в бассейне р. Сула [Старовойтова, 2012]. На территории азиатской части России вид впервые был зарегистрирован в середине 2000-х гг. на Дальнем Востоке [Крюкова, 2005.; Кожевникова, Кожевников, 2009]. В 2011 г. бразильская элодея была встречена в р. Енисей, в пригороде г. Красноярска [Зотина, 2013].

Данная работа посвящена описанию первых находок *E. densa* на Среднем Урале.

Результаты и обсуждение

Egeria densa была обнаружена нами в двух водоёмах-охладителях Верхнетагильской ГРЭС. Станция была пущена в 1956 г., и является второй по мощности в Свердловской области. Для производственного водоснабжения Верхнетагильской ГРЭС была создана специальная система из трёх водохранилищ-охладителей – Верхнетагильское водохранилище,

пруд-охладитель № 4 и Вогульское водохранилище. По площади акватории водоёмы относятся к малым водохранилищам, по средней глубине – к мелководным. По характеру теплового баланса первые два водохранилища принадлежат к категории водоёмов с сильным перегревом, так как температура воды в них постоянно превышает температуру воды в естественных водоёмах более чем на 6 °С.

Верхнетагильское водохранилище образовано в 1956 г. путём реконструкции плотины, существовавшей с 1752 г. Водоохранилище озёрного типа, площадь водного зеркала – 3.5 га, средняя глубина – 3.8 м, максимальная – 10 м, водоём проточный. Температура воды в середине вегетационного периода колеблется в пределах 30 °С, в наиболее холодное время не опускается ниже 11 °С. Перепад температуры воды по акватории составляет 8–10 °С.

Пруд охладитель № 4 был сооружён в 1966 г. Водоохранилище речного типа, площадь водного зеркала – 1.8 га, средняя глубина – 2.4 м, максимальная – 4.2 м, водоём проточный. Температура воды в середине вегетационного периода колеблется в пределах 33 °С, в отдельные месяцы доходя до 39 °С, в наиболее холодное время не опускается ниже 17 °С. Перепад температуры воды по акватории составляет 4–6 °С.

Э.Л. Зубарева впервые отметила это растение в 2004 г. в Верхнетагильском водохранилище и водохранилище-охладителе № 4 (личное сообщение), по ошибке приняв за элодею канадскую *Elodea canadensis* Michx. Летом 2008 г. *E. densa* была сфотографирована В.Ф. Мухутдиновым на Верхнетагильском водохранилище (рис. 1).

В 2010 г. по отечественным и зарубежным источникам [Kathleen et al., 1995; Koehler, Bove, 2001; Лисицына и др., 2009] авторами был точно установлен вид.

Egeria densa Planch. (syn. *Anacharis densa* (Planch.) Vict., *Elodea densa*



Рис. 1. *Egeria densa* в Верхнетагильском водохранилище (Фото В.Ф. Мухутдинова).

(Planch.) Caspari). Свердловская область, г. Верхний Тагил, Верхнетагильское водохранилище, 01.10.2014. Собрал А.С. Фоминых. Дублиеты гербарных образцов переданы в гербарий Ботанического института РАН (LE).

E. densa двудомное, многолетнее, погружённое растение, сильно разветвлённое, густо облиственное (рис. 2). Стебли стелющиеся или прямостоячие, укореняющиеся, до 2 м в длину, 1–3 мм в поперечнике. Междоузлия короче или равны листьям. Листья в мутовках обычно по 4, иногда по 3–8, сидячие, до 20 мм длины, 2–5 мм ширины, продолговато-ланцетные, острые, тонко пильчатые, с одной жилкой. Растение имеет придаточную корневую систему. Цветки на коротких цветоножках 20–30 мм расположены

над поверхностью воды. Цветки раздельнополые, 15–20 мм в диаметре, с тремя зелёными чашелистиками, тремя белыми округлыми лепестками длиной 4–11 мм и 9 жёлтыми тычинками (обнаружены только мужские цветки).

На момент обследования водоёмов-охладителей Верхнетагильской ГРЭС в 2014 г. *E. densa* в виде полос или отдельных пятен была встречена по всей мелководной зоне на глубине от 0.3 до 2 м в Верхнетагильском водохранилище и водохранилище-охладителя № 4. Точки сбора гербарных образцов приведены на рисунках 3 и 4, координаты, описание точек местонахождений – в таблице. На большей части заселяемой акватории данный вид демонстрировал высокую жизнестойкость, стебли растения заполняли всю толщу воды от дна до

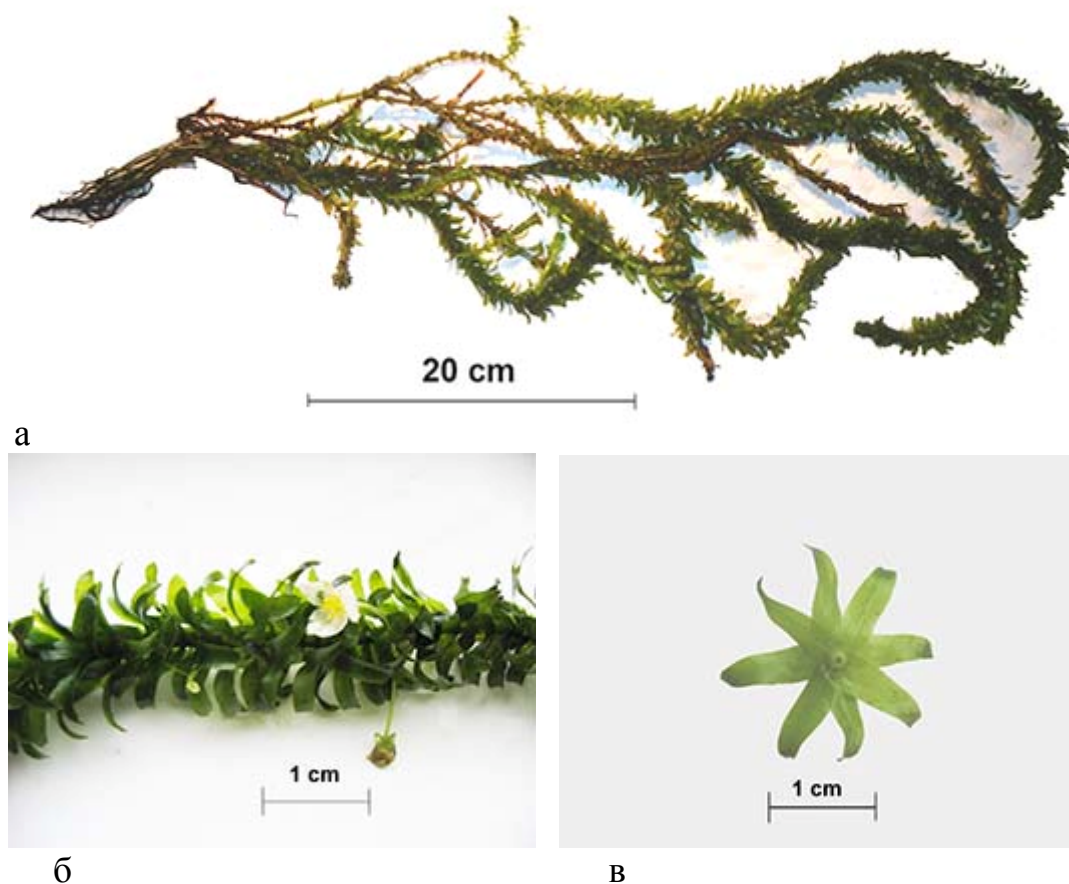


Рис. 2. *Egeria densa*, собранная в верхнетагильских водоёмах-охладителях в сентябре 2014 г.: а – общий вид растения; б – часть побега с листьями и цветком; в – мутовка листьев.

поверхности. Растение образует как моновидовые сообщества, так и ценозы с другими видами. В зоне высокого подогрева бразильская элодея встречается в составе сообществ с доминированием ещё одного чужеродного вида – *Vallisneria spiralis* L. В Вогульском водохранилище, не испытывающем высокой температурной нагрузки, *E. densa* встречена не была. Единичные растения обнаружены в р. Тагил ниже плотины на расстоянии 2 км. Возможно, растение расселилось и ниже по течению, однако обследования этого участка реки не проводились.

Egeria densa – популярное растение в аквариумных магазинах Свердловской области, поэтому агентами заноса вида, вероятно, являются аквариумисты. Это предположение подтверждают первые единичные растения, обнаруженные в городском пруду на акватории,

примыкающей к городской территории. В водоём-охладитель № 4 элодея могла переноситься на сетевых орудиях лова, водоплавающими птицами и млекопитающими.

В последние годы распространение в ряде стран *E. densa* приобрело массовый характер, и Россия не стала исключением. Основными факторами дальнейшего распространения данного вида в нашей стране могут быть: во-первых, популярность его как аквариумной культуры и, во-вторых, наличие подогреваемых водоёмов. Пока трудно сказать, каких последствий следует ожидать от преднамеренной интродукции данного вида, и сможет ли это растение натурализоваться в водоёмах с естественным терморезимом. Ответом могут послужить дальнейшие исследования экологии и физиологии *E. densa*.

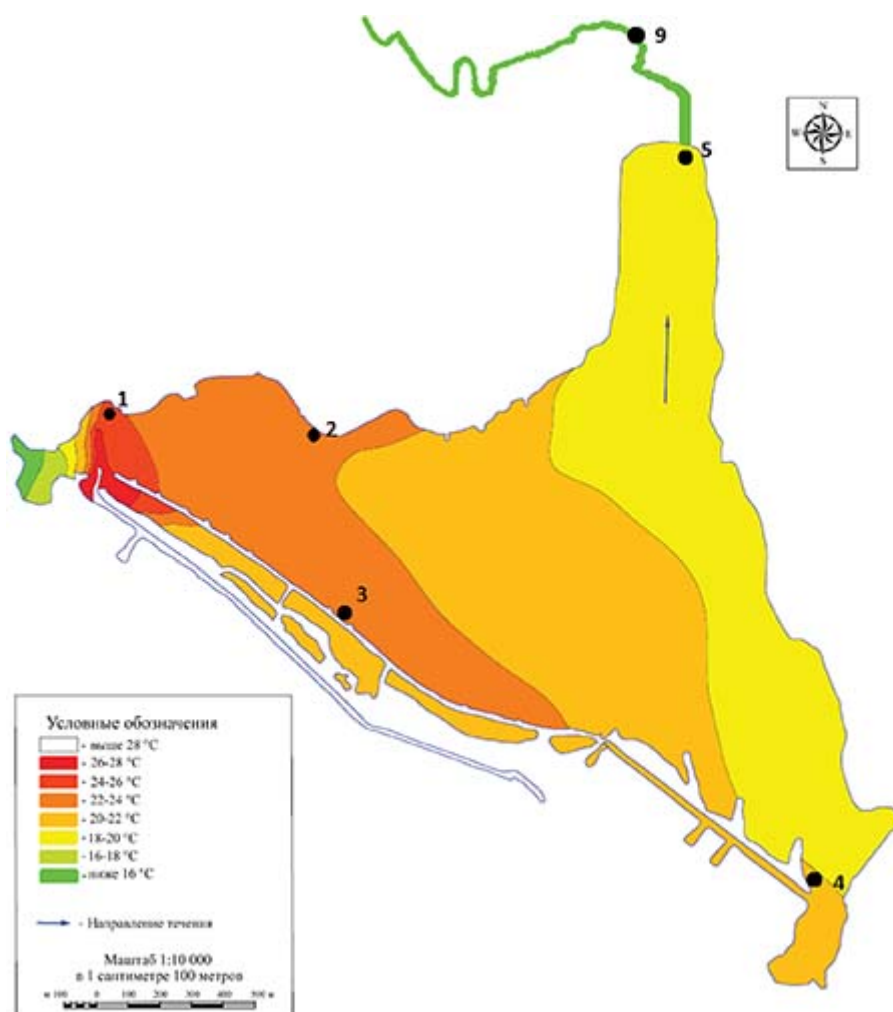


Рис. 3. Точки сбора гербарных образцов элодеи, нанесённые на схему поверхностных температур Верхнетагильского водохранилища.

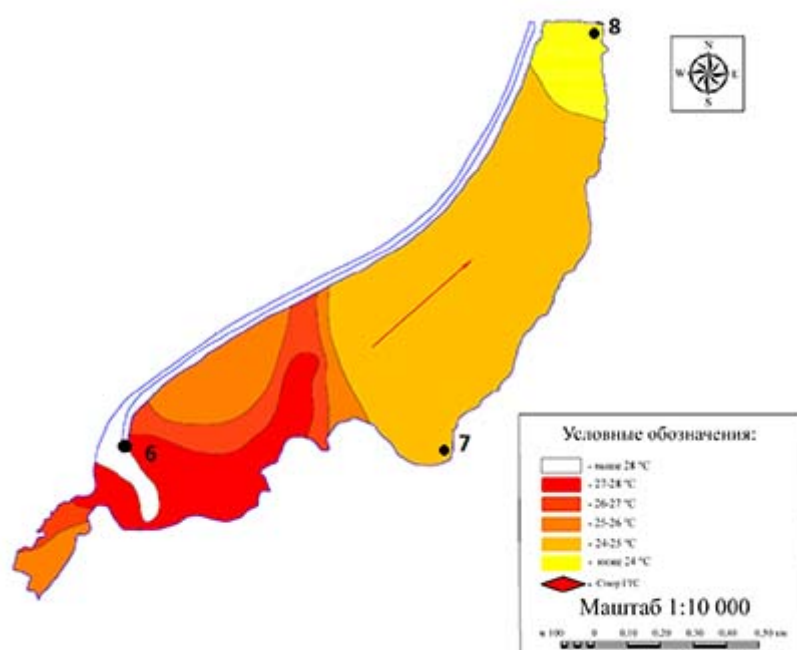


Рис. 4. Точки сбора гербарных образцов элодеи, нанесённые на схему поверхностных температур пруда № 4.

Таблица. Точки сбора бразильской элодеи в верхнетагильских водоёмах-охладителях

№ п/п	Место сбора	Координаты	Глубины, м
<i>Верхнетагильское водохранилище:</i>			
1	В устье сбросного канала, левобережье	57°36.98' с. ш., 59°93.34' в. д.	1.5
2	У рыбного хозяйства, левобережье	57°36.96' с. ш., 59°94.22' в. д.	1.6
3	У заброшенных выростных прудков, правобережье	57°36.04' с. ш., 59°95.11' в. д.	1.9
4	У водозабора, правобережье (у плотины, разделяющей Верхнетагильское водохранилище и пруд № 4)	57°35.42' с. ш., 59°97.11' в. д.	1.2
5	У плотины, правобережье	57°37.79' с. ш., 59°96.41' в. д.	0.8
<i>Пруд охладитель № 4:</i>			
6	Устье сбросного канала, левобережье	57°34.09' с. ш., 59°94.92' в. д.	0.9
7	В небольшом заливе, правобережье	57°33.98' с. ш., 59°96.40' в. д.	1.2
8	У плотины	57°34.91' с. ш., 59°97.18' в. д.	1.4
<i>Река Тагил</i>			
9	Река Тагил в 2 км ниже водохранилищ (за городом), левобережье	57°38.78' с. ш., 59°95.66' в. д.	0.3

Литература

Багацька Т.С. *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae) – новый вид для материковой части Украины // Укр. ботан. журн. 2007. Т. 64. № 6. С. 914–916.

Бялт В.В., Орлова Л.В. *Egeria densa* Planch. (Hydrocharitaceae) — новый адвентивный вид для флоры Украины // Новости системат. высш. раст. 2003. Т. 35. С. 211–214.

Зотина Т.А. Находка бразильской элодеи *Egeria densa* Planch. (Hydrocharitaceae) в реке Енисей // Turczaninowia. 2013. Т. 16. № 3. С. 60–63.

Кожевникова З.В., Кожевников А.Е. *Elodea densa* (Hydrocharitaceae) – новый заносный вид для флоры Азиатской России // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 11. С. 1705–1709.

Крюкова М.В. Флора водоёмов Нижнего Амура. Владивосток: Дальнаука, 2005. 156 с.

Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артёменко В.И. Флора водоёмов волжского бассейна: Определитель сосудистых растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 219.

Старовойтова М. Поширення та еколого-ценотична характеристика видів *Egeria densa* Planchon та *Elodea nutallii* (Planch.) у водоймах басейну річки Сули // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. 2012. Т. 30. С. 45–48.

Щербаков А.В., Майоров С.Р. Водные адвентивные растения Московского региона // Вест. Удмуртского университета. 2013. Вып. 2. С. 57–61.

- Alfasane A., Khondker M., Islam S., Bhuiyan A.H. *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae): A new angiospermic record for Bangladesh // Bangladesh J. Plant Taxon. 2010. Vol. 17. № 2. P. 209–213.
- Cirujano S., Medina L., Stübing G., Peris J.B. *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae) naturalized in Spain and *Ludwigia natans* Elliot (Onagraceae), a Xenophyte new to European Flora // Anales Jard. Bot. Madrid. 1995. Vol. 53. № 1. P. 140–141.
- Coffey B.T., Clayton J.S. Submerged macrophytes of Lake Pupuke, Takapuna, New Zealand // New Zealand J. Marine and Freshwater Research. 1987. Vol. 21. № 2. P. 193–198.
- Cook C.D., Urmi-König K. A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. 1984. Vol. 19. № 1–2. P. 73–96.
- Dutartre A., Haury J., Jigorel A. Succession of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France) // Hydrobiologia. 1999. Vol. 415. P. 243–247.
- Haramoto T., Ikusima I. Life cycle of *Egeria densa* Planch., an aquatic plant naturalized in Japan // Aquatic Botany 1988. Vol. 30. № 4. P. 389–403.
- Hussner A. Alien aquatic plant species in European countries // Weed Research. 2012. Vol. 52. № 2. P. 297–306.
- Kathleen B.H., Jacobs S.W.L., Sainty G.R. Identification, Biology and Management of *Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae // J. Aquat. Plant Manage. 1995. Vol. 33. P. 13–19.
- Koehler S., Bove C. Hydrocharitaceae from Central Brazil: A New Species of *Egeria* and a Note on *Apalanthe granatensis* // Novon. 2001. Vol. 11. № 1. P. 63–66.
- Les D.H., Mehrhoff L.J. Introduction of nonindigenous aquatic vascular plants in southern New England: a historical perspective // Biol. Invasions. 1999. Vol. 1. № 2–3. P. 281–300.
- Roberts D.E., Church A.G., Cummins S.P. Invasion of *E. densa* into the Hawkesbury-Nepean River, Australia // J. Aquatic Plant Management. 1999. Vol. 37. P. 31–34.
- Wasowicz P., Przedpelska-Wasowicz E.M., Guðmundsdóttir L., Tamayo M. *Vallisneria spiralis* and *Egeria densa* (Hydrocharitaceae) in arctic and subarctic Iceland // New Journal of Botany. 2014. Vol. 4. № 2. P. 85–89.
- Yarrow M., Marín V.H., Finlayson M., Tironi A., Delgado L.E., Fischer F. The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: Alismatales): A wetland ecosystem engineer? // Rev. Chil. Hist. Nat. 2009. Vol. 82. № 2. P. 299–313.

FINDINGS OF BRAZILIAN ELODEA IN COOLING RESERVOIRS OF VERKHNIJ-TAGIL POWER PLANT (MIDDLE URAL)

© 2016 Fominykh A.S.¹, Mukhutdinov V.F.¹, Kipriyanova L.M.²

¹ FSUE Russian Research Institute for Integrated Water Management and Protection,
Yekaterinburg, Russia; fominyh82@mail.ru

² Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy
of Sciences, Novosibirsk, Russia; kipt@iwep.nsc.ru

The paper presents the data on the findings of the alien species of Brazilian elodea, *Egeria densa*, in two cooling reservoirs of the Verhnij Tagil Power Plant (the Middle Ural). The most probable reason of the appearance of *E. densa* in the cooling reservoirs is introduction from aquarium culture.

Key words: *Egeria densa*, alien species, higher aquatic vegetation, cooling reservoir, the Middle Ural.

ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД *PISTIA STRATIOTES* L. (ARACEAE) В ВОДОЁМАХ УРБАНИЗИРОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ ЮГА РОССИИ

© 2016 Шаповалов М.И., Сапрыкин М.А.

Адыгейский государственный университет,
Майкоп, Республика Адыгея, 385000, maksimshapovalov1@rambler.ru

Поступила в редакцию 03.10.2014

Впервые в водоёмах Адыгеи (Северо-Западный Кавказ) обнаружен чужеродный вид африканского происхождения – пистия телорезовидная *Pistia stratiotes* L. (Araceae). В 2014 г. в двух прудах на территории города Майкопа отмечены скопления растений по 16–34 розетки на поверхности воды, а также плотные куртины площадью до 1 м² каждая в прибрежной зоне водоёмов. Предполагаемая причина появления пистии на урбанизированной территории – занос из аквакультуры. находка пистии в Адыгее является самой южной для территории России.

Ключевые слова: чужеродный вид, зарастание водоёма, урбанизированная территория, Майкоп, Адыгея, Северо-Западный Кавказ, *Pistia stratiotes*, Araceae.

Введение

Биологические инвазии чужеродных видов являются глобальной экологической проблемой, в последние десятилетия отмечается возрастание процесса проникновения видов-вселенцев в экосистемы, прежде всего, в связи со значительным ростом антропогенной нагрузки на окружающую среду и климатическими изменениями [Дгебуадзе, 2011]. Проблема инвазий чужеродных видов стала одной из ключевых в исследованиях водных экосистем [Алимов и др., 2000; Strayer, 2010]. Важное значение имеет изучение антропогенно индуцированных инвазий для внутренних вод Юга России. При этом основными биотопами чужеродных видов растений часто служат малые искусственные водоёмы урбанизированных территорий.

Пистия телорезовидная *Pistia stratiotes* L. во многих странах известна как один из важных пантропических водных сорняков [Labrada, Fornasari, 2002]. Популярность этого аквариумного растения может служить

причиной его выхода из аквакультуры и попадания в открытые водоёмы. Этому, в частности, способствуют процессы потепления климата [Ormerod et al., 2010]. Данные литературы свидетельствуют о том, что пистия может перезимовывать в открытом водоёме, если в зимний период вода в нём не замерзает [Щербаков, Майоров, 2013].

Ещё одной причиной возможного появления данного чужеродного вида в естественных водных объектах регионов с подходящими для растения климатическими условиями может послужить его широкое использование для очистки сточных вод и в сельском хозяйстве.

Рассматриваются возможности использования пистии для фиторемедиации водной среды от тяжёлых металлов [Vesely et al., 2012; Сорокина и др., 2013]. Ведутся работы по использованию её в очистке сточных вод городов и предприятий текстильной промышленности [Хайитов, 2001; Исаева и др., 2010]. При этом наиболее перспективно её применение для

очистных сооружений закрытого типа [Храмцова и др., 1997; Akinbile, Suffian, 2012]. Изучена аккумуляционная способность растения, используемая в методах доочистки нефтезагрязнённых вод [Akintunde et al., 2011; Таранникова, Чачина, 2014].

История появления пистии телорезовидной в Европе

Пистия широко распространена во всех тропических и субтропических регионах [Holm et al., 1977]. Вероятно, её родиной являются тропические области Африки [Täckholm, 1974].

В XX в. этот вид появился в Европе. Впервые он был отмечен в водных каналах в Нидерландах в 1973 г. [Mennema, 1977], где в последующие годы отмечалось периодическое размножение растения в летний период [Pieterse et al., 1981; Venema, 2001]. В 1998 г. зафиксировано массовое размножение растения в водоёмах севера Италии в провинции Кремона [D'Auria, Zavagno, 1999]. Подобная ситуация повторилась в 2007 г. в провинции Тоскана с негативными последствиями для рыбоводных прудов: зарастание водоёмов привело к снижению концентрации кислорода в воде [Egcolini, 2008]. В настоящее время пистия распространена в северных и южных регионах Италии (Кампания, Эмилия-Романья, Ломбардия, Тоскана, Венето) [Brundu et al., 2012]. В Центральной Европе она отмечена в Чехии [Pysěk et al., 2002]. Известны находки вида во Франции в 2001 г. в долине р. Мозель, в 2004 г. в водоёмах в районе де Бланфор близ Бордо и на юго-западе Испании (окрестности Кадиса) [Georges, Рах, 2002; Garcia Murillo et al., 2005].

Некоторые находки приурочены к водоёмам с аномальным термическим режимом. Так, в Германии вид впервые был отмечен в 1981 г. в р. Ерфт, в которую поступали подогретые воды из горных выработок [Diekjobst, 1984]; последующие исследования не позволили обнаружить данный вид

[Hüssner, Lösch, 2005]. В Словении в 2001 г. отмечена успешная натурализация пистии в р. Топла, вода в которой прогревается попадающими в неё водами из термального источника [Šajna et al., 2007].

На рисунке 1, указаны известные места находок пистии на территории Европы. Дата первой находки вида в регионах на рисунке выделена подчёркиванием. Находка в Адыгее отмечена звёздочкой.

На территории России *Pistia stratiotes* L. ранее находили в Астраханской обл. В 1989 г. более 70 экземпляров было обнаружено в сплаvine тростника на одном из внутренних водоёмов г. Астрахань (ерик Казачий). Летом 1991 г. вид был отмечен во всех внутренних водоёмах Астрахани [Бармин, Кузьмина, 1993]. Пока не ясно, удаётся ли этому тропическому виду перезимовывать или же он периодически заносится вновь, скорее всего преднамеренно [Афанасьев, 2008 а, б; Лактионов, 2010].

В Московской обл. пистию неоднократно отмечали в различных водных объектах: в 1998 г. она обнаружена в р. Пехорка (приток р. Москва) [Бочкин и др., 1999]. Летом 2001 г. растение отмечено в пруду у с. Суханово Ленинского района, куда, вероятно, была высажена в качестве декоративного растения, однако уже в ближайшую зиму здесь вымерзла [Шанцер и др., 2003]. В р. Пехорка, куда впадают тёплые стоки Люблинских полей аэрации, пистия, по наблюдениям А.В. Щербакова, вероятно, перезимовывала, поскольку летом 2002 г. он обнаружил её в нижнем течении (от траверза пос. Октябрьский до устья). Выходил этот вид и в Москву-реку, где регулярно встречался в прибрежных зарослях макрофитов от устья р. Пехорка до Софьинского шлюза [Щербаков, 2006]. Последний раз в устье Пехорки его обнаружили летом 2006 г. [Щербаков, Майоров, 2013]. Имеются сообщения о находках *P. stratiotes* в затонах р. Усмань

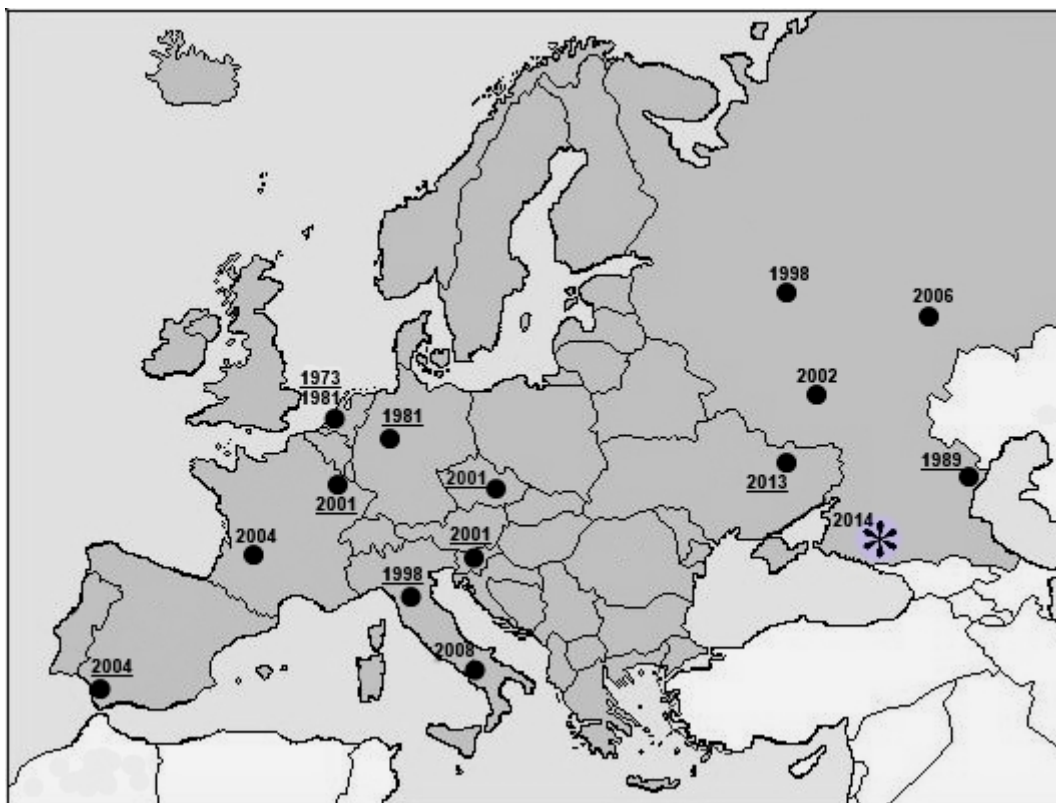


Рис. 1. Находки пистии телорезовидной в Европе.

(Воронежская обл.): в жаркое лето 2002 г. наблюдалось быстрое размножение и расселение её по реке [Григорьевская и др., 2004]. Впервые для флоры Самарской обл. это растение было найдено в 2006 г. в городском пруду, в котором самые крупные экземпляры формировали по 7 листьев и не превышали 5 см в диаметре [Соловьёва, 2006].

На Украине в начале мая 2013 г. массовые скопления пистии обнаружены в Харьковской обл., у п. Эсхар в районе плотины на р. Северский Донец, расположенной ниже впадения сбросного канала ТЭЦ-2. Уже 9 июля отдельные особи были обнаружены в районе с. Н. Бишкин (приблизительно в 50 км ниже п. Эсхар) [Васенко и др., 2014].

Материалы и методы

Материалом для работы послужили флористические находки пистии телорезовидной в водоёмах города Майкопа (Республика Адыгея) в 2014 г. (период обследования водоёмов 15.05.2014 – 18.09.2014). Пруды

Майкопа ранее не были изучены в гидробиотаническом отношении. Исследована группа прудов на юго-западе города в районе ул. Рабочая, расположенных в низине, представляющей старое русло р. Белая.

P. stratiotes обнаружена в двух прудах. Пруд № 1 площадью 18 500 м² характеризуется как мелководный водоём эвтрофного типа, испытывающий антропогенную нагрузку. Берега пологие, левый частично зарос древесно-кустарниковой растительностью, правый граничит с пастбищными угодьями. Степень зарастания прибрежно-водной растительностью менее 10%.

Пруд № 2 площадью 600 м² имеет глубину более 2 м. Берега пологие, нарушенные, с кустарниками. Для зарыбления водоёма в нём проводили дноуглубительные работы и механическое удаление прибрежной и водной растительности.

Кроме пистии, в водоёме нами были обнаружены и другие чужеродные виды: эйхорния отличная (*Eichhornia crassipes* (Mart.)) и хольбрукская гамбузия (*Gambusia holbrooki* (Girard)).



Рис. 2. *Pistia stratiotes* в водоёмах города Майкопа.

Полевые исследования на водоёмах проводились маршрутным и детально-маршрутным методом, сбор материала осуществлялся с помощью стандартных методик [Полевая геоботаника..., 1964; Программа..., 1974; Гербарное дело..., 1995].

Результаты

В сентябре 2014 г. *P. stratiotes* была впервые обнаружена в прудах на территории города Майкопа (Республика Адыгея).

В пруду № 1 у правого берега, на мелководье среди зарослей рогоза, обнаружены как отдельные особи, так и небольшие куртины, образованные розетками пистии. Площадь куртин составляла от 0.5 до 1 м. Отмечены скопления этого растения (16–34 розетки), а также плотные куртины площадью до 1 м² каждая в прибрежной зоне, на сплошном ковре из роголистника (*Ceratophyllum demersum* L.). Крупные экземпляры пистии доходили до 26 см в диаметре и имели от 8 до 16 листьев в розетке.

В пруду № 2 отмечено одно скопление розеток *P. stratiotes* (14 особей) размером менее 15 см. За три недели до наших наблюдений на этом водоёме проводились дноуглубительные работы, и значительная часть прибрежной и водной растительности из водоёма была удалена.

Обсуждение

Судя по всему, это первая находка чужеродного вида *Pistia stratiotes* для Северо-Западного Кавказа. Находка его в Адыгее является самой южной для территории России. Основной причиной попадания пистии в открытые водоёмы может служить выход из аквариумных культур.

Обнаруженные растения не имели цветков. Потенциально, учитывая климатические условия предгорий, где расположены водоёмы с чужеродным видом, растения даже при формировании цветков не успевали бы дать плодов и семян. Также в условиях региона опыление пистии затруднено ввиду отсутствия специализированных

насекомых-опылителей и тропических ливней. Эти факторы оказывают существенное влияние на качество пыльцы растения и низкую семенную продуктивность (11–45%) [Шоякубов, 1993], что, по нашему мнению, препятствует семенному размножению вида в водоёмах региона.

Вегетативно *P. stratiotes* размножается с помощью столонов, развивающихся в пазухах низовых листьев. Листья легко держатся на поверхности воды, благодаря хорошо развитой воздухоносной паренхиме. На концах столонов образуются новые особи, в свою очередь образующие новые столоны, это может повторяться до наступления заморозков [Шоякубов, 1993]. У отмеченных нами молодых особей закладывались четыре листа от точки роста центробежно по кругу. За прошедший период вегетации, по нашим наблюдениям, образовалось от 2 до 4 кругов из листьев. Вероятно, именно вегетативным способом происходило размножение пистии в прудах на территории города Майкопа. Это подтверждается находками в водоёмах особей разного размера и с различным числом листьев, соединённых с материнской особью.

В период май – июнь 2015 г. проведено повторное обследование вышеупомянутых прудов с целью возможного выявления пистии. Однако растение отмечено не было, что указывает на его гибель в водоёме в зимний период и возможность лишь вегетативного размножения в предыдущий тёплый сезон года.

Проникновение чужеродных видов растений может привести к значительным изменениям в водной экосистеме, например, к снижению видового разнообразия, ускорению круговорота биогенов, эвтрофикации [Carpenter, Lodge, 1986], поэтому важно отслеживать появление новых видов в водных экосистемах и определять их статус. Изучение особенностей внедрения чужеродных видов в состав природных сообществ, оценка их

дальнейшего распространения важны для прогноза и поиска возможных путей регуляции процессов дальнейшей адвентивизации флоры региона. Дальнейшие наблюдения покажут, сможет ли *P. stratiotes* натурализоваться в водоёмах Юга России или останется в числе случайных элементов (эфемерофитов).

Литература

Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // В кн.: Видывселенцы в европейских морях России. Сборник научных трудов. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 2000. С. 12–23.

Афанасьев В.Е. Адвентивная флора Астраханской области: Автореф. дис. ... к. б. н. Саратов, 2008а. 22 с.

Афанасьев В.Е. Анализ мест натурализации адвентивных растений в Астраханской области // Вестник АГТУ. 2008б. №6. С. 238–241.

Бармин А.Н., Кузьмина Е.Г. *Pistia stratiotes* L. (Araceae) в водоёмах г. Астрахани // В сб.: Водная растительность внутренних водоёмов и качество их вод. Мат. III конф. Петрозаводск, 1993. С. 25–26.

Бочкин В.Д., Сухоруков А.П., Шовкун М.М., Алексеев Ю.Е. Дополнения к адвентивной флоре Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104, вып. 2. С. 52–55.

Васенко А.Г., Старко Н.В., Верниченко-Цветков Д.Ю., Лунгу М.Л., Персианов Г.В. О появлении пистии телорезовидной (*Pistia stratiotes*) в водных объектах Харьковской области // Екологічна безпека: проблеми і шляхи вирішення: IX Міжнар. наук.-практ. конф., 9–13 вересня 2013 р., м. Алушта, АР Крим, Україна: Зб. наук. ст. У 2-х т. 2013. Т. 1. С. 190–195.

Гербарное дело: Справочное руководство. Русское издание / Под ред.

- Д.В. Гельтмана. Кью: Королевский ботанический сад, 1995. 341 с.
- Григорьевская А.Я., Стародубцева Е.А., Хлызова Н.Ю., Агафонов В.А. Адвентивная флора Воронежской области: Исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. 320с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал Биологических инвазий. Предисловие к 1, 2 и 3 номерам за 2011 год. 2011. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2011_1/2011_preface.pdf). Проверено 1.05.2015.
- Исаева А.У., Ешибаев А.А., Исаева А.Е. Изучение влияния растений-интродуцентов на качество городских сточных вод (Электронный журнал) // В сб.: Сотрудничество для решения проблемы отходов. Мат. VII Межд. конференции. Харьков, 2010. // (<http://waste.ua/cooperation/2010/theses/isaeva.html>). Проверено 24.09.2014.
- Лактионов А.П. Флора Астраханской области. Астрахань: Изд. дом «Астраханский университет», 2010. 296 с.
- Полевая геоботаника / Под. общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. 531 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований / Отв. ред. И.В. Дылис. М.: Наука, 1974. 404 с.
- Соловьёва В.В. Флористические находки и редкие явления биоэкологии гидрофитов в прудах г. Самары // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2006. № 2. С. 174–180.
- Сорокина Г.А., Злобина Е.В., Бондарева Л.Г., Субботин М.А. Оценка возможности использования пистии телорезовидной (*Pistia stratiotes*) и ряски малой (*Lemna minor*) для фиторемедиации водной среды // Вестник КрасГАУ. Красноярск, 2013. Вып. 11. С. 182–186.
- Таранникова О.А., Чачина С.Б. Сравнение эффективности очистки нефтезагрязнённых сточных вод с использованием цеолита и активированного угля и высших водных растений: ряски малой и пистии (Электронный журнал) // В сб.: Студенческий научный форум. Мат. VI Межд. студенческой электронной научной конференции (15 февраля – 31 марта 2014) // (<http://www.scienceforum.ru/2014/763/421>). Проверено 24.09.2014.
- Хайитов Е.К. Обучение населения биотехнологии-экологической особенности очистки сточных вод текстильной промышленности // В сб.: Математика. Компьютер. Образование. Тезисы конференции. М., 2001. Вып. 8. С. 461.
- Храмцова Т.Г., Стом Д.И., Меньшикова О.А. Гидророботанический способ доочистки сточных вод свиноводческих комплексов // В сб.: Человек – Среда – Вселенная: Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. Иркутск, 1997. Т.1. С. 81–82.
- Шанцер И.А., Швецов А.Н., Иванов М.В. О расселении *Eichhornia crassipes* и *Pistia stratiotes* в водоёмах Москвы и Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108, вып. 5. С. 85–87.
- Шоякубов Р.Ш. Биология пистии телорезовидной и возможности её практического использования: Автореф. дис. ... д. б. н. Ташкент, 1993. 46 с.
- Щербаков А.В. К динамике некоторых адвентивных макрофитов в водоёмах востока Московской области // В сб.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: Сост. и перспективы. Мат. III Междунар. науч. конф. Ижевск, 2006. С. 119–120.
- Щербаков А.В., Майоров С.Р. Водные адвентивные растения Московского региона // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2013. Вып. 2. С. 57–61.

- Akinbile C.O., Suffian Y.M. Assessing water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) and lettuce (*Pistia stratiotes*) effectiveness in aquaculture wastewater treatment // International Journal of Phytoremediation. 2012. 14(3). P. 201–211.
- Akintunde A.A., Omidiji S.O., Otitoloju A.A. Morphological and anatomical effects of crude oil on *Pistia stratiotes* // The Environmentalist. 2011. 31(3). P. 288–298.
- Brundu G., Stinca A., Angius L., Bonanomi G., Celesti-Grapow L., D'Auria G., Griffio R., Migliozi A., Motti R., Spigno P. *Pistia stratiotes* L. and *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.: emerging invasive alien hydrophytes in Campania and Sardinia (Italy) // Bulletin OEPP. 2012. 42 (3). P. 568–579.
- Carpenter S.R., Lodge D.M. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes // Aquat. Bot. 1986. Vol. 26. P. 341–370.
- D'Auria G., Zavagno F. Indagine sui "bodri" della provincia di Cremona. Monografie di Pianura 3. 1999. 230 p. (in Italian).
- Diekjobst H. *Pistia stratiotes* L. und *Lemna aequinoctalis* Welwitsch voruebergehend im Gebiet der unteren Erft // Goettinger Floristische Rundbriefe 18. 1984. P. 90–95.
- Ercolini P. *Pistia stratiotes* L. (Alismatales: Araceae) in Versilia (Toscana nord-occidentale) // Biologia Ambientale 22. 2008. P. 45–49. (in Italian).
- García Murillo P., Dana Sanchez E.D., Rodriguez Hiraldo C. *Pistia stratiotes* L. (Araceae) una planta acuatica en las proximidades del parque nacional de donana (SW Espana) // Acta bot. malacit. 2005. 30. P. 235–236.
- Georges N., Pax N. *Pistia stratiotes* L. et *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms, deux nouvelles hydrophytes dans la vallée de la Moselle // Départ./ Région: Meurthe-et-Moselle 54, Willemetia (bulletin de liaison de Floraine). 2002. 1(28). P. 3–4.
- Holm L.G., Plucknett D.L., Pancho J.V., Herberger J.P. The World's Worst Weeds: Distribution and Biology. Honolulu, HI: University Press of Hawaii. 1977. 609 p.
- Hüssner A., Lösch R., Alien aquatic plants in a thermally abnormal river and their assembly to neophyte-dominated macrophyte stands (River Erft Northrhine-Westphalia) // Limnologica 35. 2005. P. 18–30.
- Labrada R., Fornasari L., Management of the Worst Aquatic Weeds in Africa. FAO Efforts and Achievements During the Period. FAO, Rome. 2002. P. 1991–2001.
- Mennema J. Is waterlettuce (*Pistia stratiotes* L.) becoming a new aquatic weed in the Netherlands? // Natura, Netherlands 74. 1977. P. 187–190.
- Ormerod S.J., Dobson M., Hildrew A.G., Townsend C.R. Multiple stressors in freshwater ecosystems // Freshwater Biology. 2010. 55(s1). P. 1–4.
- Pieterse A.H., Lange L.D., Verhagen L. A study on certain aspects of seed germination and growth of *Pistia stratiotes* L // Acta Bot. Neerl. 1981. 30. P. 47–57.
- Pysěk P., Sádlo J., Mandák B. Catalogue of alien plants of the Czech Republic // Preslia. 2002. 74. P. 97–186.
- Sajna N., Haler M., Skornik S., Kaligaric M. Survival and expansion of *Pistia stratiotes* L. in a thermal stream in Slovenia // Aquatic Botany. 2007. V. 87, I. 1. P. 75–79.
- Strayer D.L. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. Freshwater Biol. 2010. 55. P. 152–174.
- Täckholm V. Students' Flora of Egypt. 2nd edn. Cairo, Egypt: Cairo University, 1974. 888 p.
- Venema P. Fast spread of water lettuce (*Pistia stratiotes* L.) around Meppe // Gorteria 27. 2001. P. 133–135.
- Vesely T., Tlustos P., Szakova J. Organic acid enhanced soil risk element (Cd, Pb and Zn) leaching and secondary bioconcentration in water lettuce (*Pistia stratiotes* L.) in the rhizofiltration process // International Journal of Phytoremediation. 2012. 14(4). P. 335–349.

**ALIEN SPECIES *PISTIA STRATIOTES* L.
(ARACEAE) IN WATER BODIES OF
URBANIZED TERRITORIES OF SOUTHERN RUSSIA**

© 2016 Shapovalov M.I., Saprykin M.A.

Adyghe State University,
Maikop, Republic of Adygeya, 385000, maksimshapovalov1@rambler.ru

For the first time, an alien plant species of African origin – water lettuce (*Pistia stratiotes* L.) was identified in the ponds of the Republic of Adyghea (the Northern-Western Caucasus). In 2014, we marked accumulations of plants with 16–34 rosettes on the water surface of reservoirs in the territory of the city of Maikop, as well as continuous clumps of the plant up to 1 m² in area each in the coastal zone of water bodies. The suggested cause of water lettuce appearance in the urbanized territory is its introduction from aquaculture. Finding of water lettuce in Adygei is the southernmost one on the territory of Russia.

Key words: alien species, overgrowing of water body with plants, urbanized territory, Maikop, Adygei, Northern-Western Caucasus, *Pistia stratiotes*, Araceae.

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ *APOPHALLUS MÜEHLINGI* (JÄGERSKIÖLD, 1899) LÜHE, 1909 (TREMATODA, HETEROPHYIDAE) В КАРЕЛИИ

© 2016 Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск 185910; galina_il87@mail.ru

Поступила в редакцию 02.08.2014

Впервые приводятся сведения об обнаружении *Apophallus müehlingi* (Jägerskiöld, 1899) Lühe, 1909 у чайковых птиц Ладожского озера и его морфологическая характеристика. У сизой чайки паразит встречался чаще, единично трематоды найдены у малой чайки. Зрелые черви *A. müehlingi* были обнаружены только у этих видов чаек весной, непосредственно после возвращения с мест зимовки. Обнаружение паразита свидетельствует о потенциальной экологической угрозе. В настоящее время *A. müehlingi* отмечен только у окончательного хозяина, однако с проникновением в Ладожское озеро брюхоногих моллюсков *Lithoglyphus naticoides* Pfeiffer, 1828, первого промежуточного хозяина, сформируются условия для реализации жизненного цикла паразита, в результате чего получит широкое распространение апофаллэз – опасное для рыб заражение метацеркариями этих трематод.

Ключевые слова: *Apophallus müehlingi*, чайковые птицы, биологические инвазии, виды-вселенцы, Южная Карелия.

Введение

Биологические инвазии чужеродных видов являются одним из важных направлений фундаментальных и прикладных исследований, которые находятся под пристальным вниманием различных специалистов, включая и паразитологов, так как в последние годы наблюдается значительное увеличение случаев проникновения паразитических видов-вселенцев в водные экосистемы [Жохов, Пугачёва, 2001; Яковлева, Яковлев, 2010; Иешко и др., 2012; Евланов и др., 2013; Соколов и др., 2013]. Распространение паразитов рыб за пределами их естественного ареала, может стать причиной эпизоотий и гибели местных видов рыб, не адаптированных к новым видам паразитов [Лутта, 1941; Johnsen & Jensen, 1986; Иешко и др., 2008]. Паразиты могут расселяться вместе с хозяевами, расширяющими свои ареалы [Соколов и др., 2013; Ieshko et al., 2013].

Так, бычок-подкаменщик (*Cottus gobio* L.) за 20 лет широко расселился в пределах озёрно-речной системы р. Тено (Северная Финляндия). Инвазия бычка-подкаменщика привела к изменению структуры рыбного населения и сложившихся трофических связей обитающих в водоёме рыб. Появившиеся в реке вместе с расселившимся хозяином метацеркарии трематод *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928, стали массовыми паразитами обитающих в реке рыб [Иешко и др., 2012].

Особое место в понимании динамики ареала паразитов и формировании новых очагов гельминтозов занимают трематоды водоплавающих птиц. Ареал этих паразитов зависит не только от территории обитания окончательных хозяев, но и от обязательного присутствия определённых видов моллюсков – первых промежуточных

хозяев. В некоторых случаях занос половозрелых трематод птицами не предполагает реализацию жизненного цикла гельминта, так как в новом водоёме отсутствуют необходимые промежуточные хозяева.

Как показано в ряде работ [Бисерова, 1990; Жохов, Пугачёва, 2001; Бисерова, 2005; Тютин, Слынько, 2008], в Среднюю и Нижнюю Волгу через Волго-Донской канал проникли несколько видов трематод, причём особое внимание привлекает появление двух видов *Rossicotrema donicus* Skrjabin & Lindtrop, 1919 и *Apophallus müehlingi*, являющихся патогенными для рыб. Становление новых очагов этих гельминтозов стало возможным благодаря миграции в 1960-х гг. первых промежуточных хозяев гельминтов – моллюсков *Lithoglyphus naticoides* и *L. pyramidatus* Möllendorff, 1873 (Gastropoda: Lithoglyphidae), нативным ареалом которых служили водоёмы Причерноморья. Как показали исследования [Семёнова, Иванов, 1989], с момента вселения моллюсков трематодам потребовалось приблизительно немногим более 30 лет для того, чтобы стать доминирующим видом в гельминтофауне и отличаться высокими показателями заражённости рыб. *A. müehlingi* при массовом заражении способен вызывать одну из разновидностей, так называемой, «чёрнопятнистой» болезни молоди рыб – апофаллёз [Бисерова, 1990, 2005].

Таким образом, приведённые данные имеют большое значение для развития классических представлений в паразитологии о причинах, темпах и последствиях распространения паразитов, на примере *A. müehlingi* [Жохов, Пугачёва, 2001; Тютин, Слынько, 2008; Tyutin, Izvekova, 2013]. Антропогенная трансформация гидросети, строительство каналов и изменение исторически сложившихся водных путей могут иметь серьёзные экологические последствия. Накопленные знания раскрывают ключевые факторы в формировании

природных очагов гельминтозов. Как отмечалось [Жохов, Пугачёва, 2001], водоплавающие птицы и мигрирующие рыбы могли заносить *A. müehlingi* в Волгу гораздо раньше, но создание устойчивого очага стало возможным лишь после проникновения *Lithoglyphus naticoides* – первого промежуточного хозяина, являющегося, видимо, ключевым элементом в жизненном цикле.

В данной работе приведены первые сведения о встречаемости *Apophallus müehlingi* у чайковых птиц акватории Ладожского озера, определено, какие виды хозяев играют основную роль в потенциальном расселении, дана морфологическая характеристика трематод. Эти исследования станут важным этапом в мониторинге динамики ареала паразита на северо-западе России. Учитывая тот факт, что перспективы расселения литоглифа по малым рекам верхневолжского региона и проникновение в бассейн Ладожского озера вполне реальны [Тютин, Слынько 2008].

Материал и методы

Исследованы 7 видов птиц сем. Чайковые: малая чайка – *Larus minutus* Pallas, 1776 (14 экз.), сизая чайка – *L. canus* Linnaeus, 1758 (13 экз.), речная крачка – *Sterna hirundo* Linnaeus, 1758 (8 экз.), полярная крачка – *S. paradisaea* Pontoppidan, 1763 (4 экз.), озёрная чайка – *L. ridibundus* Linnaeus, 1758 (2 экз.), серебристая чайка – *L. argentatus* Pontoppidan, 1763 (1 экз.), клуша – *L. fuscus* Linnaeus, 1758 (1 экз.). Все птицы были добыты в мае 2012–2014 гг. во время весенней охоты на юго-восточном побережье Ладожского озера (Южная Карелия). Часть материала собрана рыбаками из рыболовных орудий – птицы запутались в садках, ставных сетях и погибли.

Сбор, фиксация и камеральная обработка паразитологического материала проводились по общепринятой методике [Дубинина, 1971]. Определение гельминтов

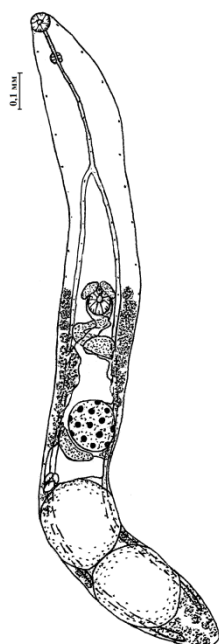


Рис. 1. *Apophallus müehlingi* (ориг.), сизая чайка (*Larus canus*), Ладожское озеро, Карелия.

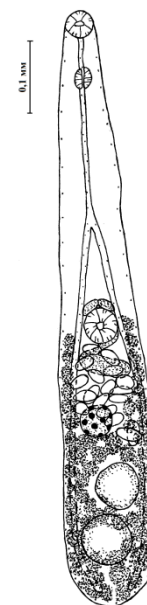


Рис. 2. *Apophallus müehlingi* (ориг.), малая чайка (*Larus minutus*), Ладожское озеро, Карелия.

осуществлялось по следующим ключам: Определитель трематод ... [1986], Мовсеян и др. [2004]. Для морфологической характеристики вида было измерено 16 фиксированных окрашенных гельминтов, среди которых были только половозрелые особи.

Исследование выполнено на оборудовании ЦКП НО ИБ КарНЦ РАН: микроскоп Olympus CX-41 и видеокомплекс Levenhuk (фотонасадка Levenhuk C1400 NG и программное обеспечение Levenhuk TourView, V.3.5 Levenhuk, Inc.).

Результаты исследований и их обсуждение

При изучении паразитофауны птиц в весенний период на юго-восточном побережье Ладожского озера на протяжении трёх лет встречались трематоды *Apophallus müehlingi*. Паразиты были отмечены только на стадии половозрелой мариты. Этот факт может свидетельствовать, что чайки заражались трематодами *A. müehlingi* ещё на местах зимовок или во время миграции.

Из всех исследованных видов птиц *A. müehlingi* найден у сизой и малой чаек (рис. 1, рис. 2). Среди сизых чаек были инвазированы 3 особи из 13 (2–85 экз. червей). У малой чайки была заражена одна особь из 14 исследованных (13 экз. червей). Такая картина инвазии связана с особенностями питания птиц. Основу рациона сизой чайки составляют рыбы, а малая чайка питается преимущественно водными беспозвоночными и мелкой рыбой [Ильичёв, Зубакин, 1988; Зимин и др., 1993; Сазонов, 2011]. А в роли второго промежуточного хозяина *A. müehlingi* выступают карповые и окуневые рыбы [Бисерова, 1989, 1990, 2005]. Исходя из этих фактов, можно предположить, что основным распространителем трематод *A. müehlingi* на территории Карелии может являться сизая чайка.

По морфологическим характеристикам гельминты из разных хозяев были схожи, но отличались размерами (Таблица). Более крупные черви отмечены у сизой чайки. Возможно, это связано с размерами самого хозяина

Таблица. Размеры марит *A. müehlingi* из различных хозяев (мм)

Признак*	Вид хозяина	
	сизая чайка	малая чайка
Длина тела	1.406–2.016 (1.719)	0.741–1.254 (0.946)
Ширина тела	0.201–0.270 (0.232)	0.114–0.160 (0.138)
Длина ротовой присоски	0.028–0.046 (0.038)	0.023–0.034 (0.028)
Ширина ротовой присоски	0.035–0.056 (0.044)	0.030–0.043 (0.038)
Длина фаринкса	0.027–0.045 (0.034)	0.019–0.030 (0.024)
Ширина фаринкса	0.019–0.034 (0.026)	0.016–0.024 (0.021)
Длина брюшной присоски	0.040–0.071 (0.059)	0.028–0.049 (0.039)
Ширина брюшной присоски	0.038–0.070 (0.055)	0.028–0.044 (0.038)
Длина полового сосочка	0.022–0.042 (0.032)	0.013–0.026 (0.020)
Ширина полового сосочка	0.011–0.025 (0.017)	0.009–0.017 (0.013)
Длина переднего семенника	0.135–0.205 (0.173)	0.054–0.107 (0.083)
Ширина переднего семенника	0.120–0.168 (0.143)	0.050–0.110 (0.081)
Длина заднего семенника	0.140–0.229 (0.182)	0.066–0.127 (0.095)
Ширина заднего семенника	0.120–0.170 (0.148)	0.054–0.123 (0.091)
Длина яичника	0.069–0.121 (0.100)	0.032–0.085 (0.065)
Ширина яичника	0.072–0.124 (0.097)	0.031–0.084 (0.065)
Длина яиц	0.028–0.038 (0.033)	0.035–0.040 (0.037)
Ширина яиц	0.015–0.021 (0.018)	0.013–0.020 (0.017)
Количество экземпляров червей	10	6

Примечание: * – в скобках указаны средние значения признака.

– чем крупнее птица, тем большими размерами обладает и гельминт.

Говорить о том, что этот паразит развивается в Ладожском озере пока затруднительно, так как в литературе отсутствуют сведения об обнаружении его первого промежуточного хозяина – моллюсков рода *Lithoglyphus* в фауне водоёма [Александров, 1965; Соколова, 1965; Ладожское озеро..., 2000; Разнообразие биоты Карелии..., 2003]. У рыб Ладожского озера метацеркарии паразита также пока не отмечены [Лебедева, 2005; Румянцев, 2007; Румянцев, Мамонтова, 2008; Лебедева, Иешко, 2009]. В то же время в водоёмах Волжского региона и малых рек Балтийского побережья паразит встречается у многих видов карповых рыб [Судариков и др., 2002; Бисерова, 2005; Sitko et al., 2006]. Поэтому в настоящий момент данный вид

гельминта – заносный для акватории Ладожского озера.

По мнению Тютина и Слынько [2008], трематоды *Apophallus müehlingi* служат наиболее показательной биологической «меткой» появления моллюска в новом водоёме, поскольку «прямым следствием видовой специфичности партенит у многих видов трематод является почти полное совпадение их ареалов с ареалами моллюсков-хозяев».

С этой точки зрения дополнительным фактором, указывающим на возможность развития *Apophallus müehlingi* в системе Ладожского озера, служит находка трематод *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947 у 3 видов рыб этого водоёма – плотвы (*Rutilus rutilus* L., 1758), язя (*Leuciscus idus* L., 1758) и голавля (*Squalius cephalus* L., 1758)

[Лебедева, 2006]. Оба вида паразитов используют одних и тех же хозяев, и были найдены у моллюсков *Lithoglyphus naticoides* в системе р. Волги при изучении очагов апофаллёза [Тютин, Слынько, 2008].

Учитывая сравнительно быстрое расселение моллюсков рода *Lithoglyphus* в системе Волги в XX в., следует ожидать их дальнейшего продвижения на север, в бассейн Ладожского и Онежского озёр, а вместе с ними и формирования условий для реализации жизненного цикла инвазивного вида трематод *Apophallus müehlingi*.

При этом успешному расширению ареала трематод *A. müehlingi* способствует занос рыбающими птицами или млекопитающими зрелых червей на стадии мариты, что и зафиксировано нами. Возможно, что при дальнейшем исследовании птиц акватории Ладожского озера будут выявлены новые виды окончательных хозяев для *A. müehlingi*, поскольку в других регионах круг хозяев паразита шире. В Вологодской области *A. müehlingi* найден помимо сизой чайки, ещё у серебристой [Шабунов, Радченко, 2003]. В Чехии и Словакии в качестве хозяев паразита отмечены серебристая, сизая, озёрная чайки и баклан [Sitko et al., 2006].

Полученные данные о встречаемости на территории Карелии нового чужеродного вида-вселенца, являющегося одним из наиболее инвазивных видов трематод, свидетельствуют о крайней необходимости дальнейших подробных исследований распространения новых видов гидробионтов в Ладожском озере.

Благодарности

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0221-2014-0004), а также при поддержке грантов Президента РФ

(МК-5350.2015.4) и РФФИ (проект № 14-34-50729).

Литература

Александров Б.М. Двустворчатые моллюски озёр Карелии // В кн.: Фауна озёр Карелии. Тр. Карельского филиала Института биологии АН СССР. М.; Л.: Наука, 1965. С. 96–110.

Бисерова Л.И. О причинах вспышки численности трематоды *Apophallus müehlingi* в дельте Волги // В кн.: Проблемы изучения, охраны и рационального использования природных ресурсов Волго-Ахтубинской поймы и дельты Волги. Астрахань. 1989. С. 72–73.

Бисерова Л.И. Встречаемость и распределение *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Lithoglyphidae) в дельте Волги // Гидробиологический журнал. 1990. 26, 2. С. 98–100.

Бисерова Л.И. Трематоды *Apophallus müehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги: Особенности экологии и ихтиопаразитозы ими вызываемые: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПа РАН, 2005. 24 с.

Дубинина М.Н. Паразитологическое исследование птиц. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1971. 140 с.

Евланов И.А., Кириленко Е.В., Минеев А.К., Минеева О.В., Мухортова О.В., Попов А.И., Рубанова М.В., Шемонаев Е.В. Влияние чужеродных видов гидробионтов на структурно-функциональную организацию экосистемы Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15, № 3 (7). С. 2277–2286.

Жохов А.Е., Пугачёва М.Н. Паразиты-вселенцы бассейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможности эпизоотий // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 201–212.

- Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Анненков В.Г., Яковлева М.В. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1993. 220 с.
- Иешко Е.П., Шульман Б.С., Щуров И.Л., Барская Ю.Ю. Многолетние изменения эпизоотии молоди лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (бассейн Белого моря), вызванной вселением *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 6. С. 486–496.
- Иешко Е.П., Шульман Б.С., Лебедева Д.И., Барская Ю.Ю., Ниемеля Э. Паразитологические аспекты инвазии бычка-подкаменщика *Cottus gobio* L. в реке Утсойки (Северная Финляндия) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 28–37.
- Ильичёв В.Д., Зубакин В.А. Птицы СССР: Чайковые. М.: Наука, 1988. 446 с.
- Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озёрами. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2000. 490 с.
- Лебедева Д.И. Трематоды рыб Ладожского озера // Труды КарНЦ РАН. Серия «Б». Биогеография Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. Вып. 7. С. 151–156.
- Лебедева Д.И. Встречаемость трематод рода *Parasymphylodora* Szidat, 1943 у карповых рыб Ладожского озера // Биология внутренних вод. 2006. № 3. С. 78–80.
- Лебедева Д.И., Иешко Е.П. Особенности фауны трематод рыб на границе ареала // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 5. С. 553–558.
- Лутта А.С. О заражении аральского шипа (*Acipenser nudiiventris*) жаберным сосальщиком *Nitzschia sturionis* // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1941. Т. 18, вып. 4. С. 40–60.
- Мовсесян С.О., Чубарян Ф.А., Никогосян М.А. Трематоды фауны юга Малого Кавказа. М.: Наука, 2004. 279 с.
- Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики (описторхиды, рениколиды, стригеиды). М.: Наука, 1986. 216 с.
- Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2003. 262 с.
- Румянцев Е.А. Паразиты рыб в озёрах Европейского Севера. Петрозаводск, 2007. 250 с.
- Румянцев Е.А., Мамонтова О.В. Паразиты пресноводных рыб: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 176 с.
- Сазонов С.В. Птицы тайги Беломоро-Онежского водораздела. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. 502 с.
- Семёнова Н. Н., Иванов В. М. Чайковые птицы как распространители апофаллэза рыб в дельте Волги и Северном Каспии // В сб.: Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы. Тез. докл. науч. конф. (4–6 апреля 1989 г.). М., 1989. Т. 2. С. 95–96.
- Соколов С.Г., Лебедева Д.И., Ядрёнкина Е.Н. Первые данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) в водоёмах лесостепной зоны Западно-Сибирской равнины // Паразитология. 2013. Т. 47, вып. 6. С. 448–460.
- Соколова В.А. Гастроподы озёр Карелии // В кн.: Фауна озёр Карелии: Беспозвоночные / Академия наук СССР. М.; Л.: Наука, 1965. С. 85–95.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метациркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов России / Отв. ред. В.И. Фрезе. М.: Наука, 2002. Т. 1. 298 с.

- Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 23–30.
- Шабунув А.А., Радченко Н.М. Изучение озёрных экосистем Вологодской области. Вологда: ВИРО, 2003. 160 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 2. С. 97–110.
- Ieshko E.P., Shul'man B.S., Lebedeva D.I., Barskaya Yu.Yu., Niemela E. Bullhead (*Cottus gobio* L.) Invasion in the Utsjoki River (Northern Finland): Parasitological Aspects // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 17–23.
- Johnsen B.O., Jensen A.J. Infestation of Atlantic salmon, *Salmo salar*, by *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers // Journal of Fish Biology. 1986. 29. P. 233–241.
- Sitko J., Faltýnková A., Scholz T. Checklist of the Trematodes (Digenea) of birds of the Czech and Slovak Republics. Praha: Academia, 2006. 1. 111 pp.
- Tyutin A.V., Izvekova G.I. Infection of mollusks and fish by the trematode *Apophallus müehlingi* (Jagerskiold, 1898) and its interrelations with intermediate hosts // Inland Water Biology. 2013. Vol. 6. №. 1. P. 52–56.

THE FIRST FINDING OF *APOPHALLUS MÜEHLINGI* (JÄGERSKIÖLD, 1899) LÜHE, 1909 (TREMATODA, HETEROPHYIDAE) IN KARELIA

© 2016 Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P.

Institute of Biology of Karelian Research Centre of the RAS, Petrozavodsk 185910, Russia,
galina_il87@mail.ru

The data about finding of *Apophallus müehlingi* (Jägerskiöld, 1899) Lühe, 1909 in gulls of Lake Ladoga and its morphological characteristics are given for the first time. In *Larus canus* this parasite occurred more often, in *L. minutus* trematodes were found as single specimens. Mature *A. müehlingi* were registered only in those species of gulls in the spring, immediately after their returning from the wintering areas. Detection of the parasite indicates a potential environmental threat. *A. müehlingi* is revealed only in definitive host at the present time. However, the penetration of gastropods *Lithoglyphus naticoides* Pfeiffer, 1828, the parasite's first intermediate host, into Lake Ladoga will form conditions for the realization of the life cycle of the parasite. This can lead to the *A. müehlingi* epizooty of fish.

Key words: *Apophallus müehlingi*, Laridae Vigors, 1825, biological invasions, invaders, parasites, South Karelia.