

ISSN 1996–1499

2017 №2



Российский Журнал Биологических Инвазий

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



Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова
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., д.б.н., Миллер Даниил, к.б.н., Морозова О.В.,
академик РАН, Павлов Д.С., д.б.н., Пельгунов А.Н., к.б.н., д.б.н. Ричардсон Дэвид,
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;

E-mail: invasjour@sevin.ru

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

Содержание

- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Галкина М.А.*
Темпы клонального расселения и регенеративная активность *Veronica filiformis* J.E. Smith. 2
- Гниненко Ю.И., Лянгузов М.Е.*
Восточная каштановая орехотворка *Dryocosmus kuriphilus* yasumatsu, 1951 (Hymenoptera, Cynipidae) – новый инвайдер в лесах Северного Кавказа. 13
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И.*
Расширение ареалов наземных моллюсков рода *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) на территории Украины. 20
- Гусев А.А., Гусева Д.О., Судник С.А.*
Новая регистрация понто-каспийской гаммариды *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) в юго-восточной части Балтийского моря (Калининградская область, Россия). 28
- Захаров Д.В., Йоргенсен Л. Л.*
Новые виды брюхоногих моллюсков (Gastropoda) в Баренцевом море и сопредельных водах. 38
- Кассал Б.Ю.*
Инвазия ондатры в Омской области. 46
- Колесникова Е.А., Ануфриева Е.В., Латушкин А.А., Шадрин Н.В.*
Mesochra rostrata gurney, 1927 (Copepoda, Harpacticoida) в заливе Сиваш (Азовское море): новый вид-вселенец или реликт тетиса? 61
- Курина Е.М.*
Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов. 69
- Лобанова А.С., Сидорова А.И., Георгиев А.П., Шустов Ю.А., Алайцев Д.П.*
еоргиев А.П., Шустов Ю.А., Алайцев Д.П. Роль инвазионного вида *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в питании речного окуня *Perca fluviatilis* L. литоральной зоны Онежского озера. 81
- Моролдоев И.В., Шереметьева И.Н., Картавцева И.В.*
Первая находка восточноевропейской полёвки (*Microtus rossiaemeridionalis*) в Бурятии 88
- Панасенко Н.Н.*
Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* manden). 95
- Семениченков Ю.А.* О распространении инвазионного вида *Swida alba* (L.) Opiz (Cornaceae) и сообществ с его участием в Брянской области. 107

УДК [582.933-152.42]:581.143.5

ТЕМПЫ КЛОНАЛЬНОГО РАССЕЛЕНИЯ И РЕГЕНЕРАТИВНАЯ АКТИВНОСТЬ *VERONICA FILIFORMIS* J.E. SMITH

© 2017 Виноградова Ю.К.*, Куклина А.Г.**, Галкина М.А.***

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, 127276
e-mail: * gbsad@mail.ru; ** alla_gbsad@mail.ru; *** mawa.galkina@gmail.com

Поступила в редакцию 24.04.2017

Отсутствие полового размножения не препятствует стремительному расширению инвазионного ареала чужеродного вида *Veronica filiformis* J.E. Smith (Plantaginaceae). Скашивание газонов или обработка их граблями вызывают фрагментацию побегов и увеличивают темпы вегетативного размножения *V. filiformis*. Установлено, что за вегетационный сезон диаметр клона этого вида может увеличиться в 25 раз, а число междоузлий – в 1–2 тыс. раз. Вероника нитевидная расселяется от места первоначальной интродукции (г. Москва) в северном направлении со скоростью 4 км/год, а в южном – со скоростью 10 км/год. На способность вида к регенерации в большей степени влияет освещение участка, чем возраст укореняющихся побегов. В последнее десятилетие этот вид стал внедряться в состав лугов и лесных опушек. Высокая скорость расширения инвазионного ареала, вытеснение аборигенных видов, а также прямой ущерб, наносимый этим видом при закладке газонов, позволяют внести *V. filiformis* в список инвазионных видов и проводить меры контроля её расселения.

Ключевые слова: *Veronica filiformis*, инвазии растений, клон, регенерация, фитомасса.

Введение

Одним из аспектов антропогенного влияния на окружающую среду является интродукция организмов в новые условия, то есть проведение множеств микроэволюционных «экспериментов». Согласно «правилу Бейкера», самонесовместимые виды растений (self-incompatible plant species) обычно плохо натурализуются, из-за того, что их репродуктивная система требует наличия генетически дифференцированных особей [Baker, 1955]. Способность вида к самоопылению является преимуществом при формировании популяций из одного или нескольких индивидуумов в новых условиях, когда вероятность встречи с другими особями данного вида или с эффективными опылителями снижается [Stebbins, 1957; Baker, 1967].

Однако самонесовместимые виды также могут стать успешными колонизаторами посредством эволюции репродуктивной системы и / или высокой скорости расселения [Massol,

Cheptou, 2011; Cheptou, 2012]. Они натурализуются либо с помощью отбора на самоопыление и разрушение системы самонесовместимости, либо путём вегетативного размножения и длительности произрастания [Barrett et al., 1989; Takebayashi, Morrell, 2001; Eckert, 2002; Barrett, 2011]. Обе стратегии имеют по существу одинаковое последствие – снижение генетического разнообразия. Дальнейшее сокращение генетического разнообразия происходит в «bottlenecks – бутылочном горлышке», что вызвано небольшими размерами инициальной популяции – «эффект основателя» (founder effect). В ходе научной дискуссии о том, требуется ли для успешной инвазии высокое генетическое разнообразие в популяциях растений [Hollingsworth, Bailey, 2000; Grimsby et al., 2007; Novak, 2007], выяснилось, что не для всех видов оно является необходимым [Poulin et al., 2005; Culley, Hardiman, 2009]. Низкое генетическое разнообразие не оказывает существенного влияния на способ-

ность растений адаптироваться к местным условиям, что продемонстрировано методом мета-анализа [Leimu, Fischer, 2008; Hereford, 2010]. Нередко на территорию Европы внедряются лишь отдельные клоны [Hollingsworth, Bailey, 2000, 2008; Pfeiffer et al., 2012], хотя появляется всё больше сведений о наличии значительной генетической изменчивости даже в клонально расселяющихся инвазивных растениях [Gabrielsen, Brochmann, 1998; Li Ge, 2001]. Таким образом, успешные клоновые виды-вселенцы либо оптимально преадаптированы к окружающей среде и представляют собой «генотип на все случаи жизни» [Baker, 1955], либо способны адаптироваться к новым условиям и без большого генетического разнообразия.

Самонесовместимые виды имеют дополнительное «неудобство» при колонизации, поскольку малочисленная инициальная популяция может быть подвержена «эффекту Олли» (Allee effects), то есть слабой действенности аутокроссинга при низкой плотности совместимых особей, что нередко приводит к исчезновению популяции [Lamont et al., 1993; Courchamp et al., 2008].

Для оценки способности к регенерации и скорости клонального расселения чужеродных самонесовместимых видов в качестве объекта исследования мы выбрали Веронику нитевидную *Veronica filiformis* J.E. Smith (Plantaginaceae). Это многолетнее травянистое растение натурализовалось во многих районах Центральной и Западной Европы.

Естественный ареал *V. filiformis* ограничен субальпийским поясом гор Кавказа и Малой Азии [Гроссгейм, 1967]. Как декоративное растение вид стал выращиваться в странах Европы с конца XIX в., в 1930-х гг. началось его дичание, и в начале XXI в. этот вид был включён в перечень инвазивных видов Восточной Европы [Tokarska-Guzik, 2005]. Вероника нитевидная (= Slender speedwell) отмечается с 1927 г. в Британии, с 1938 г. в Чехии, с 1939 г. в Ирландии [Williamson et al., 2005], с 1942 г. в Польше [Pielech et al., 2012]. Позднее вид зафиксирован в Словакии, Венгрии, Австрии, Бельгии, Дании, Германии, Голландии, Эсто-

нии, Словении, Украине, Румынии, Франции, Испании, Швейцарии, Италии и южной части Скандинавии [Pielech et al., 2012]. Помимо Европы, этот вид известен в восточных и западных штатах США: в Вермонте в 1997 г. впервые найден как сорное на лужайке [Gilman, 1999]. Спонтанные инвазионные популяции вероники нитевидной отмечены также в Канаде [Uva et al., 1997], Новой Зеландии [Esler, 1987] и Иране [Saedi-Mehrvarz, Assadi 2003].

Инвазионный ареал *V. filiformis* с каждым годом увеличивается. Так, в Чехии вид отмечен в 87 квадратах из 679, расселяется со скоростью – 2.47 км/год, в Британии распространена на территории 2013 га, продвигается со скоростью 8.66 км/год, в Ирландии занимает площадь 397 га, расселяется со скоростью 3.48 км/год [Williamson et al., 2005]. В Польше до 2000 г. было известно лишь несколько разрозненных местообитаний этого вида на юго-западе страны, а в последнее десятилетие только в польской части Судет выявлено 37 локалитетов, причём 65% из них отмечены после 2000 г. [Pielech et al., 2012]. Вид очень устойчив, и для борьбы с ним партерные газоны весной обрабатывают гербицидами [Weed Free..., 2017].

Цветки у *V. filiformis* появляются на тонком цветоносном побеге с апреля по июнь, лепестки цветков серебристые / голубые / лиловые / фиолетовые. Завязь часто редуцирована, семена либо вообще не завязываются [Lehmann, 1942; Bangerter, Kent, 1957, 1962; Скворцов, 1982], либо образуются редко, немногочисленны, плоские, узловатые, длиной 1 мм [Thaler, 1951; Майоров и др., 2012, 2013]. Жизнеспособные семена найдены только в одной популяции вторичного ареала [Kornaś, Kuc, 1953]. Вид облигатно самонесовместимый: даже при искусственном внутри- и межпопуляционном скрещивании, проведённом в условиях теплицы, у 19 германских популяций семена, полученные в эксперименте, были мельче и имели более низкую всхожесть, чем в естественном ареале [Scalone, Albach, 2012]. Методом AFLP выявлено 2 генетических кластера вида в южной Германии на участке протяжённостью 150 км и установлено, что *V. filiformis* рассе-

ляется вегетативным путём при отсутствии полового размножения за счёт накопления фенотипически наблюдаемых мутаций репродуктивных признаков [Scalone, Albach, 2012].

Регенеративная активность различных сегментов побегов *V. filiformis* изучена в условиях теплицы чешскими ботаниками. По приживаемости и темпам роста сравнивали терминальную часть главного побега, терминальную часть боковых побегов, сегмент, состоящий из одного узла, и сегмент, состоящий из одного междоузлия с двумя узлами. Все четыре типа сегментов после трёх месяцев культивирования показали высокую приживаемость (93–97%). Наилучшие результаты получены для терминальных (однолетних) сегментов как главного, так и боковых побегов: они имели преимущество по числу цветущих побегов и по сухой биомассе надземных и подземных органов. Наименьшую биомассу (в 2 раза ниже, чем терминальные сегменты) имели сегменты двулетних побегов, состоящие из 1 междоузлия с 2 узлами [Sera, 2012].

Для выявления потенциальной возможности расширения инвазионного ареала *V. filiformis* в России авторы поставили задачу: экспериментальными методами изучить регенерационную активность этого вида не в теплице, а в открытом грунте, и при разных условиях освещённости.

Материал и методика

Темпы расширения ареала вида прослежены по гербарным источникам (Гербарий Главного ботанического сада Российской академии наук МНА, Гербарий МГУ им. М.В. Ломоносова МВ, Гербарий Московского педагогического университета МОСП, Гербарий Рязанского университета RSU, Гербарий Ивановского университета IVGU, Гербарий Брянского университета BRSU) с учётом литературных данных. Опыты заложены в мае 2016 г. на Орехово-Зуевском и Звенигородском экспериментальных участках в Московской области.

Первый опыт заложен в Орехово-Зуевском р-не (с. Хотееичи) с целью учёта **общей фитомассы растений** *V. filiformis*. Он проведён в 4 вариантах, на опытных площадках (2 × 2 м),

огороженных деревянными рамами, на супесчаной почве, очищенной от сорной растительности. Для всех вариантов побеги отбирали в инвазионной популяции на территории ГБС РАН и перед посадкой (03.05.2016) нарезали из них сегменты с одним междоузлем и двумя узлами. В 1 и 2 вариантах фрагменты побегов выращивали при полном освещении; в 3 и 4 вариантах – в условиях затенения (на 40–50%). Для 1 и 3 варианта брали по 20 сегментов с однолетних побегов (средней длины 11.4 мм, массой 21.6 мг); для 2 и 4 вариантов нарезали по 20 сегментов с прошлогодних (двулетних) побегов (средней длины 7.6 мм, массой 25.2 мг). Массу высаживаемых сегментов определяли на электронных весах Sartorius 1212 MP (Германия). Уход за растениями включал полив после посадки и удаление крупных сорняков. В конце августа все растения выкопали и методом полного пересчёта учитывали общую длину побегов и фитомассу всех клонов, произрастающих на учётной площадке.

Второй опыт, проведённый в Одинцовском районе Московской обл. (окрестности г. Звенигород), направлен на изучение особенностей **индивидуального развития особей** *V. filiformis*. У десяти разных особей (расположенных далеко друг от друга и имеющих цветки разного оттенка) нарезали по одному сегменту двулетних побегов с двумя междоузлиями и тремя узлами. Сегменты выложили (15.05.2016) на садовую почву без сорняков в условиях полного освещения на расстоянии 40 см друг от друга и «пришпилили» скрепками. Ежемесячно измеряли площадь формирующихся клонов, а в конце сентября, когда клоны настолько разрослись, что стали перекрывать друг друга, растения выкопали для измерения длины сформировавшихся побегов и определения массы надземных и подземных органов. Число междоузлий и длину всех побегов определяли полным пересчётом (для самого крупного клона это заняло целую неделю). Две особи были оставлены на экспериментальном участке для подсчёта числа цветущих побегов и сформировавшихся плодов на второй год жизни растений. В конце вегетационного сезона массу клонов определяли

на весах CAS PW-3 (Южная Корея) с точностью до 0.01 г.

Результаты

1. История формирования вторичного ареала в Средней России

В Москве в одичавшем состоянии *V. filiformis* впервые обнаружена в 1971 г. на газонах плодового сада ВДНХ, в 1973 г. – в Главном ботаническом саду, где вид «основательно закрепился, занял обширные площади и рос даже на луговой дернине» [Скворцов, 1982]. Позднее этот вид отмечен (МНА) в прилегающих районах – «Владыкино, Сигнальный проезд, газон. 27.05.2004. В.Д. Бочкин» и Отрадное, на «ул. Декабристов, газон. 23.07.2004. В.Д. Бочкин», а также на юго-западе в Ясенево, «у санатория «Узкое». 02.06.1996. В.Б. Куваев». Вероника нитевидная натурализовалась на территории ботанического сада МГУ (Воробьёвы Горы), где доминирует на газонах, вытесняя злаки [Виноградова, Куклина, 2012; Майоров и др., 2013]. В последнее десятилетие вид обнаружен во многих районах Москвы (МНА): в Кунцево «на берегу р. Сосновка. 17.05.2006. Ю.А. Насимович»; в «Куркино. Опушка. 19.05.2007. Ю.А. Насимович»; в «парке Кузьминки-Люблино. Газон. 12.06.2012. В.Д. Бочкин и др.».

В Московской обл. массово дичающую *V. filiformis* часто находят вблизи садовых участков и кладбищ. Известны гербарные сборы из Ленинского района: «Переделкино. 26.06.1978. В.В. Макаров» (МНА); «Николо-Хованское кладбище. 19.05.1998. В.Д. Бочкин» (МНА); Мытищинского района: Национальный парк «Лосиный Остров, аспектирующие «пятна». 31.08.1993. Ю.А. Насимович и др.» (МНА, MW). Вид сорничает в Серпуховском районе «г. Серпухов и д. Волохова. 01.06.1993. М.М. Шовкун, Ю.Е. Алексеев» (MW); отмечался в районе и позднее «г. Пущино. 01.05.2002. Ю.Е. Алексеев» (MW), в Ногинском районе – «ст. Электроугли. По краю грунтовой дороги. 15.08.1997. А. Сухоруков» (MW). Обнаружен в Дмитровском районе, «пос. Икша, вблизи огородов. 29.04.2000. Ю.А. Насимович» (МНА) и в Можайском районе –

«с. Мышкино. Сорное растение 25.06.2009. Ю.Е. Алексеев» (MW). В Одинцовском районе вид найден в «Сколково, пос. Заречье. 17.06.2008. В.Д. Бочкин» (МНА) и на «Николиной Горе, пос. Корабельные Сосны. На газоне. 12.05.2010. В.Д. Бочкин» (МНА). Имеются гербарные сборы из Домодедовского района, «около дер. Щеглятьево. Много. 20.06.2010. В.Д. Бочкин» (МНА, MW); Талдомского района, «дер. Дмитровка. Сорное на опушке. 26.05.2013. А.В. Щербаков» (MW, МНА); Солнечногорского района, «пос. Трусово. В кювете. Много. 27.05.2015. В.Д. Бочкин» (МНА, MW).

В средней полосе России вид локально натурализовался по газонам и выпасаемым или сильно нарушенным лугам с обнажёнными участками почвы в Московской, Калужской, Тверской, Ивановской, Нижегородской, Пензенской, Ульяновской, Ярославской, Рязанской, Тамбовской и Курской областях [Решетникова и др., 2010; Нотов, Нотов, 2012; Майоров и др., 2013; Маевский, 2014].

Согласно устному сообщению М.В. Казаковой, в Рязань *V. filiformis* была завезена в 1970-е гг. из Германии, а в 1985 г. на газоне биостанции РГУ имени С.А. Есенина она уже сформировала плотный ковёр. В гербарии (RSU) хранится её образец «Биостанция Рязанского университета. 22.05.2004. М.В. Казакова, О.В. Калинина». Этот устойчивый вид совершил стремительное расселение по паркам и частным садам Рязанской обл., известен в Касимовском районе (Даньково), имеются сборы одичавших растений из Чучковского района, «село Деревягино. Арборетум Александра Никитина. 21.05.2011. Т.А. Палкина» (RSU).

В г. Твери *V. filiformis* стала опасным сорняком и быстро распространяется по территории Ботанического сада ТвГУ. В 2006 г. в Твери большая куртина появилась (в Заволжском р-не) в микрорайоне Соминки [Нотов, 2009]. В Ульяновскую обл. вид занесён в 2000-е гг. с семенами газонных трав, культивируется в цветниках, в Ульяновске встречается на газонах и в парках [Раков и др., 2014].

По гербарным сборам вне культуры *V. filiformis* отмечена на газонах в г. Курск, «парк

имени 1 Мая. 09.05.1996. А.Полуянов» (МОСП). В г. Иваново *V. filiformis* обнаружена в «Ботаническом саду Ивановского ГУ, вдоль дорожек и у забора. 23.05.2005. Е.Борисова» (IVGU). В Ивановской обл. дичание *V. filiformis* наблюдается в г. Плёс – на газонах, по обочинам дорог и в Дендрарии Плёсского лесничества [Голубева, Сорокин, 2003, 2009; Борисова, 2007]. Вид натурализовался в Тамбовской обл. «г. Мичуринск. 12.07.2005. А.Сухоруков, С.Колесников» (MW), во Владимирской обл. «Александровский р-н, д. Соколово. 08.05.2009. А. Серёгин» (№ 3784, MW); в Ярославской обл. «пос. Борок. 02.05.2014. Э.В. Гарин» (№ 60108, MW), в Брянске, «оз. Керамзитное (Бурлак). 12.05.2014. Н.Н. Панасенко» (BRSU, MW).

Таким образом, в настоящее время инвазионный ареал *V. filiformis* в России фрагментирован и ограничен, в основном, газонами, нарушенными лугами и лесными опушками (рис. 1). Вероника нитевидная расселяется в

Средней России по направлению к северу (Тверь) со скоростью 4 км/год, а к югу (Брянск, Мичуринск) – со скоростью 10 км/год. Эффективная экспансия вида обусловлена его высокой способностью к регенерации.

2. Регенерационная активность

В Москве (ГБС РАН) в 2016 г. начало цветения инвазионной популяции *V. filiformis* отмечено 05 мая. В период массового цветения (16.05.2016) приросты однолетних побегов составляли 9.2–21.4 мм (~13.9), имелось по 10–27 листовых узлов (17.8), из которых 6–21 узла (~11) несли цветоносы. Вероника разрослась по всей партерной части сада, несмотря на ежегодно проводимую прополку. Площадь популяции вида за 45 лет увеличилась не менее чем в 25 тыс. раз, то есть возрасла в среднем на 500 м²/год.

На Орехово-Зуевском экспериментальном участке укореняемость *V. filiformis* снижалась в ряду: сегменты однолетних побегов в полутени (80%) → сегменты двулетних побегов на

→

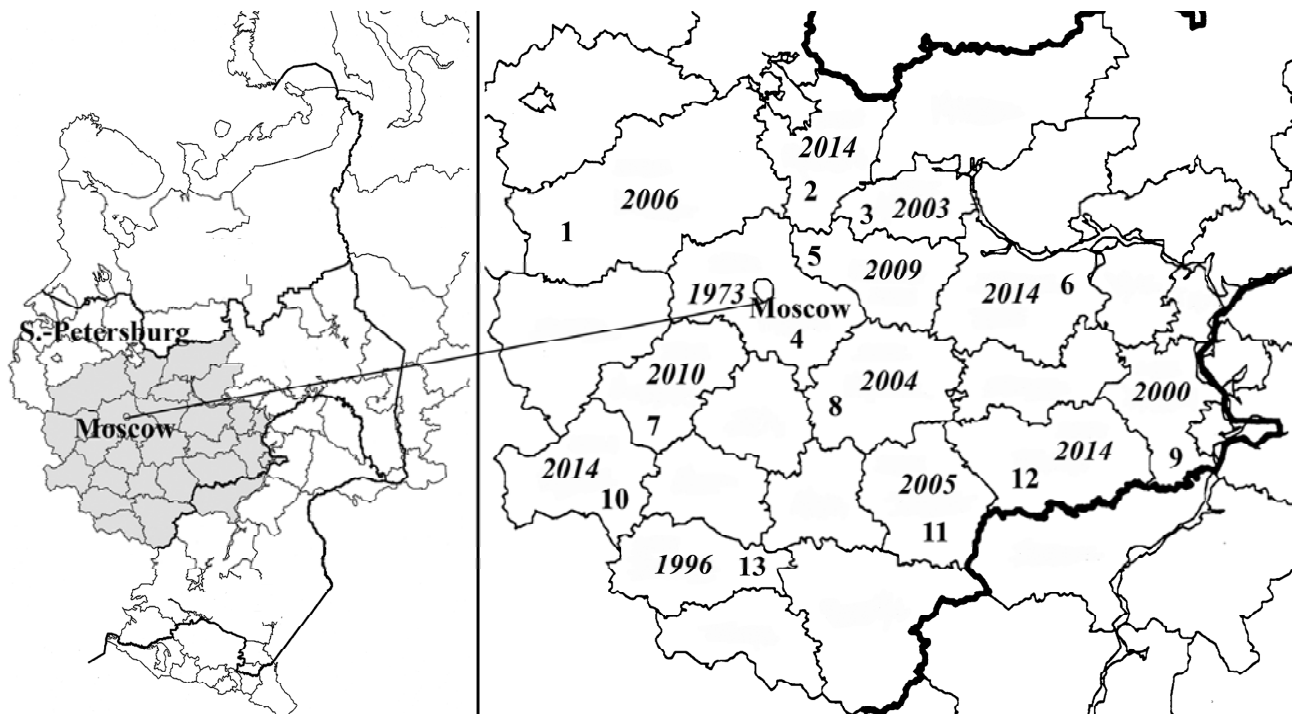


Рис. 1. Даты первых находок *Veronica filiformis* в Средней России. Слева – карта европейской части России (серым цветом отмечены регионы Средней России). Справа – карта Средней России. 1 – Тверская обл.; 2 – Ярославская обл.; 3 – Ивановская обл.; 4 – Московская обл.; 5 – Владимирская обл.; 6 – Нижегородская обл.; 7 – Калужская обл.; 8 – Рязанская обл.; 9 – Ульяновская обл.; 10 – Брянская обл.; 11 – Тамбовская обл.; 12 – Пензенская обл.; 13 – Курская обл.

свету (70%) → сегменты однолетних побегов на свету (65%) → сегменты двулетних побегов в полутени (50%). Нельзя исключать, что на приживаемость фрагментов побегов повлияла жаркая и засушливая погода в мае и начале июня.

Вариант 1. Сегменты однолетних побегов, полное освещение. В конце мая укоренившиеся сегменты *V. filiformis* имели длину 3–5 см и состояли из 3 междоузлий, появились побеги 2-го порядка (длиной 1 см) и придаточные корни длиной 0.5 см. В июне у растений было по 3–5 побегов длиной 6–8 см (с 4 междоузлиями). Два растения в середине июня зацвели. В июле растения имели по 7–10 побегов 1-го порядка ветвления длиной до 23 см (с 7–10 междоузлиями), а также побеги 2-го порядка. На одном растении сформировалось 2 плодика, другое цветущее растение плодиков не дало.

В конце августа проективное покрытие площадки составило 100%. Общая длина побегов у всех растений (13 шт.) достигала 204.9 м (11.4 тыс. междоузлий средней длины 1.8 см) (рис. 2 А, В), а свежая фитомасса всех растений – 258 г. Средняя длина побегов одного растения – 15.8 м; масса – 19.8 г. Одна особь в среднем имела 878 междоузлий, длина каждого побега 1-го порядка ветвления – 15–35 см, 2-го – 4–10 см, 3-го – 1–3 см.

Вариант 2. Сегменты двулетних побегов, полное освещение. В конце мая размеры укоренившихся сегментов не отличались от 1-го варианта. В июне растения имели по 5–6 од-

нолетних побегов длиной до 8–10 см (с 3 междоузлиями). Одно растение зацвело. В середине июля на площадке зафиксировано 70 побегов (по 4–10 для каждой особи) 1-го ветвления длиной 7–12 см с 4–10 междоузлиями и побеги 2-го порядка. Плодов не сформировалось.

В конце августа проективное покрытие на площадке составило 90%. Общая длина побегов у всех растений (14 шт.) была почти в 2.8 раз меньше (73 м; 4.9 тыс. междоузлий средней длины 1.5 см), как и сырая фитомасса – 94 г. Средняя длина побегов (5.2 м), среднее число междоузлий (375) одного растения и его масса (6.7 г) в 3 раза меньше, чем в 1-м варианте.

Вариант 3. Сегменты однолетних побегов, полутень. В конце мая в условиях затенения растения росли слабо, длина их побегов составляла 3–4 см (1–2 междоузлия); корневая система была представлена единичными тонкими корешками длиной 0.3 см. В июне растения имели по 2 побега 1-го порядка ветвления (с 2–3 междоузлиями) и побеги 2-го порядка. В середине июля у растений образовалось в среднем по 4–9 побегов 1-го порядка длиной по 5–10 см с 4–6 междоузлиями и побеги 2–3-го порядка ветвления. Цветения не наблюдали.

В конце августа проективное покрытие на площадке составляло 85%. Общая длина побегов у всех растений (16 шт.) на площадке – 97.8 м (4.9 тыс. междоузлий), свежая фитомасса – 103 г. Средняя длина побегов одного растения (6.1 м), число междоузлий (306) и масса

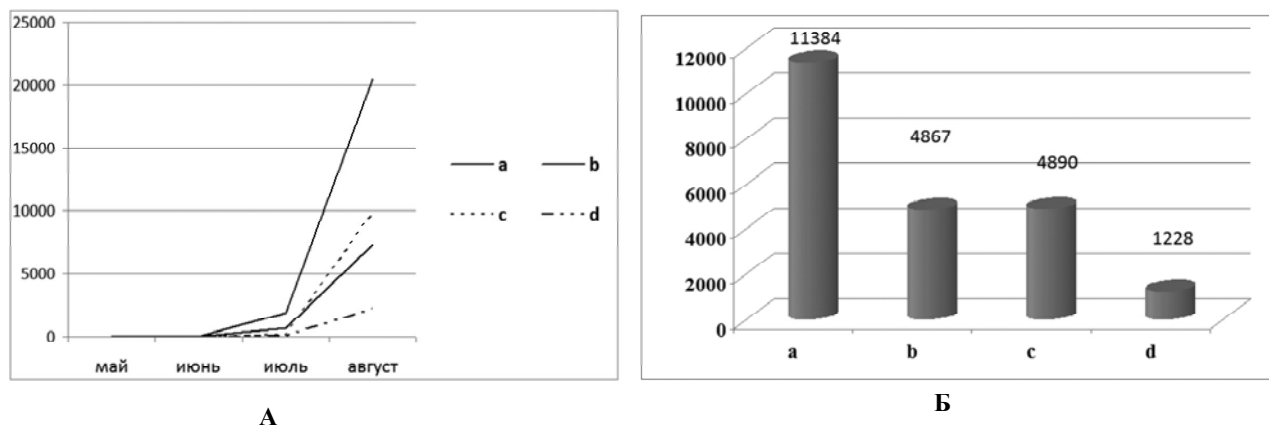


Рис. 2. Прирост побегов, см (А) и число междоузлий (В) у особей *Veronica filiformis* на Орехово-Зуевском участке в 4 вариантах опыта: а – однолетние на свету; б – двулетние на свету; с – однолетние в тени; д – двулетние в тени.

(6.4 г) не имеют достоверных отличий от показателей 2-го варианта.

Вариант 4. Сегменты двулетних побегов, полутень. В конце мая растения были очень слабые, как и в предыдущем варианте. В июне растения также росли плохо: средняя длина прироста составила 1–2 см, на растениях было по 2 побега с 2 междоузлиями. К середине июля особи имели в среднем по 1–2 побега 1-го порядка длиной 3–4 см с 3–6 междоузлиями и начавшие формироваться побеги 2-го порядка ветвления, но цветения не отмечено.

В конце августа проективное покрытие на этой площадке составляло лишь 50–60%. Общая длина побегов у всех растений (10 шт.) на площадке – 22.1 м (1.2 тыс. междоузлий), свежая фитомасса – 14 г. Средняя длина побегов одного растения (2.2 м), число междоузлий (122) и фитомасса (1.4 г) почти в 3 раза меньше, чем в 3-м варианте опыта.

На Звенигородском экспериментальном участке приживаемость сегментов *V. filiformis* составила 60%. Придаточные корни образовались в узлах побега уже через 4 дня после вы-

садки сегментов. Особи разрастались на обнаженной почве очень быстро (рис. 3). В середине июня площадь клонов составляла в среднем 0.1 м² (амплитуда изменчивости 0.1–0.2 м²), в середине июля – 0.2 м² (0.1–0.35 м²), в середине августа 0.3 м² (амплитуда изменчивости 0.2–0.4 м²), в конце сентября 0.35 м² (0.25–0.4 м²). Выкопанные в конце сентября – начале октября четыре особи имели годичный прирост побегов от 14 до 62 м и от 1 тыс. до 4.8 тыс. междоузлий (табл. 1). Наиболее длинные междоузлия отмечены для побегов 2-го порядка ветвления (2.5 см), самые короткие (не более 2 мм) наблюдаются у терминальных боковых побегов последнего порядка ветвления. На самом маленьком растении (Клон 1) прослежена схема ветвления побегов (рис. 4).

Обсуждение

В литературных источниках имеются сведения [Salisbury, 1962], что в течение сезона радиальные приросты у *V. filiformis* составляют более 20 см, а каждый из многочисленных побегов может иметь 10 или более узлов ук-



Рис. 3. Динамика развития побегов *Veronica filiformis* на Звенигородском участке (июнь – август).

Таблица 1. Длина побегов и фитомасса отдельных особей *Veronica filiformis* в конце вегетационного сезона на Звенигородском участке

№№ клона	Число междоузлий	Общая длина побегов, см	Средняя длина одного междоузлия, см	Сырая масса надземной части, г	Сухая масса надземной части, г
Клон 1	1013	1359	1.3	не опред.	не опред.
Клон 2	4652	6116	1.3	96.1	22.5
Клон 3	2438	2588	1.1	35.2	7.8
Клон 4	4770	6253	1.3	90.5	21.9

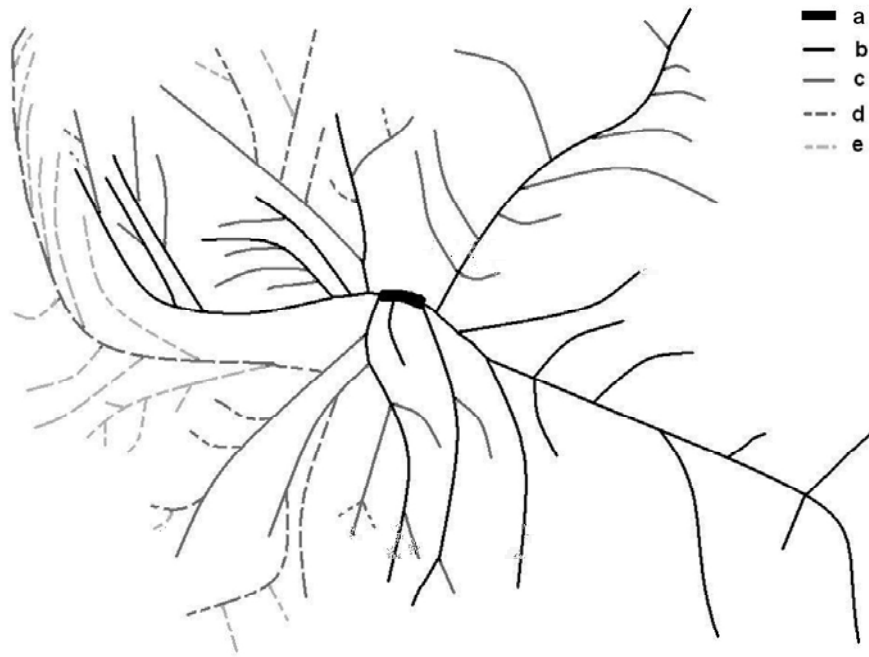


Рис. 4. Система побегов *Veronica filiformis*, сформировавшаяся за вегетационный сезон в результате силлептического ветвления (Клон 1).

a – сегмент, высаженный на участок; b – главный побег с отходящими от него боковыми побегами 1-го порядка; c – боковые побеги 2-го порядка; d – боковые побеги 3-го порядка; e – боковые побеги 4-го и 5-го порядков

рения. Согласно другим данным [Harris, Lovell, 1980], этот вид за период вегетации может удвоить диаметр клона. Но по нашим наблюдениям, эти показатели существенно выше: на Звенигородском участке диаметр клона за вегетационный сезон увеличился с 3 до 60–80 см, то есть в 25 раз; число междоузлий – в 1–2 тыс. раз; а общая длина всех побегов одного растения – в 2 тыс. раз!

Нами также экспериментально доказано, что растение с лёгкостью возобновляется даже сегментами двулетних побегов с двумя узлами, которые, по оценке чешских исследователей [Sera, 2012], имеют самую низкую способность к регенерации. Однако наилучшая приживаемость и более быстрый рост побегов отмечен всё же у однолетних терминальных сегментов.

Проведение факторного анализа позволило установить (рис. 5), что на способность вида к регенерации в большей степени влияет освещение участка, а не возраст укореняющихся побегов.

Корни у *V. filiformis* очень мелкие, и наземная биомасса растения ничтожна. Прида-

точные корни формируются в каждом узле побега и служат, в основном, для фиксации растения на поверхности почвы. Клональное размножение *V. filiformis* основано не на разрастании корневой системы, а на увеличении био-

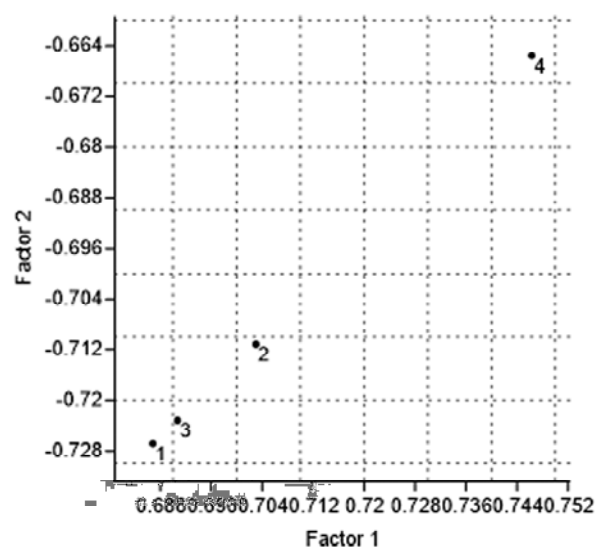


Рис. 5. Влияние освещённости площадки и возраста укореняющихся побегов на формирование наземной массы *Veronica filiformis* в четырёх вариантах опыта

массы надземной части. Вид избегает корневой конкуренции с другими травами, произрастающими на газоне, и очень быстро расселяется на обнажённой почве. В первый год жизни естественная растительность является фактором, ограничивающим распространение вероники нитевидной, но в дальнейшем её мощная надземная биомасса «накрывает» аборигенные виды и вытесняет их из биоценоза.

Заключение

Вектором инвазии *V. filiformis* на первом этапе формирования её инвазионного ареала являлась преднамеренная интродукция. В дальнейшем распространение этого вида происходило, в основном, посредством случайной интродукции. Отсутствие полового размножения не препятствует успешному распространению вида. Как скашивание газонов, так и обработка их граблями вызывают фрагментацию побегов *V. filiformis* и увеличивают темпы её вегетативного размножения. За вегетационный сезон диаметр клона этого вида может увеличиться в 25 раз, а число междоузлий – в 1–2 тыс. раз! Вероника нитевидная расселяется от места первоначальной интродукции (г. Москва) в северном направлении со скоростью 4 км/год, а в южном – со скоростью 10 км/год. На способность вида к регенерации в большей степени влияет освещение участка, нежели возраст укореняющихся побегов. В последнее десятилетие этот вид стал внедряться в естественную растительность лугов и лесных опушек. Столь высокая скорость расширения инвазионного ареала, вытеснение аборигенных видов и сокращение природного разнообразия регионов, а также прямой ущерб, наносимый этим видом при закладке газонов, позволяют внести *V. filiformis* в список инвазионных видов и проводить меры контроля её расселения.

Благодарности

Авторы выражают благодарность профессорам Е.А. Борисовой и М.В. Казаковой за предоставление сведений по натурализации *V. filiformis* в Ивановской и Рязанской областях, а также Е.В. Ткачёвой за помощь в поиске на-

учной литературы, касающейся вопроса исследования.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 15-29-02556, и Программы РАН 1.21П Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга.

Литература

- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново: Ивановский ГУ, 2007. 188 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. М.: ГЕОС. 2012. 186 с.
- Голубева М.А., Сорокин А.И. О новых адвентивных видах флоры Ивановской и Костромской областей // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.; Тула: Бот. сад МГУ : Гриф и К, 2003. С. 36–37.
- Голубева М.А., Сорокин А.И. Флора г. Плёса. Плёт, 2009. 112 с.
- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Л.: Наука, 1967. Т. 7. 894 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: КМК, 2014. 635 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербатов А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: КМК, 2012. 412 с.
- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы. М.: Фитон XXI, 2013. 160 с.
- Нотов В.А. Адвентивная флора микрорайона Соминки города Твери // Материалы научн. конф., студентов и аспирантов. Тверь: ТвГУ, 2009. С. 40–46.
- Нотов А.А., Нотов В.А. Флора города Твери: динамика состава и структуры за 200 лет. Тверь: ТвГУ, 2012. 256 с.
- Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Тольятти: Касандра, 2014. Т. 2. 295 с.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К., Крылов А.В., Воронкина Н.В., Попченко М.И., Шмытов А.А. Калужская флора: Аннотированный список сосудистых растений Калужской области. М.: КМК, 2010. 548 с.
- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. Гл. бот. сада АН ССР. 1982. Вып. 124. С. 43–48.
- Baker H.G. Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal // Evolution. 1955. Vol. 9. P. 347–349.
- Baker H.G. Support for Baker’s law – as a rule // Evolution. 1967. Vol. 21. P. 853–856.
- Bangerter E.B., Kent D.H. *Veronica filiformis* in the British

- Isles // Proc. Bot. Soc. Brit. Isles. 1957. Vol. 2. No 3. P. 197–217.
- Bangerter E.B., Kent D.H. Further notes on *Veronica filiformis* // Proc. Bot. Soc. Brit. Isles. 1962. Vol. 4. P. 384–397.
- Barrett S. Why reproductive systems matter for the invasion biology of plants. In Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton / Edited by David Richardson M. Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2011. P.195–210.
- Barrett S., Morgan M., Husband B. The dissolution of a complex genetic polymorphism: The evolution of self-fertilization in tristylous *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae) // Evolution. 1989. Vol. 43. P. 1398–1416.
- Cheptou P.-O. Clarifying Baker's Law // Ann. Bot. 2012. Vol. 109. P. 633–641.
- Courchamp F., Berec L., Gascoigne J. Allee effects in ecology and conservation. New York: Oxford University Press, 2008. 256 p. // DOI: 10.1093/acprof:oso/9780198570301.001.0001.
- Culley T., Hardiman N. The role of intraspecific hybridization in the evolution of invasiveness: a case study of the ornamental pear tree *Pyrus calleryana* // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. P. 1107–1119.
- Eckert C. The loss of sex in clonal plants // Evol. Ecol. 2002. Vol. 15. P. 501–520.
- Esler A.E. The naturalisation of plants in urban Auckland, New Zealand 1. The introduction and spread of alien plants // New. Zeal. J. Bot. 1987. Vol. 25. P. 511–522.
- Gabrielsen T., Brochmann C. Sex after all: high levels of diversity in the arctic clonal plant *Saxifraga cernua* using RAPD markers // Mol. Ecol. 1998. Vol. 7. P. 1701–1708.
- Gilman A. The vascular flora of Caledonia county, Vermont // Rhodora. 1999. Vol. 101. No. 908. P. 360–418. // (<http://www.jstor.org/stable/23313410>). Проверено 20.02.2017.
- Grimsby J., Tsirelson D., Gammon M., Kesseli R. Genetic diversity and clonal versus sexual reproduction in *Fallopia* spp. (Polygonaceae) // Am. J. Bot. 2007. Vol. 94. P. 957–964.
- Harris G.R., Lovell P.H. Localized spread of *Veronica filiformis*, *V. agrestis* and *V. persica* // J. Appl. Ecol. 1980. Vol. 17, No 3. P. 815–826. // (<http://www.journalofappliedecology.org/view/0/index.html>). Проверено 20.02.2017.
- Hereford J. Does selfing or outcrossing promote local adaptation? // Am. J. Bot. 2010. Vol. 7. P. 298–302.
- Hollingsworth M., Bailey J. Hybridisation and clonal diversity in some introduced *Fallopia* species // Watsonia. 2000. Vol. 23. P. 111–121.
- Hollingsworth M., Bailey J. Evidence for massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese Knotweed) // Bot. J. Linn. Soc. 2008. Vol. 133. P. 463–472.
- Kornaś J., Kuc M. *Veronica filiformis* Smith – nowy we florze polskiej uciążliwy chwast lakowy // Fragm. Flor. Geobot. 1953. Bd. 1. No 1. P. 81–85.
- Lamont B., Klinkhamer P., Witkowski E. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodie*: a demonstration of the Allee effect // Oecologia. 1993. Vol. 94. P. 46–450.
- Lehmann E. Die Einbürgerung von *Veronica filiformis* in Westeuropa // Gartenbauwissenschaften. 1942. Bd. 16. S. 428–489.
- Leimu R., Fischer M. A meta-analysis of local adaptation in plants // PLoS One. 2008. Vol. 3. № 12 // (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004010>). Проверено 27.02.2017.
- Li Ge. Genetic variation and clonal diversity of *Psammodochloa villosa* (Poaceae) detected by ISSR markers // Ann. Bot. 2001. Vol. 87. P. 585–590.
- Massol F., Cheptou P.-O. Evolutionary syndromes linking dispersal and mating system: the effect of autocorrelation in pollination conditions // Evolution. 2011. Vol. 65. P. 591–598.
- Novak S. The role of evolution in the invasion process // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. Vol. 104. P. 3671–3672.
- Pfeiffer T., Klahr A., Peterson A., Levichev I.G., Schnittler M. No sex at all? Extremely low genetic diversity in *Gagea spathacea* (Liliaceae) across Europe // Flora. 2012. 207: 372–378.
- Pielech R., Zajac K., Malicki M. Spread of *Veronica filiformis* (Scrophulariaceae) in the Sudetes // Biodiv. Res. Conserv. 2012. Vol. 28. P. 25–28 // DOI: 10.2478/v10119-012-0025-2.
- Poulin J., Weller S., Sakai A. Genetic diversity does not affect the invasiveness of fountain grass (*Pennisetum setaceum*) in Arizona, California and Hawaii // Divers. Distrib. 2005. 11: 241–247.
- Saedi-Mehrvarz S., Assadi M. New *Veronica* (Scrophulariaceae) Records for the Flora of Iran // Turk. J. Bot. 2003. Vol. 27. No 4. P. 339–342.
- Salisbury E.J. The biology of garden weeds // Journal of the Royal Horticultural Society. 1962. Vol. 87. P. 458–470.
- Scalone R., Albach D.C. Degradation of sexual reproduction in *Veronica filiformis* after introduction to Europe // BMC Evolutionary Biology. 2012. Vol. 12. No 233. P. 1–19. // (<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/233>). Проверено 3.03.2017.
- Sera B. Which stem parts of Slender speedwell (*Veronica filiformis*) are the most successful in plant regeneration? // Biologia. 2012. Vol. 67. No 1. P. 110–115.
- Stebbins L. Self fertilization and population variability in the higher plants // Am. Nat. 1957. Vol. 91. P. 337–354.
- Takebayashi N., Morrell P. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach // Am. J. Bot. 2001. Vol. 88. P. 1143–1150.
- Thaler I. Morphologisches über *Veronica filiformis* Smith und ihre Verwandten // Aus dem Institut für systematische Botanik der Universität Graz. Horn: Verlag F. Berger & Söhne, 1951. S. 216–226. // (www.biologiezentrum.at).

- Tokarska-Guzik B. The Establishment and Spread of Alien Plant Species (Kenophytes) in the Flora of Poland. Prace naukowe Uniw. Śląskiego w Katowicach 2372. 2005. 192 p.
- Uva R.H., Neal J.C., DiTomaso J.M. Weeds of the Northeast. Cornell University Press, Ithaca, New York. 1997. 416 p.
- Weed Free (Электронный документ) // (<http://www.weedfree.co.uk>). Проверено 2.03.2017.
- Williamson M., Pyšek P., Jarošík V., Prach K. On the rates and patterns of spread of alien plants in the Czech Republic, Britain, and Ireland // *Écoscience*. 2005. Vol. 12. No 3. P. 424–433. // (<http://dx.doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-424.1>). Проверено 20.02.2017.

CLONAL DISPERSAL AND REGENERATIVE ACTIVITY OF *VERONICA FILIFORMIS* J.E. SMITH

©2017 Vinogradova Yu.K.*, Kuklina A.G.** , Galkina M.A.***

Federal State Budgetary Institution of Science Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin Russian Academy of Sciences. Moscow, 127276;
e-mail: * gbsad@mail.ru; ** alla_gbsad@mail.ru; *** mawa.galkina@gmail.com

The absence of sexual reproduction does not hinder the rapid expansion of *Veronica filiformis* J.E. Smith (Plantaginaceae). Both mowing and raking of lawns cause fragmentation of shoots of *V. filiformis* and increase the rate of its clonal dispersal. During the vegetation season, the diameter of a clone of this species can increase 25-fold, and the number of internodes can become 1–2 thousand times greater. From the point of its initial introduction (Moscow) *V. filiformis* settles at the rate of 4 km/year to the northern direction, and at the rate of 10 km/year to the southern. The ability of the species to regenerate is influenced more by the lighting intensity than the age of the rooting shoots. In the latest decade this species invaded the natural communities of meadows and forest edges. The high rate of expansion of the secondary distribution range, reduction of natural diversity of regions, as well as direct damage caused by this species when laying lawns, allow us to include *V. filiformis* in the list of potentially invasive alien species and to carry out control measures for its dispersal.

Key words: *Veronica filiformis*, invasion, clone, regeneration, phytomass.

УДК 595.799

ВОСТОЧНАЯ КАШТАНОВАЯ ОРЕХОТВОРКА *DRYOCOSMUS KURIPHILUS* YASUMATSU, 1951 (HYMENOPTERA, CYNIPIDAE) – НОВЫЙ ИНВАЙДЕР В ЛЕСАХ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2017 Гниненко Ю.И.^{a,b*}, Лянгузов М.Е^c

^aВсероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства,
г. Пушкино Московской обл., 141200;

^bВсероссийский центр карантина растений, п. Быково Московской обл. 140150;

^cСочинский национальный парк, г. Сочи, 35400

*e-mail: gninenko-yuri@mail.ru

Поступила в редакцию 16.10.2016

Представлены результаты первых исследований нового инвазивного вредителя каштана посевно-го – восточной каштановой орехотворки *Dryocosmus kuriphilus*. Этот инвайдер был впервые обнару-жен на территории России в 2016 г. Приведены данные о его распространении и некоторые характе-ристики повреждений, которые наносит орехотворка каштану. Установлено несколько типов терат, формирующихся в результате питания личинок, и показан уровень заселённости каштана вредите-лем.

Ключевые слова: каштан посевной, восточная каштановая орехотворка

Введение

В мае 2016 г. в России была впервые выяв-лена восточная каштановая орехотворка *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951 (Hyme-ноptera, Cynipidae) – новый инвазивный орга-низм, связанный с каштаном посевным на Се-верном Кавказе.

Каштан посевной *Castanea sativa* Mill. за-нимает на территории России около 47 тыс. га, произрастая в Краснодарском крае и в Рес-публике Адыгея, где внесён в Красную Книгу Адыгеи [О порядке..., 2011]. Его состояние на всей кавказской части ареала нельзя признать удовлетворительным, и его участие в форми-ровании лесов региона постоянно сокращает-ся. В силу этого Рослесхоз в 2011 г. принял решение о запрете рубки каштана [Об утвер-ждении Перечня..., 2011].

Хронические очаги крифонектриевого не-кроза (возбудитель *Cryphonectria parasitica*) и чернильной болезни (возбудитель *Blephoro-спора cambivora*), развивающиеся в каштанни-ках в течение длительного времени [Иссинс-

кий, 1964, 1968; Придня, 2003; Ширяева и др., 2004; Лукмазова, 2013], привели к гибели боль-шого числа каштановых деревьев, и пораже-ние каштана этими болезнями продолжается.

Появление нового инвазивного организма, связанного с каштаном, способно ещё в боль-шей степени осложнить лесопатологическую ситуацию и может ускорить гибель деревьев.

Материал и методика

Исследования выполнены в нескольких уча-стковых лесничествах Сочинского националь-ного парка в мае – августе 2016 г.

При этом проведены специальные поиско-вые лесопатологические обследования. Для их выполнения прокладывали маршрутные ходы через древостои, в составе которых участвует каштан посевной *Castanea sativa*. При прове-дении обследований визуально определяли на-личие в кронах каштанов терат (галлов) оре-хотворки.

В процессе обследования из нижней части крон срезали ветви длиной 1 м и доставляли

их в лабораторию. Здесь подсчитывали общее число терат на 1 погонный метр ветви (при этом измеряли длину самой ветви и длину всех отходящих от неё мелких ветвей). Затем разделяли тераты по месту их формирования: на разных частях листьев, на почках, на черешках листьев и т. п.

Для установления плотности заселения ветви орехотворкой подсчитывали на ветви также общее число листьев, а затем определяли число терат, приходящихся на 1 лист. Проведённые исследования показали уровень заселённости каштана новым для региона вредителем и позволили установить места наибольшей его численности в месте инвазии на территорию России.

Результаты и обсуждение

Восточная каштановая орехотворка происходит из Восточной Азии, где она широко распространена в ареале китайского каштана *Castanea mollissima* Blume. В Северной Америке её впервые отметили в Джорджии в 1974 г. [Payne et al., 1975]. Более чем через 30 лет после первого обнаружения она распространилась на 1400 км на север от места выявления и на 93 км на восток [Гниненко, Мелика, 2011].

В Европе этот фитофаг впервые обнаружен на севере Италии в 2002 г. [Brussino et al., 2002]. Отсюда он распространился на всю территорию Италии, включая о. Сардинию [Graziosi, Santi, 2008]. Затем орехотворка проникла в Словению, Францию, Хорватию [Matošević et al., 2010] и Венгрию [Czoka et al., 2009].

Если в естественном ареале вред от неё невелик, то везде, куда она проникала, она быстро становилась опасным вредителем местных каштанов [Yasumatsu, 1951; Payne, 1978; и др.]

В настоящее время остаются неизвестными особенности биологии каштановой орехотворки в новых для неё местах обитания в России. Трудно также дать прогноз ожидаемой вредности этого вселенца в наших условиях, но, скорее всего, вредная деятельность орехотворки окажет существенное влияние на ухудшение состояния каштана на Кавказе.

Ещё до выявления восточной каштановой орехотворки на территории России нами был дан прогноз о её скором проникновении и большой опасности [Гниненко, Мелика, 2011], который позднее был подтверждён также А.Г. Блюмером [2016].

После выявления орехотворки нами начато изучение её биологии и вредоносности в лесах Краснодарского края. Было установлено, что в лесах Сочинского национального парка она освоила территории 4 лесничеств на площади примерно 200 га. Однако специальное обследование, проведённое в июле 2016 г. специалистами ВНИИКР, показало, что площадь распространения превышает 1.2 тыс. га. Позднее специалисты Краснодарского центра защиты леса обнаружили орехотворку на территории Туапсинского лесничества [В Краснодарском крае..., 2016]. Следовательно, орехотворка к настоящему времени распространена на черноморском побережье Краснодарского края существенно более широко, чем это представлялось весной 2016 г. К осени 2016 г. её наличие отмечено в каштановых древостоях на протяжении более 50 км в междуречье рек Сочи и Шахе (рис. 1).

В июле 2016 г. в нескольких лесничествах Сочинского национального парка нами были проведены учёты, позволившие установить степень заселённости деревьев орехотворкой.

В результате выполненных работ установлено, что в среднем на 1 погонный метр ветви каштана приходится от 8 до 23 терат. А среднее число терат, приходящихся на 1 лист на учётной ветви, колеблется от 0.26 до 0.56 (табл. 1).

Чаще всего тераты формируются из почек, которые весной начинают под воздействием развивающихся в них личинок орехотворки, разрастаться (рис. 2). А также на главной жилке листовой пластинки, располагаясь в разных частях листа (рис. 3). Существенная часть листьев при этом не может нормально раскрыться и они остаются недоразвитыми.

Кроме того в очень небольшом числе случаев терата формируется на вершине листового черешка в виде некоего подобия булавки (рис. 4).



Рис. 1. Ареал (выделен чёрным) восточной каштановой орехотворки на черноморском побережье Северного Кавказа в 2016 г.

Таблица 1. Численность терат орехотворки

Место сбора	Средняя длина учётной ветви, см	Среднее число здоровых листьев на ветви, шт.	Среднее число учтённых терат, шт.	Число терат на 1 м ветви	Среднее число терат на 1 лист
Верхнесочинское лесничество, N43.52098; E39.911266	132.0±33.8	33.2±15.5	11.0±2.3	8.3	0.33
Дагомыское лесничество, N43.658772; E39.711094	175.0±21.8	35.0±7.5	9.0±2.5	20.0	0.26
Мацестинское лесничество, N43.558405; E39.818488	187.5±25.0	43.8±10.0	24.5±8.7	23.0	0.56



Рис. 2. Тераты, сформировавшиеся из вегетативных почек

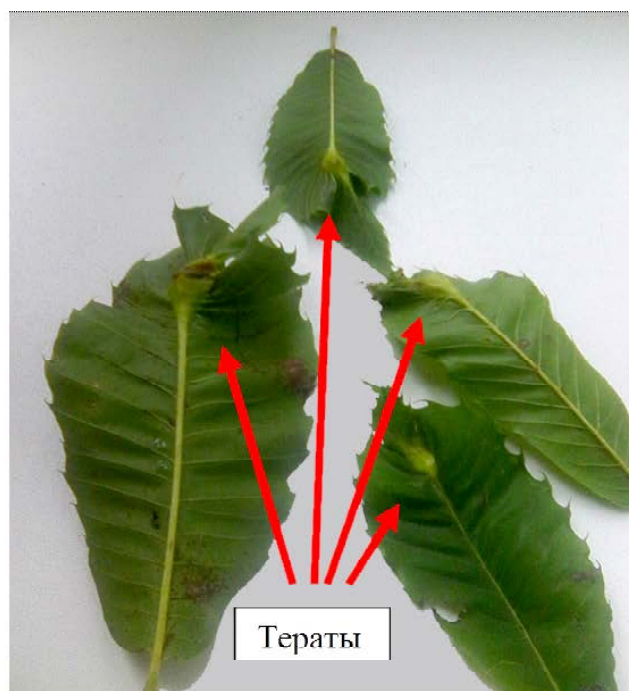
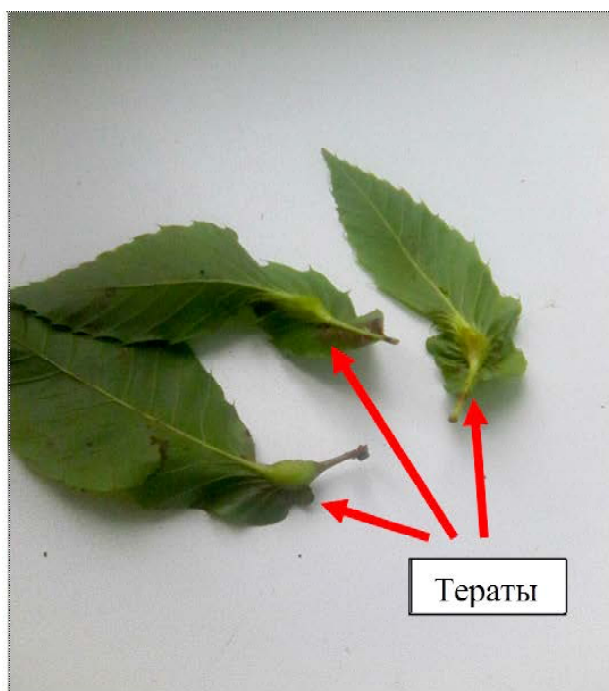


Рис. 3. Тераты на главной жилке листа

Как показали специальные подсчёты во всех обследованных нами древостоях подавляющее большинство терат формировалось на почках (табл. 2). При этом почти всегда на ней разви-

вались листья, которые однако не достигали нормального размера.

Таким образом, чаще всего тераты формируются из начинающих распускаться весной лис-



Рис. 4. Тераты в виде «булавы», сформировавшиеся вместо листа

Таблица 2. Места формирования терат

№ п/п	Место сбора	Общее число учтённых терат, шт.	Встречаемость терат в разных местах, % от числа учтённых					
			почки	недоразвитые листья	в нижней части листа	в средней части листа	в верхней части листа	Булавы
1	Верхнесочинское лесничество, кв. 40	269	48.4	15.2	10.4	16.7	6.3	3.0
2	Верхнесочинское лесничество, кв. 41	95	43.2	17.9	5.2	16.8	16.8	0.0
3	Дагомыское лесничество, кв. 37	131	84.0	5.3	8.4	2.3	0.0	0.0
4	Дагомыское лесничество, кв. 39	257	53.3	26.1	4.2	8.2	7.0	1.2
5	Мацестинское лесничество, кв. 7	257	61.4	14.4	11.3	8.6	2.7	1.6

товых почек. Это приводит к тому, что, во-первых, из таких поражённых вредителем почек формируются мелкие листья, что существенно снижает фотосинтезирующую активность деревьев. Во-вторых, все эти тераты осенью отмирают, что сокращает число точек роста в кронах.

Отсутствие разрешённых к применению препаратов для защиты каштана от этого нового вре-

дителя делает невозможным принятие своевременных мер борьбы с орехотворкой. Принятию мер защиты также препятствует незнание особенностей биологии этого инвайдера в новых для него местах обитания и неизученность состава фауны энтомофагов орехотворки.

Каштан посевной на Северном Кавказе находится в неудовлетворительном состоянии из-

за развития в его древостоях хронических очагов крифонектриевого некроза и чернильной болезни, и появление нового вредного организма способно ещё более ухудшить его состояние. Поэтому необходимо в самые сжатые сроки не только приступить к изучению биологии орехотворки, но и незамедлительно начать разрабатывать методы защиты.

Литература

- Блюмер А.Г. Восточная каштановая орехотворка *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951 (Hymenoptera, Cynipidae) – опасный инвазивный вредитель каштана в США и Европе: можно ли предотвратить интродукцию фитофага в Россию? // Карантин растений. Наука и практика. 2016. № 2 (16). С. 27–33.
- В Краснодарском крае выявлен новый опасный карантинный вид вредителей леса. 06.07.2016. (Электронный документ) // (<http://krasnodar.rcfh.ru/news/5245.html>). Проверено 27.01.2017.
- Гниненко Ю.И., Мелика Г.Г. Каштановая орехотворка *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu – новый опасный вредитель каштана посевного. М.: ВНИИЛМ, 2011. 14 с.
- Иссинский П.А. Естественное возобновление каштана // Сборник работ по лесному хозяйству / Тр. Сочинской НИЛОС ВНИИЛМа. М.: Лесная пром-сть, 1964. Вып. 2. С. 5.29.
- Иссинский П.А. Каштановые леса Кавказа и основы ведения хозяйства в них // Сб. тр. Сочинской НИЛОС ВНИИЛМа. М.: Лесн. пром-сть, 1968. Вып. 4. С. 1.240.
- Лукмазова Е.А. Лесопатологическое состояние каштановых лесов Западного Закавказья: Дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 2013. 24 с.
- О порядке ведения Красной книги Республики Адыгея: Постановление от 11 октября 2011 г. № 204 // Архив документов Республики Адыгея. (Электронный документ) // (<http://adygea-gov.ru/doc/16732>). Проверено 26.01.2017.
- Об утверждении Перечня видов (пород) деревьев и кустарников, заготовка древесины которых не допускается: Приказ Рослесхоза от 05.12.2011 № 513, Москва // Российская газета. 30.01.2012 (Электронная газета) // (<https://rg.ru/2012/01/30/perechen-dok.html>). Проверено 26.01.2017.
- Придня М.В. Состояние популяций европейского и американского каштана в связи с крифонекрозом и пути их оздоровления // Исследовано в России, 2003 (Электронный журнал) // (<http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2003/032.pdf>). Проверено 29.04.2017.
- Ширяева Н.В., Гаршина Т.Д., Пиньковский М.Д. Фитосанитарное состояние каштановых лесов Северного Кавказа, мероприятия по их оздоровлению и восстановлению / МПР РФ. Сочи: НИИ горного лесоводства и экологии, 2004. 50 с.
- Brussino G., Bosio G., Baudino M., Giordano M., Ramero F., Melika G. Nuovo cinipidae galligeno in Piemonte. Pericoloso insetto esotico per il causagno europeo. // L'Informatore Agrario. 2002, 37: 59–61.
- Czoka G., Wittmann F., Melika G.A szelidgesztenye gubacsdarazs (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951) Megjelenese Magyarorsagon. // Növényvédelem. 2009. 7: 12–15.
- Graziosi L., Santi F. Chesnutdall wasp (*Dryocosmus kuriphilus*): spreading in Italy and new records in Bologna province. // Bulletin of Insectology. 2008. 61 (2). P. 343–348.
- Matošević D., Atošević D., Hrašovec B. First record of Oriental chestnut gall wasp (*Dryocosmus kuriphilus*) in Croatia (in Croatian with English summary). Sumar list 2010. 134 (9–10): 497–502
- Payne J.A. Oriental chestnut gall wasp: new nut pest in North America // In: Proceedings of the American Chestnut Symposium / Eds. W.L. Macdonald, F.C. Cech, J. Luchok, C. Smith. West Virgin University. 1978. P. 86–88.
- Payne J.A., Menke A.S., Schroeder P.M. *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951 (Hymenoptera, Cynipidae), an oriental chestnut gall wasp in North America // U. S. Department Agric. Coop. Econ. Insect. Reports. 1975. 25 (49–52): 903–905.
- Yasumatsu K. A new *Dryocosmus kuriphilus* injurious to chestnut trees in Japan (Hymenoptera, Cynipidae) // Mushi. 1951. 22 (15). P. 89–92.

EAST CHESTNUT GALL WASPS *DRYOCOSMUS KURIPHILUS* YASUMATSU, 1951 (HYMENOPTERA, CYNIPIDAE) – NEW INVADER IN THE FORESTS OF THE NORTH CAUCASUS

© 2017 Gninenko Yu.I.^{a,b*}, Lyanguzov M.E.^c

^a All-Russian Research Institute of Forestry and Mechanization of Forestry,
Pushkino, Moscow oblast, 141200;

^b All-Russian Centre for Plant Quarantine, Bykovo settlement, Moscow oblast, 140150;

^c Sochinsky National Park, city of Sochi, 35400

*e-mail: gninenko-yuri@mail.ru

The results of the first studies of a new invasive pest sweet chestnut, eastern chestnut gall wasps *Dryocosmuskuriphilus*, are presented. For the first time this invader was discovered in the territory of Russia in 2016. The data on its distribution and some characteristics of the damage that chestnut gall wasp causes are given. Several types of galls formed as a result of the larvae feeding are revealed, and the level of settling of chestnut by the pest is shown.

Keywords: sweet chestnut, chestnut gall wasp east.

УДК 594.38

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛОВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ РОДА *XEROPICTA* (GASTROPODA, HYGROMIIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

© 2017 Гураль-Сверлова Н.В.*, Гураль Р.И.

Государственный природоведческий музей НАН Украины, Львов 79008;

*e-mail: sverlova@pip-mollusca.org

Поступила в редакцию 05.04.2016

Проанализированы находки наземных моллюсков рода *Xeropicta* на территории Северного Причерноморья и других регионов Украины, сделанные в период с 1990 по 2015 г. Они свидетельствуют о расширении ареалов *X. derbentina* и *X. krynickii*, тесно связанном с человеческой деятельностью. В настоящее время распространение *X. krynickii* в Северном Причерноморье ограничено преимущественно приморскими территориями. *X. derbentina* заходит намного дальше вглубь материка. Отдельные колонии этого вида зафиксированы даже в лесостепной зоне Украины и в Закарпатской области.

Ключевые слова: наземные моллюски, *Xeropicta*, антропохория, Украина.

Введение

Человеческая деятельность и глобальные климатические изменения способствуют расселению ряда видов наземных моллюсков по территории Украины, что стало особенно заметно на рубеже XX и XXI вв. [Сверлова и др., 2006]. Среди них особое место занимают виды, хорошо приспособленные к обитанию в открытых ксеротермных биотопах: *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836), *X. krynickii* (Krynicky, 1833), *Monacha cartusiana* (O.F. Müller, 1774), *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828). В настоящее время вид крымского происхождения *B. cylindrica* успел не только широко расселиться по степной зоне Украины [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012a], но и образовать колонии намного севернее: во Львове, Киеве и даже на юго-западе Беларуси – в Бресте [Рабчук, Земоглядчук, 2011]. Ареал *M. cartusiana*, включавший ранее юг Украины [Шилейко, 1978], теперь достигает на севере Украинского Полесья [Гураль-Сверлова, 2012].

Не менее значительными являются изменения видовых ареалов представителей рода *Xeropicta*, особенно *X. derbentina* [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012a; Гураль-Сверлова,

Глеба, 2015]. Это обусловило необходимость проанализировать накопившиеся данные о находках *X. derbentina* и *X. krynickii* в разных регионах Украины, оценить тенденции расширения ареалов обоих видов, а также сравнить полученные результаты с общей картиной современного распространения *X. derbentina* и *X. krynickii* [Welter-Schultes, 2012].

Представленные материалы позволяют существенно уточнить северо-восточную границу современных ареалов *X. krynickii* и, особенно, *X. derbentina* на территории Европы [Welter-Schultes, 2012] и могут быть использованы для прогнозирования дальнейших изменений этих ареалов.

Материал и методы

Работа базируется на материалах, собранных в период с 1990 по 2015 г. в Донецкой, Закарпатской, Запорожской, Николаевской, Одесской, Полтавской, Херсонской областях Украины лично авторами статьи либо переданных на определение в лабораторию малакологии Государственного природоведческого музея НАН Украины в г. Львове (далее в тексте – ГПМ). Основная часть материалов хранится в

малакологическом фонде ГПМ [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012а, 2012–2016].

Для выборок, содержащих живых моллюсков, определение видовой принадлежности производили на основании конхологических и анатомических признаков [Шилейко, 1978], в остальных случаях – на основании строения и поверхностной скульптуры раковин [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012b]. От представителей других родов, обладающих похожими раковинами и распространённых на территории Украины (*Helicopsis*, *Xerolenta*), моллюсков рода *Xeropicta* отличали по наличию двух пар стилефоров, расположенных друг под другом, и массивного придатка, находящегося у основания пениса. При отсутствии анатомического материала главное внимание обращали на следующие конхологические признаки: 1) сквозь пупок можно увидеть не более 0.5 предыдущего оборота (для *X. krynickii*) или 1–1.5 оборотов (для *X. derbentina*); 2) наличие густых спиральных линий на поверхности раковины,

хорошо заметных при 20–40-кратном увеличении; 3) радиальные морщины сильно сглажены даже на первых дефинитивных оборотах раковины (в отличие от представителей рода *Helicopsis*).

Для дифференциации *X. derbentina* и *X. krynickii* использовали относительную длину бича, который у *X. derbentina* составляет около $\frac{1}{4}$, а у *X. krynickii* – от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ длины эпифаллуса. При наличии только пустых раковин использовали строение пупка (см. выше).

Раковины *X. derbentina* и *X. krynickii* из отдельных локалитетов показаны на рисунке 1. Другие материалы продемонстрированы в иллюстрированной базе данных «Наземные моллюски Украины» [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012–2016].

Результаты и обсуждение

В настоящее время наземные моллюски рода *Xeropicta* широко распространены в степной зоне Украины (рис. 2), от Одесской обл. на западе до Донецкой на востоке.

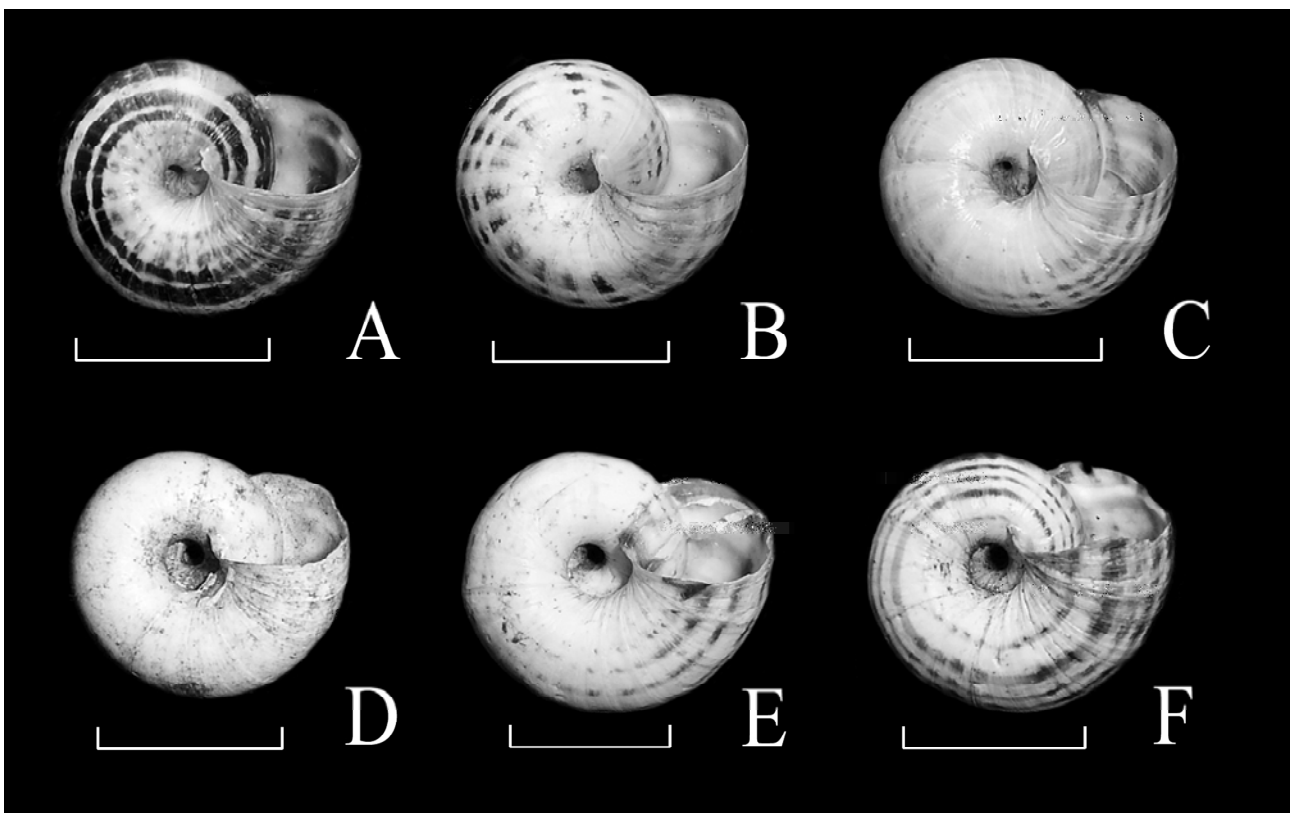


Рис. 1. Раковины *Xeropicta krynickii* (А–С) и *X. derbentina* (D–F) из разных локалитетов: А – Николаевская обл., г. Николаев; В – Херсонская обл., с. Озёрное; С – Запорожская обл., г. Мелитополь; D – Одесская обл., г. Одесса; Е – Полтавская обл., пгт Семёновка; F – Закарпатская обл., г. Виноградов. Масштаб 1 см.

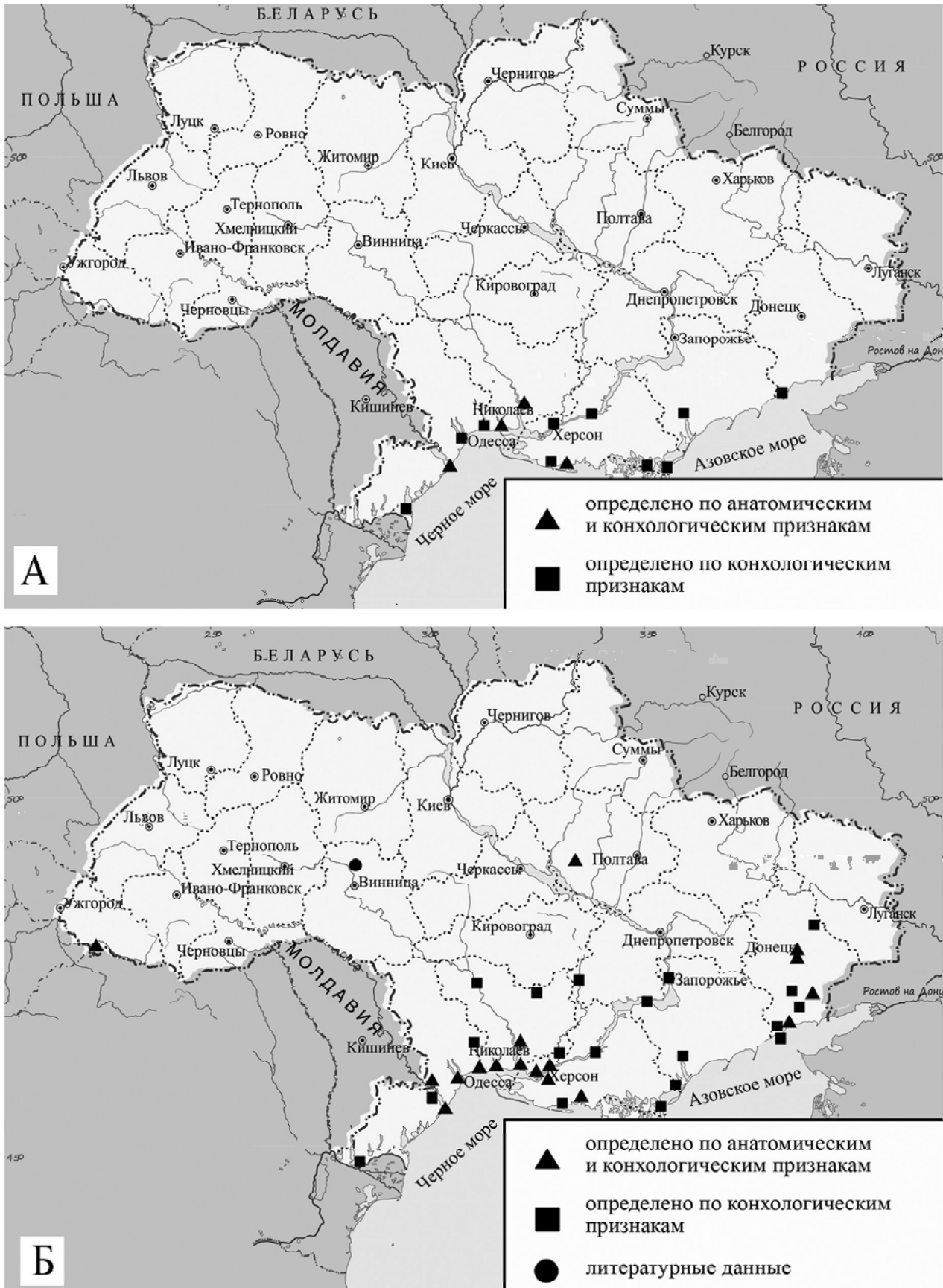


Рис. 2. Картограммы находок *Xeropicta krynickii* (А) и *X. derbentina* (Б).

Однако известные местонахождения *X. krynickii* приурочены преимущественно к морским побережьям. Немного дальше вглубь материка этот вид продвигается вдоль крупных рек, впадающих в Чёрное море: Днепра (Херсон и выше по течению между Херсоном и Каховкой), Южного Буга и его притоков (Николаев). Находка *X. krynickii* в окрестностях Мелитополя (Запорожская обл.) может быть связана с простирающимся далеко вглубь материка Молочным лиманом. До сих пор все известные колонии *X. krynickii* (рис. 2А) были обнаружены не севернее 47° с. ш.

X. derbentina встречается в Северном Причерноморье не только чаще, чем *X. krynickii*, но и на большем удалении от морских побережий. Более того, несколько колоний этого вида зарегистрированы в лесостепной зоне Украины: в Полтавской обл., на территории пгт Семёновка, 49°36'07" с. ш.; 33°11'39" в. д. [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012а] и в Винницкой области, на железнодорожном вокзале г. Калиновка, 49°25'59" с. ш.; 28°31'47" в. д. [Балашёв, Байдашников, 2012]. В настоящее время это самые северные из достоверно известных местонахождений *X. derbentina* как для территории Украины (рис. 2), так и, очевидно, для современного видового ареала в целом [Sysoev, Schileyko, 2009; Welter-Schultes, 2012]. В степной зоне Украины наиболее северная находка *X. derbentina* зафиксирована в районе газопроводов Углегорской ТЭС возле г. Светлодарск Донецкой области, 48°27'52" с. ш.; 38°12'87" в. д. В то же время находки, сделанные за пределами населённых пунктов, ограничены преимущественно приморскими территориями не севернее 47° с. ш., как и у *X. krynickii* (см. выше).

В 2014 г. две крупные колонии *X. derbentina* обнаружены также в населённых пунктах Виноградского р-на Закарпатской обл.: в г. Виноград, 48°08'03" с. ш.; 23°01'33" в. д. и пгт Королёво, 48°09'12" с. ш.; 23°08'27" в. д. [Гураль-Сверлова, Глеба, 2015]. Указанные находки сделаны на краю Закарпатской (Притиснянской) низменности, являющейся северо-восточной частью Среднедунайской низменности (Паннонской равнины). Таким образом,

благодаря антропохории *X. derbentina* удалось преодолеть Карпаты, разделяющие причерноморские и паннонские степи. В случае успешной натурализации этого вида-вселенца на новой территории это может способствовать не только дальнейшей колонизации, но и образованию нового степного субареала *X. derbentina*, наряду с уже имеющимися причерноморским и средиземноморским [Шилейко, 1978; Welter-Schultes, 2012].

Наблюдаемое в настоящее время постепенное расселение наземных моллюсков рода *Xeropicta* по степной зоне Украины, в целом, соответствует тенденциям, отмеченным несколько ранее для Крыма [Попов, Коваленко, 2000]. В начале XX в. распространение *X. derbentina* было ограничено Южным берегом Крыма [Пузанов, 1927]. Моллюски этого вида встречались здесь массово, но только на небольшом расстоянии от берега моря [Пузанов, 1925]. В то же время ареал *X. krynickii* включал зону предгорий и местами степной Крым (Керчь, Саки) [Пузанов, 1926, 1927].

К концу XX в. ареалы обоих видов *Xeropicta* на Крымском полуострове заметно расширились, что было связано прежде всего с хозяйственной деятельностью людей [Попов, Коваленко, 2000]. В настоящее время оба вида встречаются в разных частях горного и степного Крыма, что подтверждают и фондовые материалы ГПМ [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012а]. Проникновение моллюсков из горного в степной Крым, которое связывают с созданием оросительной системы и ветрозащитных лесополос [Попов, Коваленко, 2000], очевидно, способствовало дальнейшему расширению видовых ареалов *X. derbentina* и *X. krynickii* на территорию Северного Причерноморья.

Первая находка *X. krynickii* на территории Северо-Западного Причерноморья была зафиксирована ещё в начале XX в. – на основании одной раковины, собранной в окрестностях Одессы А.А. Браунером [Lindholm, 1908]. С тех пор и до конца XX в. никаких новых данных о присутствии представителей рода *Xeropicta* в Северном Причерноморье опубликовано не было. Частично это объясняется

крайне слабой изученностью наземной малакофауны степной зоны Украины, планомерные исследования которой начались только на рубеже XX и XXI вв. [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012b], частично – постепенным антропохорным расширением ареалов *X. krynickii* и, особенно, *X. derbentina*, которое стало наиболее заметным к концу XX в. [Сверлова и др., 2006]. К концу 1990-х гг. оба вида ксеропикт уже были известны из ряда локалитетов в Одесской, Николаевской, Херсонской областях. Вселение *X. derbentina* на территорию Донецкой обл. произошло не позднее 1980-х гг., о чём свидетельствует наличие в малакологическом фонде ГПМ 2 раковин неполовозрелых особей этого вида, собранных в 1990 г. в Донецке.

В целом современный ареал *X. krynickii* занимает Восточное Средиземноморье, достигая на востоке Каспийского моря [Шилейко, 1978; Welter-Schultes, 2012; De Mattia, Pešič, 2014]. Самой западной находкой *X. krynickii* в настоящее время считают Черногорию. Однако обнаруженные там моллюски [De Mattia, Pešič, 2014, Fig. 25, 26] отличаются от *X. krynickii* значительно более широким, концентрическим пупком, занимающим около $\frac{1}{4}$ диаметра раковины. У обеих показанных в работе раковин из Черногории через пупок отчетливо виден весь или почти весь предпоследний оборот. А у *X. krynickii* через пупок можно увидеть не более половины последнего оборота [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012b]. Сам же пупок выглядит отчетливо эксцентричным, что хорошо видно у синтипа *X. krynickii* [Sysoev, Schileyko, 2009, Fig. 122 C]. В целом моллюски из Черногории по строению раковины больше напоминают *X. derbentina*, а по пропорциям гениталий ближе к *X. krynickii*. Так что вопрос об их видовой принадлежности пока следует оставить открытым.

Область распространения *X. derbentina* в настоящее время полностью опоясывает Чёрное море: Крым, Северное Причерноморье (см. выше), Кавказ, Малая Азия, восток Болгарии и Румынии [Шилейко, 1978; Welter-Schultes, 2012]. Этот вид встречается также на

севере-востоке Африки, во Франции и Италии [Welter-Schultes, 2012].

Как северные (см. выше), так и западные границы современного ареала *X. derbentina* значительно расширены за счёт интродукции. Предположительно в конце Второй мировой войны *X. derbentina* случайно завезли на юго-восток Франции – в Прованс, где этот вид успешно натурализовался [Van Regteren Altena, 1960; Kiss et al., 2005]. Недавно несколько интродуцированных популяций *X. derbentina* были обнаружены в Италии [De Mattia, 2007; De Mattia, Pešič, 2014].

Хотя оба вида ксеропикт проявляют тенденцию к антропохорному расширению видовых ареалов, для *X. derbentina* эта тенденция выражена значительно сильнее. Очевидно, *X. derbentina* обладает большей экологической пластичностью, что позволяет этому виду наземных моллюсков успешно приспосабливаться к не типичным для него климатическим условиям, в частности – к большей континентальности климата. Поэтому *X. derbentina* не демонстрирует такой отчётливой связи с морскими побережьями, как *X. krynickii*.

Антропохорному расселению *X. derbentina* и *X. krynickii* на территории Крыма способствовали прежде всего строительные работы и создание лесополос. В первом случае моллюски или их яйцекладки могли быть случайно перемещены вместе с большими массами грунта, во втором – с саженцами деревьев и кустарников [Попов, Коваленко, 2000]. На исследованной нами территории важную роль в расселении ксеропикт, очевидно, играет автомобильный и железнодорожный транспорт. Колонии моллюсков нередко находят вдоль шоссейных дорог. Обе известные в настоящее время колонии *X. derbentina* в Закарпатской области [Гураль-Сверлова, Глеба, 2015] были обнаружены вдоль железнодорожных путей возле железнодорожных станций. В Винницкой области моллюски этого же вида также были найдены в районе железнодорожного вокзала г. Калиновка [Балашёв, Байдашников, 2012]. Таким образом, три из наиболее удалённых от азово-черноморского побережья колоний *X. derbentina* на территории Украины де-

монстрируют отчётливую связь с железнодорожными перевозками.

По имеющимся у нас сведениям, в Европейской части бывшего СССР взрослых или почти взрослых особей *X. derbentina* нередко находят при покупке винограда. Аналогичная тенденция наблюдается и для другого упомянутого выше вида – *M. cartusiana*, интенсивно расселяющегося по территории Украины. Следует подчеркнуть, что как Северо-Западное Причерноморье, так и Закарпатская низменность являются винодельческими регионами, что может способствовать дальнейшему расселению и натурализации *X. derbentina*.

Как и в Крыму [Попов, Коваленко, 2000], в Северном Причерноморье моллюски рода *Xeropicta* населяют широкий спектр открытых биотопов – от солончаков до газонов в населённых пунктах [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012a]. Они также поселяются в лесополосах, парках и других искусственных древесно-кустарниковых насаждениях. Большинство известных в настоящее время находок связано с населёнными пунктами, окрестностями крупных населённых пунктов или морскими побережьями.

X. derbentina и *X. krynickii* являются типичными семелопарическими видами с однолетним жизненным циклом [Поров, Dragomoschenko, 1997], хотя во Франции *X. derbentina* демонстрирует переход с однолетнего на двухлетний жизненный цикл в зависимости от популяционной плотности и климатических условий [Kiss et al., 2005]. На исследованной нами территории (рис. 2), как и в Крыму [Поров, Dragomoschenko, 1997], моллюски обоих видов достигают половой зрелости к концу лета – началу осени. Весной популяции представлены почти исключительно молодыми особями, хотя отдельные взрослые улитки могут переживать зиму. Такое явление мы наблюдали в Херсоне в мае 2015 г. для *X. derbentina*. В Крыму до весны доживает лишь 7–11% взрослых особей *X. derbentina*, причём к июню все они погибают [Поров, Dragomoschenko, 1997]. Таким образом, расширение видového ареала не повлияло на особенности жизненного цикла моллюсков рода *Xeropicta*.

Для сравнения: интродукция *B. cylindrica* из Крыма или Северного Причерноморья на запад Украины (Львов) привела к изменению сезонной динамики размерно-возрастной структуры популяции, очевидно, из-за более растянутого во времени периода размножения [Сверлова, Гураль, 2007].

X. derbentina и *X. krynickii* демонстрируют значительную внутривидовую изменчивость окраски и размеров, в меньшей степени – формы раковины [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012–2016]. При этом сходный характер внутривидовой конхологической изменчивости наблюдается и в Крыму, и в Северном Причерноморье. В популяциях обоих видов часто встречаются как однотонно-белые, так и полосатые раковины. Причём количество и степень выраженности полос (толщина, интенсивность пигментации) сильно варьируют в пределах одной колонии. Нередки случаи, когда нечёткие спиральные полосы появляются только на последнем обороте раковины.

Диаметр раковин половозрелых особей *X. derbentina*, собранных в сентябре-октябре 2014 г. в Закарпатской области [Гураль-Сверлова, Глеба, 2015] при количестве оборотов 5 или немногим более 5 не превышал 16.9 мм в Виноградове и 16.6 мм в Королёво, а средние значения указанного параметра составили соответственно 16.0 ± 0.22 мм и 15.5 ± 0.27 мм. Это относительно небольшие размеры для *X. derbentina*, обусловленные, возможно, климатическими факторами. На Южном берегу Крыма и на Кавказе у половозрелых особей этого вида диаметр раковины обычно колеблется в диапазоне от 15 до 20 мм [Шилейко, 1978].

В обеих выборках из Закарпатья наблюдалась деформация формы светлоокрашенных (без спиральных полос или с полосами, появляющимися только на последнем обороте) раковин, наиболее выраженная в Королёво (рис. 3 А). При этом последний оборот раковины резко опускался перед устьем, несколько уменьшая диаметр и увеличивая высоту раковины. Подобное, хотя и менее выраженное явление было отмечено нами и в некоторых других локалитетах, заселённых *X. derbentina* (рис. 3 В).



Рис. 3. Деформация формы светлоокрашенных раковин *Xeropicta derbentina*: А – Закарпатская обл., пгт Королёво; В – Донецкая обл., с. Раздольное. Масштаб 1 см.

Выводы

В ближайшем будущем можно ожидать дальнейшего расширения ареалов наземных моллюсков рода *Xeropicta* на территории Украины, обусловленного как их случайной многократной интродукцией, так и последующей самостоятельной миграцией моллюсков в подходящие для них биотопы. Причём *X. krynickii* будет продвигаться преимущественно вдоль морских побережий, а *X. derbentina* может проникать всё далее на север, аналогично *M. cartusiana*.

Современное распространение *X. derbentina* на территории Украины демонстрирует большую экологическую пластичность этого вида по сравнению с *X. krynickii*. Учитывая проанализированные в работе литературные данные, можно ожидать дальнейшего расширения ареала *X. derbentina* и в других регионах Европы.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за собранные и предоставленные в их распоряжение материалы В.Н. Глебе, В.В. Ковалёву, С.С. Крамаренко, В.В. Мартынову, А.В. Мартынову, Г.А. Прокопову, С.П. Савчук, В.И. Сверлову, Д.Г. Сверловой, Т.Г. Стойко, Е.Г. Тимошенко, А.С. Хаустовой, А.Н. Шкляруку.

Литература

- Балашев 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. Наземні молюски (Gastropoda, Pulmonata) Західного Полісся // Науковий вісник Волинського національного університету. Біологічні науки. 2012. № 2 (227). С. 25–30.
- Гураль-Сверлова Н.В., Глеба В.М. Нові надходження до малакологічного фонду Державного природознавчого музею НАН України із Закарпатської області // Наукові записки Державного природознавчого музею. 2015. Вип. 31. С. 39–44.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Наукові колекції Державного природознавчого музею. Вип. 4. Малакологічний фонд. Львів: ДПМ НАНУ, 2012а. 253 с.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Визначник наземних молюсків України. Львів: ДПМ НАНУ, 2012b. 216 с.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Наземные моллюски Украины: иллюстрированная база данных (Электронный ресурс). Львов: ГПМ НАНУ, 2012–2016. // (<http://www.pip-mollusca.org/ru/page/phg/land/index.php>). Проверено: 30.03.2016.
- Попов В.Н., Коваленко И.С. Географическое распространение наземных моллюсков рода *Xeropicta* Monterosato 1892, в Крыму – естественное расселение и влияние антропогенных факторов // Чтения памяти А.А. Браунера: Матер. международн. конф. Одесса: АстроПринт, 2000. С. 23–29.
- Пузанов И.И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Ч. 1. Моллюски горного Крыма // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1925. Т. 33. С. 48–104.

- Пузанов И.И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Ч. 2. Моллюски степного Крыма // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1926. Т. 35. С. 84–101.
- 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.
- Рабчук В.П., Земоглядчук К.В. Первая для Беларуси находка наземного вида моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae) // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 2011. Т. 21. № 2. С. 95–96.
- Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Сезонная динамика размерно-возрастной структуры интродуцированной популяции наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* во Львове // Фальцфейнівські читання: Збірник наукових праць. Херсон: ПП Вишемирський, 2007. С. 293–295.
- Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. Львов: ГПМ НАНУ, 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).
- De Mattia W. *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) (Gastropoda, Hygromiidae) in Italy and along the Croatian coast, with notes on its systematics and nomenclature // Basteria. 2007. Vol. 71. P. 1–12.
- De Mattia W., Pešič V. *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) goes west: the first record of *X. krynickii* (Krynicky, 1833) for Montenegro, with a description of its shell and genital morphology, and an additional record of *X. derbentina* (Krynicky, 1836) in Italy // Ecologica Montenegrina. 2014. Vol. 1. № 4. P. 193–200.
- Kiss L., Labaune C., Magnin F., Aubry S. Plasticity of the life cycle of *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836), a recently introduced snail in Mediterranean France // Journal of Molluscan Studies. 2005. Vol. 71. P. 221–231.
- Lindholm W.A. Materialien zur Molluskenfauna von Südwestrussland, Polen und der Krim // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. 1908. Т. 31. С. 199–232.
- Popov V.N., Dragomoschenko L.A. Aspect of the life cycle of land snails of the genus *Xeropicta* Monterosato, 1892 in Crimea (Pulmonata: Hygromiidae) // Heldia. 1997. Vol. 4. P. 114.
- Sysoev A., Schileyko A. Land Snails and Slugs of Russia and Adjacent Countries. Sofia-Moscow: Pensoft, 2009. 454 p. (Pensoft Series Faunistica. Vol. 87).
- Van Regteren Altena C.O. The occurrence of a species *Xeropicta* in France // Basteria. 1960. Vol. 24. P. 21–26.
- Welter-Schultes F. European non-marine molluscs, a guide for species identification. Göttingen: Planet Poster Editions, 2012. 697 p.

EXPANSION OF THE RANGES OF LAND MOLLUSCS OF THE GENUS *XEROPICTA* (GASTROPODA, HYGROMIIDAE) IN THE TERRITORY OF UKRAINE

© 2017 Gural-Sverlova N.V.*, Gural R.I.

State Museum of Natural History, Lviv 79008;

*e-mail: sverlova@pip-mollusca.org

The findings of land molluscs of the genus *Xeropicta* from the territory of the Northern Black Sea Coast and others regions of Ukraine, made between 1990 and 2015, have been analysed. They evidence the range expansion for *X. derbentina* and *X. krynickii*, as a result of human activities. At present the spreading of *X. krynickii* in the Northern Black Sea Coast is limited mainly by coastal territories. *X. derbentina* spreads much deeper into the mainland. Few colonies of this species were recorded even in the forest-steppe zone of Ukraine and in Transcarpatian Region.

Key words: land molluscs, *Xeropicta derbentina*, *Xeropicta krynickii*, anthropochory, Ukraine.

УДК 574.625:591.911:595.36

НОВАЯ РЕГИСТРАЦИЯ ПОНТО-КАСПИЙСКОЙ ГАММАРИДЫ *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (SOWINSKY, 1894) В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ (КАЛИНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

© 2016 Гусев А.А.^{1,2}, Гусева Д.О.², Судник С.А.²¹ Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Калининград 236022.² Калининградский Государственный Технический Университет,

Калининград 236022

e-mail: andgus@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.08.2016

В июне 2015 г. при отборе проб у порта Балтийск впервые обнаружены две особи Понто-Каспийской гаммариды *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). До настоящего времени этот вид не был отмечен в данном районе. Обсуждаются возможные пути проникновения и факторы, способствующие интенсификации процесса распространения этого вида на акватории юго-восточной части Балтийского моря.

Ключевые слова: *Dikerogammarus villosus*, чужеродный вид, Гданьский залив, юго-восточная часть Балтийского моря.

Введение

Ф.Д. Мордухай-Болтовской [1960] предположил, что создание искусственных водохранилищ может способствовать как локальной, так и масштабной дисперсии эврибионтных видов амфипод. По его мнению, было основание ожидать перехода в смежные бассейны, по крайней мере, в Балтийский, наиболее тесно связанный с понтоазовским, каспийских форм, населяющих верхнее и отчасти среднее течения рек Днепр, Днестр и Дунай. Такими «кандидатами на ингрессию в Балтику» среди донных беспозвоночных он назвал, прежде всего, гаммарид *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) и особенно *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), изопод *Jaera (Jaera) sarsi* Valkanov, 1936.

Понто-Каспийские бокоплавы *D. villosus* в настоящее время широко распространены в водоёмах южной, центральной и западной Европы, куда проникли по южному инвазионному коридору после открытия в 1992 г. ка-

нала Рейн-Майн-Дунай [Bij de Vaate, Klink, 1995; Devin et al., 2001; Bij de Vaate et al., 2002; Grabowski et al., 2007; Gruszcza, Woźniczka, 2008; Tricarico et al., 2010; Rewicz et al., 2014]. В 2007 г. они были обнаружены в Турции [Rewicz et al., 2016], в 2010 г. – в Великобритании [MacNeil et al., 2010].

Другим путём распространения *D. villosus* в восточной Европе и проникновения в центральную Европу стал Днепро-Бугской канал (центральный инвазионный коридор). Вопрос о распространении его по центральному инвазионному коридору освещён недостаточно. Белым пятном этой инвазии является этап проникновения данного вида в реки Украины и Белоруссии [Rewicz et al., 2014]. Одной из проблем является вопрос, как этот вид распространялся в р. Днепр. Здесь неоднозначными являются работы Марковского, где, по одним данным, *D. villosus* был интродуцирован в районе г. Киев в 1950 г. [Марковский, 1954б], а в другой работе факт интродукции *D. villosus* в

районе Киева отсутствует [Марковский, 1954а]. Автор высказывает предположение, что виды, обитающие в прибрежной части нижнего Днепра и Днепро-Бугского лимана, представляют интерес для интродукции, и в их числе называются представители рода *Dikerogammarus* Stebbing, 1899 [Марковский, 1954а]. В обширных сводках об интродукции рыб и беспозвоночных животных в СССР не указано, что *D. villosus* был объектом интродукции в р. Днепр [Журавель, 1974; Иоффе, 1974], его интродукцию проводили только в водохранилищах Крыма (Симферопольском и Чернореченском) в 1960 г., причём посадочный материал был взят из Днепро-Бугского лимана и Днепровского водохранилища [Карпевич, Бокова, 1963; Иоффе, 1974].

Впервые вид *D. villosus* выделил В.К. Совинский [1894] в Азовском море и обозначил его как *Gammarus marinus* Leach. var *villosus* Sow. В работе 1904 г. Совинский [1904] пишет, что *Gammarus marinus* Leach, var *villosus* mihi представляет самостоятельный вид каспийского типа, весьма близкий к *Gammarus haemobaphes* Eichw. и, предположительно, обозначает его далее как *Gammarus* sp.? sim. *haemobaphes*. Районами распространения вида *Gammarus* sp.? sim. *haemobaphes* указаны Днепровский, Бугский, Дунайский и Березанский лиманы. В 1923–1924 гг. Д.Е. Белинг [1925] провёл исследования зообентоса в нижнем течении р. Днепр. Определение ракообразных было выполнено А.В. Мартыновым [1925]. Они отметили распространение *D. villosus* до г. Каховка [Белинг, 1925; Мартынов, 1925]. Мартынов [1925] обозначил этот вид как *Dikerogammarus villosus* (Sow.) Mart, sbsp. *bispinosus*, n. – морфа, населяющая р. Днепр. В 1927 г. Белинг [1930] обнаружил *D. villosus* в среднем течении р. Днепр в его порожистой части на участке между г. Никополь и г. Днепр (г. Днепропетровск) ещё до образования озера Ленина (ныне Днепровское (Запорожское) водохранилище) в устьевой части р. Самара у г. Днепр и выше г. Никополь. В 1930 г. Белинг [Белинг, 1939] нашёл *D. villosus* в 14 км выше г. Кременчуг, но в 1935 г. его не было в районе г. Киев.

В начале 1960-х гг. П.А. Журавель [1965] показал, что *D. villosus* населял Каховское, Днепровское, Днепродзержинское и Кременчугское водохранилища р. Днепр. После заполнения Киевского (1964–1964 гг.) и Каневского (1972–1973 гг.) водохранилищ [Романенко, 2004] первая находка этого бокоплава в Киевском водохранилище была датирована 1976 г., в Каневском – 1979 г. [Плигин, 1985]. В 1982 г. Плигин и Емельянова [1989] обнаружили его в верхнем течении Днепра выше Киевского водохранилища у г. Любеч.

Каратаев с соавторами [Karatajev et al., 2008] полагают, что распространение *D. villosus* в реках Беларуси проходило в 1990-х гг. Часть р. Днепр в районе г. Любеч – это трансграничный участок реки между Украиной и Беларуссией, следовательно, первую находку вида в р. Днепр на территории Беларуси можно также отнести к 1982 г. [Плигин, Емельянова, 1989]. Это позволяет нам предположить, что инвазия данного вида в реках Беларуси проходила в 1980–1990-х гг. *D. villosus* на территории Беларуси регистрируют с 2006 г. В июле 2006 г. он был обнаружен в р. Днепр [Mastitsky, Makarevich, 2007], в августе 2007 г. – в р. Припять [Arbačiauskas et al., 2008], в 2008 г. – в р. Мухавец в районе г. Брест [Semenchenko et al., 2009], в августе 2011 г. – в р. Сож [Semenchenko et al., 2013] и в 2011–2013 гг. – в р. Пина, в устье р. Березина и Днепро-Бугском канале [Макаренко, Вежновец, 2014; Макаренко, 2015].

На территории Польши в пределах центрального инвазионного коридора *D. villosus* впервые был найден в 2003 г. в р. Западный Буг [Konopaska, 2004]. Осенью 2007 г. он отмечен в Зегжинском водохранилище, расположенном в нижнем течении р. Нарев [Grabowski et al., 2007], и в р. Висла около г. Вышогруд [Baçela et al., 2008], в 2009 г. – недалеко от устья Вислы [Jażdżewski, Grabowski, 2011]. В августе 2010 г. вид впервые обнаружен в Гданьском заливе Балтийского моря вблизи устья Вислы (рис. 1) [Dobrzyska-Kraheł, Rzemyskowska, 2010]. В польской части Вислинского залива *D. villosus* отмечен в мае 2011 г. [Dobrzyska-



Рис. 1. Места находок и предполагаемого расселения *Dikerogammarus villosus* в юго-восточной части Балтийского моря. Чёрные круги и сплошные линии – находки и пути распространения, построены по литературным данным [Dobrzycka-Kraheil, Rzemiykowska, 2010; Dobrzycka-Kraheil et al., 2015]; незакрашенный круг – наша находка в 2015 г., пунктирная линия – предполагаемое направление инвазии вдоль побережья Балтийского моря.

Kraheil et al., 2015]. Таким образом, на основании литературных данных можно описать инвазионный путь *D. villosus* от Чёрного моря до Балтийского моря по центральному инвазионному коридору: Черное море > р. Днепр > р. Припять > р. Пина > Днепро-Бугской канал > р. Мухавец > р. Западный Буг > р. Нарев > р. Висла > Балтийское море.

Северный инвазионный коридор также является путём, по которому сейчас распространяется *D. villosus* [Фролова, Баянов, 2010; Филинова, Сониная, 2012; Yakovleva, Yakovlev, 2010]. Совинский [1904] указал, что данный вид в Каспийском море не обитает, однако Мордухай-Болтовской [1960] включил его в список автохтонной фауны Каспийского моря и указал, что для р. Волга «нет сведений, в какой части реки найден» [Волга..., 1978]. Бирштейн и Романова [1968] *D. villosus* в составе фауны Каспийского моря не указали. Мордухай-Болтовской [1978], основываясь на данных Бирштейна и Романовой [1968], отметил, что вид, возможно, действительно отсутствует в бассейне Каспийского моря. В р. Волга от Астрахани до Рыбинска до 1951 г. он также не встречался [Бенинг, 1924; Ляхов, 1961].

Впервые в р. Дон *D. villosus* был обнаружен А.В. Мартыновым [1919] в окрестностях г.

Ростов-на-Дону в 1918 г. Он описал его как *Dikerogammarus villosus* (Sow.) n. sp. morpha *fluviatilis* m. В 1924 г. выделил в самостоятельный вид *Dikerogammarus villosus* (Sow.) Mart., а для р. Дон установил населяющую его морфу как *Dikerogammarus villosus* prn. *fluviatilis* Mart. (syn. *Dikerogammarus villosus* morpha *fluviatilis* Martynow) [Мартынов, 1924]. *D. villosus* населяют р. Дон на расстоянии до 1000–1300 км вверх по течению и доходят до села Которояк Воронежской области [Сент-Илер, Бухалова, 1937; Прокин, Цветков, 2013]. В 1952 г. была построена плотина Цимлянского водохранилища и открыт Волго-Донской судоходный канал им. Ленина. В первый год существования этого водохранилища особи *D. villosus* были многочисленны [Июффе, 1954], но в 1953 г. они исчезли, и их не отмечали в водоёме до 1971 г. [Мирошниченко, 1975]. В.В. Саяпин [Любина, Саяпин, 2008] изучал распределение амфипод в нижней части р. Дон в 1997–2002 гг. В 2000–2001 гг. он обнаружил *D. villosus* в приплотинной части Цимлянского водохранилища и выше его у г. Калач-на-Дону, который расположен недалеко от входа в Волго-Донской судоходный канал. Данные по исследованию зообентоса этого канала и его водохранилищ (Карповское,

Береславское и Варваровское) в доступной литературе отсутствуют.

Вопрос о появлении и векторе распространения *D. villosus* в р. Волга сейчас открыт. Впервые о его находке в бассейне Волги упоминается в работе Воронина и Ермохина [2002]. В 1999–2001 гг. они обнаружили этого бокоплава в водоёме-охладителе Балаковской АЭС, расположенной вблизи Саратовского водохранилища. Курина [2014] нашла его в устье р. Самара в 2009–2011 гг. и отметила, что в Саратовском водохранилище вид встречается редко и не образовывал многочисленных популяций. В сентябре 2001 г. в Куйбышевском водохранилище его зафиксировали Яковлева и Яковлев [Yakovleva, Yakovlev, 2010]. В 2006 г. *D. villosus* зарегистрировали в Волгоградском водохранилище [Филинова, Сонина, 2012]. В Чебоксарском водохранилище он встречен в период исследований в течение 2005–2009 гг. [Фролова, Баянов, 2010]. Таким образом, в каскаде волжских водохранилищ вид регистрировался непоследовательно: Волгоградское (2006 г.) > Саратовское (1999–2001) > Куйбышевское (2001) > Чебоксарское (2005–2009 гг.) > Горьковское (ещё не обнаружен).

Можно предположить, что *D. villosus* проник в Волгу из р. Дон через Волго-Донской судоходный канал в 1990-х гг. Вероятно, в 1990-х гг. популяция его восстановилась в Цимлянском водохранилище, о чём свидетельствуют данные Саяпина [Любина, Саяпин, 2008], и это могло способствовать проникновению вида через Волго-Донской канал в Волгу.

Цель работы – описать находку *D. villosus* в Балтийском море у побережья Калининградской области на основе полученного материала и выявить возможные факторы, способствующие распространению данного вида в юго-восточной части Балтийского моря.

Материал и методы

Материалом для данной работы послужили сборы в районе порта Балтийск на глубине 0.5–1.0 м в Гданьском заливе (юго-восточная часть

Балтийского моря) 21 июня 2015 г. Станция расположена не далеко от южного мола порта Балтийск (54°38.364' с. ш.; 19°52.545' в. д.) на песчаном грунте. Температура воды была 19.2 °С, солёность – 6.92‰ и рН – 8.42. Качественные сборы выполнены гидробиологическим сачком [ISO 10870, 2012]. Фиксацию осуществляли 4%-м раствором формалина, нейтрализованного гидрокарбонатом натрия. Определение донных беспозвоночных производили в лабораторных условиях.

Результаты

Понто-Каспийские гаммариды *Dikergammarus villosus* (Sowinsky, 1894) впервые были зарегистрированы в водах Калининградской области (юго-восточная часть Балтийского моря) 21 июня 2015 г.: самец (22.7 мм, 154 мг *WM*, *WM* – сырая масса тела) и самка (18.3 мм, 126 мг *WM*) (рис. 2, 3). В российской части Вислинского залива в 2015 г. их не обнаружено. Фиксированные экземпляры *D. villosus* хранятся в Атлантическом научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанологии (АтлантНИРО) в лаборатории гидробиологии.



Рис. 2. Общий вид самца (сверху) и самки (снизу) *Dikergammarus villosus* в водах юго-восточной части Балтийского моря, июнь 2015 г.

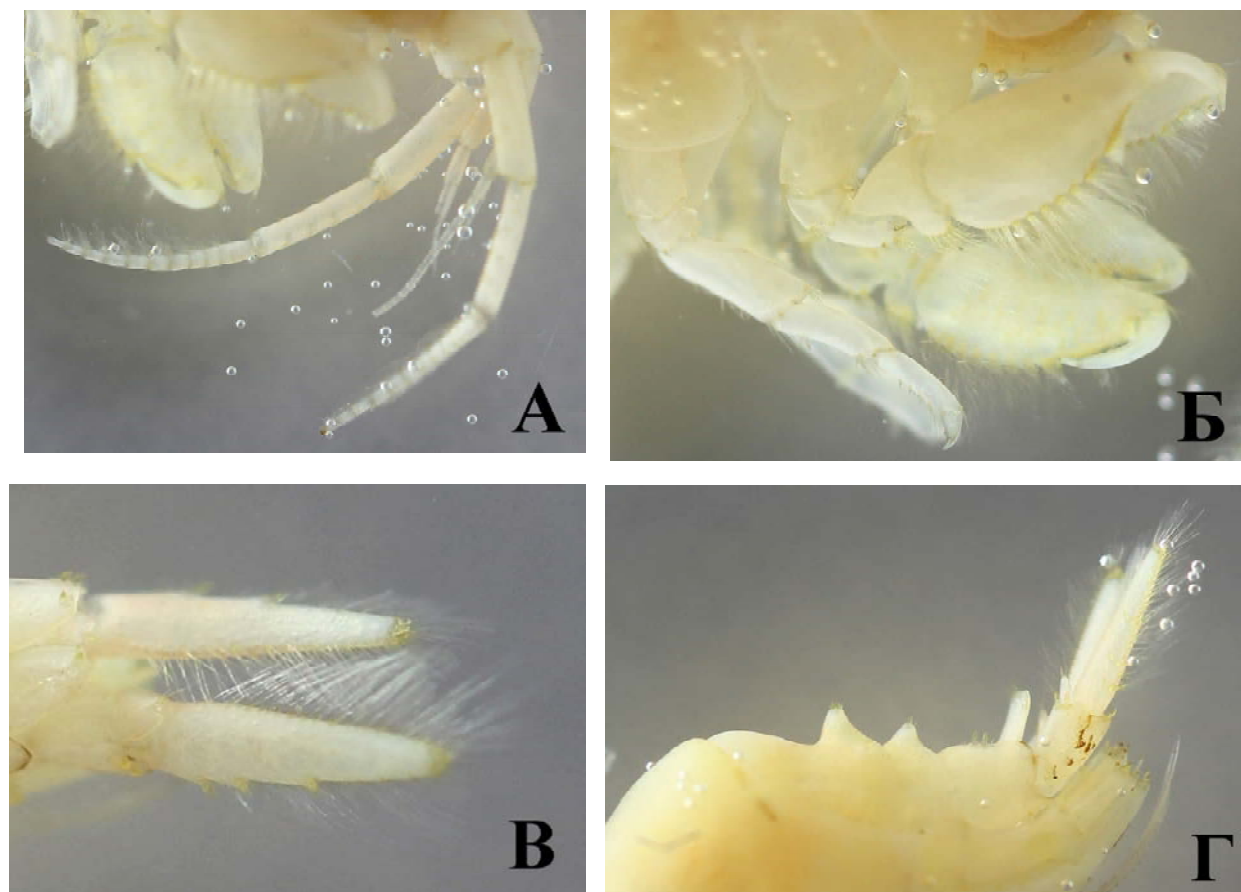


Рис. 3. Диагностические признаки самца *Dikerogammarus villosus* из вод юго-восточной части Балтийского моря: А – антенны 1 и 2, Б – гнатоподы и переопод 2, В – тельсон и уропод 3 (вид сверху), Г – уросома, тельсон и уропод 3 (вид сбоку).

Обсуждение

Dikerogammarus villosus – лито-фитофильный, эвритермный, оксифильный, стенобатный (прибрежный) вид [Дедю, 1980]. Успешной интродукции вида в солоноватоводные водоёмы способствует его эвритермность и эвригалинность [Bruijs et al., 2001]. Он населяет различные твёрдые субстраты (валуны, галька, ракушечник, друзы *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)), пески и прибрежную растительность [Мордухай-Болтовской и др., 1969; Gergs, Rothhaupt, 2008; Dobrzycka-Krahel, Rzemkowska, 2010; и др.]. Наибольшее потребление кислорода (R) отмечено при 20 °C (14.32 ± 5.42 мгО₂/ч·гDM (DM – сухая масса тела), наименьшее при 5 °C (3.47 ± 1.20 мгО₂/ч·гDM). Потребление кислорода *D. villosus* при 10 °C описано уравнением $R = 3.14DM + 0.04$ [Bruijs et al., 2001]. Данных гаммарид считают всеядными. Так, они могут

выступать в роли детритофагов, сестонофагов, растительноядных и хищников. Они способны быстро переходить на разные пищевые ресурсы, что делает успешным их проникновение в новые географические районы [Gergs, Rothhaupt, 2008; Platvoet et al., 2009]. В работе Гергса и Ротхаупта [Gergs, Rothhaupt, 2008] показано, что эффективность усвоения пищи при хищном образе питания ($\alpha = 0.7$) почти в 2 раза выше, чем при использовании других пищевых ресурсов ($\alpha = 0.4$). Коэффициент перехода от сырой массы тела (WM) к сухой массе тела (DM) равен 18.29% [Биргер, Маляревская, 1969]. *D. villosus* служат важным пищевым объектом рыб [Дедю, 1980]. Их энергетический эквивалент веса ("Q", Дж/экз.) для отдельной особи можно вычислить по формуле, предложенной Александровым [2001]: "Q" = $3.984 \cdot WM^{0.91}$. Масса отдельных особей в популяциях колеблется обычно от 1 до 150 мг,

таким образом, в среднем, энергетическая ценность для данного диапазона масс составляет 2.78 кДж/г WM , или 15.21 кДж/г DM . Среднегодовые P/B -коэффициенты *D. villosus* на разных участках Кучуганского лимана-охладителя Молдавской ГРЭС были следующими: с естественным термальным режимом – 5.0; обогреваемый – 5.8 и сбросной канал – 6.5 [Дедю, 1980]. В то же время, модель энергетического баланса *D. villosus* до сих пор не исследована. По имеющимся литературным данным [Биргер, Маляревская, 1969; Дедю, 1980; Александров, 2001; Bruijs et al., 2001; Gergs, Rothhaupt, 2008] можно ориентировочно оценить модель его энергетического баланса. Если принять, что популяция *D. villosus* массой 1 г DM (или 5.47 г WM [Биргер, Маляревская, 1969]) обитает на площади дна в 1 м² с естественным термальным режимом при среднегодовой температуре 10 °С, модель энергетического баланса будет выглядеть следующим образом. $B = 1$ г DM/m^2 (среднегодовая биомасса, P/B -коэффициенты с естественным термальным режимом 5.0 [Дедю, 1980]); $P = 5$ г $DM/m^2 \cdot год$, или 76.1 кДж/м²·год (продукция за год, энергетическая ценность составляет 15.21 кДж/г DM [Александров, 2001]);

$$R = ((24 \times Q \times 3.4) / q) \times 4.187 \times 365,$$

(где 24 – часов в одних сутках, Q – среднее потребление кислорода для особей массой от 1 до 150 мг WM при среднегодовой температуре 10 °С составляет $Q = 11.29$ мг $O_2/ч \cdot гDM$ [Bruijs et al., 2001], 3.4 – оксикалорийный коэффициент (кал/мг O_2), q – температурная поправка ($q = 2.25^{0.1(20-T)}$), 4.187 – коэффициент перевода калорий в джоули, 365 – дней в одном году), $R = 625.7$ кДж/м²·год (траты на обмен); $A = P + R = 701.8$ кДж/м²·год (ассимиляция пищи); рацион (C) при хищном образе питания ($C_{хищ.} = A/0.7 = 1002.6$ кДж/м²·год, где 0.7 – эффективность усвоения пищи при хищном образе питания [Gergs, Rothhaupt, 2008]) и рацион при использовании других пищевых ресурсов ($C_{др.ресурсы} = A/0.4 = 1754.5$ кДж/м²·год, где 0.4 – эффективность усвоения пищи при использовании других пищевых ресурсов [Gergs, Rothhaupt, 2008]).

В экспериментальных условиях показано, что *D. villosus* способны выживать при солёности до 20‰, оптимальная солёность 0.3–10‰. Солёность более 25‰ является летальной [Bruijs et al., 2001]. В нативном ареале гаммариды *D. villosus* широко распространены в эстуариях большинства крупных рек бассейнов Чёрного и Азовского морей и их лиманах, в пресных и слабосоленоватых водах до 5‰ [Мордохай-Болтовской и др., 1969]. В прибрежных участках Гданьского залива с глубинами до 5 м придонная солёность колеблется 5.61–7.23‰ [Witkowska, Dubrawski, 1998]. Для *D. villosus* из Гданьского залива показано, что солёность 6‰ является наиболее приемлемой для выживания, так как осморегуляционная способность при данной солёности имеет наименьшее значение [Dobrzycka-Krahel et al., 2015].

Значительную роль в распространении *D. villosus* могут играть прибрежные течения. Поверхностные течения в Балтийском море изменчивы и обусловлены избытком пресной воды, ветрами, неравномерным распределением атмосферного давления, плотностью воды и другими факторами. На направление и скорость течений большое влияние оказывает конфигурация береговой линии [Ярвекюльг, 1979]. Средняя годовая скорость ветра над Балтийским морем равна 6–7 м/с. В шторма скорость ветра достигает 29–36 м/с. Преобладающее направление штормов по всей акватории моря – юго-западное [Гидрометеорология..., 1992]. Ветровой режим в Гданьском заливе характеризуется преобладанием ветров западных румбов. Наиболее частые ветра со скоростью более 10 м/с отмечены для юго-западного, западного и северо-западного румбов [Babakov, 2010].

В Балтийском море в движении вод прослеживается общий принцип: циклоническая циркуляция в верхнем квазиоднородном слое. Скорости среднего переноса (постоянных течений) невелики и не превышают 10–15 см/с в верхнем слое (0–10 м) [Гидрометеорология..., 1992]. Результирующий перенос вод в Гданьском заливе направлен с юга на север, однако при ветрах восточных направлений береговые течения направлены с севера на юг [Jankowski,

1985; Babakov, 2010]. *D. villosus* могут совершать не только пассивные миграции с течением, но и способны сами активно преодолевать значительные расстояния против течения. Так, средняя скорость миграции этих гаммарид против течения в р. Припять и Днепро-Бугском канале составила около 10 км/год, однако это могло быть обусловлено интенсивным судоходством [Semenchenko et al., 2015]. В водах западной и южной Европы средняя скорость распространения *D. villosus* против течения достигала 30–40 км/год, по течению 30–60 (112) км/год [Josens et al., 2005; Leuven et al., 2009], а максимальная скорость распространения составляла до 461 км/год [Leuven et al., 2009].

Заключение

Таким образом, *D. villosus* продвинулись вдоль береговой линии Балтийского моря более чем на 70 км от устья реки Висла к входу в Калининградский морской канал. Успешному их распространению способствует как эвригалинность вида, так и преобладающие прибрежные течения, направленные с юга на север, которые могли способствовать более быстрой миграции. Прибрежные воды Балтийского моря могут быть ещё одним путём распространения *D. villosus* в юго-восточной и восточной частях моря, что ранее было отмечено для другого вида амфипод *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 [Grabowski et al., 2007]. В ближайшее время возможно интенсивное распространение *D. villosus* в Вислинском заливе и затем, возможно, его инвазия в речные системы Калининградской области.

Литература

- Александров Б.Г. Калорийность беспозвоночных Чёрного моря. II. Макрозообентос // Экология моря. 2001. Вып. 56. С. 71–76.
- Белинг Д.Е. Материалы по гидрофауне и ихтиофауне нижнего течения реки Днепра // Труды Всеукраинской Государственной Черноморско-Азовской научно-промысловой опытной станции. 1925. Т. 1. С. 1–72.
- Белинг Д.Е. Работы по изучению животного населения порожистой части р. Днепр // Труды Второго Всесоюзного гидрологического съезда (20–27 апреля 1928 г., Ленинград). Л.: Государственный гидрологический институт, 1930. Ч. 3. С. 258–260.
- Белинг Д. До вивчення біоценозів каміння і штучних кам'яних споруд у Дніпрі // Праці Науково-Дослідного Інституту Біології. Т. 2. 1939. С. 7–47.
- Бенинг А.Л. К изучению природной жизни реки Волги // Монографии Волжской биологической станции Саратовского общества естествоиспытателей. Саратов, 1924. № 1. 398 с.
- Биргер Т.И., Маляревская А.Я. Сравнительное изучение биохимического состава беспозвоночных устьевых областей Дуная и Днепра // Лимнологические исследования Дуная: Доклады XI Международной конференции по лимнологическому изучению Дуная (4–14 сентября 1967 г., Киев). Киев: Наукова Думка, 1969. С. 346–351.
- Бирштейн Я.А., Романова Н.Н. Отряд Бокоплав. Amphipoda // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность, 1968. С. 241–289.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Воронин М.Ю., Ермохин М.В. Фауна и экология высших ракообразных бентоса водоёма-охладителя Балаковской АЭС // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Материалы XII Международной конференции молодых учёных, посвящённой 50-летию назначения контр-адмирала, дважды Героя Советского Союза И.Д. Папанина директором Института биологии внутренних вод (23–26 сентября 2002 г., Борок). Борок, 2002. С. 11–19.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 3. Балтийское море: Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. Вып. 1. 451 с.
- Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод юго-запада СССР. Кишинев: Штиинца, 1980. 224 с.
- Журавель П.А. Аклиматизация кормовой лиманно-каспийской фауны в водохранилищах и озёрах СССР. Днепропетровск, 1974. 124 с.
- Журавель П.А. Об акклиматизации фауны лиманно-каспийского типа в водохранилищах Украины // Гидробиологический журнал. 1965. Т. 1. № 3. С. 59–65.
- Иоффе Ц.И. Донные кормовые ресурсы Цимлянского водохранилища в первый год его существования // Известия ВНИИ озёрного и речного рыбного хозяйства. М.: Пищепромиздат, 1954. Т. 34. С. 78–114.
- Иоффе Ц.И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путём акклиматизации беспозвоночных // Известия ГосНИОРХ. Л., 1974. 226 с.
- Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н. Пересадка рыб и водных беспозвоночных, проведенная в СССР за 1960–1961 гг. // Вопросы ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 2(27). С. 366–395.
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Любина О.С., Саяпин В.В. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) из различных географических районов. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2008. 182 с.

- Ляхов С.М. Материалы по донному населению Волги от Рыбинска до Астрахани к началу её гидротехнической реконструкции // Труды Института биологии водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 4 (7). С. 187–203.
- Макаренко А.И. Размерные характеристики чужеродных и аборигенных видов амфипод в Беларуси // Известия Национальной Академии Наук Беларуси. 2015. № 1. С. 100–105.
- Макаренко А.И., Вежновец В.В. Современное распределение чужеродных и аборигенных видов отряда Amphipoda Latreille, 1816 на территории Беларуси // Известия Национальной Академии Наук Беларуси. 2014. № 4. С. 95–99.
- Марковский Ю.М. Результаты работы института гидробиологии Академии Наук УССР по переселению некоторых кормовых беспозвоночных // Труды совещания по проблеме акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных 1952 г. М.: Изд-во АН СССР, 1954а. Вып. 3. С. 151–158.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия её существования и пути использования. Ч. 2. Днепровско-Бугской лиман. Киев: Изд-во АН УССР, 1954б. 208 с.
- Мартынов А.В. О высших ракообразных окрестностей Ростова-на-Дону // Протоколы заседаний Общества естествоиспытателей при Донском Университете. 1919. Т. 1, вып. 3. С. 39–53.
- Мартынов А.В. К познанию реликтовых ракообразных Нижнего Дона, их экология и распространение // Ежегодник Зоологического музея АН СССР. 1924. Т. 25. С. 1–115.
- Мартынов А.В. Gammaridae нижнего Днепра // Труды Всеукраинской Государственной Черноморско-Азовской научно-промысловой опытной станции. 1925. Т. 1. С. 133–153.
- Мирошниченко М.П. Многолетняя динамика развития высших ракообразных и их значение в донной фауне Цимлянского водохранилища // Труды Волгоградского отделения ГосНИОРХ. Волгоград: Нижне-Волжское книжное изд-во, 1975. Т. 9. С. 45–63.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распространение Каспийской фауны по современным данным // Труды Всесоюзного гидробиологического общества: Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978. Т. 22. С. 100–139.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Грезе И.И., Василенко С.В. Отряд амфиподы, или разноногие // В кн.: Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова Думка, 1969. Т. 2. С. 440–524.
- Плигин Ю.В. Беспозвоночные каспийского комплекса в бентосе Днепровских водохранилищ // Гидробиологические исследования пресных вод. Киев: Наукова Думка, 1985. С. 43–50.
- Плигин Ю.В., Емельянова Л.В. Итоги акклиматизации беспозвоночных Каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах // Гидробиологический журнал. 1989. Т. 25. № 1. С. 3–11.
- Прокин А.А., Цветков А.И. Макрозообентос узлов слияния рек // Поволжский экологический журнал. 2013. № 2. С. 200–216.
- Романенко В.Д. Основы гидроэкологии. Киев: Генеза, 2004. 664 с.
- Сент-Илер К.К., Бухалова В.И. К изучению фауны Верхнего Дона // Труды Воронежского государственного университета. Отдел зоологический. 1937. Т. 9, вып. 2. С. 6–99.
- Совинский В.К. Ракообразные Азовского моря // Записки Киевского общества естествоиспытателей. 1894. Т. 13. С. 289–405.
- Совинский В.К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной географической провинции // Записки Киевского общества естествоиспытателей. 1904. Т. 18. С. 1–497.
- Филинова Е.И., Сонина Е.Э. Гаммариды пойменных участков Волгоградского водохранилища // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: Международная школа-конференция Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (5–9 ноября 2012 г., Борок). Кострома: ООО «Костромской печатный дом», 2012. С. 303–306.
- Фролова Е.А., Баянов Н.Г. Обзор фауны водных беспозвоночных (бентоса, мейобентоса и нейстона) Нижегородской области и сопредельных регионов // Вестник Мордовского университета. Серия Биологические науки. 2010. № 1. С. 33–41.
- Ярвекюльг А.А. Донная фауна восточной части Балтийского моря: состав и экология распределения. Таллин: Валгус, 1979. 382 с.
- Arbačiauskas K., Semenchenko V., Grabowski M., Leuven R., Paunovič M., Son M., Csanyi B., Gumuliauskaitė S., Konopaka A., Nehring S., van der Velde G., Vezhnovets V., Panov V. Assessment of biocontamination of benthic macroinvertebrate communities in European inland waterways // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3. № 2. P. 211–230.
- Babakov A. Wind-driven currents and their impact on the morpho-lithology at the eastern shore of the Gulf of Gdansk // Archives of Hydro-Engineering and Environmental Mechanics. 2010. Vol. 57. № 2. P. 85–103.
- Baçela K., Grabowski M., Konopaka A. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea, Amphipoda) enters Vistula – the biggest river in the Baltic basin // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3. № 1. P. 95–98.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 2002. Vol. 59. № 7. P. 1159–1174.

- Bij de Vaate A., Klink A.G. *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine // *Lauterbornia*. 1995. Vol. 20. P. 51–54.
- Brujjs M.C.M., Kelleher B., van der Velde G., bij de Vaate A. Oxygen consumption, temperature and salinity tolerance of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*: indicators of further dispersal via ballast water transport // *Archiv für Hydrobiologie*. 2001. Vol. 152. № 4. P. 633–646.
- Devin S., Beisel J.N., Bachman V., Moreau J.C. *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gammaridae): another invasive species newly established in the Moselle River and French hydrosystems // *Annales de Limnologie*. 2001. Vol. 37. № 1. P. 21–27.
- Drobrzycka-Krahel A., Melzer M., Majkowski W. Range extension of *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in Poland (the Baltic Sea) and its ability to osmoregulate in different environmental salinities // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2015. Vol. 44. № 3. P. 294–304.
- Drobrzycka-Krahel A., Rzemkowska H. First records of Ponto-Caspian gammarids in the Gulf of Gdansk (southern Baltic Sea) // *Oceanologia*. 2010. Vol. 52. № 4. P. 727–735.
- Gergs R., Rothhaupt K.-O. Feeding rates, assimilation efficiencies and growth of two amphipod species on biodeposited material from zebra // *Freshwater Biology*. 2008. Vol. 53. № 12. P. 2494–2503.
- Grabowski M., Jażdżewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // *Aquatic Invasions*. 2007. Vol. 2. № 1. P. 25–38.
- Gruszka P., Woźniczka A. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in the River Odra estuary – another invader threatening Baltic Sea coastal lagoons // *Aquatic Invasions*. 2008. Vol. 3. № 4. P. 395–403.
- ISO 10870, Water quality – Guidelines for the selection of sampling methods and devices for benthic macroinvertebrates in fresh waters. 2012. 26 pp.
- Jankowski A. Water mass exchange between the Gulf of Gdansk and the Baltic Sea // *Oceanologia*. 1985. Vol. 20. P. 5–15.
- Jażdżewski K., Grabowski M. Alien crustaceans along the Southern and Western Baltic Sea // *In the Wrong Place – Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts, Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology*. 2011. Vol. 6. Part 3. P. 323–344.
- Josens G., bij de Vaate A., Usseglio-Polatera Ph., Cammaerts R., Chérot F., Grisez F., Verboonen P., Vanden Bossche J.-P. Native and exotic Amphipoda and other Peracarida in the River Meuse: new assemblages emerge from a fast changing fauna // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 542. P. 203–220.
- Karatayev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E., Olenin S. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus // *Biological Invasions*. 2008. Vol. 10. № 2. P. 215–232.
- Konopacka A. Invasive amphipods (Crustacea, Amphipoda) in Polish waters // *Przeegląd Zoologiczny*. 2004. Vol. 48. № 3–4. P. 141–162.
- Leuven R.S.E.W., van der Velde G., Baijens I., Snijders J., van der Zwart Ch., Lenders H.J.R., bij de Vaate A. The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species // *Biological Invasions*. 2009. Vol. 11. № 9. P. 1989–2008.
- MacNeil C., Platvoet D., Dick J.T.A., Fielding N., Constable A., Hall N., Aldridge D., Renals T., Diamond M. The Ponto-Caspian ‘killer shrimp’, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) invades the British Isles // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. № 4. P. 441–445.
- Mastitsky S.E., Makarevich O.A. Distribution and abundance of Ponto-Caspian amphipods in the Belarusian section of the Dnieper River // *Aquatic Invasions*. 2007. Vol. 2. № 1. P. 39–44.
- Platvoet D., van der Velde G., Dick J.T.A., Li Sh. Flexible omnivory in *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Amphipoda) – amphipod pilot species project (AMPIS) report 5 // *Crustaceana*. 2009. Vol. 82. № 6. P. 703–720.
- Rewicz T., Grabowski M., MacNeil C., Bęcela-Spychalska K. The profile of a ‘perfect’ invader – the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus* // *Aquatic Invasions*. 2014. Vol. 9. № 3. P. 267–288.
- Rewicz T., Konopacka A., Bęcela-Spychalska K., Özbek M., Grabowski M. First records of two formerly overlooked Ponto-Caspian amphipods from Turkey: *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932) and *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) // *Turkish Journal of Zoology*. 2016. Vol. 40. № 3. P. 328–335.
- Semenchenko V.P., Rizevsky V.K., Mastitsky S.E., Vezhnovets V.V., Pluta M.V., Razlutsky V.I., Laenko T. Checklist of aquatic alien species established in the large river basins of Belarus // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4. № 2. P. 337–347.
- Semenchenko V.P., Son M.O., Novitsky R.A., Kvatch Y.V., Panov V.E. Alien macroinvertebrates and fish in the Dnieper River basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2015. Vol. 6. № 1. P. 51–64.
- Semenchenko V.P., Vezhnovets V.V., Lipinskaya T.P. Alien species of Ponto-Caspian amphipods (Crustacea, Amphipoda) in the Dnieper River basin (Belarus) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2013. Vol. 4. № 4. P. 269–275.
- Tricarico E., Mazza G., Orioli G., Rossano C., Scapini F., Gherardi F. The killer shrimp, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), is spreading in Italy // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. № 2. P. 211–214.
- Witkowska K., Dubrawski R. Selected properties of the coastal waters of the Gulf of Gdansk (autumn 1994 and summer 1995) // *Oceanological Studies*. 1998. Vol. 27. № 4. P. 11–21.
- Yakovleva A.V., Yakovlev V.A. Modern fauna and quantitative parameters of invasive invertebrates in zoobenthos of upper reaches of the Kuybyshev Reservoir, Russia // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. Vol. 1. № 3. P. 232–241.

NEW RECORD OF THE PONTO-CASPIAN GAMMARID *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (SOWINSKY, 1894) IN THE SOUTH-EASTERN PART OF THE BALTIC SEA (KALININGRAD REGION, RUSSIA)

© 2016 Gusev A.A.^{1,2}, Guseva D.O.¹, Sudnik S.A.¹

¹ Atlantic Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Kaliningrad, 236022,

² Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, 236022

e-mail: andgus@rambler.ru

Two individuals of the Ponto-Caspian gammarid *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) were found in hand net samples in the south-eastern part of the Baltic Sea near the Baltiysk harbor in June 2015 for the first time. Until now *D. villosus* has not been observed in the Kaliningrad region. The possible pathways and factors that contribute the process of Ponto-Caspian amphipods spread in the south-eastern part of the Baltic Sea are discussed.

Key words: *Dikerogammarus villosus*, alien species, Gulf of Gdansk, south-eastern part of the Baltic Sea.

УДК: 594.3(268.4)

НОВЫЕ ВИДЫ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ (GASTROPODA) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОДАХ

© 2017 Захаров Д.В.^{а,*}, Йоргенсен Л. Л.^{б,**}^а Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО), Мурманск 183038,^б Институт морских исследований, Тромсё, Норвегия
e-mail: * zakharden@yandex.ru; ** lis.lindal.joergensen@imr.no

Поступила в редакцию 22.02.2017

В статье представлена информация о находках четырёх видов брюхоногих моллюсков, ранее не отмечавшихся в Баренцевом море и сопредельных водах. Приведены сведения о месте и условиях поимки, фотографии и краткая биологическая характеристика пойманных экземпляров. Рассмотрены возможные причины появления данных видов в Баренцевом море.

Ключевые слова: Gastropoda, брюхоногие моллюски, Баренцево море, Арктика, потепление, Нордкапское течение.

Введение

Со времени проведения последней ревизии свободноживущих беспозвоночных в Северном Ледовитом океане [List of species..., 2001] в Баренцевом море зарегистрировано появление десятков новых видов животных [Granovitch, Sokolova, 2001; Martynov, 2006; Kantor et al., 2008; Сабиров и др., 2009; Макаревич, Ишкулов, 2010; Матишов и др., 2010; Rzhavskiy et al., 2011; Деарт и др., 2013; Golikov et al., 2013, 2014; Ekimova et al., 2015; Захаров и др., 2016; Zakharov et al., 2016]. Одним из наиболее обильных по числу новых видов является класс Gastropoda. Эта группа на время проведения ревизии в 2001 г. насчитывала 226 видов, но уже к 2017 г. в публикациях было отмечено появление в Баренцевом море ещё как минимум десяти представителей этого класса – *Aporrhais pespelecani* (L., 1758) [Kantor et al., 2008]; *Pseudosetia turgida* (Jeffreys, 1870), *Retusa pellucida* (Sars G.O., 1878), *Alvania punctura* (Montagu, 1803), *Eulima bilineata* Alder, 1848, *Odostomia turrita* Hanley, 1844, *Thesbia nana* (Loven, 1846), *Haliella stenostoma* (Jeffreys, 1858), *Gibbula cineraria* (L., 1758) [Nekhaev, 2014] и *Hermania*

indistincta (Ohnheiser & Malaquias, 2013) [Chaban et al., 2015]. Практически все перечисленные виды широко распространены вдоль побережья Норвегии в Норвежском море, и их появление восточнее, в Баренцевом море, вероятно, является результатом увеличения теплосодержания вод Нордкапского течения, наблюдающегося в последние два десятилетия [Карсаков, 2009; Voitsov et al., 2012]. В настоящей работе приводится новая информация о находках в Баренцевом море и сопредельных водах четырёх ранее не отмечавшихся видов брюхоногих моллюсков.

Материал и методы

Материал для данной работы был собран на научно-исследовательских судах Бергенского Института морских исследований (БИМИ) (Норвегия) «G.O. Sars» и «Helmer Hanssen» в ходе проведения ПИНРО и БИМИ бентосной съёмки Баренцева моря в 2003–2008 гг. и экосистемных съёмок в 2008–2015 гг.

Пробы были собраны тралом Camplen-1800 в экосистемных съёмках [Захаров, Любин 2012] и драгой типа Beam-trawl в бентосной съёмке [Любин и др., 2011].

Результаты

В сборах было встречено четыре вида гастропод, ранее не указанных как встречающиеся в Баренцевом море и на прилегающих частях шельфа. В таблице 1 приводятся основные

сведения о находках видов, а на рисунке 1 – точки их обнаружения

Littorinimorpha
Velutinoidea Gray, 1840
Triviidae Troschel, 1863
Trivia arctica (Pulteney, 1799)
(Рис. 2А)

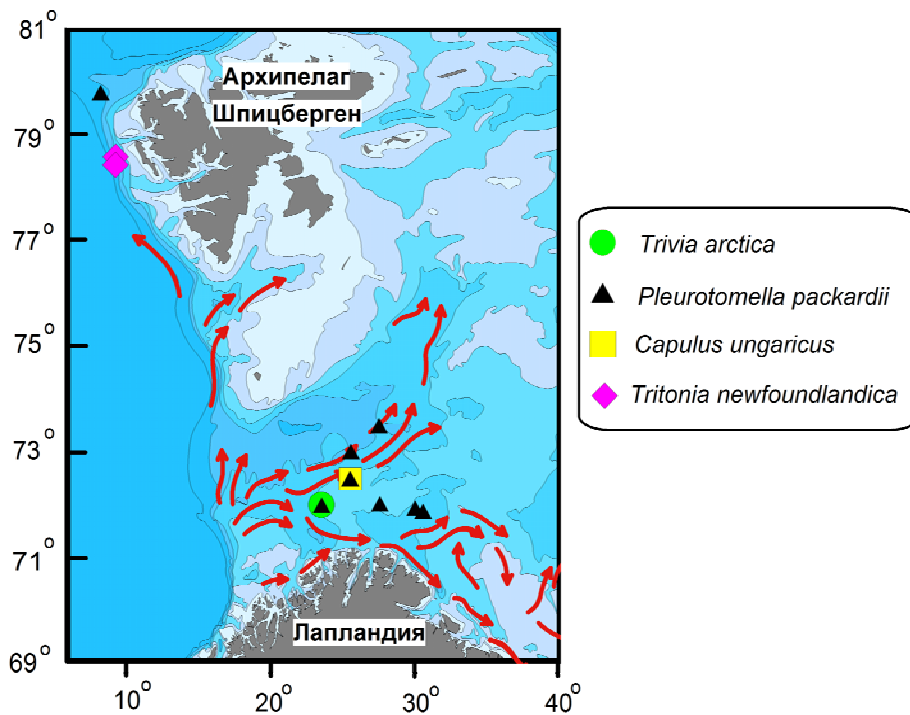


Рис. 1. Места поимок новых для Баренцева моря видов брюхоногих моллюсков в 2006–2015 гг. по данным съёмок ПИНРО-БИМИ и основные придонные ветви Нордкапского течения [по: Танцюра, 1973].

Таблица 1. Места поимок новых для Баренцева моря видов брюхоногих моллюсков и общая характеристика сборов

Вид	Район	Количество экз.	Глубина	Дата	Вид орудия лова
<i>Tritonia newfoundlandica</i>	N78°34.2'; E9°4.9'	2	578 м	11.08.2011	Campelen-1800
<i>T. newfoundlandica</i>	N78°35.7'; E9°8.7'	3	510–521 м	01.09.2014	Beam trawl
<i>Trivia arctica</i>	N72°0.3'; E23°28.1'	1	296–298 м	27.09.2008	Beam trawl
<i>Capulus ungaricus</i>	N72°29.5'; E25°28.4'	1	254–257 м	26.09.2008	Beam trawl
<i>Pleurotomella packardii</i>	N79°48.0'; E8°5.6'	1	602 м	13.08.2011	Campelen-1800
<i>P. packardii</i>	N71°52.7'; E30°31.9'	1	345 м	15.09.2015	Campelen-1800
<i>P. packardii</i>	N71°56.5'; E29°59.8'	4	340–341 м	24.09.2008	Beam trawl
<i>P. packardii</i>	N72°1.7'; E27°31.7'	1	280–281 м	25.09.2008	Beam trawl
<i>P. packardii</i>	N73°29.9'; E27°28.3'	1	300 м	25.09.2008	Beam trawl
<i>P. packardii</i>	N73°0.2'; E25°30.5'	3	430 м	26.09.2008	Beam trawl
<i>P. packardii</i>	N73°0.5'; E25°30.3'	1	430 м	26.09.2008	Beam trawl
<i>P. packardii</i>	N72°29.5'; E25°26.3'	1	249–257 м	26.09.2008	Beam trawl
<i>P. packardii</i>	N72°29.5'; E25°28.4'	4	254–257 м	26.09.2008	Beam trawl
<i>P. packardii</i>	N71°59.7'; E23°29.1'	1	297 м	27.09.2008	Beam trawl



Рис. 2. Внешний вид брюхоногих моллюсков, пойманных в Баренцевом море в 2008–2015 гг.: А – *Trivia arctica*, В – *Capulus ungaricus* (раковина без тела моллюска), С – *Pleurotomella packardii*, D – *Tritonia newfoundlandica* (шкала на всех рисунках соответствует 10 мм).

По литературным данным, *T. arctica* обитает от Средиземного моря до побережья Норвегии [Hayward, Ryland, 1995; Marine Species..., 2017]. Первое упоминание об обитании вида в норвежских водах приведено в работе Г.О. Сарса [Sars, 1878], где северной границей его распространения указан район Лофотенских островов. По данным последних исследований, самой северной точкой обитания *T. arctica* является Fugløyfjord (N67°01', 70–50 м) [Høisæter, 2009]. В последней сводке Т. Браттегарда [Brattegard, 2011] вид не упоминается, но приведён в предыдущей работе этого автора, как обитающий в районе Финмарка (N70°30') [Brattegard, Holthe, 1997].

Единственный экземпляр данного вида был отмечен нами в районе Нордкинского поднятия на глубине 296–298 м (рис. 1). Температура в месте поимки составила 4.9 °С, солёность – 35.1‰. Доминирующими по биомассе видами на этой станции были морской ёж *Echinus acutus*, мадрепоровый коралл *Caryophyllia smithii* и двустворчатый моллюск *Astarte crenata*.

T. arctica имеет твёрдую раковину яйцевидной формы с уплощённой устьевой стороной. Ярко выраженная гребневидная скульптура покрывает всю поверхность раковины. Рёбра скульптуры огибают раковину по ширине. Устье раковины длинное и узкое, содержит элементы скульптуры. У пойманного экземпляра высота раковины составила 9.1 мм, ширина в самом широком месте – 7.2 мм. Масса пойманного экземпляра с раковиной составила 0.247 г.

Littorinimorpha
Capuloidea Fleming, 1822
Capulidae Fleming, 1822
Capulus ungaricus (Linnaeus, 1758)
(Рис. 2В)

Вид широко распространён от западной Африки до северной Норвегии N70°30' [Høisæter, 2009; Brattegard, Holthe, 1997]. По данным Т. Браттегарда [Brattegard, 2011], к 2011 г. область распределения этого вида расширилась на север до мыса Нордкап и Варангер фьорда.

Один молодой экземпляр *C. ungaricus* отмечен нами в сборах в районе Нордкинского под-

нятия на глубине 254–257 м при температуре 4.59 °С и солёности 35.07‰. В улове по биомассе доминировали двустворчатый моллюск *Astarte crenata*, мадрепоровый коралл *Caryophyllia smithii* и морская звезда *Pontaster tenuispinus*.

Раковина моллюска колпачковидная, сильно расширяющаяся к устью. Периостракум волокнистый и покрывает всю раковину. Цвет раковины белый, периостракум светло-коричневый. Скульптура состоит из тонких линий роста и ярко выраженных спиральных рёбер. Устье практически круглое, несколько овальное, край раковины зубчатый. Нога округлая, крышечка отсутствует. На фотографии приведена только раковина, тело моллюска удалено. Длина раковины пойманного экземпляра составила 4.7 мм, масса моллюска с раковиной – 0.089 г.

Neogastropoda
Conoidea Fleming, 1822
Raphitomidae Bellardi, 1875
Pleurotomella packardii Verrill, 1872
(Рис. 2С)

По литературным данным, ареал *P. packardii* охватывает практически всю батиаль и абиссаль Северной Атлантики. Вид обитает у берегов Новой Англии [Verrill, 1873], у Британии [Olabargia, 2006], отмечался на континентальном склоне у берегов Норвегии вплоть до N69°46' [Sars, 1878; Høisæter, 2009], в абиссали Норвежского моря [Bouchet, Warén, 1979; 1980], вокруг Фарерских о-вов на глубинах от 200 до 4425 м [Sneli et al., 2005], пустые раковины отмечали в Средиземном море [Bouchet, Taviani, 1989].

В 2008–2015 гг. 17 экземпляров *P. packardii* были пойманы на 9 станциях в Медвежинско-Надеждинском жёлобе, на Нордкинском поднятии и в Нордкинской впадине, один экземпляр – к северо-западу от архипелага Шпицберген. Северо-западная оконечность архипелага Шпицберген является самой северной точкой обнаружения данного вида, который до настоящего времени отмечался до 76° с. ш. В районе архипелага Шпицберген вид отмечен на глубине 602 м при температуре 1.35 °С и со-

лёности 34.99%. В юго-западной части моря *P. packardii* встречен на глубинах от 253 до 430 м, температуре от 3.3 до 4.9 °С (в среднем 4.1 ± 0.2 °С) и солёности, близкой к 35.0‰.

Раковина светлого бежевого цвета, тонкостенная, но крепкая, с 8–9 угловато-выпуклыми оборотами. Эмбриональная раковина состоит из трёх закруглённых оборотов с лёгкой исчерченностью, её цвет практически коричневый, более контрастный по сравнению с остальной частью раковины. Периостракум тонкий, плёнчатый светлого цвета. Скульптура раковины состоит из крупных спиральных линий и осевых рёбер, с расположенной между ними более мелкой скульптурой. Спиральная скульптура представлена относительно крупными линиями нарастания и находящимися между ними более тонкими линиями. Осевая скульптура состоит из утолщённых, несколько косо расположенных рёбер, они размещены с промежутками, шириной в 3–4 раза превышающими ширину ребра. При пересечении осевой и спиральной скульптуры формируется сетчатость в виде параллелограмма, в его узлах образуются бугорки. Шов прижатый, пришовная площадка слегка вогнутая, без спиральной скульптуры, со слегка утолщёнными линиями роста. Устье широкое округлое, переходит в относительно широкий сифональный канал. Крышечка отсутствует, по литературным данным, отсутствуют также и глаза [Verrill, 1873; Bouchet, Warén, 1979, 1980; Bouchet, Taviani, 1989].

Масса пойманных моллюсков с раковиной варьировала от 0.04 до 0.38 г (в среднем составил 0.14 ± 0.02 г), а высота раковины – от 8.3 м до 18.9 мм (в среднем 12.0 ± 0.8 мм).

Nudibranchia

Tritonioidea Lamarck, 1809

Tritoniidae Lamarck, 1809

Tritonia newfoundlandica Valdés, Murillo,
McCarthy & Yedinak 2016

(Рис. 2D)

Три экземпляра этого вида были отмечены нами в 2011 и 2014 гг. на двух станциях практически в одной и той же точке, но в уловах разных орудий лова – в трале и драге. Глубина

в местах поимки составляла 510–521 м и 578 м при температуре 6.5 и 2.5 °С, соответственно. Средний вес пойманных экземпляров составил 12.6 ± 0.6 г, размер особей варьировал от 20 до 30 мм. В улове драги по биомассе доминировали губки *Phakellia*, *Polymastia* и офиура *Ophiopholis aculeata*, а в улове тралом доминантами сообщества выступили губки – рода *Geodia*, *Craniella cranium*, рода *Polymastia*, *Thenia muricata* и *Radiella hemisphaerica*, а также асцидии и мягкие кораллы.

Пойманные экземпляры соответствовали первоописанию [Valdés et al., 2016] и были довольно крупными, с телом удлинённой формы, округлым спереди и треугольным сзади, чёрного цвета и буроватыми жабрами. Вдоль спины располагается 10 пар коротких разветвлённых отростков. Репродуктивное отверстие находится на передней правой стороне тела.

Обсуждение

Предположительно, появление трёх видов брюхоногих моллюсков *Trivia arctica*, *Capulus ungaricus* и *Pleurotomella packardii* в Баренцевом море в первую очередь связано с длительным периодом потепления. Все три вида имеют пелагическую личинку, что при сложившихся климатических обстоятельствах, безусловно, способствует их переносу на север ветвями Нордкапского течения (рис. 1). Учитывая тот факт, что ранее в литературе [Brattegard, Holthe, 1997; Brattegard, 2011] отмечались поимки *T. arctica* и *C. ungaricus* вдоль побережья Норвегии относительно недалеко от наших поимок, они могли быть перенесены водами Нордкапского течения на север на стадии велигера, что позволяет считать данную версию их инвазии в Баренцево море вполне состоятельной.

Девять поимок *P. packardii* на Нордкинском плато говорят о достаточно высокой встречаемости этого вида в Баренцевом море, поэтому слабая исследованность района вряд ли может рассматриваться как причина его появления в Баренцевом море. *P. packardii* в Северо-Восточной Атлантике встречается в довольно широком диапазоне глубины и температуры. К северу от Британии вид был отмечен на

глубинах 100–5000 м [Olabarria, 2006], у Фарерских о-вов – на глубинах от 200 до 4425 м при температуре от минус 0.6 до 8.6 °C [Snell et al., 2005], а в Норвежском море особи этого вида встречались при температуре 3.7–4.2 °C [McClain, Rex, 2001]. По нашим материалам в Баренцевом море *P. packardii* обнаружен на глубине 253–430 м при температуре 3.3–4.9 °C (в среднем 4.1±0.2 °C), что позволяет считать условия в местах поимки вида в Баренцевом море оптимальными для его обитания. Отсутствие в литературе информации по виду, сформировавшему плотное скопление в юго-западной части Баренцева моря, может свидетельствовать о его вероятном заносе из батиали Норвежского моря в последние два десятилетия.

В отличие от предыдущих видов только описанный в 2016 г. голожаберный моллюск *Tritonia newfoundlandica* ранее не отмечался на континентальном склоне Баренцева моря в силу его чрезвычайной редкости и отсутствия надёжного описания.

Заключение

Таким образом, в исследованных материалах 2008–2015 гг. отмечено четыре новых вида брюхоногих моллюсков, ранее не встречавшихся в Баренцевом море и сопредельных водах. Предполагается, что расширение ареала трёх видов, было обусловлено повышенной адвекцией тёплых атлантических вод в Баренцево море и наличием в жизненном цикле моллюсков планктонной личинки, которая могла переноситься водами Нордкапского течения. *T. newfoundlandica* до настоящего времени не отмечался на баренцевоморском шельфе, скорее всего из-за исключительно низкой численности.

Благодарности

Авторы данной статьи благодарны О.Л. Зиминной, участвовавшей в сборе части материала, А.В. Мартынову за помощь в идентификации голожаберного моллюска и И.О. Нехаеву за его содействие в определении *P. packardii*.

Литература

- Деарт Ю.В., Фролов А.А., Манушин И.Е. Двустворчатые моллюски *Abra prismatica* (Montagu, 1808) и *Garifervensis* (Gmelin, 1791) – новые виды для фауны Российского сектора Баренцева моря // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 139–148.
- Захаров Д.В., Анисимова Н.А., Степаненко А.М. Первая находка морской звезды *Porania pulvillus* (O.F. Müller, 1776) в российской части Арктики // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Вып. 3. С. 23–27.
- Захаров Д.В., Любин П.А. Фауна, экология и распределение моллюсков семейства Buccinidae (Mollusca, Gastropoda) в Баренцевом море и сопредельных акваториях // Вестник МГТУ. Мурманск: Изд-во МГТУ, 2012. Т. 4. № 15. С. 749–757.
- Карсаков А.Л. Океанографические исследования на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море за период 1900–2008 гг. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2009. 139 с.
- Любин П.А., Анисимова Н.А., Манушин И.Е., Вязникова В.С., Захаров Д.В. Бентосные исследования в ПИНРО // Рыбное хозяйство. 2011. № 2. С. 60–63.
- Макаревич П.Р., Ишкулов Д.Г. Структура и видовое разнообразие пелагических и донных биоценозов Баренцева моря в условиях меняющегося климата // Вестник Мурманского государственного технического университета. Мурманск: Изд-во МГТУ, 2010. Т. 13. № 4/1. С. 633–640.
- Матишов Г.Г., Дженюк С.Л., Моисеев Д.В., Жичкин А.П., Климатические изменения морских экосистем Европейской Арктики // Проблемы Арктики и Антарктики. СПб.: Изд-во ААНИИ, 2010. №3 (86). С. 7–21.
- Сабиров Р.М., Любин П.А., Голиков А.В. Обнаружение коренастого кальмара *Todaropsis eblanae* (Oegorpsida, Ommastrephidae) в Баренцевом море // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, вып. 8. С. 1010–1012.
- Танцюра А.И. Сезонные изменения течений Баренцева моря // Тр. ПИНРО. Мурманск: Книжное издательство, 1973. Т. 34. С. 108–112.
- Boitsov V.D., Karsakov A.L., Trofimov A.G. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009 // ICES Journal of Marine Science. 2012. 69(5). P. 833–840.
- Bouchet P., Taviani M. Atlantic deep sea gastropods in the Mediterranean: New findings // Bollettino Malacologico. 1989. 25(5–8). P. 137–148.
- Bouchet P., Warén A. The abyssal molluscan fauna of the Norwegian Sea and its relation to other faunas // Sarsia. 1979. 64. P. 211–243.
- Bouchet P., Warén A. Revision of the North-East Atlantic bathyal and abyssal Turridae (Mollusca, Gastropoda) // Journal of Molluscan Studies. 1980. Supplement 8. P. 1–119.
- Brattegard T. Endringer i norsk marin bunnfauna 1997–2010. Utredning for DN 2011 – 8. Direktoratet for naturforvaltning.

- Brattegard T., Holthe T. Distribution of marine, benthic macroorganisms in Norway // Research Report for DN. 1997. 1. 1997. 409 p.
- Chaban E.M., Nehaev I.O., Lubin P.A. *Hermania indistincta* comb. nov. (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea) from the Barents Sea – new species and genus for the fauna of the Russian Seas // Zoosystematica Rossica. 2015. 24(2). P. 148–154.
- Ekimova I., Korshunova T., Schepetov D., Neretina T., Sanamyan N., Martynov A. Integrative systematics of northern and Arctic nudibranchs of the genus *Dendronotus* (Mollusca, Gastropoda), with descriptions of three new species // Zoological Journal of the Linnean Society. 2015. 173. P. 841–886.
- Golikov A.V., Sabirov R.M., Lubin P.A., Jørgensen L.L. Changes in distribution and range structure of Arctic cephalopods due to climatic changes of the last decades // Biodiversity. 2013. Vol. 14. No 1. P. 28–35.
- Golikov A.V., Sabirov R.M., Lubin P.A., Jørgensen L.L., Beck I.-M. The northernmost record of *Sepietta oweniana* (Cephalopoda: Sepiolidae) and comments on boreo-subtropical cephalopod species occurrence in the Arctic // Marine Biodiversity Records. 2014. Vol. 7, e58 (4 pages). doi:10.1017/S1755267214000645.
- Granovitch A.I., Sokolova I.M. *Littorina arcana* Hannaford Ellis, 1978 – a new record from the eastern Barents Sea // Sarsia. 2001. Vol. 86. P. 241–243.
- Hayward P.J., Ryland J.S. Handbook of the marine fauna of north-west Europe. London: Oxford University Press, 1995. 799 p.
- Høisæter T. Distribution of marine, benthic shell bearing gastropods along the Norwegian coast // Fauna Norvegica. 2009. 28. P. 5–106.
- Kantor Yu.I., Rusaev S.M., Antokhina T.I. Going eastward – climate changes evident from gastropod distribution in Barents Sea // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 2008. 18(2). P. 51–54.
- List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters // Explorations of the fauna of the seas. SPb.: Zoological Institute RAS, 2001. 51(59). 129 p.
- Marine Species Identification Portal. 2017 // (<http://species-identification.org>). Проверено 11.01. 2017.
- Martynov A.V. Archaic Tergipedidae of the Arctic and Antarctic: *Murmania antiqua* gen. et sp. nov. from the Barents Sea and a revision of the genus *Guyvalvoria* Vayssiere with the descriptions of two new species // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 2006. 16(1–2). P. 73–88.
- McClain C.R., Rex M.A. The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: an application of quantitative regression // Marine Biology. 2001. 139. P. 681–685.
- Nekhaev I.O. Marine shell-bearing Gastropoda of Murman (Barents Sea): an annotated check-list // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 2014. 24 (2). P. 75–121.
- Olabarria C. Faunal change and bathymetric diversity gradient in deep-sea prosobranchs from Northeastern Atlantic // Biodiversity and Conservation. 2006. Vol. 15. DOI 10.1007/s10531-005-1344-9
- Rzhavsky A.V., Deart Y.V., Britayev T.A. New records of arctic molluscs and polychaetes: range expansion or poorly studied fauna? // Proceedings of the International Scientific Conference “Global climatic processes and their effects on ecosystems of Arctic and Subarctic regions” (Murmansk, 9–11 November 2011). Apatity, 2011. P. 164–166.
- Sars G.O. Bidrag til Kundskaben om Norges arktiske Fauna. I. Mollusca Regionis Arcticae Norvegiae. Oversigt over de i Norges arktiske region forekommende bluddyr. Universitetsprogram for første halvår 1878. Christiania. 1878. 466 pp.
- Sneli J.-A., Schifft T., Jensen K.R., Wikander P.B., Stokland III., Sørensen J. The marine Mollusca of the Faroes. 2005. Fr_o_dskaparrit upplementum 42: P. 15–176.
- Valdés B., Murillo F.J., McCarthy J.B., Yedinak N. New deep-water records and species of North Atlantic nudibranchs (Mollusca, Gastropoda: Heterobranchia) with the description of a new species // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2016. Vol. 97. Issue 2. P. 1–17.
- Verrill A.E. Brief contributions to zoology, from the Museum of Yale College No. XXIII. Results of recent dredging expeditions on the north coast of New England // American Journal of Science 1873. (3) 5. P. 1–16.
- Zakharov D.V., Anisimova N.A., Stepanenko A.M. First Record of the Sea Star *Porania pulvillus* (O.F. Müller, 1776) in Russian Part of the Arctic // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 4. P. 321–323.

NEW SPECIES OF THE GASTROPODS IN THE BARENTS SEA AND ADJACENT WATERS

© 2016 Zakharov D.V.^{a,*}, Jørgensen L.L.^{b,**}

^a Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO),
Murmansk, 183038,

^b Institute of Marine Research, Tromsø, Norway

e-mail: * zakharden@yandex.ru; ** lis.lindal.joergensen@imr.no

The paper contains information about new species of the gastropods in the Barents Sea and adjacent waters. Information on the place of the find, depth, date, pictures and a brief description of the gastropods are given. Possible causes of the appearance of this species in the Barents Sea have been analyzed.

Key words: Gastropoda, the Barents Sea, warming, Arctic, Atlantic current.

ИНВАЗИЯ ОНДАТРЫ В ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2015 Кассал Б.Ю.

ФГБОУ ВО «Омский государственный университет им. Ф.М. Достоевского», Омск, Россия;
e-mail: BY.Kassal@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2015

Формирование населения ондатры на территории Омской области происходило в четыре этапа. Началось в 1936 г. и продолжалось в течение 15 лет, будучи прерванным эпизоотией туляремии. Восстановление численности шло в течение последующих 20 лет, и вновь было прервано очередной эпизоотией туляремии. С 1971 г. началось восстановление численности и расселение ондатры по всей территории Омской области. С 1996 г. территория была полностью заселена, и изменения численности вида приняли характер флуктуаций с периодичностью 5–6 лет. В условиях меняющейся увлажнённости в 1936–2015 гг., изменение численности ондатры находилось в прямой слабой связи с фазами брюкнеровского цикла и уровнем воды в водоёмах и в обратной очень слабой связи с показателями солнечной активности (W , числа Вольфа). На текущем этапе формирования населения ондатры на территории Омской области распределение показателей её среднемноголетней численности и среднемноголетняя плотность населения находятся в прямой средней связи с площадью имеющихся на территории водоёмов.

Ключевые слова: население ондатры, Омская область, численность, распространение, добыча.

Введение

История распространения ондатры *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1758) в Северной Евразии на уровне констатации наличия изучена достаточно хорошо [Фауна мира, 1990; Ондатра..., 1993; Чесноков, 2002; Чашухин, 2007; Бобров и др., 2008; Хляп и др., 2008; Neronov et al., 2008], однако количественные оценки процесса формирования населения на территории инвазии вида крайне недостаточны. Известно, что первый выпуск ондатры в Западной Сибири был произведён в 1929 г. в р. Демьянка (Тюменская обл.) из числа особей, закупленных в Канаде и короткое время передержанных в Подмосковье. Однако при повторном обследовании в 1934 г. этот выпуск был признан неудачным из-за неправильного выбора места вследствие плохой обеспеченности животных естественными кормами [Верещагин, 2002]; расселившиеся вниз по реке особи частично сохранились, и их потомство послужило материалом для дальнейшего расселения. Последующие выпуски были запланированы южнее, в пойму рек Иртыш и Обь, где имелась достаточная кормовая база для

ондатры, поэтому в 1935–1936 гг. было проведено успешное вселение её на территории Новосибирской, Омской и Курганской областей [Верещагин, 2002; Чесноков, 2002].

Вселение ондатры на территорию Казахстана началось в 1935 г., и к середине 1950-х гг. она заселила все пригодные для обитания водоёмы, заняв первое место в пушных заготовках республики [Слудский, 1948; Ондатра..., 1978; Лобачёв, 1987]. В последующем в Прииртышье было сформировано население ондатры, северная часть которого обитала на территории Российской Федерации [Чашухин, 2007; Бобров и др., 2008; Neronov et al., 2008]. Однако сведения о населении ондатры на территории Омской обл. до настоящего времени скудны и разобщены. Примыкающая к ней южная часть населения ондатры в Павлодарской и отчасти Северо-Казахстанской областях Республики Казахстан [Сабдинова, Рачкаускене, 2012] не входила в предмет нашего исследования.

Цель настоящей работы: выявить особенности инвазии ондатры *Ondatra zibethicus* и формирования её населения в Омской обл. в пределах 53–58°N; 70–76°E.

Задачи: оценить особенности формирования населения, расселение, изменение численности ондатры на территории Омской обл.

Материалы и методы

Настоящая работа охватывает полевыми наблюдениями период в 46 лет (1969–2015 гг.), библиографическими – 80 лет (1936–2015 гг.). Исходные материалы получены в ходе инициативных обследований территории Омской обл. (1969–2015 гг.) и в составе комплексных экологических экспедиций Омского областного клуба натуралистов «Птичья Гавань» (1987–2002, 2011–2015 гг.), Омского отделения ВОО «Русское географическое общество», ОАО «Росгеология» и Федерального государственного учреждения «Территориальный фонд информации, природных ресурсов и охраны окружающей среды» Министерства природных ресурсов России по Омской обл. (2003–2006 гг.), в том числе совместно с Правительством Омской области (2007–2015 гг.). Осенний предпроектный учёт численности ондатры на территории всех районов Омской обл. в период 1969–2015 гг. проводили путём подсчёта нор и хаток, с предварительной оценкой водоёмов и разбивкой их на группы по степени производительности, обследования угодий и подсчёта семей ондатры, определения среднего размера семьи в каждой группе водоёмов, расчёта запасов ондатры в исследуемом районе [Кудряшов, 1973; Методические указания..., 1987; Кадастр..., 2001]. Были использованы кадастровые данные учётов численности ондатры, которые были частично опубликованы [Кадастр..., 2001], биологический материал и архивные данные Омского областного управления охотничьего хозяйства об осенних максимумах численности ондатры. Учёт оседания шкурок у населения проводился Г.Н. Сидоровым по методике Ю.Н. Бакеева [1976] в период 1978–1998 гг., результаты которого опубликованы в совместных монографиях [Сидоров и др., 2009, 2011а, 2011б] и обобщающих справочных изданиях [Кассал, 2010а, 2010б].

В качестве обобщённого показателя многолетних циклических природно-климатических изменений признана солнечная активность (W ,

числа Вольфа), опосредованно, через изменение погодно-климатических факторов, влияющая на условия обитания, наличие и доступность кормов. Для формализации увлажнённости территории выделено 4 фазы: повышение, высокая, снижение, низкая. В качестве обобщённого показателя учтена доля водной поверхности (открытых водных источников – озёр, прудов, рек, болот различного типа) на исследуемой территории. Показатели солнечной активности (W , числа Вольфа) приведены по данным Пулковской обсерватории [Витинский и др., 1986; Главная астрономическая..., 2014]; показатели увлажнённости территории и уровня воды в водоёмах даны по методике Е.А. Bruckner [1890].

Методами работы стали полевые исследования, историко-библиографическое исследование, вербальный, картографический анализ полученных в процессе наблюдений и имеющихся архивных данных и их интерпретация с современных экологических позиций. Расчётная ёмкость биотопов ондатры определялась по среднемноголетним показателям за временной период по [Методические указания..., 1987]. При построении количественных моделей использованы среднеарифметические и средневзвешенные величины, рассчитанные для определённых временных периодов, с восстановлением недостающих промежуточных данных методом скользящей средней. Статистические оценки выполнены общепринятыми методами [Лакин, 1980], включая корреляционно-регрессионный анализ [Елисеева, Юзбашев, 2002; Общая теория статистики..., 2002]. В качестве источника дополнительной информации использованы результаты опроса охотников, сотрудников и специалистов охотничьего хозяйства и ветеринарной службы Омской обл. Часть полученных нами фактических данных была опубликована ранее [Кассал, 2008, 2009, 2010а, 2010б; Сидоров и др., 2009, 2011а], однако их анализ носил фрагментарный характер.

Омская обл. расположена в Западной Сибири на возвышенной заболоченной равнине Тобольского материка. На её территории выделено 3 природно-климатические зоны: лес-

ная (4 подзоны: южной тайги, северных смешанных лесов; южных смешанных лесов и лиственных лесов); лесостепная (3 подзоны: северной лесостепи; центральной лесостепи; южной лесостепи) степная (подзона северной степи). В современных административных границах Омская обл. была сформирована 7 декабря 1934 г., и простирается с севера на юг почти на 600 км (53–58°N) и с запада на восток – более чем на 300 км (70–76°E), при площади 141.14 тыс. км² [Атлас..., 1996].

Биотопической предпосылкой формирования населения ондатры стало богатство территории Омской обл. пойменными и плакорными водоёмами. Ондатра заселяет водоёмы Омской области, имеющие бордюрный и сплавинный (прибрежно-сплавинный, внутриозёрно-сплавинный, массивно-зарослевой, мозаично-зарослевой, смешанный) типы зарастаний. При бордюрном типе зарастания непосредственным биотопом ондатры является около 18–20% общей площади водоёма, при смешанном зарастании – около 26–28%. Наиболее велика доля биотопов ондатры в северной лесостепи – до 30%; в лесной зоне и в южной лесостепи и степи доля биотопов ондатры составляет до 10% общей площади водоёмов [Атлас..., 1996; Кадастр..., 2001]. Однако заселяемые грызуном водоёмы питаются в основном поверхностным стоком, поэтому очень сильно изменяются в зависимости от увлажнённости территории. В засушливые годы уровень воды в водоёмах падает, их площади и глубины уменьшаются, качество водоёмов, как ондатровых угодий, ухудшается. В многоводные годы, наоборот, с повышением уровня воды увеличиваются площади и улучшается качество ондатровых угодий.

Основные результаты

В Омскую обл. в 1936 г. впервые были завезены 400 особей ондатры, пойманные в бассейне р. Демьянка Тюменской обл. Их выпустили в Большереченском (озёра Кайлы, Лебяжье, Пёстрое), Знаменском (реки Туя, Ныр), Тевризском (пойма р. Иртыш) и Тюкалинском (озёра Якунино, Хрусталь, Большое Шангино) районах [Лавров, 1957; Кадастр..., 2001].

В 1937–1938 гг. завоз ондатры продолжился, их выпускали в водоёмы Калачинского и Тюкалинского районов, и общее количество интродуцированных особей достигло 1457. В 1930-х гг. на территории Омской обл. сложились чрезвычайно благоприятные условия для расселения ондатры: высокий уровень грунтовых вод и наполнение водоёмов до максимальных отметок. К 1941 г. численность её достигла 155 тыс. особей, и она распространилась по всей Омской обл., однако встречаясь не повсеместно, а отдельными очагами.

В процессе инвазии ондатра стала объектом питания ряда наземных хищников: колонка, хоря, горноста, лисицы, а также некоторых хищных птиц [Верещагин, 2002; Чесноков, 1989], что существенно обогатило имевшиеся трофические связи и создало новые. Случаи гибели ондатры в Омской обл. от неизвестных причин наблюдались уже в первые годы после выпусков; впоследствии здесь была обнаружена новая болезнь – омская геморрагическая лихорадка. Кроме того, зверёк оказался высокочувствительным и к другим возбудителям местных природноочаговых инфекций [Чесноков, 1989].

Рост численности формирующегося населения ондатры позволил уже с 1939 г. начать внутриобластное расселение, что сейчас, по прошествии более 70 лет, представляется совершенно ничемным. Лимитированный промысел ондатры был начат на второй год после выпусков, с 1937 г., и за три последующие года было добыто около 60 тыс. особей. «В среднем за год заготовки ондатры по области увеличивались более чем в три раза. ... Динамика заготовки шкурок в первое десятилетие после завоза ондатры свидетельствовала о быстром росте её численности. ... Максимальный прирост заготовок в Омской области был отмечен в 1943 г., когда он составлял десятикратную величину предыдущего года. В результате быстрого увеличения добычи шкурок ондатра заняла ведущее место в заготовках пушнины» [Чесноков, 1989, с. 62]. «Заготовка этого грызуна в наших условиях является основным, она даёт 40–45% всей пушнины по Омской

области. ...Ондатра самый ценный грызун в нашей фауне» [Шухов, 1949, с. 11].

Для рационального использования ондатры в Омской обл. в 1944 г. было создано семь специальных предприятий – государственных промысловых ондатровых хозяйств (ондатропромхозов) [Шухов, 1949]. Однако в последующем их деятельность была прекращена в связи с уменьшением численности грызуна.

«...Ондатра сама распространяется к югу, пока не переходя [Транссибирскую] магистраль железной дороги, – там солёные и горько-солёные озёра» [Шухов, 1949]. Однако взрывной рост численности сменился столь же резким её падением, причинами чего посчитали усыхание озёр, болезни, хозяйственную деятельность, отрицательная роль которых была очевидна. На территории всей Западно-Сибирской равнины уже в 1940-х гг. началось сильное снижение увлажнённости территории и сокращение от усыхания площади озёр в несколько раз. В лесостепной зоне, вследствие эпизоотии туляремии и омской геморрагической лихорадки, погибшие ондатры встречались на водоёмах и в их окрестностях; эти заболевания обычно возникали при высокой численности водяной полёвки (*Arvicola amphibius*), от которой заражалась и ондатра. Изолировать виды друг от друга невозможно, так как в водоёмах они соседствуют и контактируют, в частности, на кормовых площадках ондатры [Леонов, Барбаш, 1966; Чесноков, 2002].

В результате эпизоотии туляремии, распространившейся в лесостепной части Омской обл. во второй половине 1940-х гг., многие уже заселённые ондатрой водоёмы опустели из-за её массовой гибели. Этому способствовало уменьшение уровня воды в водоёмах до среднелетних отметок. К 1950 г. общая численность зверька в области уменьшилась до ~50 тыс. особей. При этом отмечалось, что в Омской обл. падёж ондатры не прекращался все годы, в результате чего период подъёма численности грызуна был сравнительно недолгим, и длился около 10 лет. «Падение численности ондатры после экологического взрыва усугубилось в Омской области начавшимся

усыханием водоёмов и осложнилось эпизоотиями» [Чесноков, 1989, с. 62].

Таким образом, в течение 15 лет (1936–1950 гг.) происходило освоение территории ондатрой: в 1936–1941 гг. численность вида увеличилась в ~100 раз. Но рост численности, не достигнув максимально возможных величин, был остановлен эпизоотией туляремии, и в 1943–1950 гг. она уменьшилась в ~3.6 раза, к 1951 г. – до ~40 тыс. особей. Среднегодовой промысел в этот период составлял около 20 тыс. особей/год (20% от среднегодовой численности).

Тем не менее, в начале 1950-х гг. основные водоёмы области были заселены ондатрой, и она вновь начала увеличивать свою численность и плотность населения. Однако, вследствие непонимания ситуации и незнания видовых особенностей популяционной экологии, охотоведческие службы Омского облисполкома организовали дополнительные выпуски ондатры на территорию области: в 1951–1952 гг. из областей Южного Урала и из Тюменской обл. была завезена 8061 особь, из Северного Казахстана – 439 особей, которые были расселены преимущественно в зоне лесостепи. «К 1956 г. в Омской области было расселено 11 тысяч ондатр. Ею были заселены все пригодные угодья» [Корсаков, 1959, с. 71]. Позже, «...чтобы повысить жизнеспособность имеющегося поголовья, производились повторные выпуски. Только в трёх лесостепных областях (Омской, Новосибирской, Курганской) с этой целью было расселено более 25 тыс. особей» [Чесноков, 1989, с. 59].

После депрессии численности ондатры началось её восстановление в основном за счёт сохранившихся в свободных от эпизоотий рефугиумах ~40 тыс. особей, потомство которых вновь начало расселяться по всей области. В эти годы охотоведческие службы Омского облисполкома много внимания уделяли биотехническим мероприятиям, проведение которых вдвое-втрое повышало продуктивность угодий, увеличивало численность ондатры и создавало условия, облегчающие промысел. В результате заготовки ондатры нарастали до начала 1960-х гг., в 1961 г. достигнув 86.3 тыс.

шкурки; такой высокий показатель заготовок за весь период интродукции ондатры более ни разу не наблюдался. При этом в Омской обл. грызуна добывали только на шкурку; мясо его в пищу люди не употребляли, ободранные тушки либо бросали на месте, либо использовали в корм собакам или содержащимся в клетках пушным зверям (лисица, песец, норка).

В первой половине 1960-х гг. наибольшей численности (около 100 тыс. особей) ондатра достигла в районах северной лесостепи, богатых крупными и мелкими озёрами [Корсаков, Шило, 1967]. Одним из основных участков её воспроизведения в области стала озёрная система Ик и Салтаим-Тенис со стоком в р. Оша – левым притоком 1-го порядка р. Иртыш. В середине 1960-х гг. произошло восстановление численности ондатры, и она стала встречаться в водоёмах по всей территории Омской обл., в отличие от бывшего до этого очагового распространения. Затем последовало перераспределение особей, во многом обусловленное последовательным стойким снижением уровня воды в водоёмах. Это облегчало добычу ондатры, но уменьшало площадь и ухудшало качество биотопов, не компенсируемое проводимыми биотехническими мероприятиями. Поэтому уже в 1962 г. количество официально заготовленных шкурок ондатры снизилось, но до 1967 г. уровень их заготовок оставался довольно высоким.

В 1967 г. по всей области началась очередная эпизоотия туляремии, когда только за 1.5 месяца погибло 26% особей [Корш и др., 1970]. Численность ондатры к 1970 г. уменьшилась до 30 тыс. особей, и многие ранее освоенные ею биотопы вновь опустели. В отдельных районах от туляремии погибло до 70% особей. Разрозненные семьи сохранились на некоторых не пересохших водоёмах в центральной лесостепи в Крутинском, Тюкалинском, Называевском районах. В 1968 г. в Омской обл., в основном в северных районах, заготовки шкурок ондатры составили всего около 5 тыс. штук, и общая заготовка шкурок снизилась на 90% [Максимов и др., 1975]. Опираясь лишь средними данными о численности ондатры и заготовках её шкурок за 13 лет, исследователи

приходили к излишне оптимистичным выводам: «Опыт Омской области служит подтверждением того, что в условиях эпизоотологического фактора можно поддерживать сравнительно устойчивую численность поголовья» [Чесноков, 1989, с. 64].

К 1970 г. численность ондатры в Омской обл. уменьшилась в 6 раз – до 2.5 тыс., и падение её численности не остановило ни запрещение промысла этого грызуна на два сезона 1968–1969 гг. (как и в соседней Новосибирской обл.), ни осуществившиеся в 1966–1970 гг. завозы 6883 особей из Северного Казахстана. Столь же заметно было сокращение численности ондатры и на территории Северо-Казахстанской и Павлодарской областей Республики Казахстан [Сыроечковский, Рогачёва, 1975]. Было установлено, что при обмелении водоёмов под воздействием метеорологических факторов уменьшалась кормовая база, и ондатра была вынуждена совершать миграции в поисках благоприятных условий, в результате чего гибла от бескормицы, врагов, эпизоотий [Корсаков, 1972; Максимов и др., 1975]. В лесостепной и лесной северной части области, где гидрологический режим водоёмов более постоянен, но кормовые ресурсы ондатры ограничены и восстанавливаются медленнее, уменьшение её численности было связано с выеданием ондатрой водной и околоводной растительности, а также с сокращением площади подводных пастбищ в суровые зимы при глубоком промерзании водоёмов [Сыроечковский, Рогачёва, 1975; Корсаков, 1980].

Таким образом, в течение 20 лет (1951–1970 гг.) происходило восстановление численности и плотности населения ондатры на территории Омской области: в 1951–1966 гг. численность вида увеличилась в 3.8 раза. Но рост численности, не достигнув максимально возможных величин, был остановлен эпизоотией туляремии, и в 1967–1970 гг. численность уменьшилась в 5 раз, до 30 тыс. особей. Среднегодовалый промысел в этот период составлял около 45 тыс. особей/год (48% от среднегодовой численности).

Всего за период 1936–1970 гг. в Омской обл. было выпущено 16 840 ондатр, из них 15 383

было расселено в центральную и северную лесостепь преимущественно за счёт степной павлодарско-североказахстанской части населения. Разобщённость биотопов ондатры в степи из-за значительного расстояния между водоёмами затрудняла обмен особями и препятствовала распространению туляремии и других инфекционных заболеваний. В лесостепной и, отчасти, лесной зонах области обмен особями ничем не затруднялся, расселение вида происходило вдоль постоянных и временных (весенних) водотоков, что способствовало распространению возбудителей заболеваний, уничтожающих население ондатры на больших площадях. Однако повторные выпуски её на эти территории были бессмысленны и даже вредны, поскольку осуществлялись в эпизоотически опасные биотопы, и вселяющиеся зверьки без промедления включались в эпизоотический процесс, погибая от туляремии и омской геморрагической лихорадки [Корш, 1970; Корш и др., 1970].

В начале 1970-х гг. после затухания эпизоотии вследствие гибели значительной части носителей, особенно в лесостепной зоне, началось восстановление численности и плотности населения ондатры по всей Омской обл. В результате к 1984 г. численность её достигла 160 тыс. особей, придя в соответствие с расчётной ёмкостью биотопов во всех природных зонах, в условиях официального и неофициального промысла с изъятием первым около 5%, а суммарно около 40% численности ондатры. Следует отметить, что в этот период какие-либо биотехнические мероприятия приобрели лишь эпизодический и локальный характер, фактически не влияя на численность ондатры. В период 1974–1989 гг. уровень официальных заготовок шкурок этого грызуна составлял 5–6 тыс./год, что было почти на 90% ниже уровня заготовок в 1961 г. Было установлено, что в Омской обл. каждый год заготавливали в среднем 60–70 тыс. шкурок ондатры; у населения оседало до 90% неофициально добывавшейся пушнины [Кадастр..., 2001]. По словам зоолога А.Д. Сулимова, «...осенью прошлого года в верховье р. Тава охотовед Усть-Ишимского района В.П. Янзуваев насчи-

тал около пяти тысяч ондатровых хаток, а весной и летом здесь можно было встретить лишь одиночных зверьков. В результате хищнического истребления подрываются общие запасы этого ценного пушного животного» [Сидоров и др., 2011а, с. 269]. Биолог Ю.В. Сыч из с. Оконешниково свидетельствовал: «Жилища ондатры зимой злостно разоряются, и их обитатели вылавливаются капканами. Истребление ондатры прекращается только тогда, когда озеро покрывается глубокими снегами. Например, на оз. Стрельниковском остались неразорёнными пять хаток ондатры из 140. Промышляют сами местные жители, отлов ведут хищнически. ... На озёрах Стеклянном, Камышинском прибавилось воды, особенно в Стеклянном. Сюда и потянулись переселенцы из Андреевского озера. Размножение ондатры было таким интенсивным, что скоро здесь насчитывалось несколько сот зверьков. Но браконьерам хватило одного года, чтобы почти полностью истребить всю колонию. ... Дошло до того, что ондатровые хатки уничтожаются даже тракторами» [Сидоров и др., 2011а, с. 270].

Тем не менее, даже при таких способах и уровне добычи, численность ондатры в Омской обл. к 1990 г. достигла 300 тыс. особей [Сидоров, Кручина, 2000]. Одновременно произошло перераспределение особей по территории, начали заселяться даже такие малопродуктивные биотопы, как большую часть года заполненные водой придорожные кюветы федеральных и региональных (преимущественно учётных номеров М, Р, А, К) автодорог. Наиболее населёнными ондатрой были лесостепные районы, в которых находились основные её местообитания (Называевский – 98 особей/10 км², Крутинский – 113 особей/10 км², Тюкалинский – 112 особей/10 км²). Плотность населения ондатры оставалась здесь относительно стабильной в разные годы, достигая на отдельных водоёмах (озёра Мангут, Ачикуль, Тенис, Салтаим и др.) 120–160 особей/10 км². Несколько ниже плотность её населения была в юго-восточной правобережной части области (Калачинский, Оконешниковский, Черлакский районы – 26–47 особей/10 км²).

Очень высокий уровень воды в водоёмах в конце 1980-х – начале 1990-х гг. способствовал повышению качества и увеличению площади биотопов ондатры, в результате чего её численность превысила 300 тыс. особей – наибольшее количество за всю историю её существования в области. Такое увеличение численности, которая превысила расчётную ёмкость биотопов, привело к обострению внутривидовой конкуренции, о чём свидетельствует возросшее количество зарубцевавшихся следов от укусов на заготовленных в этот период шкурках ондатры. Возросла доля группы особей старших возрастов, но одновременно увеличилось количество мигрантов, преимущественно молодых особей, обнаруживаемых в поиске свободных мест даже в сельских населённых пунктах. Оказываясь в экстремальных условиях, они становились лёгкой добычей случайных охотников. Однако официальных данных о численности ондатры в 1993 г. получено не было [Доклад..., 1994]. Из других источников, разница в 22 тыс. особей в одном случае и 35 тыс. особей в другом [Сидоров и др., 2011а, с. 280] объяснялась не ошибками в учёте животных, а сознательным созданием организациями, проводившими учёт, «резерва» для неучтённой браконьерской добычи, ибо законная добыча в охотничьих хозяйствах планировалась как доля от наличной численности животных. «Ежегодно управлением охотничьего хозяйства и его подведомственными госпромхозами заготавливаются шкурки ценных видов пушных зверей, в числе которых 4 тыс. шкурок ондатры» [Сидоров и др., 2011а, с. 281]. В систему государственной закупки пушнины поступала лишь её десятая часть [Кадастр..., 2001], однако общее количество ежегодно добываемой ондатры могло составлять около 40 тыс. особей. «Скачок цен на пушнину “стимулирует” активность врагов природы» [Сидоров и др., 2011а, с. 282]. Омские областная и городская газеты в то время, когда помещаемая в них информация ещё была достоверной, были наполнены многочисленными сообщениями о фактах пресечения браконьерской добычи ондатры. Всеобщее внимание в 1991 г. привлёк случай, когда на оз.

Кабанье (на границе с Новосибирской обл.) была организована браконьерская охота на ондатру по образцу масштабных промысловых охот в северных таёжных и притундровых угодьях с использованием вертолётов, лодок и разных средств добычи [Сидоров и др., 2011б].

Начиная с 1990 г., уровень официальных заготовок шкурок ондатры на территории Омской обл. оставался относительно стабильным и составлял в среднем около 12 тыс. штук в год; по экспертным оценкам, уровень неофициальных заготовок также оставался стабильным [Кадастр..., 2001]. В результате этого к середине 1990-х гг. численность ондатры в Омской обл. и расчётная ёмкость биотопов пришли в соответствие на уровне средних показателей: 200 тыс. особей.

Процесс естественного расселения ондатры активно дополнялся внутриобластным преднамеренным расселением. Этим в Омской обл. в начале 1990-х гг. занимались две организации: Управление охотничьего хозяйства Омского облисполкома, и Омская областная организация охотников и рыболовов. Такая активная деятельность отчасти оправдывала бессилие в борьбе с процветающим браконьерством. В эти годы «...особо важное место в работе Управления охотничьего хозяйства области занимает интродукция и разведение животных. В области ежегодно расселяется 1500 особей ондатры» [Сидоров и др., 2011а, с. 267].

Таким образом, в течение 25 лет (1971–1995 гг.) происходило восстановление численности и плотности населения ондатры: в 1971–1980 гг. численность увеличилась в 4.8 раза, до 145 тыс. особей. Благодаря увеличению уровня воды в водоёмах до максимальных среднемноголетних отметок, рост численности вида продолжился, к 1990 г. достигнув максимальной величины в 300 тыс. особей, увеличившись за 1981–1990 гг. в 2.1 раза. Но в 1991–1995 гг. численность уменьшилась до 200 тыс. особей, – в 1.5 раза, придя в соответствие с расчётной ёмкостью биотопов. Среднемноголетний официальный промысел в этот период составлял около 15 тыс. особей/год (5% от среднемноголетней численности); неофициальный (браконьерский) промысел в этот же

период составлял ещё около 50–55 тыс. особей/год (ещё 17–19% от среднемноголетней численности).

По данным ЗСО ВНИИОЗ, в 2000 г. на площади 14.4 тыс. км² пригодных для ондатры местообитаний в 13 районах области (преимущественно в пределах лесостепной зоны) было учтено ~30 тыс. особей ондатры при средней плотности населения 21 особей/10 км² [Кадастр..., 2001]. В целом по области биотопы ондатры занимали 46.8 тыс. км², в 2000 г. численность вида в них составляла около 165 тыс. особей, с наибольшим количеством в районах северной лесостепи – около 140 тыс. особей, при плотности населения в среднем 40 особей/10 км² (на озёрах Мангут, Ачикуль, Тенис, Салтаим – 120–160 особей/10 км²). В лесной зоне плотность населения составляла в среднем 6–28 особей/10 км²; в южной лесостепи – 23 особи/10 км²; в степи – 16 особей/10 км² (на озере Майсор – 80–140 особей/10 км²) (табл.).

С 1996 г. в динамике численности ондатры начались многолетние колебания, обусловленные воздействием комплекса абиотических и биотических факторов: после незначительного увеличения численности до 255 тыс. особей, к 2001 г. её численность снизилась до 145 тыс. особей, что соответствовало нижней границе расчётной ёмкости биотопов на всей территории области; к 2003 г. она вновь увеличилась до 260 тыс. особей, что соответство-

вало верхней границе расчётной ёмкости биотопов. В 2013 г. только в Большереченском, Крутинском, Называевском, Саргатском и Тюкалинском районах расчётная численность ондатры составила 44 207 особей [Доклад..., 2013].

В течение последних 20 лет (1996–2015 гг.) происходили флуктуационные изменения численности ондатры от 150 до 270 тыс. особей, что соответствовало нижнему и верхнему пределам расчётной ёмкости биотопов, со среднемноголетними показателями 210 тыс. особей. Подъёмы и спады численности за этот период происходили каждые 5–6 лет. Среднемноголетний официальный промысел в этот период составлял около 25 тыс. особей/год (12% от среднемноголетней численности) [Сидоров и др., 2011а, 2011б.] (рис. 1).]

За 80 лет (1936–2015 гг.) существования ондатры в Омской обл. можно выделить четыре этапа в развитии её населения.

Первый из них, длительностью 15 лет (1936–1950 гг.), характеризуется освоением интродуцированной ондатрой территории Омской обл., когда её численность увеличилась до ~155 тыс. особей (к 1941 г.), с последующим снижением до ~40 тыс. особей (к 1950 г.), при среднемноголетней численности ~100 тыс. особей. Изменение численности ондатры происходило в условиях увеличения и наибольшей увлажнённости территории (фаза брюкнеровского цикла), от которой рост численно-

Таблица. Численность ондатры на территории Омской области в 2000 г.

[исходные данные по: Кадастр..., 2001]

Природные		Площадь биотопов, тыс. км ²	Средняя плотность, особей/10 км ²	Численность, тыс. особей*	Доля, %
зоны	подзоны				
Лесная	Подтаёжная	1.590	6.0	0.95	0.6
	Смешанные и лиственные леса	2.065	28.3	5.85	3.5
Лесостепная	Северная и центральная лесостепь	35.560	39.7	141.17	85.7
	Южная лесостепь	6.118	23.4	14.32	8.7
Степная	Северная степь	1.490	16.2	2.41	1.5
Итого		46.823	35.2	164.70	100

* – данные получены В.Г. Телепнёвым, В.С. Крючковым, Г.Н. Сидоровым и др. [Кадастр..., 2001] по [Методические указания..., 1987].

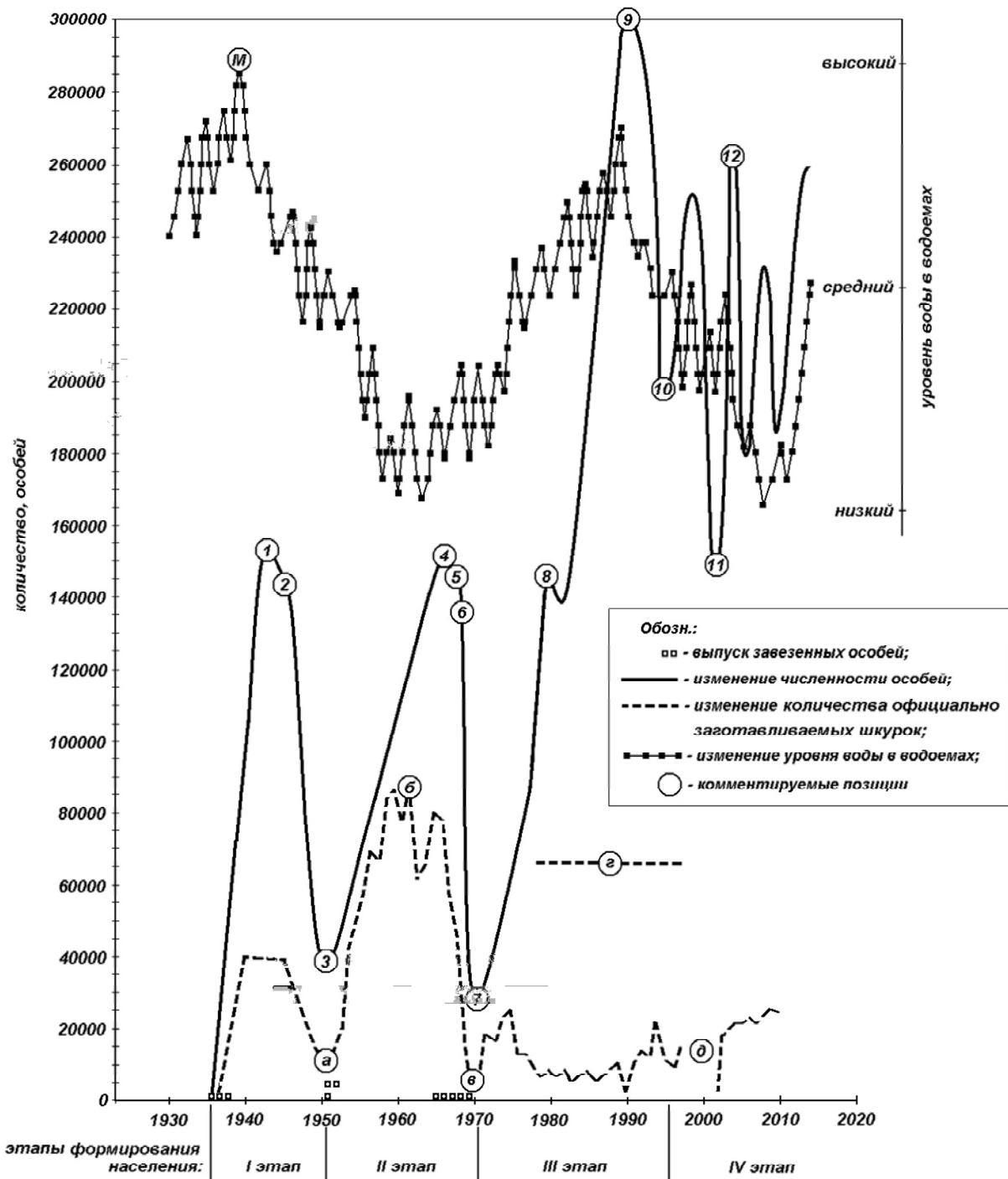


Рис. 1. Динамика численности ондатры в Омской области в сопоставлении с изменением уровня воды в водоёмах и количества заготавливаемых шкурок (авт.). Комментарии по позициям: 1 – расселение по всей области; 2 – начало эпизоотии туляремии и снижения численности; 3 – депрессия численности из-за массовой гибели в лесостепи; 4 – восстановление численности; 5 – перераспределение плотности населения в биотопах; 6 – начало эпизоотии туляремии на территории всей области; 7 – депрессия численности из-за массовой гибели по всей области; 8 – восстановление численности; 9 – наибольшая численность; 10 – соответствие средней численности и ёмкости биотопов по всей области; 11 – соответствие наименьшей численности и ёмкости биотопов по всей области; 12 – соответствие наибольшей численности и ёмкости биотопов по всей области; М – максимальный уровень грунтовых вод и наполняемости водоёмов за период; а – снижение уровня официальной добычи вследствие эпизоотии туляремии в лесостепи; б – наибольшие показатели официальной добычи; в – запрет добычи на два года; г – экспертная оценка добычи ондатры за период [Кадастр..., 2001], в 10 раз превышающая показатели официальных учётов; д – отсутствие данных.

сти находился в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.27$), от уровня воды в водоёмах – в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.32$), от показателей солнечной активности (W , числа Вольфа) – в обратной средней связи ($p < 0.05$, $r = -0.43$). Среднемноголетний промысел в этот период составлял ~23 тыс. особей/год, из них официальный ~20 тыс. особей/год (20% от общей численности).

Второй период, длительностью в 20 лет (1951–1970 гг.), характеризуется восстановлением ранее достигнутой численности до ~150 тыс. особей (к 1966 г.), с последующим снижением до ~30 тыс. особей (к 1970 г.), при среднемноголетней численности ~95 тыс. особей. Начало восстановления было обусловлено прекращением эпизоотии туляремии и поддержано серией дополнительных выпусков ондатры. Изменение численности вида происходило, с одной стороны, в условиях роста биотехнических мероприятий, с другой – при изменениях увлажнённости территории от наибольшей до наименьшей (фазы брюкнеровского цикла), от которой рост численности находился в обратной сильной связи ($p < 0.05$, $r = -0.72$), от уровня воды в водоёмах – в обратной средней связи ($p < 0.05$, $r = -0.62$), почти вне зависимости от показателей солнечной активности (W , числа Вольфа) – ($p < 0.05$, $r = 0.03$). Среднемноголетний промысел в этот период составлял ~54 тыс. особей/год, из них официальный ~45 тыс. особей/год (48% от общей численности).

Третий период, длительностью в 25 лет (1971–1995 гг.), характеризуется повторным восстановлением ранее достигнутой численности до ~150 тыс. особей (к 1980 г.), дальнейшим увеличением до ~300 тыс. особей (к 1990 г.), и последующим снижением до ~200 тыс. особей (к 1995 г.), при среднемноголетней численности ~200 тыс. особей. Изменение численности ондатры происходило в условиях изменения увлажнённости территории от наибольшей к наименьшей (фазы брюкнеровского цикла), от которой рост численности находился в прямой сильной связи ($p < 0.05$, $r = 0.89$), от уровня воды в водоёмах – в прямой сильной связи ($p < 0.05$, $r = 0.88$), от показателей солнечной активности (W , числа Вольфа) – в пря-

мой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.33$). Среднемноголетний промысел в этот период составлял ~70 тыс. особей/год, из них официальный ~15 тыс. особей/год (5% от общей численности).

Четвёртый период, длительностью в 20 лет (1996–2015 гг., не закончен), характеризуется флуктуационными изменениями численности, с увеличением до ~270 тыс. особей каждые 5–6 лет, и снижением до ~150 тыс. особей через 2–3 года после каждого подъёма, со среднемноголетним показателем ~210 тыс. особей. Изменение численности ондатры происходило в условиях снижения и низкой увлажнённости территории (фазы брюкнеровского цикла), от которой рост численности находился в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.20$), от уровня воды в водоёмах – в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.14$), от показателей солнечной активности (W , числа Вольфа) – в обратной слабой связи ($p < 0.05$, $r = -0.15$). Среднемноголетний промысел в этот период составлял ~42 тыс. особей/год, из них официальный ~25 тыс. особей/год (12% от общей численности).

Обсуждение

Таким образом, в истории формирования населения ондатры на территории Омской обл. отмечены резкие подъёмы и спады численности со значительными колебаниями плотности населения. В целом за время формирования населения в 1936–2015 гг. в условиях меняющейся увлажнённости территории, изменение численности ондатры находилось с фазами брюкнеровского цикла в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.11$), с уровнем воды в водоёмах – в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.13$), с показателями солнечной активности (W , числа Вольфа) – в обратной очень слабой связи ($p < 0.05$, $r = -0.04$).

В других районах Западной Сибири, освоенных ондатрой, определились регулярные колебания её численности с циклически повторяющимися подъёмами и спадами. В Новосибирской обл. к началу 1960-х гг. выявлялись пики численности этого вида каждые 8–9 лет, с 20–40-кратной амплитудой [Максимов, 1966]. Однако в Новосибирской обл. ондатру выпускали в те же годы, что и в Омской обл.,

и почти в идентичных природных условиях, с теми же закономерностями формирования населения, поэтому подобное обобщение представляется преждевременным, поскольку было сделано на одном из начальных этапов формирования населения. Это подтверждается тем, что с начала 1970-х гг. в Новосибирской обл. наблюдалась постепенная стабилизация численности вида на умеренном уровне, в 3–4 раза меньшем, чем в период первоначальной вспышки обилия [Сыроечковский, Рогачёва, 1975], что свидетельствовало о незавершённости процесса формирования населения ондатры в Новосибирской обл. По нашим данным, в Омской обл. в населении этого грызуна регулярные колебания численности с циклически повторяющимися подъёмами и спадами стали очевидны только через 60 лет после начала вселения; после 1990 г. пики численности ондатры наблюдаются через 5–6 лет, в среднем с 1.8-кратной амплитудой колебания численности (при максимуме в 1991 г.; минимуме в 2004 г.). С этого времени распределение показателей среднемноголетней численности населения ондатры на территории Омской обл. находится в прямой средней зависимости от площадей имеющихся водоёмов ($r=0.58$; $p<0.05$), так же, как и среднемноголетняя плотность её населения ($r=0.51$; $p<0.05$). Однако, в связи с изменением уровня их обводнённости, различной в разные периоды существования населения ондатры, зависимость изменения численности населения в Омской обл. от этого показателя на протяжении всего времени его формирования изменялась от обратной средней на этапах освоения территории и первого восстановления численности ($-0.62 \leq r \leq -0.41$; $p<0.05$), до прямой средней и высокой в периоды второго восстановления численности и установления её флуктуационных изменений ($0.51 \leq r \leq 0.88$; $p<0.05$).

За время 1936–2015 гг. ондатра расселилась по всей территории Омской области, с наибольшей плотностью населения в северной и центральной подзонах лесостепной зоны. «Ондатра в лесостепи стала обычным видом местной фауны. Она пережила депрессию после экологического взрыва, уцелела в чрезвычай-

но неблагоприятных условиях усыхания водоёмов и распространения эпизоотий. Процесс натурализации вида можно было считать законченным» [Чесноков, 1989]. Однако, утверждать в конце 1980-х гг. о завершении формирования населения ондатры на территории Омской обл. было преждевременно: результаты проведённого нами анализа свидетельствуют о завершённости этого процесса только после 1990 г., поскольку высокая численность данного вида в результате экологического взрыва не может служить показателем успешной натурализации на новой территории и не может считаться окончательным результатом вселения [Чесноков, 2002]. Стремительный и высокий рост численности инвазионного вида, как временное неустойчивое состояние, Ч. Элтон [1960] называл экологическим взрывом, который происходит не мгновенно, а растягивается на несколько лет. Этот экологический взрыв обусловлен избытком кормовых ресурсов и несформированностью биоценологических факторов (враги, конкуренты, болезни), ограничивающих численность. Для населения ондатры на территории Омской обл. период формирования занял 60 лет (1936–1995 гг.). За это время произошло два резких подъёма численности и два столь же резких её падения, и только после третьего подъёма численности с 1991 г. началось существование вида в соответствии с минимальной-максимальной расчётной ёмкостью биотопов. Только после этого появились основания считать, что вид включился в биоценозы, вызванное инвазией вида неравновесие в экологической системе было преодолено, и формирование населения ондатры в Омской обл. свершилось [Кассал, 2014].

Сформировавшиеся популяции ондатры с наибольшей плотностью на территории Омской обл. находятся в лесной и лесостепной зонах, занятых различными растительными сообществами, включая сообщества болот и водоёмов различного типа, где грызун имеет оптимальную кормовую базу и возможности интенсивного размножения, успешно противостоя прессу хищничества со стороны плотоядных зверей и воздействию охоты. В южной подзоне лесостепной зоны и в степной

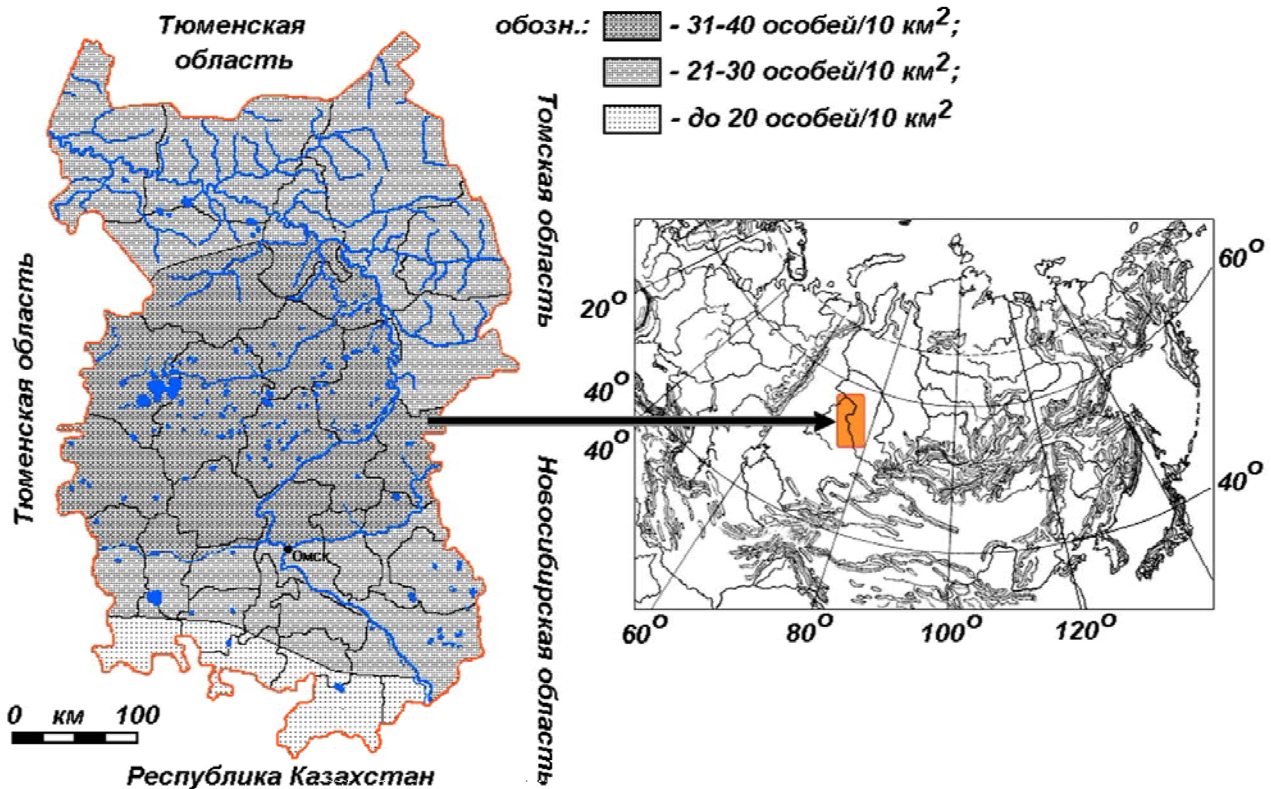


Рис. 2. Среднегодовое показатели распределения ($n = 208$ тыс. особей) ондатры на территории Омской области (1996–2015 гг.)

зоне плотность населения вида в 1.5–2 раза меньше. Таким образом, с конца XX в. ондатра заселила всю территорию Омской области – 141.14 тыс. км² (рис. 2).

История формирования населения ондатры на территории Омской обл. дополняет имеющуюся к настоящему времени информационную базу [Ондатра..., 1993; Чашухин, 2007; Бобров и др., 2008; Negonov et al., 2008; и др.]. К 2015 г. население вида на территории Омской обл. составило ~210 тыс. особей; в совокупности с прилегающей павлодарско-североказахстанской частью Республики Казахстан (ещё ~105 тыс. особей [Сабдинова, Рачкаускене, 2012]) общая численность составила до 315 тыс. особей. Однако динамика изменения соотношений численности и плотности населения ондатры в российской и казахстанской частях её населения требует специального изучения.

Заключение

Всего за период 1936–1970 гг. в Омской обл. было выпущено 16 840 ондатр, из них 15 383

было расселено в центральную и северную лесостепь преимущественно за счёт степной павлодарско-североказахстанской части населения. Разобщённость биотопов ондатры в степи затрудняла обмен особями и препятствовала распространению туляремии и других инфекционных заболеваний. В лесостепной и, отчасти, лесной зонах обмен особями ничем не затруднялся, расселение вида происходило вдоль постоянных и временных (весенних) водотоков, что способствовало распространению возбудителей заболеваний, уничтожающих население ондатры на больших площадях.

Начавшееся формирование населения ондатры на территории Омской обл. было прервано массовой гибелью особей из-за эпизоотии туляремии, преимущественно в лесостепной зоне. Восстановление численности сопровождалось перераспределением плотности населения в биотопах Омской обл.; очередная эпизоотия туляремии на всей её территории вызвала массовую гибель ондатры и депрес-

сию численности. Следующее восстановление численности привело в 1990 г. к её наибольшим показателям за всю историю формирования населения ондатры в Омской обл. и максимальному охвату занятой территории, со смыканием отдельных очагов распространения. В последующем произошли сокращение численности и её флуктуации, что свойственно и многим неинвазивным видам.

В условиях меняющейся увлажнённости территории в 1936–2015 гг. изменение численности ондатры находилось в прямой слабой связи с фазами брукнеровского цикла и с уровнем воды в водоёмах и в обратной очень слабой связи с показателями солнечной активности (W , числа Вольфа). На заключительном этапе формирования населения ондатры распределение показателей её среднемноголетней численности и плотности на территории Омской обл. находится в прямой средней связи с площадью имеющихся водоёмов. Вследствие многолетних изменений уровня их обводнённости, различающихся в разные периоды существования населения ондатры, связь численности населения с площадью имеющихся водоёмов изменялась от обратной средней на этапах освоения территории и первого восстановления численности, до прямой средней и высокой в периоды второго восстановления численности и установления её флуктуационных изменений.

Изменение численности ондатры в Омской обл. происходило в 4 этапа. Каждый этап, длительностью по 15–25 лет, характеризовался определёнными пространственно-количественными демографическими показателями.

Литература

- Атлас Омской области / Ред. Н.А. Калинин. М., 1996. 56 с.
- Бакеев Ю.Н. Анализ потребления пушнины городским населением юга западной части СССР // Сборник научно-технической информации ВНИИ охотоведения и звероводства. Охота, пушнина и дичь. Киров, 1976. Т. 54–55. С. 62–72.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.М. Неронов. М.: ТНИ КМК, 2008. 232 с.
- Верещагин Н.Е. От ондатры до мамонта. Путь зоолога. СПб.: Астерион, 2002. С. 28–38.
- Витинский Ю.И., Копецкий М.В., Куклин Г.В. Статистика пятнообразовательной деятельности Солнца. М.: Наука, 1986. 201 с.
- Главная астрономическая обсерватория РАН (Электронный ресурс) // (<http://www.gao.spb.ru>). Проверено 30.12.2014).
- Доклад о состоянии окружающей природной среды Омской области в 1993 г. Омск: Омский областной комитет по охране природы, 1994. С. 67.
- Доклад об экологической ситуации в Омской области в 2013 году / Правительство Омской области; Министерство природных ресурсов и экологии Омской области. 2013 (Электронный документ) // (<http://mpr.omskportal.ru/Еcobeзопасnost/doklad2013.pdf>). Проверено 20.12.2014.
- Елисеева И.И., Юзбашев М.М. Общая теория статистики: Учебник / Под ред. И.И. Елисеевой. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Финансы и Статистика, 2002. 480 с.
- Кадастр охотничье-промысловых видов животных Омской области / Составители В.Г. Телепнёв, В.С. Крючков, Г.Н. Сидоров и др. Новосибирск: Западно-Сибирский филиал ВНИИОЗ, 2001. 195 с.
- Кассал Б.Ю. Обратный отсчёт времени (XX путешествие омского натуралиста). Омск: Академия, 2008. 164 с.
- Кассал Б.Ю. 60 секунд по парку, которого не было (XXI путешествие омского натуралиста). Омск: Первопечатник, 2009. 166 с.
- Кассал Б.Ю. Животные Омской области: биологическое многообразие. Монография. Омск: АМФОРА, 2010а. 574 с.
- Кассал Б.Ю. Ондатра // Энциклопедия Омской области: В 2 т. / Под общей редакцией В.Н. Русакова. Омск: Книжное изд-во, 2010б. Том 2: М–Я. С. 158–159.
- Кассал Б.Ю. Природоохранный статус млекопитающих Омской области // Омский научный вестник. Серия «Ресурсы Земли. Человек». 2014. №1 (128). С. 155–159.
- Корсаков Г.К. Размножение ондатры в лесостепи Западной Сибири // Труды ВНИИЖП. 1959. Вып. 18. С. 64–87.
- Корсаков Г.К. Индивидуальное и групповое поведение ондатры // Первое Всесоюзное совещание по экологическим и эволюционным аспектам поведения животных: Реферативный доклад. М.: Наука, 1972. С. 178–180.
- Корсаков Г.К. Ондатра // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 259–271.
- Корсаков Г.К., Шило А.А. К вопросу о внутривидовых взаимоотношениях ондатры // Сборник НТИ, 1967. Вып. 17. С. 9–19.
- Корш П.В. Эпизоотологическое состояние популяций ондатры в Омской области за последние 22 года // Вопросы инфекционной патологии: Материалы научной конференции. Омск: НИИПИ, 1970. Вып. 2. С. 79–81.

- Корш П.В., Равдоникас О.В., Мальков Г.Б. О носительстве и контакте с возбудителями вирусных и бактериальных инфекций среди диких животных в Омской области // Вопросы инфекционной патологии. Омск, 1970. Вып. 2. С. 75–78.
- Кудряшов В.С. Наземные способы учёта ондатры в лесной зоне. Рязань: Московский рабочий (Рязанское отделение), 1973. 49 с.
- Лавров Н.П. Акклиматизация ондатры в СССР. М.: Центросоюз, 1957. 530 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Леонов Ю.А., Барбаш Л.А. Контакты ондатры с водяной крысой и полёвкой-экономкой в озёрных котловинах Северной Кулунды // Ондатра Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1966. С. 30–39.
- Лобачёв Ю.С. Ондатра в Казахстане и факторы, влияющие на её численность // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тезисы Всесоюзного совещания. М., 1987. Часть 1. С. 301–302.
- Максимов А.А. Межвидовые связи и типы динамики численности ондатры и водяной крысы // Ондатра Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1966. С. 9–29.
- Максимов А.А., Харитоновна Н.Н., Каденации А.Н., Абашкин С.А. Эпизоотии в популяциях ондатры в СССР. Новосибирск, 1975. 205 с.
- Методические указания по проведению всероссийских учётов ондатры (Одобрены методической комиссией ЦНИЛ Главохоты РСФСР, согласованы с отделом охотничьего хозяйства Главохоты РСФСР и рекомендованы как унифицированная методика по организации и проведению Всероссийского учёта численности ондатры по программе Государственной службы учёта охотничьих ресурсов РСФСР, утв. Главохотой РСФСР 15.12.1986). М.: Главохота, 1987. 16 с.
- Общая теория статистики: Учебник / Под редакцией Р.А. Шмойловой. 3-е изд., перераб. М.: Финансы и Статистика, 2002. 560 с.
- Ондатра *Ondatra zibethicus* L., 1776 / Е.И. Страутман // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1978. Т. 1. Ч. 3. С. 118–146.
- Ондатра: Морфология, систематика, экология / Ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1993. 542 с.
- Сабдинова Д.К., Рачкаускене Е.В. Динамика численности *Marmota bobak* и *Ondatra zibethica* в условиях Тимирязевского района Северо-Казахстанской области // Исследования в области естественных наук. 2012. № 6 (Электронный ресурс) // (<http://science.snauka.ru/2012/06/763>). Проверено 02.08.2014.
- Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Фролов К.В., Гончарова О.В. Пушные звери Среднего Прииртышья (Терофауна Омской области): Монография. Омск: Наука: ПЦ КАН, 2009. 808 с.
- Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Мишкин Б.И., Гончарова О.В., Фролов К.В. Промысловые грызуны и зайцы Омской области (Терофауна Омской области): Монография / Под ред. Б.Ю. Кассала, Г.Н. Сидорова. Омск: Наука : Амфора, 2011а. 588 с.
- Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Гончарова О.В., Вахрушев А.В., Фролов К.В. Териофауна Омской области. Промысловые грызуны: Монография. Омск: Наука : Амфора, 2011б. 542 с.
- Сидоров Г.Н., Кручина В.Г. Особенности территориального распределения и динамики численности ондатры в Омской области // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. Омск: Изд-во ОмГАУ, 2000. Вып. 5. С. 161–167.
- Слудский А.А. Ондатра и акклиматизация её в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1948. 28 с.
- Сыроечковский Е.Е., Рогачёва Э.В. Животный мир СССР (География ресурсов). М.: Мысль, 1975. 439 с.
- Фауна мира. Млекопитающие. М.: Агропромиздат, 1990.
- Хляп Л.А., Бобров В.В., Варшавский А.А. Биологические инвазии на территории России: Млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2008. №2. С. 78–95.
- Чашухин В.А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: ТНИ КМК, 2007. 133 с.
- Чесноков Н.И. Акклиматизация диких животных // Природа. 1989. № 4. С. 59–68.
- Чесноков Н.И. Ондатра: мифы и загадки вселения // Природа. 2002. № 9. С. 21–26.
- Шухов И.Н. Каталог фауны Омской области (Среднее Прииртышье). Позвоночные. Вып. 2: Млекопитающие / Отв. редактор А.Ф. Палашенков. Омск: Омский областной краеведческий музей: «Омский железнодорожник», 1949. 14 с.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностранной литературы, 1960. 230 с.
- Bruckner El. Klimaschwankungen seit 1700 nebst bemerkungen uber die klimaschwankungen der diluvialzeit // Georg. Abhandl. Von A. Penck. Wien, 1890. Bd. 4, HF. 2. S. 43–58.
- Neronov V.M., Khlyap L.A., Bobrov V.V., Warshavsky A.A. Alien species of mammals and their impact on natural ecosystems in the biosphere reserves of Russia // Integrative zoology. 2008. No 3. P. 83–94.

INVASION OF THE MUSKRAT IN THE OMSK REGION

© 2015 Kassal B. Yu.

F.M. Dostoevsky Omsk State University, Russia;

e-mail: BY.Kassal@mail.ru

The formation of the muskrat population in the Omsk Region occurred in four stages. It began in 1936 and lasted for 15 years, being interrupted by an epizootic of tularemia. Restoration of the number occurred during the next 20 years, and was again interrupted by another epizootic of tularemia. Since 1971, the restoration of the number and settlement of the muskrat had begun throughout the Omsk Region. Since 1996, the territory has been fully populated and the changes in the number of the species have assumed the nature of fluctuations with a periodicity of 5–6 years. In the conditions of changing moisture content in 1936–2015, the change in the muskrat population was in a direct weak connection with the phases of the Bruckner cycle and the water level in the reservoirs and in the inverse very weak connection with the solar activity indices (W, Wolf numbers). At the current stage of the formation of the population of muskrats on the territory of the Omsk Region, the distribution of the indices of its average annual abundance and the average annual density of the population are in direct medium connection with the area of water bodies available on the territory.

Keywords: muskrat population, Omsk Region, number, habitat, prey.

УДК: 593.341.5:574.9 (262.54)

MESOCHRA ROSTRATA GURNEY, 1927 (COPEPODA, HARPACTICOIDA) В ЗАЛИВЕ СИВАШ (АЗОВСКОЕ МОРЕ): НОВЫЙ ВИД-ВСЕЛЕНЕЦ ИЛИ РЕЛИКТ ТЕТИСА?

© 2016 Колесникова Е.А.¹, Ануфриева Е.В.^{1,*}, Латушкин А.А.²,
Шадрин Н.В.¹

¹ ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН», Россия, 299011, Севастополь, пр. Нахимова, 2

² ФГБУН «Морской гидрофизический институт РАН»,
Россия, 299011, Севастополь, ул. Капитанская, 2
e-mail: *lena_anufrieva@mail.ru

Поступила в редакцию 07.09.2016

В 2013 г. в заливе Сиваш (Азовское море) впервые была обнаружена гарпактикоида *Mesochra rostrata* Gurney, 1927. В 2015 г. она стала наиболее встречаемым и массовым видом Harpacticoida в заливе. В популяции залива были отмечены взрослые особи (самцы и самки), науплиальные и копеподитные стадии. Размеры взрослых самцов варьировали от 0.30 до 0.40 мм, самок – от 0.38 до 0.45 мм. Начиная с 2014 г. в заливе наблюдается существенный рост солёности. При солёности 60–75 г/л в августе 2015 г. отмечено 7 видов Harpacticoida, *M. rostrata* доминировала и была массово представлена в бентосе (до 56 000 экз./м²), в плавучих матах нитчатых зелёных водорослей (до 336 400 экз./м²) и в планктоне (до 580 экз./м³). Ранее на Синайском полуострове вид находили при солёности не выше 45 г/л. Вид *M. rostrata* можно считать новым вселенцем в Азово-Черноморском регионе, покоящиеся стадии которого были занесены ветром или мигрирующими птицами. Однако можно допустить и то, что вид является аборигеном Азово-Черноморского региона со времён существования океана Тетис. В Чёрном и Средиземном морях сохранились некоторые виды-реликты этого древнего океана. В обычных условиях вид редок, и, вероятно, может достигать успеха только в деградировавших биотопах, каким сейчас (в период резкого осолонения) и является залив Сиваш.

Ключевые слова: Harpacticoida, *Mesochra rostrata*, виды-вселенцы, гиперсолёные водоёмы, Азовское море.

Введение

Инвазии чужеродных видов рассматриваются сейчас как одна из крупнейших опасностей, угрожающих системе биоразнообразия планеты и её возможности удовлетворять потребности людей [Richardson, 2011]. Ежегодный ущерб, наносимый чужеродными видами, в разных странах оценивается от десятков до сотен миллионов долларов США [Vila et al., 2009; Pimentel, 2011; Vonanno, 2016]. Преднамеренное или случайное вселение мелких видов ракообразных может приводить к кардинальным изменениям водных экосистем [El-Shabrawy et al., 2015; Jia et al., 2015; Walsh et

al., 2016]. При этом масштаб распространения вселенцев из некоторых групп мелкоразмерных ракообразных остаётся не оценённым. Например, в списки видов вселенцев для разных морей, в основном, входят крупноразмерные (более 1 см) животные [Galil, 2011; Hänfling et al., 2011]. Это можно объяснить тем, что первая информация о новых видах-вселенцах чаще поступает не как результат выполнения профильных исследований, а от рыбаков, ныряльщиков, любителей-натуралистов, которые не обращают внимания на «мелочь». Примером может служить вселение в Чёрное море планктонной копеподы *Acartia tonsa*

Dana, 1849, которое оставалось незамеченным в течение около 15 лет, несмотря на то, что вид быстро стал массовым и доминирующим [Shadrin, 2013].

В водной среде веслоногие ракообразные, подобно насекомым на суше, являются наиболее разнообразной и многочисленной группой животных, играющей важную роль в функционировании планктонных и бентосных сообществ [Huys, Voxshall, 1991]. К настоящему времени известно около 13 тысяч описанных видов копепоид, что составляет лишь небольшую часть от их 75–450 тысяч видов, существующих в природе [Humes, 1994; Seifried, 2004; Schminke, 2007]. Одних представителей отряда Harpacticoida, по некоторым оценкам, существует не менее 150 тысяч [Seifried, 2004]. При этом указано лишь около 40 видов-вселенцев среди копепоид [Anufrieva et al., 2014; Anufrieva, Shadrin, 2016], а среди Harpacticoida – менее 10 [Horvath et al., 2001; Gomez, 2003; Cordell et al., 2007; Дудакова, 2011; Rajthilak et al., 2015]. Недостаточность знаний по этому вопросу очевидна, поэтому исследование новых видов-вселенцев копепоид представляется важным направлением гидробиологических работ, особенно это касается представителей отряда Harpacticoida, размер большинства видов которых менее 1 мм.

В 2013 г. в заливе Сиваш (Азовское море) был отмечен новый для Азово-Черноморского региона вид гарпактикоид *Mesochra rostrata* Gurney, 1927 [Сергеева и др., 2014]. В 2015 г. этот вид стал массовым. Данная работа посвящена более детальному исследованию этого вида в Сиваше летом 2013 и 2015 гг.

Материал и методы

Район исследований. Крупнейший залив Азовского моря Сиваш (площадь около 2560 км²), отделён от моря песчаной Арабатской стрелкой. До строительства Северо-Крымского канала (1963–1975 гг.) Сиваш и его берега являлись полузамкнутой высокопродуктивной гиперсолёной лагуной с косами и островами, к которой примыкали солончаковые понижения с небольшими солёными озёрами и лужами [Воробьёв, 1940; Зенкевич, 1963]. Средняя

солёность воды в нём составляла около 140 г/л, а в южной части – более 200 г/л. В 1963 г. с началом пуска днепровской воды по Северо-Крымскому каналу дренажные воды с орошаемых полей стали сбрасывать в Сиваш. Например, в 1985 г. в залив было сброшено 521 млн м³ с территории Крыма и 109 млн м³ – со стороны Херсонской области, солёность в Сиваше уменьшилась до 22.6 г/л в 1989 г. и до 17 г/л в 1997 г. [Гринченко, 2004]. В заливе сформировалась принципиально новая солоноватоводная экосистема [Яновский и др., 1988; Гетманенко и др., 1996; Загородняя, 2006; Киреева, Потеха, 2013]. Изменения произошли не только в самом Сиваше, но и на его берегах, где развились обширные тростниково-болотистые заросли [Гринченко, 2004]. В апреле 2014 г. Украина прекратила подачу днепровской воды в Северо-Крымский канал, и в основной ветке канала к октябрю 2014 г. воды уже не было. Солёность в Сиваше стала увеличиваться, начались изменения в биоте водных и наземных экосистем [Шадрин и др., 2016].

Отбор и обработка проб. Материалы для исследования были получены в ходе экспеди-

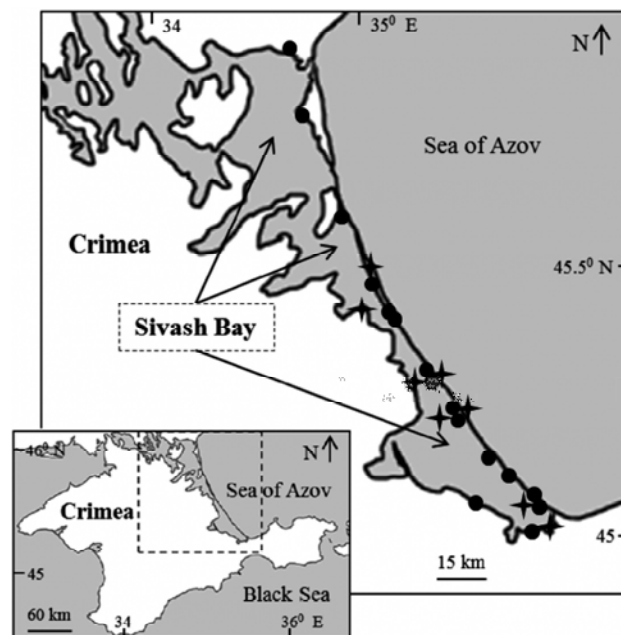


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб в заливе Сиваш в 2013 и 2015 гг.

Примечание: ★ – станции с находками *Mesochra rostrata*.

ций на залив Сиваш в июне 2013 г. (результаты частично опубликованы [Сергеева и др., 2014]) и в августе 2015 г. (рис. 1). Пробы зоопланктона отбирали путём фильтрации 100–150 л воды через планктонную сеть с размером ячеи 110 мкм. Пробы бентоса отбирали на участках с глубиной 0.2–0.6 м бентосными трубками (площадью 18.1 см², высотой 5 см) в двух повторностях. Укосы макрофитов (маты) отбирали с площади 0.25 м². Пробы фиксировали 4%-м формалином. Обработку проб проводили под бинокляром МБС-9, идентификацию видовой принадлежности – под микроскопом Olympus BX50. Одновременно с отбором проб измеряли солёность с помощью ручного рефрактометра Kellong

WZ212 и температуру – с помощью электронного термометра РНН-830.

Результаты

Морфологические особенности самцов и самок *M. rostrata*, найденных в Сиваше, соответствуют имеющимся в литературе описаниям [Gurney, 1927; Lang, 1948], основные морфологические признаки приведены на рис. 2. Размеры взрослых самцов варьировали от 0.30 до 0.40 мм, самок – от 0.38 до 0.45 мм.

2013. Солёность в Сиваше в июне вдоль Арабатской стрелки колебалась от 10 до 40 г/л, температура – от 24.3 до 31.0 °С. Всего найдено 6 видов Harpacticoida (таблица). В 20% проб отмечен вид *M. rostrata*, присутствовали

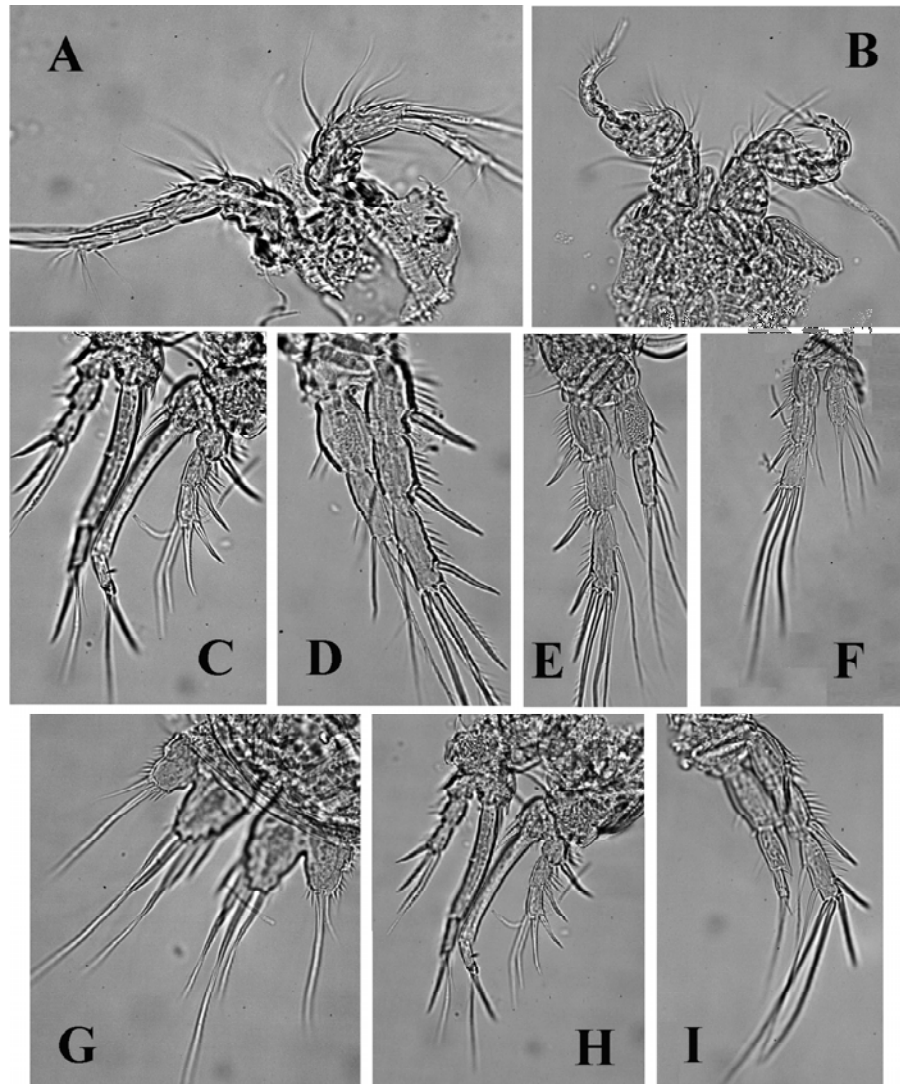


Рис. 2. *Mesochra rostrata* залива Сиваш (ориг.).

А – антеннулы самки; Б – антеннулы самца; В–Ж – плавательные конечности P₁–P₅ самки; З–И – плавательные конечности P₁–P₂ самца.

Таблица. Видовой состав Harpacticoida в заливе Сиваш до начала (2013 г.) и после (2015 г.) роста солёности

Вид	2013	2015
<i>Ameira parvula</i> (Claus, 1866)	+	-
<i>Canuella perplexa</i> Scott T. et A., 1893	+	+
<i>Cletocamptus retrogressus</i> Schmankevitsch, 1875	-	+
<i>Harpacticus littoralis</i> Sars G.O., 1910	-	+
<i>Harpacticus flexus</i> Brady et Robertson D., 1873	+	-
<i>Mesochra heldti</i> Monard, 1935	+	-
<i>Mesochra rostrata</i> Gurney, 1927	+	+
<i>Metis ignea ignea</i> Philippi, 1843	-	+
<i>Microarthridion littorale</i> (Poppe, 1881)	-	+
<i>Nitokra spinipes spinipes</i> Boeck, 1865	+	+

самцы и самки с яйцами, а также науплиальные и копепоидитные стадии развития. Численность этого вида в пробах изменялась от 17 000 до 59 000 экз./м² (71% составляли самки, около 20% которых были с яйцами, около 10% – самцы и 20% – копепоидитные стадии).

2015. Солёность в Сиваше в августе в центральной части колебалась от 55 до 65 г/л, в южной кутовой части от 70 до 75 г/л. Средняя температура воды составила 30.3 °С (CV = 0.029). Уровень воды по сравнению с 2013 г. упал на 25–30 см. Вдоль Арабатской стрелки сформировались протяжённые плавучие маты нитчатой зелёной водоросли *Cladophora siwaschensis* С. Meyer, полосы шириной 30–100 м с биомассой 140–400 г/м² абсолютно сухой массы, в 2004–2013 гг. этого не наблюдали. В собранных пробах найдено 7 видов Harpacticoida, из которых только три были отмечены и в 2013 г. (таблица). Во всех пробах (планктонные, бентосные и маты) был массово представлен новый для фауны Сиваша вид *M. rostrata*, который впервые был отмечен здесь в 2013 г. При этом он доминировал по численности среди гарпактикоид во всех пробах (80–100% суммарной численности), кроме одной, где доминировал *Microarthridion littorale* (Poppe, 1881). Суммарная численность взрослых особей и копепоидитов *M. rostrata* на дне колебалась от 12 750 до 56 000 экз./м², в матах она достигала 336 400 экз./м², в планктоне – 580 экз./м³. В бентосных пробах присутствовали взрослые самцы и самки (с яйцами и без них), науплиальные и копепоидитные стадии. Взрослые самки составляли 43–86% всех особей. 6–25% всех самок были с яйца-

ми. В планктоне и плавучих матах доля самок была выше, доходя до 100%, при этом 20–75% самок были с яйцами. Harpacticoida в целом доминировали в планктоне, составляя до 97% всей численности зоопланктона. Чаще всего в планктоне среди них доминировал вид *Metis ignea ignea* Philippi, 1843, 26–92% общей численности (66% в среднем).

Обсуждение

Виды рода *Mesochra* Boeck, 1865 (Harpacticoida: Canthocamptidae) широко распространены во многих водоёмах, наиболее обильно они представлены в морских приливно-отливных зонах и в солёных прибрежных лагунах. В настоящее время род включает 52 валидных вида и подвида [Copepod Web Portal, 2017]. *Mesochra rostrata* – вид, впервые описанный Р. Гурни в 1927 г., он был найден им в районе Суэцкого канала во время Кембриджской экспедиции в 1924 г. [Gurney, 1927]. Позже Ф.Д. Пор [Por, 1973] нашёл этот вид в лагуне Сабхет-Бардавиль (Sirbonian Lagoon) на северном побережье Синайского полуострова при солёности до 45 г/л. Вид *M. rostrata* широко распространён у берегов Мозамбика, и было сделано предположение, что он имеет Восточно-Африканское происхождение [Wells, 1967]. Вид также был отмечен у берегов французского департамента Эро [Balvay, 2012].

Я.Я. Цееб [Цееб, 1958] отметил наличие этого вида в гиперсолёных озёрах Крыма, но в его статье не были представлены популяционные характеристики, морфологические особенности, отсутствует название водоёма и описание мест обитания вида. В дальнейших работах по

изучению копепод Чёрного моря этот вид не указывался. При комплексных, интенсивных исследованиях биоты гиперсолёных озёр и лагун Крыма в 2000–2012 гг. [Загородняя и др., 2008; Kolesnikova et al., 2008; Belmonte et al., 2012; Shadrin, Anufriieva, 2013] его также не отмечали. В связи с тем, что при единичном упоминании вида в Крыму [Цееб, 1958] никаких конкретных данных не приведено, можно усомниться в правильности его определения и считать *M. rostrata* новым вселенцем в Азово-Черноморском регионе. Но в то же время нельзя полностью исключить и то, что, возможно, вид был идентифицирован Я.Я. Цеебом правильно. Тогда можно допустить, что вид является аборигеном Азово-Черноморского региона со времён существования океана Тетис, когда, скорее всего, и происходило формирование вида. Известно, что в Чёрном и Средиземном морях сохранились некоторые виды-реликты Тетиса [Por, 1989, 2009]. Ранее было показано, что современное географическое распределение видов рода *Darcythompsonia* (Harpacticoida: Darcythompsoniidae) хорошо объясняется эволюцией берегов палеоокеана Тетис [Gomez, 2000]. В случае проведения детальной морфологической ревизии и/или генетического исследования нельзя исключить того, что популяция из Крыма окажется принадлежащей к новому отдельному виду, морфологически близкому к *M. rostrata*. Если предположение, что современный ареал *Mesochra* cf. *rostrata* сформировался действительно в результате распада паратетического ареала общего предка, верно, то за прошедшие миллионы лет морфологические и генетические отличия явно должны были сформироваться, хотя пока они и не найдены. При проведении ревизий различных групп мелких ракообразных часто оказывается, что широко распространённый вид является комплексом криптических видов [Sukhikh, Alekseev, 2015; Bekker et al., 2016; Kotov et al., 2016].

Возможно, если *M. rostrata* не является вселенцем, в обычных условиях вид редок и может достигать успеха только в дестабилизированных условиях, каким сейчас, в период резкого осолонения, и является залив Сиваш. Подобные вспышки редких видов при деста-

билизации экосистем под действием разных причин отмечены для разных групп организмов [Гонгальский, 2014; Jia et al., 2015]. Следует заметить, что и вселение новых видов циклопоидных копепод более успешно осуществляется в дестабилизированные экосистемы [Anufriieva et al., 2014; Anufriieva, Shadrin, 2016].

Рассматривая инвазии мелких водных животных, следует принимать во внимание, что наиболее галотолерантные копеподы обычно имеют очень широкое распространение [Anufriieva, 2015; Ануфриева, 2016]. Мелкие животные, особенно те, которые имеют покоящиеся стадии, могут легко распространяться птицами, насекомыми, ветром на тысячи километров [Frisch et al., 2007]. Многие виды гарпактикоид могут длительно находиться в покоящемся состоянии на разных стадиях жизненного цикла [Champeau, Francezon, 1991; Dahms, 1995; Shadrin et al., 2015], что облегчает их распространение и делает виды потенциальными космополитами. Следовательно, можно предположить, что их распространение в новые местообитания определяется природными, а не антропогенными векторами переноса, но их инвазионный успех, вероятно, может обеспечиваться антропогенной дестабилизацией водных экосистем.

Ранее отмечалось, что *M. rostrata* может существовать при солёности до 45 г/л [Por, 1973], но в Сиваше вид встречается и размножается при солёности до 75 г/л. Об экологии этого вида известно мало. Отмечено, что он обычен для разных грунтов – заиленный песок или гравий, ил [Wells, 1967]. В Сиваше вид обычен также и в планктоне, и в плавучих матах зелёных нитчатых водорослей. Прогноз будущего существования вида в осолоняющемся Сиваше сделать сложно. В гиперсолёных водоёмах Крыма ранее отмечено 6 других видов гарпактикоид [Anufriieva, 2015; Ануфриева, 2016], дополнительно в настоящем исследовании отмечено ещё три вида. Как сложатся конкурентные отношения между 9 галотолерантными видами предсказать трудно, но при самой высокой солёности (более 250 г/л) среди них в Крыму отмечается только *Cletocamptus*

retrogressus Schmankevitch, 1875 [Anufrieva, 2015; Anufrieva, 2016].

Заключение

В меняющейся экосистеме новый вид *M. rostrata* быстро стал массовым. Интересно, проводя новые исследования, проследить дальнейшую судьбу вида – была ли его вспышка кратковременной или он станет одним из ключевых видов в новом состоянии экосистемы Сиваша? Вызывает любопытство и время появления вида в Азово-Черноморском бассейне – вселенец или реликт? Для ответа на вопрос необходимо молекулярно-генетическое исследование популяций *M. rostrata* Сиваша и других регионов (Египет, Мозамбик).

Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке Otto Kinne Foundation (для Е.В. Ануфриевой). Авторы выражают глубокую благодарность Н.Г. Сергеевой (ФГБУН ИМБИ) за предоставленный материал 2013 г. и помощь в микрофотосъемке и рецензенту за доброжелательную критику, ценные советы и замечания, которые помогли улучшить рукопись.

Литература

- Ануфриева Е.В. Cyclopoidea в гиперсолёных водоёмах Крыма и мира: разнообразие, влияние факторов среды, экологическая роль // Журнал Сибирского федерального университета. Серия «Биология». 2016. Т. 9. № 4. С. 398–408.
- Воробьёв В.П. Гидробиологический очерк Восточного Сиваша и возможности его рыбохозяйственного использования // Труды АзЧерНИРО. 1940. Вып. 12. С. 69–164.
- Гетманенко В.А., Яновский Е.Г., Гроте Г.Г. Влияние полумеханических драг на зообентос Восточного Сиваша (Азовское море) // Гидробиологический журнал. 1996. Т. 32. № 1. С. 54–60.
- Гонгальский К.Б. Лесные пожары и почвенная фауна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 169 с.
- Гринченко А.Б. История и динамика колониальных поселений аистообразных птиц в восточных районах Крыма в связи с антропогенной сукцессией Восточного Сиваша и Пришивашья // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. 2004. Вып. 7. С. 61–81.
- Дудакова Д.С. Инвазия солоноватоводной гарпактициды *Nitocra spinipes* (Boeck, 1865) (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) в Ладожское озеро // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 4. С. 2–16.
- Загородняя Ю.А. Таксономический состав и количественные характеристики зоопланктона в восточном Сиваше летом 2004 г. // Экосистемные исследования Азовского, Чёрного и Каспийского морей. 2006. Т. 8. С. 103–114.
- Загородняя Ю.А., Батогова Е.А., Шадрин Н.В. Многолетние трансформации планктона в гипергалинном Бакальском озере (Украина, Крым) при колебаниях солёности // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7. № 4. С. 41–50.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 740 с.
- Киреева И.Ю., Потеха В.П. Оценка лова промысловых гидробионтов в заливе Сиваш // Вестник АГТУ. Серия Рыбное хозяйство. 2013. Вып. 2. С. 58–66.
- Сергеева Н.Г., Колесникова Е.А., Латушкин А.А., Чепыженко А.А. Разнообразие мейобентоса рыхлых грунтов озера Сиваш // В сб.: Биоразнообразие и устойчивое развитие: Матер. 3-й Междунар. научно-практ. конф. Симферополь, 2014. С. 323–325.
- Цееб Я.Я. Состав и количественное развитие фауны мейобентоса низовьев Днепра и водоёмов Крыма // Зоологический журнал. 1958. Т. 37. № 1. С. 3–12.
- Шадрин Н.В., Сергеева Н.Г., Латушкин А.А., Колесникова Е.А., Киприянова Л.М., Ануфриева Е.В., Чепыженко А.А. Трансформация залива Сиваш (Азовское море) в условиях роста солёности: изменения мейобентоса и других компонент экосистемы (2013–2015 гг.) // Журнал Сибирского федерального университета. Серия «Биология». 2016. Т. 9. № 4. С. 452–466.
- Яновский Э.Г., Гетманенко В.А., Изергин Л.В., Жиряков Т.В. Влияние антропогенных преобразований в Восточном Сиваше на популяцию глоссы *Platichthys flesus luscus* (Pallas, 1814) // Труды АзЮгНИРО. 1988. Т. 44. С. 24–30.
- Anufrieva E.V. Do copepods inhabit hypersaline waters worldwide? A short review and discussion // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 2015. Vol. 33. № 6. P. 1354–1361.
- Anufrieva E., Holynska M., Shadrin N. Current invasions of Asian Cyclopid species (Copepoda: Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the hypersaline and freshwater fauna // Annales Zoologici. 2014. Vol. 64. P. 109–130.
- Anufrieva E.V., Shadrin N.V. Current invasions of East Asian cyclopoidea (Copepoda, Cyclopoidea) in Europe: new records from eastern Ukraine // Turkish Journal of Zoology. 2016. Vol. 40. № 2. P. 282–285.
- Balvay G. Compléments a l'inventaire des rotifères et des microcrustacés de l'Hérault // Annales De La Societe D'horticulture Et D'histoire Naturelle De L'hérault. 2012. Vol. 152. № 3. P. 108–124.
- Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Y.R., Kotov A.A. DNA barcoding reveals high cryptic diversity in the

- North Eurasian *Moina* species (Crustacea: Cladocera) // PLoS ONE. 2016. Vol. 11. № 8. P. e0161737.
- Belmonte G., Moscatello S., Batogova E.A., Pavlovskaya T., Shadrin N.V., Litvinchuk L.F. Fauna of hypersaline lakes of the Crimea (Ukraine) // *Thalassia Salentina*. 2012. Vol. 34. P. 11–24.
- Bonanno G. Alien species: to remove or not to remove? That is the question // *Environmental Science & Policy*. 2016. Vol. 59. P. 67–73.
- Champeau A., Francezon P. Laying and fecundity of females of the harpacticoid copepod *Cletocamptus retrogressus*, Schmankevitch, after their survival of drying // *Comptes rendus de l'Academie des Sciences. Series III*. 1991. Vol. 312. № 8. P. 389–393.
- Copepod Web Portal (Электронный документ) // (www.lucioPesce.net/copepods/). Проверено 23.01.2017.
- Cordell J.R., Rassmussen M., Bollens S.M. Biology of the invasive copepod *Pseudodiaptomus inopinatus* in a northeast Pacific Estuary // *Marine Ecology Progress Series*. 2007. Vol. 333. P. 213–227.
- Dahms H.U. Dormancy in the Copepoda – an overview // *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 306. P. 199–211.
- El-Shabrawy G.M., Anufrieva E.V., Germoush M.O., Goher M.E., Shadrin N.V. Does salinity change determine zooplankton variability in the saline Qarun Lake (Egypt)? // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2015. Vol. 33. № 6. P. 1368–1377.
- Frisch D., Green A.J., Figuerola J. High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds // *Aquatic Sciences*. 2007. Vol. 69. № 4. P. 568–574.
- Galil B.S. The alien crustaceans in the Mediterranean Sea: an historical review // *In the wrong place-alien marine Crustaceans: distribution, biology and impacts* / Eds B.S. Galil, P.F. Clark, J.T. Carlton. Netherlands: Springer, 2011. P. 377–401.
- Gymez S. A new genus, a new species, and a new record of the family Darcythompsoniidae Lang, 1936 (Copepoda, Harpacticoida) from the Gulf of California, Mexico // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2000. Vol. 129. № 4. P. 515–536.
- Gomez S. Three new species of *Enhydrosoma* and a new record of *Enhydrosoma lacunae* (Copepoda: Harpacticoida: Cletodidae) from the eastern tropical Pacific // *Journal of Crustacean Biology*. 2003. Vol. 23. P. 94–118.
- Gurney R. Report on the Crustacea: Copepoda (Littoral and Semi-parasitic) // *The Transactions of the Zoological Society of London*. 1927. Vol. 22. № 4. P. 451–577.
- Hänfling B., Edwards F., Gherardi F. Invasive alien Crustacea: dispersal, establishment, impact and control // *BioControl*. 2011. Vol. 56. № 4. P. 573–595.
- Horvath T.G., Whitman R.L., Last L.L. Establishment of two invasive crustaceans (Copepoda: Harpacticoida) in the nearshore sands of Lake Michigan // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2001. Vol. 58. № 7. P. 1261–1264.
- Humes A.G. How many copepods? // *Hydrobiologia*. 1994. Vol. 292. № 1. P. 1–7.
- Huys R., Boxshall G.A. Copepod evolution. London: The Ray Society, 1991. Vol. 159. 468 p.
- Jia Q., Anufrieva E., Liu X., Kong F., Shadrin N. Intentional introduction of *Artemia sinica* (Anostraca) in the high-altitude Tibetan Lake Dangxiong Co: the new population and consequences for the environment and for humans // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2015. Vol. 33. № 6. P. 1451–1460.
- Kolesnikova E.A., Mazlumyan S.A., Shadrin N.V. Seasonal dynamics of meiobenthos fauna from a salt lake of the Crimea (Ukraine) // In: *The fifth International Conference on Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology, EMMM'2008*. India, Chennai, 2008. Chennai: University of Madras. P. 155–158.
- Kotov A.A., Karabanov D.P., Bekker E.I., Neretina T.V., Taylor D.J. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* Group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic // *PloS ONE*. 2016. Vol. 11. № 12. P. e0168711.
- Lang K. Monographie der Harpacticiden. Stockholm: Nordiska Bokhandeln, 1948. Vol. 1, 2. 1682 p.
- Pimentel D. Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. Florida: CRC Press, 2011. 422 p.
- Por F.D. The benthic Copepoda of the Sirbonian Lagoon (Sabkhat el Bardawil) // *Cahiers de Biologie Marine*. 1973. Vol. 14. P. 89–107.
- Por F.D. The legacy of Tethys: an aquatic biogeography of the Levant. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1989. 214 p.
- Por F. Tethys returns to the Mediterranean: success and limits of tropical re-colonization // *BioRisk*. 2009. Vol. 3. P. 5–19. doi: 10.3897/biorisk.3.30
- Rajthilak C., Santhanam P., Raja M., Suman T.Y., Rajasree S.R., Ramkumar R., Perumal P. First distributional record of *Nitokra affinis* Gurney, 1927 (Copepoda: Harpacticoida: Ameiridae) from Vellar estuary (south-east India): structural and molecular evidence // *Marine Biodiversity Records*. 2015. Vol. 8. P. e62. doi:10.1017/S1755267215000391.
- Richardson D.M. Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011. 456 p.
- Schminke H.K. Entomology for the copepodologist // *Journal of Plankton Research*. 2007. Vol. 29 (suppl 1). P. i149–i162.
- Seifried S. The importance of a phylogenetic system for the study of deep-sea harpacticoid diversity // *Zoological Studies*. 2004. Vol. 43. № 2. P. 435–445.
- Shadrin N.V. *Acartia tonsa* (Copepoda) in the Black and Caspian Seas: Review of its success and some lessons // *Journal of Biosafety*. 2013. Vol. 22. № 4. P. 229–236.
- Shadrin N.V., Anufrieva E.V. Climate change impact on the marine lakes and their Crustaceans: the case of marine hypersaline Lake Bakalskoye (Ukraine) // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2013. Vol. 13. P. 603–611.

- Shadrin N.V., Anufriieva E.V., Amat F., Eremin O. Yu. Dormant stages of crustaceans as a mechanism of propagation in the extreme and unpredictable environment in the Crimean hypersaline lakes // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 2015. Vol. 33. № 6. P. 1362–1367.
- Sukhikh N., Alekseev V. Genetic and morphological heterogeneity within *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) (Crustacea: Copepoda: Cyclopidae) // Journal of Natural History. 2015. Vol. 49. № 45–48. P. 2929–2953.
- Vila M., Basnou C., Pyšek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollasch S., Nentwig W., Olenin S., Roques A., Roy D., Hulme P.E. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment // Frontiers in Ecology and the Environment. 2009. Vol. 8. № 3. P. 135–144.
- Walsh J.R., Carpenter S.R., Zanden M.J.V. Invasive species triggers a massive loss of ecosystem services through a trophic cascade // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2016. Vol. 113. № 15. P. 4081–4085.
- Wells J.B.J. The littoral Copepoda (Crustacea) of Inhaca Island, Mozambique // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 1967. Vol. 67. № 7. P. 189–358.

MESOCHRA ROSTRATA GURNEY, 1927 (COPEPODA, HARPACTICOIDA) IN SIVASH BAY (THE SEA OF AZOV): IS IT A NEW ALIEN SPECIES OR RELIC OF TETHYS?

© 2016 Kolesnikova E.A.¹, Anufriieva E.V.^{1*}, Latushkin A.A.²,
Shadrin N.V.¹

¹ Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences,
2 Nakhimov ave., Sevastopol 299011, Russia

² Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Sciences,
2 Kapitanskaya str., Sevastopol 299011, Russia
e-mail: * [lena_anufriieva@mail.ru](mailto:lana_anufriieva@mail.ru)

Mesochra rostrata Gurney, 1927 was first noted in the Sivash bay (the Sea of Azov) in 2013, and in 2015, it has become the most common and abundant Harpacticoida species in the bay. The morphological characteristics of males and females of *M. rostrata*, found in the Sivash, conform to the descriptions in the literature. In the bay population, there were adult males and females, nauplius and copepodid stages. Adult male size varied from 0.30 to 0.40 mm, that of female – from 0.38 to 0.45 mm. Since 2014, a substantial increase of salinity has been observing in Sivash. In August 2015, 7 species of Harpacticoida were registered in the bay; *M. rostrata* dominated and was abundant on bottom sediments (up to 56000 ind./m²), in the floating mats of filamentous green algae (up to 336,400 ind./m²) and in plankton (up to 580 ind./m³) at salinity of 60–75 g/l. Earlier the species was found on the Sinai Peninsula at the salinity of not higher than 45 g/l. *Mesochra rostrata* can be considered a new invader in the Azov-Black Sea region, the resting stage of which were brought by wind or birds. However, it can be assumed that the species has been an aboriginal one for Azov-Black Sea region since the time of the existence of the Tethys Ocean. In the Black and Mediterranean seas, there are some preserved relicts of Tethys. In normal conditions this species is rare and, possibly, can succeed only in destabilized biotope, which kind is now Sivash in its period of sharp salinity increase.

Keywords: Harpacticoida, *Mesochra rostrata*, alien species, hypersaline waterbodies, the Sea of Azov.

УДК 574.5(282.247.416.8)+(282.247.416.1)

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ АМФИПОД (AMPHIRODA, GAMMARIDEA) В СОСТАВЕ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ КУЙБЫШЕВСКОГО И САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ: ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И СТРАТЕГИЙ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

© 2016 Е.М. Курина

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2016

На основании результатов исследований 2009–2012 гг. дается анализ состава, распределения чужеродных видов амфипод, их количественная оценка в сообществах макрозообентоса Саратовского и Куйбышевского водохранилищ. Показано, что наибольшей инвазивностью в водохранилищах, а также их притоках, обладают амфиподы *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841). Выявлены особенности жизненного цикла массовых видов амфипод, способствующих их распространению в водохранилищах Средней и Нижней Волги.

Ключевые слова: амфиподы, чужеродные виды, размножение, жизненный цикл, Куйбышевское водохранилище, Саратовское водохранилище, распространение.

Введение

Амфиподы надсемейства Gammaroidea играют значительную роль в биологических процессах водоёмов, являясь важной составляющей биоресурсов водных экосистем. При благоприятных условиях среды они становятся доминантами и субдоминантами в прибрежных участках водоёмов, составляя основу питания ценных промысловых рыб и водоплавающих птиц [Kelleher et al., 2000; Kostrzewa, Grabowski, 2003; Любина, Саяпин, 2008]. Амфиподы играют существенную роль в процессах самоочищения водоёмов, что имеет большое значение в настоящий период антропогенного эвтрофирования и загрязнения водоёмов. Являясь исключительно чувствительными к загрязнению окружающей среды, некоторые виды амфипод служат индикаторами сапробности вод [Дедю, 1980].

Большинство амфипод водохранилищ Средней и Нижней Волги – представители Понто-Каспийского комплекса [Дедю, 1980; Биологические..., 2004]. Несколько видов каспийских бокоплавов (*Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, *Pontogammarus sarsi* (Sowinsky, 1898), *P. abbreviatus* (Sars, 1894), *P. obesus* (Sars, 1896), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Stenogammarus macrurus* (Sars, 1894), *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898)) встречались в Средней и Нижней Волге ещё до образования водохранилищ [Бенинг, 1924; Волга..., 1978]. Ф.Д. Мордухай-Болтовской отмечает, что в русле р. Волга, где обитали каспийские гаммариды, отсутствовали пресноводные *Gammarus pulex* (Linné, 1758) и *G. lacustris* Sars 1863, в связи с чем было сделано предположение о вытеснении каспийскими видами-вселенцами пресноводной аборигенной фауны [Волга..., 1978]. Из литературы известно, что с се-

редины прошлого столетия отмечено массовое вселение чужеродных видов амфипод (в основном каспийских) в континентальные воды Европы, где они успешно натурализовались и сформировали самостоятельные популяции [Bij de Vaate et al., 2002; Konopačka, Jazdzewski, 2002]. В ряде случаев вселенцы успешно конкурировали с местными видами и в итоге становились доминирующими или даже вытесняли аборигенные виды амфипод [Pinkster et al., 1977; Dick, Platvoet, 2000].

Создание водохранилищ и связанные с этим изменения (заиление грунтов, эвтрофирование, накопление токсических веществ) привело к исчезновению некоторых (в основном псаммофильных) видов амфипод, но, с другой стороны, уменьшение скорости течения облегчило продвижение гидробионтов вверх по Волге и привело к увеличению числа чужеродных видов.

Несмотря на значительное количество работ, связанных непосредственно или косвенно с изучением амфипод в составе бентоса водоемов Средней и Нижней Волги [Нечваленко, 1973; Волга..., 1978; Бородич, Лавров, 1983; Калайда, 2003; Зинченко и др., 2007; Филинова и др., 2008; Яковлев, Яковлева, 2012; Кури-

на, 2014; Пухнаревич, Есипёнок, 2014; и др.], опубликованные данные по биологии этих видов крайне малочисленны. Целью настоящей работы являлось изучение современного видового состава, особенностей распространения, размножения и жизненного цикла амфипод, населяющих Куйбышевское и Саратовское водохранилища.

Материал и методы исследования

Материалом исследований являются пробы зообентоса (и нектобентоса) из Куйбышевского и Саратовского водохранилищ, собранные в 2009–2012 гг. Сбор проб в Куйбышевском водохранилище (вдхр.) проведён в ходе экспедиционных исследований в августе 2009 г. и в июле 2010 г. на 25 станциях побережья, затопленной поймы и русла (рис. 1). Сбор проб на мелководьях Приплотинного плёса Куйбышевского вдхр. производили в мае – октябре 2009–2012 гг. В Саратовском вдхр. сбор проб бентоса произведён на 23 станциях прибрежных и глубоководных участков (июнь 2009–2011 гг., рис. 1). Для изучения биологии массовых чужеродных видов проведены ежемесячные круглогодичные (2009–2011 гг.) и ежегодные сборы бентоса (2012 г.) на станции

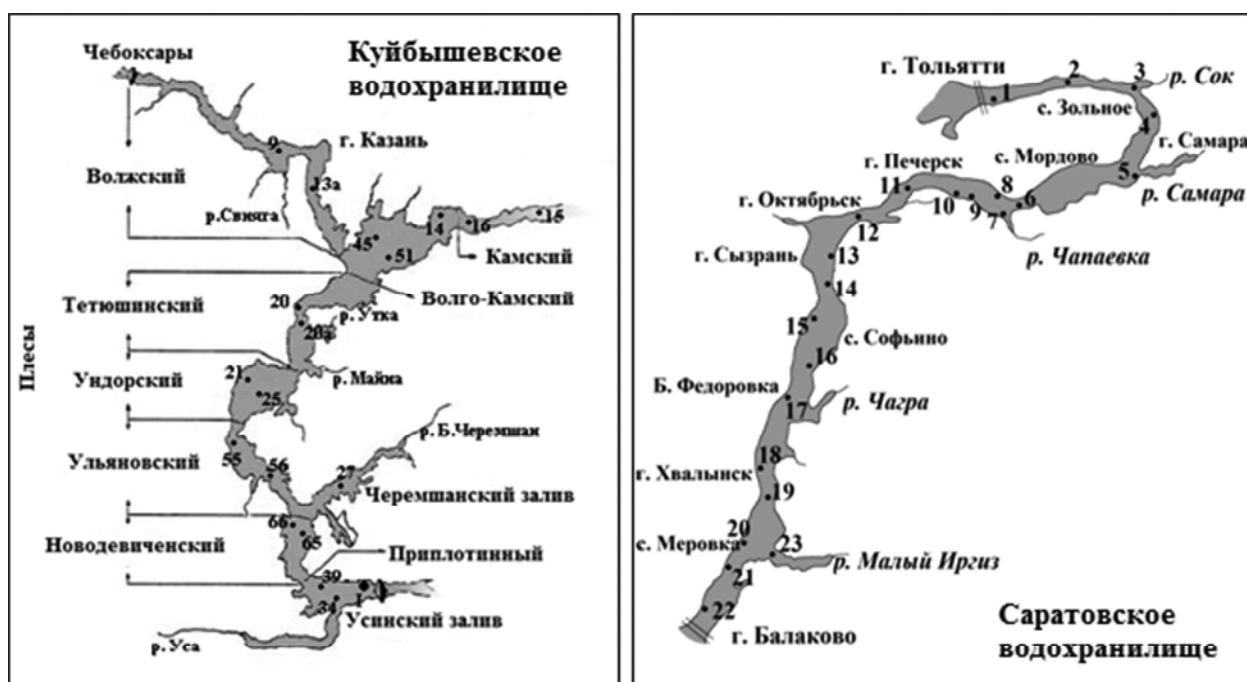


Рис. 1. Схема станций сбора проб в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах.

в районе с. Мордово Саратовского вдхр. (ст. 8, рис. 1). Всего в период 2009–2012 гг. в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах и устьевых участках рек было собрано и обработано 415 количественных и качественных проб зообентоса/

Количественные пробы брали дночерпателем Экмана-Берджи с площадью захвата 250 см² и 400 см² по 2 подъёма на станции и дночерпателем ДАК-100 (100 см² Ч 8). Качественные пробы брали гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеи 0.23 мм). Сбор и обработка материала проведена с использованием стандартных гидробиологических методов [Жадин, 1960; Методика изучения..., 1975; Руководство..., 1992; Баканов, 2000].

Размеры амфипод измерялись под бинокляром с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм (за длину тела принято расстояние от рострума до основания тельсона). Пол амфипод определялся по наличию или отсутствию оостегитов. Всего было исследовано 2524 экземпляра половозрелых самцов и самок. Для оценки репродуктивной способности массовых видов амфипод использовалось 8 характеристик жизненного цикла [Grabowski et al., 2007]:

- 1) L ср. самки – средняя длина тела яйценосной самки, мм;
- 2) N max – максимальное количество яиц в марсупиальной сумке самок;
- 3) N ср. – среднее количество яиц в марсупиальной сумке самок;
- 4) Индекс относительной плодовитости (Partial fecundity index) – определяется как отношение среднего количества яиц (N ср.) к средней длине тела самки (L ср. самки);
- 5) Длительность периода размножения (в месяцах);
- 6) Индекс зрелости (Maturity index) – определяется как отношение минимальной к средней длине тела половозрелых самок;
- 7) Соотношение самцов и самок;
- 8) Число генераций в год.

Полученные данные были подвергнуты многомерному кластерному анализу методом Уорда (Ward's method), в качестве метрики сходства использовалось евклидово расстояние. Статистическая обработка производилась при помощи программы Statgraphics plus 5.1.

Результаты и обсуждение

В период исследований 2009–2012 гг. в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах выявлено 13 видов амфипод (табл. 1). Впер-

Таблица 1. Состав, максимальная численность (N, экз./м²), биомасса (B, г/м²) и частота встречаемости (ЧВ, %) амфипод в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах (2009–2012 гг.)

Таксоны	Саратовское водохранилище			Куйбышевское водохранилище		
	N (экз./м ²)	B (г/м ²)	ЧВ, %	N (экз./м ²)	B (г/м ²)	ЧВ, %
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> Sars, 1894	600	0.70	33	58	0.08	2
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1898)	100	0.92	4	-	-	-
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	1000	24.01	30	450	5.23	18
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	100	0.61	9	-	-	-
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	20	0.14	4	-	-	-
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	115	0.50	17	238	2.08	12
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	80	0.43	19	20	0.18	4
<i>Pontogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	301	2.48	15	13	0.33	2
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Cărausu, 1943)	726	1.35	11	10	0.02	8
<i>Stenogammarus compressus</i> (Sars, 1894)	150	0.07	7	90	0.03	2
<i>Stenogammarus dzjubani</i> (Sars, 1894)	420	0.29	30	725	0.65	16
<i>Stenogammarus similis</i> (Sars, 1894)	25	0.01	2	-	-	-
<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	264	0.60	15	208	0.24	14

вые для этих водохранилищ нами установлено расселение амфиподы *Shablogammarus chablensis* (Carausu, 1943) – представителя Понто-Азовской фауны. Общее число амфипод в водохранилищах составляет около 10% всего таксономического состава бентоса.

Среди видов-вселенцев в водных экосистемах Куйбышевского и Саратовского водохранилищ каспийские амфиподы вызывают наибольший интерес, так как за последнее десятилетие их ареал существенно расширился и продолжает расширяться в северном направлении. Особенно интенсивно амфиподы заселяют прибрежные участки Саратовского вдхр., где их биомасса достигает 40% от общей биомассы бентоса. Максимального развития в водохранилище достигли бокоплавы *D. haemobaphes*, в то время как амфиподы *D. villosus*, *S. similis*, *S. compressus* и *C. ischnus* отмечены единично (рис. 2).

Фауна амфипод Куйбышевского вдхр. значительно беднее, чем Саратовского вдхр. Основу биомассы амфипод (до 90%) как на русле, так и на мелководье составляли *D. haemobaphes* и *P. robustoides* (рис. 3). В Куйбышевском вдхр. (за исключением верхних плёсов) основная доля амфипод сосредоточена в глубоководных участках, а в прибрежье их общая биомасса составила менее 0.2 г/м²

Большая часть отмечавшихся в водохранилищах амфипод встречалась на грунтах с высшей водной растительностью. Массовые виды встречались на всех заиленных и сильнозаиленных грунтах как прибрежья, так и глубоководных участков, и лишь типично псаммофильные амфиподы *S. dzjubani*, *S. compressus* и *P. maeoticus* были отмечены на незаиленных песках на глубинах свыше 10 м.

К основным характеристикам, определяющим способность чужеродных видов амфипод к успешной инвазии, относят эврибионтность, эвригалинность, высокую генетическую вариабельность, эврифагию и высокую устойчивость к загрязнению среды [Grabowski et al., 2007; Holdich, Röckl, 2007]. Наряду с этим, отмечается способность амфипод значительно увеличивать свою численность в новых местообитаниях за короткий период времени за счёт успешной стратегии размножения [Дедю, 1980; Биологические..., 2004; Grabowski et al., 2007]. Ниже представлены результаты исследований распространения, а также особенностей размножения и жизненного цикла амфипод, населяющих Куйбышевское и Саратовское водохранилища.

Dikerogammarus haemobaphes в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах – массовый

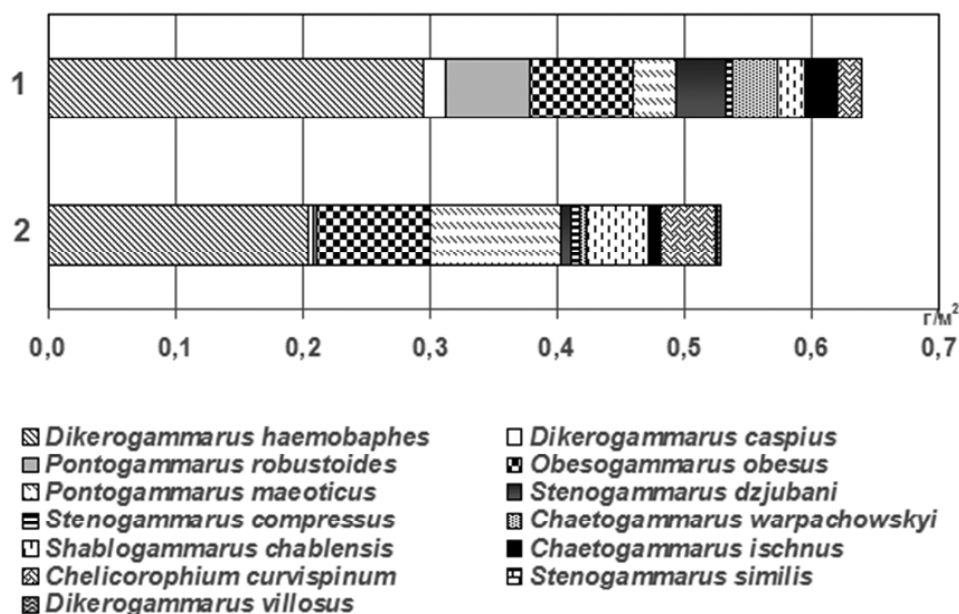


Рис. 2. Соотношение средней биомассы амфипод на прибрежных (1) ($h < 3.0$ м) и глубоководных (2) (русловых и пойменных, $h > 3.0$ м) участках Саратовского водохранилища (2009–2011 гг.)

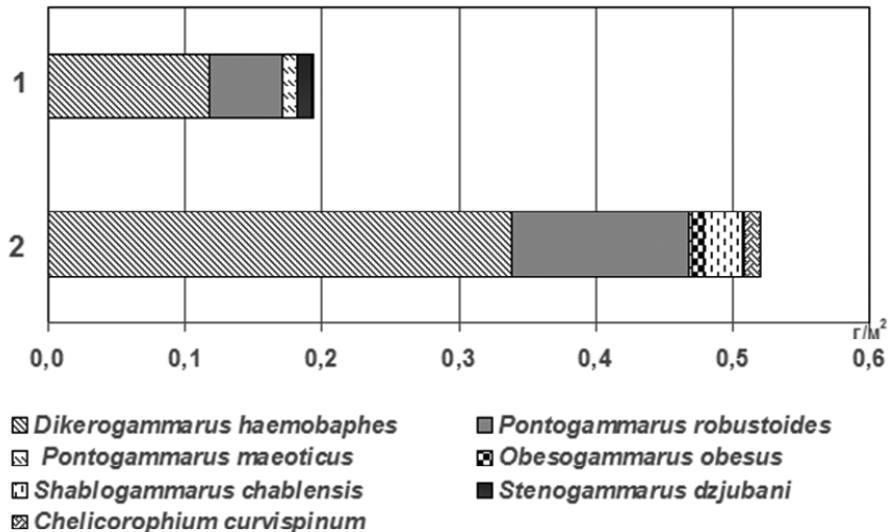


Рис. 3. Соотношение средней биомассы амфипод на прибрежных (1) ($h < 3.0$ м) и глубоководных (2) (русловых и пойменных, $h > 3.0$ м) участках Куйбышевского водохранилища (2009–2010 гг.).

вид, образует значительные скопления как на русле, так и в прибрежье.

В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах половой зрелости самцы достигают при длине тела около 9.0 мм, максимальный размер самцов составил 19.2 мм в июле. Половозрелые самки имели размеры 7.8–19.0 мм, наиболее крупные самки 18.0–19.0 мм – особи генерации предыдущего года, отмечаются в популяции в апреле-мае. Максимальная индивидуальная плодовитость (44 яйца) наблюдалась в летних сборах, а минимальная (5 яиц) – в осенних. Несмотря на относительно высокую плодовитость *D. haemobaphes* по сравнению с другими видами в водохранилищах, отметим, что полученные величины были в 1.9 раза ниже таковых для популяций *D. haemobaphes* в озере Балатон (Венгрия) и Кременчугском вдхр. [Курандина, 1975; Musky, 1992]. Уменьшение плодовитости вида в разных водоёмах может быть вызвано целым рядом причин (пресс хищников, обеспеченность пищевыми ресурсами, недостаток кислорода, изменение трофического статуса водоёма и др.), что, безусловно, требует специальных исследований.

Dikerogammarus caspius, обитающий исключительно среди растений, в Куйбышевском вдхр. не обнаружен. В Саратовском вдхр. об-

разует локальные скопления на мелководных и пойменных участках, занятых высшей водной растительностью.

Половозрелые самцы *D. caspius* в Саратовском вдхр. имели длину тела 8.0–18.0 мм, за вегетационный сезон преобладали особи размерной группы 9.0–12.0 мм, перезимовавшие крупные самцы более 16.0 мм отмечены исключительно в апреле.

Самки в Саратовском вдхр. мельче самцов, максимальный их размер в наших сборах не превышал 13.0 мм. Половой зрелости самки достигают при длине тела 7.0–7.5 мм. Максимальная индивидуальная плодовитость самок – 34 яйца. Период размножения длится с мая по сентябрь и характеризуется значительным колебанием доли самцов в структуре популяции – от 30 до 55%. Существенное увеличение доли самок (70%) наблюдалось в июне, в период интенсивного размножения вида.

Pontogammarus robustoides в настоящее время регулярно регистрируется на русловых и мелководных участках водохранилищ практически на всех типах грунта с частотой встречаемости до 24%. В 2009 г. локально в верхних плёсах Куйбышевского вдхр. его биомасса превышала 2.0 г/м².

Изучение динамики структуры популяции *P. robustoides* в различных частях Куйбышевско-

го и Саратовского водохранилищ свидетельствует о поливольтинном жизненном цикле с 3 генерациями в год. Индивидуальная плодовитость самок для особей с длиной тела 9.0–19.2 мм варьирует от 7 до 122 яиц, достигая максимальных величин в первых пометах (май-июнь). Полученные величины в целом ниже отмеченных для популяций *P. robustoides* в южных местообитаниях (бассейнах рек Дон и Днепр), а также реках Рейн и Висла [Дедю, 1980; Dick, Platvoet, 2000; Vaçela, Копораска, 2005] и согласуются с данными, полученными для популяций бокоплава из эстуария р. - Нева [Березина, 2009]. Половозрелые самцы встречались в водохранилищах круглогодично, половой зрелости самцы достигают при длине тела около 9.0 мм, максимальный размер самцов составил 20.0 мм в июле.

Плодовитость самок относится к основным репродуктивным показателям, по которым судят о воспроизводительной способности амфипод. Установленное нами изменение плодовитости самок *P. robustoides* непосредственно связано с их размерами (рис. 4) и выражается уравнением регрессии: $E=0.0051 \cdot L^{3.3886}$, где E – количество яиц, шт; L – длина тела самки, мм.

Отметим, что для других видов амфипод достоверной зависимости плодовитости самок от линейных размеров тела не выявлено.

Pontogammarus maeoticus в Саратовском вдхр. освоил как прибрежные, так и глубоководные песчаные биотопы, в отличие от его обитания в Северном Каспии, где в летний период рачки распространены на литорали с чистыми кварцевыми или ракушечными песками [Гусейнов, 2004]. Установлено, что ценоз с доминированием *P. maeoticus* зачастую отличается бедностью видового состава и высокими количественными показателями доминанта. Так, в районе с. Ширяево в 2011 г. на чистых песках на глубине 11 м отмечен максимум биомассы *P. maeoticus* – 1.35 г/м², что составило 92% от общей биомассы бентоса. Помимо бокоплава на станции было обнаружено всего 3 вида: олигохеты *Propappus volki* Michaelsen, 1915, личинки хирономид *Cryptochironomus* gr. *defectus* и амфиподы *S. dzjubani*, совместное обитание с которыми в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах отмечено в 70% проб.

В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах наступление половозрелости у самок *P. maeoticus* летом наблюдается при длине тела 6.5 мм, а у самцов – 7.5–8.0 мм. Наиболее крупные экземпляры отмечены в начале июня до 11.4 мм – у самцов и 11.0 мм – у самок. Размножение рачков *P. maeoticus* продолжается с мая-июня по сентябрь и даёт 2–3 генерации в

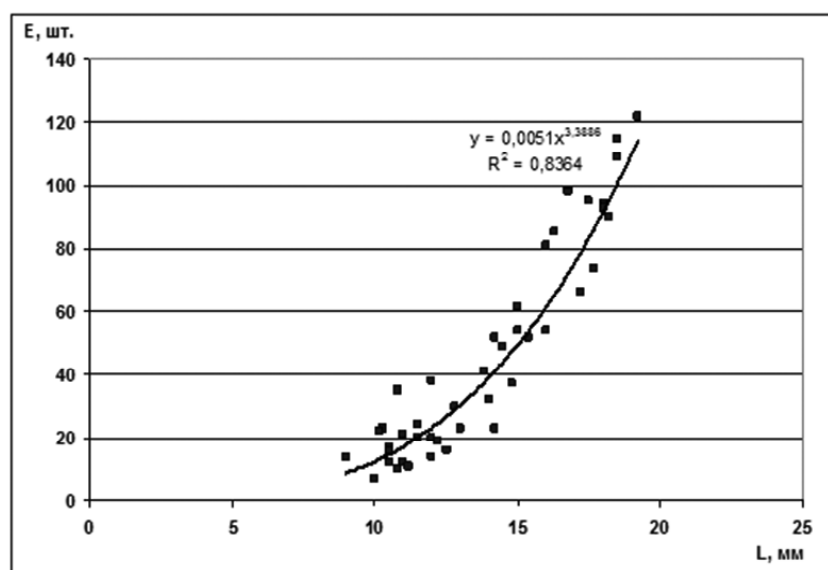


Рис. 4. Зависимость плодовитости (E, шт.) от длины тела *P. robustoides* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах.

год. Максимальная индивидуальная плодовитость (31 яйцо) наблюдалась в летних пробах. Минимум яиц (6 яиц) в марсупиальных сумках отмечено осенью. Плодовитость самок *P. maoticus* в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 1.7 раза ниже, чем в Каспийском море, где размножение бокоплава происходит круглогодично и даёт 4 генерации [Гусейнов, 2004].

Мелкие рачки *Pontogammarus obesus* в водохранилищах встречаются относительно редко (частота встречаемости не превышает 24%), в основном на песчаных биотопах. *P. obesus* обитает на глубинах до 16 м в условиях сильного течения (до 1.3 м/с), а также на заиленных песках и гальке у уреза воды, где его биомасса достигала 2.5 г/м².

В водохранилищах Средней и Нижней Волги самцы *P. obesus* достигают половозрелости при длине тела 7.5 мм, максимальный размер самцов составил 11.8 мм в июле. Длина тела самок составляла от 5.5 до 11.0 мм, максимальная индивидуальная плодовитость (45 яиц) наблюдалась в июле, минимальная (3 яйца) – в начале июня. Период размножения длится с мая по октябрь.

Обращаем внимание на распространение бокоплава *Stenogammarus dzjubani*. Вид оби-

тает на песчаных мелководьях водохранилищ в летний период. На русловых и пойменных участках водохранилищ *S. dzjubani* встречается крайне редко.

Половозрелые самцы *S. dzjubani* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах имели размеры 5.0–7.0 мм. Нами установлено, что яйценосные самки в водохранилищах оказались крупнее самцов примерно в 1.2 раза ($L_{cp}=6.5$ мм). Максимальный размер самок в водохранилище – 8.5 мм.

Половой зрелости самки достигают при длине тела 3.5 мм, однако большинство яйценосных самок относились к размерной группе 6.0–7.0 мм. Максимальное количество яиц у самок (25) отмечено в июне, минимальное (2) – в августе. Отметим, что Ф.Д. Мордухай-Болтовской и С.М. Ляхов при описании *S. dzjubani* в Саратовском вдхр. приводят данные, что максимальное количество яиц у самок этого вида составляло не более 6 [Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972]. Вероятно, за последние 50 лет при натурализации и адаптации к условиям среды произошло увеличение плодовитости бокоплава при тех же средних размерах тела самцов и самок. Период размножения длится с мая по сентябрь. В этот период отмечено значительное преобладание самок (рис. 5).

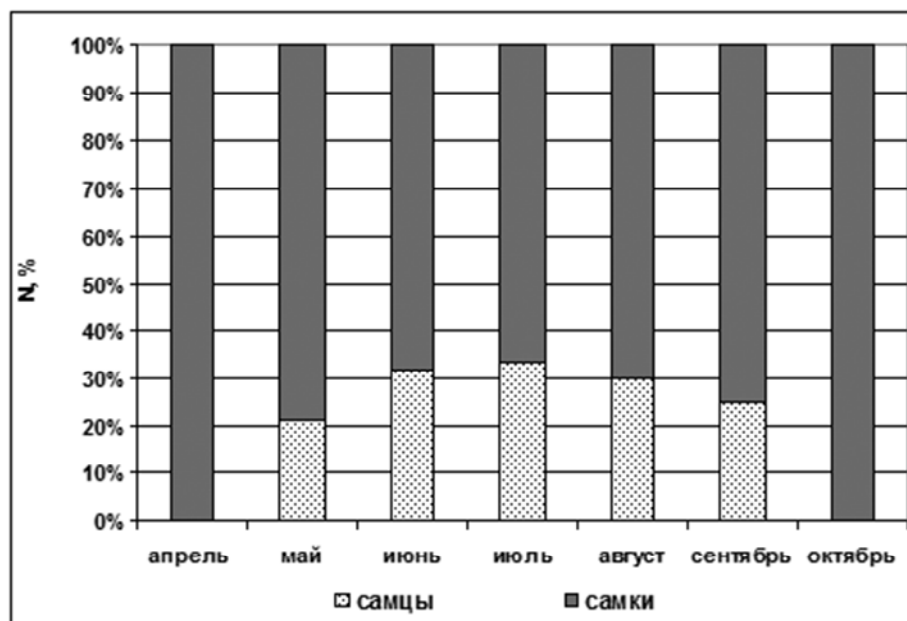


Рис. 5. Половая структура (по численности N, %) популяции *S. dzjubani* в Саратовском водохранилище в 2012 г.

Бокоплав *Chaetogammarus warpachowskyi* к 2009–2011 гг. распространился по всему Саратовскому вдхр.; в открытых мелководьях стал массовым, однако из-за мелких размеров средняя биомасса его в водохранилище невелика (рис. 1). Массовое развитие бокоплава отмечено также и в Волгоградском вдхр. [собственные данные; Филинова и др., 2008], из чего можно заключить, что амфипод *C. warpachowskyi*, видимо, следует отнести к видам, расширяющим ареал в системе нижневолжских водохранилищ. Нами установлено совместное обитание бокоплава *C. warpachowskyi* и каспийских мизид *Katamysis warpachowskyi* на заиленных грунтах.

В Саратовском вдхр. половой зрелости самцы *C. warpachowskyi* достигают при длине тела 5.0 мм, самки – 3.5 мм. С мая по июль наблюдалось относительно равномерное размерное распределение самцов и самок (L ср. самок – 4.8 мм, L ср. самцов – 5.6 мм), в августе – сентябре преобладали мелкие особи самок 3.5–4.0 мм. Максимальная индивидуальная плодовитость (11 яиц) наблюдалась в июле, а минимальная (2 яйца) – в сентябре.

Понто-Азовский бокоплав *Shablogammarus chablensis* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах встречается относительно редко (частота встречаемости 9–17%), его обитание приурочено к пойменным и устьевым участкам рек Самара и Сок.

S. chablensis – самый мелкий из изученных видов амфипод. Длина тела самцов составляла 3.8–5.0 мм, самок – 3.0–5.0 мм. В марсупиальной сумке самок отмечалось не более 2 яиц; период размножения длится с июня по сентябрь.

Chelicorophium curvispinum в Саратовском вдхр. отмечается преимущественно в консорциях моллюсков рода *Dreissena* (в 75% проб), а также в незначительных количествах в прибрежье на сильно заиленных грунтах. В Куйбышевском вдхр. совместное обитание *C. curvispinum* и дрейссен регистрировалось в 43% проб. Отмеченное нами в водохранилищах многолетнее снижение биомассы *C. curvispinum* более чем в 20 раз (2002–2009 гг.), по сравнению с 1980–1990 гг., связано, по-види-

мому, с известными из литературы отрицательными взаимодействиями между полихетой *Hupania invalida* (Grube, 1860) и чужеродными корофидами [Динамика..., 2012].

C. curvispinum – единственный представитель семейства Corophiidae, отличается относительно мелкими размерами и невысокой плодовитостью. Половозрелые самцы в Саратовском вдхр. имели размеры 4.0–6.0 мм, самки – 3.8–5.5 мм. Индивидуальная плодовитость самок варьирует от 2 до 15 яиц, достигая максимальных величин в первые месяцы размножения (май-июнь). Осенью отмечено сокращение размеров самцов и самок и уменьшение количества яиц в помёте.

Известно, что репродуктивный потенциал вида зависит от плодовитости самок, времени эмбрионального развития, времени достижения половозрелости, смертности ювенильных особей и других факторов [Costello, 1993; Roeschl, 1993; Kley, Maier, 2003]. Для оценки репродуктивной способности амфипод нами выделено 8 основных характеристик жизненного цикла [Grabowski et al., 2007]. Полученные результаты были сведены в таблицу 2/

Кластеризация видов амфипод по восьми характеристикам жизненного цикла по методу Уорда (мера связи переменных – Евклидово расстояние), позволила разделить виды на две основные группы (рис. 6), состоящие из крупных (*D. haemobaphes*, *D. caspius*, *P. obesus*, *P. robustoides*) и мелких (*S. dzjubani*, *C. warpachowskyi*, *C. curvispinum*, *S. shablensis*) видов амфипод.

Анализ полученных данных показал, что крупные чужеродные виды амфипод *P. robustoides*, *D. haemobaphes* и *D. caspius* имеют самый высокий репродуктивный потенциал в водохранилищах Средней и Нижней Волги, который выражается в высокой плодовитости (индекс относительной плодовитости более 2), раннем созревании самок, коротком времени для производства одной генерации. Быстрому наращиванию численности амфипод способствует и тот факт, что в период размножения в популяции преобладают самки (для разных видов доля самок составляла от 55 до 78%).

Таблица 2. Основные характеристики жизненного цикла массовых чужеродных видов амфипод в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах

Виды	L ср. самки, мм	N max	N ср.	Индекс относительной плодовитости (ИОП)	Период размножения, месяц	Индекс зрелости самок (ИЗС)	Соотношение самцов и самок ♂♂:♀♀	Число генераций в год
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	10.7	44	22	2.06	6	0.73	1:1.6	3
<i>D. caspius</i>	9.8	34	21	2.18	5	0.77	1:1.2	2
<i>Pontogammarus robustoides</i>	12.6	122	33	2.59	7	0.71	1:1.5	3
<i>P.maeoticus</i>	8.4	31	13	1.61	5	0.78	1:1.2	3
<i>P. obesus</i>	9.6	45	19	1.95	5	0.83	1:3.6	2
<i>Stenogammarus dzjubani</i>	6.5	25	9	1.30	5.5	0.54	1:2.7	3
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	4.8	11	5	0.97	6	0.73	1:1.8	2
<i>Shablogammarus chablensis</i>	4.3	2	1.7	0.40	4	0.81	1:1.2	2
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	4.8	15	6	1.29	5	0.80	1:1.4	2

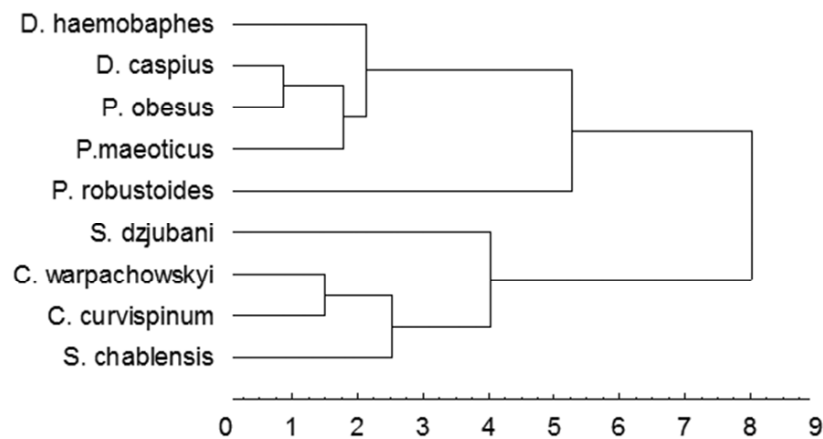


Рис. 6. Выделение групп амфипод по основным характеристикам жизненного цикла методом кластерного анализа

Наименее плодовитыми оказались мелкие амфиподы *C. warpachowskyi* и *S. chablensis*, самки которых не могут производить большое количество яиц из-за незначительных размеров выводковых сумок, что было показано и при исследовании видов *Pontogammarus crassus*, *Gammarus tigrinus* и *Chaetogammarus ischnus* [Grabowski et al., 2007]. Однако, за счёт длительного периода размножения, а также быстрого роста и раннего созревания самок численность *C. warpachowskyi* в Саратовском вдхр. в последние годы увеличивается.

Все массовые чужеродные виды амфипод, отмеченные в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах, Понто-Каспийского происхождения. Единственный представитель Понто-Азовской фауны – бокоплав *S. chablensis* имеет относительно низкую численность и биомассу по сравнению с каспийскими видами и менее успешную стратегию размножения (табл. 2). Исторически сложившиеся повышения и понижения уровня Каспия вследствие таяния ледников (трансгрессии) явились причиной частого изменения гидрологическо-

го режима и солёности в Каспийском море [Биологические..., 2004]. Вследствие этого практически все виды амфипод обладают широкой степенью эвригалинности и способностью переносить сильные колебания температуры [Musky, 1992; Bij de Vaate, Klink, 1995]. Широкое распространение чужеродных видов амфипод в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах, а также их притоках, обусловлено значительным воздействием человека на водоёмы (эвтрофирование, загрязнение), которое привело к сокращению численности и биомассы аборигенной фауны [Зинченко и др., 2007] и повышению уровня минерализации. Так, в Куйбышевском вдхр. величина минерализации увеличилась с 167.9 мг/л (май, 1960 г.) до 278.0 мг/л (май, 2005 г.) [Куйбышевское..., 1983, Куйбышевское..., 2008], что, вероятно, способствовало вселению чужеродных видов Понто-Каспийского комплекса. Значительная инвазионная активность амфипод объясняется также их всеядностью [Дедю, 1980; Devin et al., 2004] и способностью колонизировать различные типы субстратов.

Выводы

По данным за период исследований 2009–2012 гг. в Куйбышевском вдхр. зарегистрировано 9 видов амфипод, в Саратовском – 13 видов. Большинство отмеченных видов получили широкое распространение, за исключением редко встречающихся ракообразных *D. villosus*, *S. similis*, *S. compressus* и *C. ischnus*.

Массовые чужеродные виды амфипод (*D. haemobaphes*, *D. caspius*, *P. robustoides* и др.) по характеристикам (эврибионтность, эврифагия, время развития генерации, высокая плодовитость, быстрый рост и раннее созревание, преобладание самок в период размножения) близки к г-стратегам, то есть способны значительно увеличивать свою численность за короткий промежуток времени, становясь доминирующими в водоёмах-реципиентах (водохранилищах). Низкая плодовитость амфипод *C. warchowskyi* нивелируется стратегией освоения водоёма-реципиента, направленной на длительность периода размножения и раннее созревание самок, что обуславливает их

высокую численность на пойменных участках Саратовского водохранилища.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 16-34-00108 и № 15-04-03341.

Литература

- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68–83.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Труды Волжской биол. станции. Саратов, 1924. 398 с.
- Березина Н.А. Понто-Каспийский бокоплав *Pontogammarus robustoides* в эстуарии р. Нева: биологические особенности и значение в зооценозах // Отчётная научная сессия по итогам работ 2008 г. / ЗИН РАН. СПб.: 2009. С. 10–12.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богущкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бородич Н.Д., Лавров В.Л. О донной фауне реки Большой Иргиз // Биология внутренних вод: Инф. бюлл. 1983. № 59. С. 22–26.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Гусейнов К.М. Биолого-экологическая характеристика рачка *Pontogammarus maeoticus* (Sow.) дагестанского района Каспийского моря / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 2004. 21 с.
- Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца, 1980. 223 с.
- Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб.: Наука, 2012. 369 с.
- Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 190 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия СНИЦ РАН. 2007. Т. 10, № 2. С. 547–558.
- Калайда М.Л. Современная роль видов-вселенцев Понто-Каспийского комплекса в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Материалы рос.-амер. симпозиума по инвазийным видам. Борок: ИБВВ РАН, 2003. С. 165–173.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 213 с.
- Куйбышевское водохранилище: Научно-информационный справочник / Отв. ред. Г.С. Розенберг, Л.А. Выхристюк. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
- Курандина Д.П. Некоторые данные о размножении и плодовитости каспийских гаммарид в Кременчугском водохранилище // Гидробиологический журнал. 1975. Т. 11, № 5. С. 35–41.

- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия СНЦ РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Любина О.С., Саяпин В.В. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) из различных географических районов: видовой состав, распределение, экология / Отв. ред. Г.Г. Матишов. Апатиты: КНЦ РАН, 2008. 182 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ляхов С.М. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 21–27.
- Нечваленко С.П. Донная фауна в первые четыре года после заполнения водохранилища // В сб.: Саратовское водохранилище: Труды Саратовского отделения ГосНИОРХ/ Под ред. А.Н. Яковлева, В.П. Вьюшкова, Т.К. Небольсина. Саратов: Приволжское книжное изд-во, 1973. С. 94–103.
- Пухнаревич Д.А., Есипёнок А.Ю. Таксономический состав и структурные характеристики зообентоса Чебоксарского водохранилища // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия «Биология». 2014. № 4 (1). С. 233–240.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. Фауна, размерные и весовые характеристики высших ракообразных (Malacostraca: Crustacea) верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: Сборник лекций и докладов Международной школы-конф. ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН. Кострома: ООО «Костромской печатный дом», 2012. С. 327–330.
- Вацела К., Конопачка А. The life history of *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) – an alien amphipod species in Polish waters // Journal of Crustacean Biology. 2005. No 25. P. 190–195.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M. et al. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrates species in Europe // Can. Journal Fish Aquat Sci. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174.
- Bij de Vaate A., Klink A.G. *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the lower Rhine // Lauterbornia. 1995. Vol. 20. P. 51–54.
- Costello M. J. Biogeography of alien amphipods occurring in Ireland, and interactions with native species // Crustaceana. 1993. No 65. P. 287–299.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N., Moreteau J.C. Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Mossele River, France // Internat. Rev. Hydrobiol. 2004. Vol. 89, No 1. P. 21–34.
- Dick J.T.A., Platvoet D. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species // Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Sciences. 2000. Vol. 267. P. 977–983.
- Grabowski M., Bñcela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 75–84.
- Holdich D.M., Puckl M. Invasive crustaceans in European inland waters // Biol. invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats. Springer, 2007. P. 29–75.
- Kelleher B., bij de Vaate A., Swarte M., Klink A.G., van der Velde G. Identification, invasion and population development of the Ponto-caspian isopod *Jaera istri* Veuille (Janiridae) in the lower Rhine, The Netherlands // Beaufortia. 2000. Vol. 50. P. 89–94.
- Kley A., Maier G. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarid *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the Main and Main-Danau canal // Archiv fur Hydrobiologie. 2003. Vol. 156. P. 457–469.
- Konopacka A., Jazdzewski K. *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894) – one more Ponto-Caspian gammarid species in Polich waters // Fragmenta faunistica. 2002. Vol. 45. P. 19–26.
- Kostrzewa, J., Grabowski M. Opportunistic feeding strategy as a factor promoting the expansion of racer goby (*Neogobius gymnotrachelus* Kessler, 1857) in the Vistula basin // Lauterbornia. 2003. Vol. 48. P. 91–100.
- Musky IB. Amphipoda species found in Lake Balaton since 1987 // Miscnea. Zoology Hungary. 1992. Vol. 7. P. 59–64.
- Pinkster S., Smit H., Brandse-De Jong N. The introduction of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939, in The Netherlands and its competition with indigenous species // Crustaceana. 1977. Supplement 4. P. 91–105.
- Poeckl M. Reproductive potential and lifetime potential fecundity of the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* in Austrian streams and rivers // Freshwater Biology. 1993. No 30. P. 73–91.

ALIEN SPECIES OF AMPHIPODS (AMPHIPODA, GAMMARIDEA) IN THE BOTTOM COMMUNITIES OF KUIBYSHEV AND SARATOV RESERVOIRS: FEATURES OF DISTRIBUTION AND LIFECYCLES STRATEGIES

© 2016 Kurina E.M.

Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS,
4445003, Togliatti, Komzina st., 10.
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Analysis of the composition, distribution of alien species of amphipods, quantitative evaluation of macrozoobenthos communities based on the results of studies of 2009–2012 in the Saratov and Kuibyshev reservoirs is given. It is shown that amphipods *Pontogammarus robustoides* and *Dikerogammarus haemobaphes* have the highest invasiveness in comparison with other species in the reservoirs as well as in its tributaries. The features of the life cycle of common amphipod species that contribute to their distribution in the reservoirs of the Middle and Lower Volga are revealed.

Keywords: amphipods, alien species, reproduction, life cycle, Kuibyshev Reservoir, Saratov Reservoir, distribution.

УДК 595.3:597.582.2(282.247.211)

РОЛЬ ИНВАЗИОННОГО ВИДА *GMELINOIDES FASCIATUS* (STEBBING) В ПИТАНИИ РЕЧНОГО ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* L. ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

© 2016 Лобанова А.С.^{а,*}, Сидорова А.И.^{б,**}, Георгиев А.П.^{б,***},
Шустов Ю.А.^{а,****}, Алайцев Д.П.^а

^а Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, 185910

^б Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, г. Петрозаводск, 185030,

e-mail: * selin911@bk.ru; ** bolt-nastya@yandex.ru; *** a-georgiev@mail.ru;

**** shustov@petrsu.ru

Поступила в редакцию 27.05.2016

Успешное заселение в последние десятилетия литорали Онежского озера инвазионным видом *Gmelinoides fasciatus* существенно изменило состав кормовой базы озёрных рыб. Высокая численность и биомасса байкальской амфиподы в зообентосе стали причиной того, что один из самых массовых видов прибрежных рыб – речной окунь *Perca fluviatilis* перешёл на активное потребление рачков. На некоторых мелководных участках озера доля от массы пищевого комка и частота встречаемости стала составлять не менее 50%. Учитывая активное расселение рачка и динамику популяционных показателей вида в течение сезона в Онежском озере, необходимо дальнейшее изучение роли *G. fasciatus* в рационе прибрежных видов рыб в сезонном аспекте.

Ключевые слова: литораль Онежского озера, байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* – инвазионный вид, питание речного окуня.

Введение

Известно, что амфипода *Gmelinoides fasciatus*, обитающая в литорали оз. Байкал [Бекман, 1962], с 1960–1970 гг. стала объектом преднамеренной интродукции в другие водоёмы России с целью повышения кормовой базы для промысловых видов рыб [Июффе, 1960, 1968; Бекман, 1962]. Для многих экосистем это вселение байкальской амфиподы дало положительный результат. Так, в оз. Отрадном (Ленинградская обл.) 80% продукции зообентоса потреблялось окунем возраста 2+ и 3+, и даже при длине 170 мм (6+) окунь питался преимущественно *G. fasciatus* (до 63% массы) [Березина и др., 2012]. В Рыбинском водохранилище этот рачок тоже составляет основу (90% по массе в пищевом комке) питания сеголетков (0+, (70 мм)) налима. Причём, до вселения *G. fasciatus* налима этого возраста питался другими бентосными беспозвоночными

(изоподами, водными насекомыми) и, частично, зоопланктоном [Berezina, Strelnikova, 2010]. В то же время, успешно приспособившись к местным условиям европейского севера России, о чём свидетельствуют высокая численность и биомасса амфиподы в этих озёрах [Panov et al., 2000; Berezina, 2007], амфипода стала самостоятельно расселяться в ближайшие водоёмы. К 1996 г. она появилась в Ладожском оз. [Панов, 1994; Панов, 1996; Матафонов и др., 2005; Барков, 2006; Курашов и др., 2011], а в 2001 г. была зарегистрирована в Онежском оз. [Березина, Панов, 2003]. Важно отметить, что аборигенный вид *Gammarus lacustris* Sars, ранее обычный в слабоприбойных местообитаниях [Рябинкин, Полякова, 2008], нами не был обнаружен. В настоящее время численность и биомасса амфиподы *G. fasciatus* в литорали Онежского оз. в некоторых районах стала достигать высоких значе-

ний, например, в Петрозаводской губе до 13.5 тыс./м² – район Сайнаволоок и до 15 тыс./м² – район Бараний берег [Сидорова, Калинин, 2015]. Сопутствующим фактором широкому его распространению, на наш взгляд, может быть некоторое потепление климата в регионе (Филатов и др., 2013)

В то же время, сведений о том, что байкальский рачок стал одним из основных пищевых объектов для местных видов рыб, обитающих в литоральной зоне Онежского оз., известно немного. На сегодня имеется только одна публикация [Ильмаст, Кучко, 2012], в которой представлены данные о питании окуня в Петрозаводской губе озера. Активное потребление инвазионного вида – байкальской амфиподы – на этом участке Онежского оз. позволяет сделать предположение о том, что и на других мелководных участках водоёма, где уже расселилась амфипода, аборигенные рыбы будут успешно питаться этим пищевым объектом.

Наше сообщение посвящено исследованию роли инвазионного вида *G. fasciatus* в питании массового вида рыб – речного окуня *Perca fluviatilis*, обитающего на мелководье Онежского озера.

Материал и методы

Отбор и обработку проб макрозообентоса осуществляли в соответствии с отечественными руководствами [Методические рекомендации..., 1983], с помощью модифицированного пробоотборника Панова-Павлова, площадью захвата 707 см² и высотой 0.45 м [Методические рекомендации..., 1983; Панов, Павлов, 1986]. Пробы отбирались на участках со средней глубиной 0.4 м. Зона отлова макрозообентоса в районе Мегострова, Чажнаволока, Андомы, Соснового Бора и Бесового Носа представлена каменистой прибойной литоралью, здесь пробы бентоса были отобраны в 2014 г (рис. 1). Мониторинговые исследования макрозообентоса проводились в Кумсагубе Повенецкого залива, где были выполнены сезонные съёмки в период с мая по октябрь 2011 г. с периодичностью 1 раз в 10 дней. В районе Сосновый Бор изучение макрозообентоса проводили с мая по октябрь 2013 и

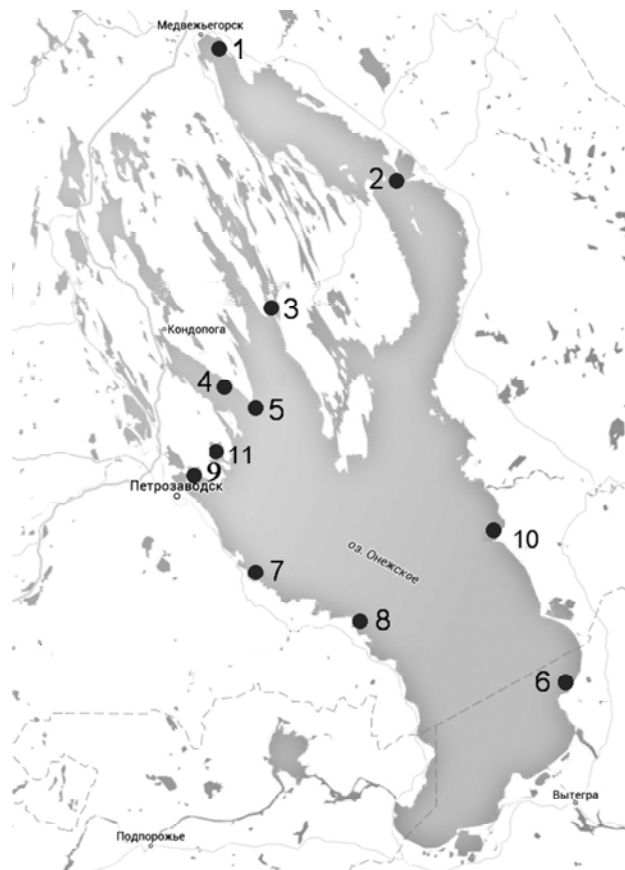


Рис. 1. Карта-схема отбора проб в Онежском озере. Кружками с цифрами отмечены места отлова рыб и проб макрозообентоса (цифра соответствует номеру в табл. 1 и табл. 2).

2014 г. каждые 10–14 дней. Общее количество обработанных проб макрозообентоса составило 58 проб.

Окуни в Онежском оз. отлавливались нами с помощью жаберных сетей (16–40 мм), поставленных около берега на 1.5–2.0 часа в вечернее время на глубинах в среднем 1.5–4.5 м. Пробы на исследование питания отбирались в разные сезоны года на одиннадцати участках литоральной зоны озера, расположенных в разных районах водоёма (рис. 1), в период с 2008 по 2016 г. где, учитывая успешную интродукцию байкальской амфиподы, в желудках окуней можно было ожидать присутствие данного инвазионного вида [Berezina, Strelnikova, 2010]. Рыб для изучения питания фиксировали на месте поимки 96%-м спиртом, а камеральную обработку проводили в лабораторных условиях. При исследовании питания окуней мы учитывали не только пищевой спектр, но

также долю байкальской амфиоды (методом фактических весов кормовых организмов) от пищевого комка (%) и частоту встречаемости (%) [Руководство..., 1961]. Всего нами исследовано за период 2008–2016 гг. питание 296 экз. окуня в литоральной зоне Онежского оз. Параллельно с обловами брались пробы бентоса.

Результаты и обсуждение

В Онежском озере чужеродный вид *G. fasciatus* распространён на глубинах 3–4 м, при максимальных популяционных показателях на глубине до 1 м. Средняя численность амфиоды *G. fasciatus* в пробах макрозообентоса на мониторинговой станции в Кумса-губе составила 2970 экз./м², при средней биомассе 5.6 г/м² (табл. 1). Максимальные значения численности в течение сезона достигали 4885 экз./м² и биомассы – 14.0 г/м². В сезонной динамике популяционных показателей Кумса-губы отмечено два пика численности в июле и августе.

На мониторинговой станции в районе Сосновый Бор в 2013 г. максимальные значения численности всех групп макрозообентоса были зафиксированы в конце июня – 29 тыс. экз./м², когда основную долю составила группа ракообразных (26.5 тыс. экз./м²). Амфиода *G. fasciatus* доминировала по численности

в биоценозе, достигая доли 50–91% от общей численности всех групп организмов. Исключение составляет период начала августа, когда роль хирономид возросла – 5.5 тыс. экз./м², или 55%, при общей численности макрозообентоса 9.2 тыс. экз./м². Минимальные значения численности макрозообентоса отмечены в конце июля – 1.5 тыс. экз./м², что, возможно, связано с влиянием волн, вызванных северным ветром до 4 м/с. В 2014 г. на этой же станции наибольшие показатели численности макрозообентоса достигали 10.1 тыс. экз./м² в конце июля, при этом основной вклад составили Hydrozoa – 6.8 тыс. экз./м². В это время доля амфиод была наименьшей в течение сезона (20% от общей численности). Максимальные значения численности амфиоды *G. fasciatus* зафиксированы в середине августа – 3 тыс. экз./м². Таким образом, важно отметить, что на литорали Онежского оз. численность инвазионного вида *G. fasciatus* в течение вегетационного сезона изменяется.

Результаты исследований макрозообентоса районов Мегостров, Чажनावолок, Андома и Бесов Нос, проведённых в 2014 г., свидетельствуют о том, что *G. fasciatus* был единственным видом среди амфиод на литорали в восточной части Онежского озера и островов. Численность инвазионного вида варьировала

Таблица 1. Средняя численность (N, экз./м²) и биомасса (B, г/м²) *Gmelinoides fasciatus* в пробах макрозообентоса

№	Район отбора проб	Период отбора проб макрозообентоса	<i>Gmelinoides fasciatus</i>		Количество проб, экз.
			N, экз./м ²	B, г/м ²	
1	Кумса-губа	май – октябрь 2011 г.	2970.0	5.60	30
2	Мегостров	август 2014 г.	835.1	1.17	1
3	Уницкая губа	–	–	–	–
4	Пески	–	–	–	–
5	Чажनावолок	август 2014 г.	8633.4	1.73	2
6	Андома	август 2014 г.	877.6	2.19	1
7	Сосновый Бор	май – октябрь 2013 г.	5920.0	5.65	11
		май – октябрь 2014 г.	1328.0	3.04	11
8	Брусно	–	–	–	–
9	Петрозаводская губа (понтонный мост)	–	–	–	–
10	Бесов Нос	август 2014 г.	14.2	0.02	2
11	Ялгуба	–	–	–	–

Примечание: «–» – нет данных.

от 14 до 8633 экз./м², биомасса – 0.024 до 5.65 г/м².

В целом, по Онежскому оз. данные по численности и биомассе *G. fasciatus* сопоставимы с популяционными показателями рачка в других водоёмах и доказывают его успешную натурализацию. Так, в Ладожском оз. в 2004–2005 гг. численность рачка составила 936–3141 экз./м², при биомассе 4.2–10.3 г/м² [Барков, 2006]; в 2009 г. численность изменялась от 8 до 7160 экз./м², при биомассе – 0.024–15.3 г/м² [Курашов и др., 2011].

Во многих водоёмах, куда был преднамеренно интродуцирован байкальский рачок *Gmelinoides fasciatus*, амфипода стала одним из основных кормовых объектов для аборигенных видов рыб. Так, например, в Рыбинском водохранилище [Кияшко и др., 2010], после вселения *G. fasciatus* при изучении питания бычка-цуцика *Proteroprhinus marmoratus sensu lato* байкальский вид являлся вторым по значимости компонентом пищи, который уступал личинкам хирономид по индексу обилия жертвы (который рассчитывается как средняя ве-

личина доли этой жертвы (% массы) не для всей пробы, а только для рыб, в пище которых этот тип жертвы был обнаружен), но превосходил их по частоте встречаемости. Мы уже упоминали выше, что и в Петрозаводской губе Онежского оз. в летний период на самом мелководье Н.В. Ильмаст и Я.А. Кучко [2012] в желудках окуней обнаружили большое количество данной амфиподы – более 40% от массы пищевого комка.

Однако, наши результаты показывают (табл. 2), что в настоящее время не на всех мелководных участках в питании окуня доминирует данный инвазионный вид. Так, например, большую долю в питании окуня байкальская амфипода составляла в самом северном районе Онежского оз. – Кумса-губе Повенецкого залива в зимний период 2015 и 2016 гг. Здесь доля амфиподы от массы пищевого комка была за эти годы – 60 и 51%, а частота встречаемости в желудках соответственно – 25 и 50%. В Кумса-губе Повенецкого залива (рис. 1) в октябре 2013 г. доля рачка в пищевом комке была также высокая – 43%, а частота встречаемости – 53%.

Таблица 2. Роль инвазионного вида *Gmelinoides fasciatus* в питании речного окуня *Perca fluviatilis* в литорали Онежского озера (2008–2016 гг.).

№	Район промысла	Сроки отлова рыб	Доля байкальской амфиподы <i>G. fasciatus</i> в питании окуня		
			Доля от массы пищевого комка, %	Частота встречаемости, %	Количество рыб, экз.
1	Кумса-губа	август 2013 г.	17	33	12
		январь 2015 г.	60	25	36
		январь 2016 г.	51	50	18
2	Мегостров	август 2014 г.	0	0	6
3	Уницкая губа	август 2014 г.	0	0	7
4	Пески	август 2013 г.	38	44	25
5	Чажнаволоок	август 2013 г.	56	46	13
		август 2014 г.	0	0	19
6	Андома	август 2014 г.	0	0	7
7	Сосновый Бор	август 2014 г.	< 1	5	22
8	Брусно	июль 2014 г.	8	6	50
9	Петрозаводская губа*	июль 2009–2010 г.	46	16	132
	Петрозаводская губа (понтонный мост)	сентябрь 2015 г.	0	0	27
10	Бесов Нос	июнь 2015 г.	1	17	6
11	Ялгуба	октябрь 2008 г.	43	53	30

Примечание: * – данные из статьи Н.В. Ильмаста и Я.А. Кучко [2012].

На некоторых участках литорали Онежского оз. байкальская амфипода в питании окуня составляла весьма скромную долю рациона. Это такие участки, как Бесов Нос (1% от массы пищи и 17% по частоте встречаемости) и Сосновый Бор (масса менее 1% и частота встречаемости – 5% (рис. 1).

Таким образом, наши исследования показали, что в настоящее время инвазионный вид *G. fasciatus* не повсеместно входит в рацион питания окуня литорали – из 11 исследованных мест на 5 участках он пока не обнаружен в желудках рыб. Удивительно также и то, что в вершинной части Петрозаводской губы, недалеко от места отлова окуней Н.В. Ильмастом и Я.А. Кучко [2012], нами ни у одного из 27 окуней не была обнаружена байкальская амфипода. По нашим данным, и в Ладожском оз. отлов окуней на трёх местах в северной части водоёма дал только отрицательный результат – ни в одном из 36 экз. не был обнаружен интересующий нас вид (июнь – июль 2015 г.). Хотя, по данным Н.А. Березиной и А.П. Стрельниковой [Berezina, Strelnikova, 2010], в Ладожском оз. инвазионным видом *G. fasciatus* питаются такие виды рыб, как налим, окунь и ёрш.

Незначительное потребление *G. fasciatus* окунем на мелководье Онежского оз. мы можем объяснить несколькими причинами. Во-первых, А.И. Сидоровой [2013] было установлено, что не на всех типах литорали этого озера рачок *G. fasciatus* имеет высокую численность. Максимальные величины характерны для самых мелководных зон с высоким развитием растительности в летние месяцы. Поэтому закономерно, что в местах, где численность и биомасса рачка высокая, например, в Кумса-губе Повенецкого залива, окунь активно питается инвазионным видом и, наоборот, на участке Уницкая губа, где *G. fasciatus* встречается редко, окунь питается другими организмами зообентоса.

Во-вторых, высокий процент встречаемости *G. fasciatus* наблюдается у окуня, обитающего только у самого уреза воды – у берега (на глубине до 1 м), а по мере удаления от берега процент существенно снижается. Мы же

отлавливали рыб в среднем на глубинах 2.5 м, то есть на тех местах, где обитает окунь, но численность вида-вселенца *G. fasciatus* относительно низкая.

На сегодняшний день трудно сказать, достигли ли популяционные показатели инвазионного вида *G. fasciatus*, такие как численность и биомасса, максимальных значений с момента освоения новых условий водоёма-реципиента (Онежского озера), поэтому требуются дальнейшие исследования в этой области.

Заключение

Установлено, что в настоящее время обитающий в литорали Онежского оз. инвазионный вид *G. fasciatus* в целом занимает в питании одного из самых массовых видов рыб – речного окуня весомое место. На некоторых участках озера его доля в рационе рыб на современном этапе уже достигает высоких величин – свыше 50% от массы пищевого комка. Вместе с тем необходимо подчеркнуть то, что не во всех местах, где встречается вселенец, окунь его потребляет и этот вопрос требует дополнительных исследований в будущем. Кроме того, необходимо дальнейшее исследование суточных и сезонных спектров питания рыб на мелководье Онежского оз., что также входит в круг наших дальнейших исследований.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда (проект №14-17-00766).

Литература

- Барков Д.В. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и его роль в экосистеме Ладожского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.: 03.00.16. СПб., 2006. 26 с.
- Бекман М.Ю. Экология и продукция *Micruropus possolsii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Труды Лимнологического ин-та Сибирского отделения АН СССР. 1962. Т. 2. Ч. 1. С. 141–155.
- Березина Н.А., Панов В.Е. Вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в Онежское озеро // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 6. С. 731–734.

- Березина Н.А., Петряшев В.В., Шаров А.Н. Значение чужеродных видов высших ракообразных в континентальных водоёмах Северо-Запада России // Сборник лекций и докладов международной школы-конференции. Борок, 5–9 ноября 2012 г. / Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Кострома: ООО Костромской печатный дом, 2012. С. 137–140.
- Ильмаст Н.В., Кучко Я.А. Байкальский бокоплав (*Gmelinoides fasciatus*) как кормовой объект рыб литоральной зоны Онежского озера // Вопросы рыболовства. 2012. Т. 13. № 1 (49). С. 35–40.
- Иоффе Ц.И. Способы перевозки пресноводных беспозвоночных // Методы перевозки водных беспозвоночных и личинок рыб в целях их акклиматизации. М.: Наука, 1960. С. 25–34.
- Иоффе Ц.И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 7–29.
- Кияшко В.И., Халько Н.А., Халько В.В. Изменчивость спектров питания бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Perciformes, Gobiidae) – нового вида в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50. № 6. С. 821–827.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Барбашова М.А. Роль *G. fasciatus* в формировании трансграничного потока вещества и энергии в литоральной зоне Ладожского озера // В кн.: Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 350–356.
- Матафонов Д.В., Итигилова М.Ц., Камалтынов Р.М., Фалейчик Л.М. Байкальский эндемик *Gmelinoides fasciatus* (Micropodidae, Gammaridae, Amphipoda) в озере Арахлей // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 3. С. 321–329.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зообентос и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1983. 51 с.
- Панов В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Доклады Академии Наук. 1994. Т. 336. № 2. С. 279–282.
- Панов В.Е., Павлов А.М. Методика количественного учёта водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиологический журнал. 1986. Т. 22. № 6. С. 87–88.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: Изд-во Академии Наук СССР, 1961. 244 с.
- Рябинкин А.В., Полякова Т.Н. Макрозообентос озера и его роль в питании рыб // В кн.: Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 67–91.
- Сидорова А.И. Структурно-функциональные характеристики популяции байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* Stebbing (Crustacea: Amphipoda) на северной границе ареала (Онежское озеро): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2013. 25 с.
- Сидорова А.И., Калинин Н.М. Инвазия байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* в Онежское озеро. Сезонная динамика популяционных показателей. Lap Lambert Academic Publishing. 2015. 80 с.
- Филатов Н.Н., Руховец Л.А., Назарова Л.Е., Баклагин В.А., Георгиев А.П., Ефремова Т.В., Пальшин Н.И., Толстиков А.В., Шаров А.Н. Влияние изменений климата на экосистемы озер // Вестник РФФИ. 2013. № 2 (78). С. 43–50.
- Berezina N.A. Changes in aquatic ecosystems of the northwestern Russia after introduction of Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // In: Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats / Ed. F. Gherardi. Springer, Dordrecht, the Netherlands, 2007. P. 479–493.
- Berezina N.A., Strelnikova A.P. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir // Journal of Applied Ichthyology, Special Issue: Alien Species in Aquaculture and Fisheries. 2010. Vol. 26. P. 89–95.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga // Hydrobiologia. 1996. 322. P. 187–192.
- Panov V.E., Timm T., Timm H. Current status of an introduced Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, in the littoral communities of Lake Peipsi // Proceedings of Estonian Academy of Sciences. Biology, Ecology. 2000. 49. P. 71–80.

THE ROLE OF INVASIVE SPECIES *GMELINOIDES FASCIATUS* (STEBBING) IN EUROPEAN PERCH *PERCA FLUVIATILIS* L. FEEDING IN LITTORAL ZONE OF LAKE ONEGO

© 2016 Lobanova A.S.^{a, *}, Sidorova A.I.^{b, **}, Georgiev A.P.^{b, ***}, Shustov YU.A.^{a, ****}, Alaytsev D.P.^a

^a Petrozavodsky State University, Petrozavodsk, 185910.

^b Northern Water Problems Institute of the RAS, Petrozavodsk, 185030,

e-mail: * selin911@bk.ru; ** bolt-nastya@yandex.ru; *** a-georgiev@mail.ru;

**** shustov@petrsu.ru

The successful invasion of amphipods *Gmelinoides fasciatus* in the littoral zone of Lake Onego changed significantly the structure of the food base of fish. The high abundance and biomass of Baikalian amphipods in makrozoobenthos contribute to active consumption of crustaceans by European perch *Perca fluviatilis* – the most numerous species in littoral fish. Proportion by weight of the food items and the frequency of occurrence has become at least 50% in some shallow areas of the lake. Taking into account the amphipod active dispersal and the dynamics of the invasive species population indices during the season in Lake Onego, it is necessary to conduct further studies in order to specify the role of *G. fasciatus* in the diet of littoral fish species in the seasonal aspect.

Key words: littoral of Lake Onego, Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* – invasive species, food of European perch.

УДК: 599.323.5

ПЕРВАЯ НАХОДКА ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ПОЛЁВКИ (*MICROTUS ROSSIAEMERIDIONALIS*) В БУРЯТИИ

©2017 Моролдоев И.В.^{a,*}, Шереметьева И.Н.^{b,**}, Картавцева И.В.^{b,***}^a Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091;^b Федеральный научный центр биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, 690022;e-mail: * igmor@list.ru; ** sheremet76@yandex.ru; *** irina-kar52@rambler.ru

Поступила в редакцию 16.02.2017 г.

Приводятся сведения о первой находке восточноевропейской полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* в Забайкалье.

Ключевые слова: восточноевропейская полёвка, *Microtus rossiaemeridionalis*, Забайкалье, синантропные грызуны, инвазия.

Введение

Восточноевропейская полёвка *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 описана как вид-двойник обыкновенной полёвки *M. arvalis* (Pallas, 1778), от которой достоверно отличается по цитогенетическим [Мейер и др., 1972; Малыгин, 1983] и молекулярно-генетическим [Mazurok et al., 2001; Jaarola et al., 2004] признакам, по форме головки сперматозоида [Аксёнова, 1973] и бакулума [Аксёнова, Тарасов, 1974], по типу гемоглобинов крови [Доброхотов, Малыгин, 1982], а также установлена репродуктивная изоляция [Обыкновенная полёвка..., 1994]. Это широко распространённый вид, достигающий сравнительно высокой численности в разных частях ареала. Основной ареал (рис. 1) заключён между 60° и 40° с. ш. и 30° и 60° в. д. и занимает центральную часть области распространения вида-двойника [Малыгин, 1983; Мейер и др., 1996; Shenbrot, Krasnov, 2005]. За пределами основной части ареала восточноевропейская полёвка обнаружена на о. Западный Шпицберген [Большаков, Шубникова, 1988; Fredga et al., 1990; Markova et al., 2016], в Западной Сибири – в окрестностях г. Сургут [Маркова и др., 2014] и в Новосибирской области [Якименко, Крюков, 1997; Дупал, 2010]. В Восточной Сибири этот вид локально обитает в Красноярском крае, Хака-

сии [Ковальская, Малыгин, 1985; Мейер и др., 1996], в Южном Прибайкалье – по обоим берегам верхнего течения р. Ангара в окрестностях г. Иркутск [Ковальская, Малыгин, 1985; Демидович, Липин, 1997], а также обнаружена на о. Ольхон [Pavlova, Tchabovsky, 2011].

Ранее предполагалось, что дальнейшего расширения ареала вида вряд ли следует ожидать, и плотность кружева ареала «обыкновенных полёвок» в конце XX в. была близка к максимальной [Бобров и др., 2008]. Однако позже восточноевропейская полёвка была обнаружена на Дальнем Востоке России, в окрестностях г. Советская Гавань (Хабаровский край) [Картавцева и др., 2011], где она образовала изолированные от основного ареала поселения. Имеются не подтверждённые молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами сведения о находке восточноевропейской полёвки в г. Хабаровск [Лапин, 2013]. Кроме упомянутых выше находок в Хабаровском крае, на обширной территории к востоку от оз. Байкал восточноевропейскую полёвку до наших исследований не отлавливали.

Материалы и методы

Исследования проведены в сентябре 2016 г. в городе Улан-Удэ, расположенном в пределах Иволгино-Удинской межгорной впадины у

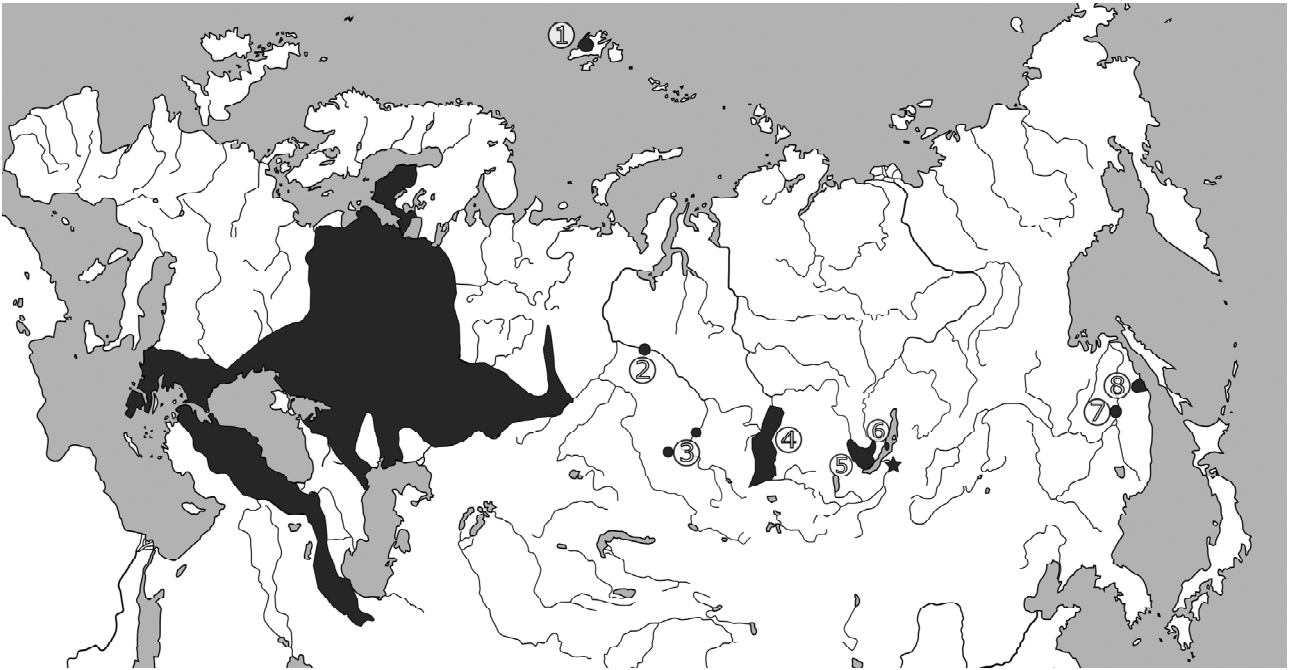


Рис. 1. Распространение восточноевропейской полёвки [по: Shenbrot, Krasnov, 2005; Бобров и др., 2008, с дополнениями].

Цифрами на карте обозначены места находок вне основной части ареала: о. Западный Шпицберген (1), г. Сургут (2), Новосибирская область (3), юг Красноярского края и Хакасия (4), окрестности г. Иркутск (5), о. Ольхон (6), г. Хабаровск (7) и окрестности г. Советская Гавань (8). Звёздочкой обозначена новая находка в г. Улан-Удэ (Бурятия).

слияния рек Селенги и Уды. Впадина представляет собой обширное понижение, вытянутое в широтном направлении с юго-запада на северо-восток и ограниченное хребтами Прибайкалья с северо-запада и хребтами Селенгинского среднегорья с юго-востока.

Для расстановки трапиковых ловушек в г. Улан-Удэ были выбраны парк им. Д.Ж. Жанаева и парк им. С.Н. Орешкова, отличающиеся наличием более или менее пригодных участков для обитания восточноевропейской полёвки – открытых луговых и лугово-кустарниковых пространств с невысоким уровнем рекреационной нагрузки. Также нами были расставлены ловушки в парке железнодорожников, который находится на минимальном расстоянии от железнодорожных путей. В каждом из трёх парков было расставлено по 10 трапиковых живоловок.

Парк им. Д.Ж. Жанаева ($N51^{\circ}52'130''$, $E107^{\circ}43'542''$) находится в восточной части г. Улан-Удэ (рис. 2). Древостой большей частью представлен сосной, хорошо развит подлесок

из спиреи и ив, травянистый покров из злаковых и осоковых. Парк характеризуется сравнительно высокой степенью сомкнутости крон древесного и кустарникового ярусов (0.4–0.6). В северной части парка находятся понижения с луговой растительностью с общим проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса в 65–75%, где и были расставлены ловушки. Эта часть парка отличается наиболее низкой рекреационной нагрузкой. Парк находится на расстоянии 5 км (по прямой) от железной дороги.

Парк им. С.Н. Орешкова ($N51^{\circ}50'384''$, $E107^{\circ}36'539''$) в основном сложен сосной, но проективное покрытие древесного яруса гораздо ниже, чем в парке им. Д.Ж. Жанаева. Показатель сомкнутости крон составляет 0.2–0.3, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 30–40%. Однако в северной части парка имеется огороженный участок, отличающийся минимальной рекреационной нагрузкой, отсутствием деревьев, высоким проективным покрытием кустарников и травяни-



Рис. 2. Места расстановки ловушек в г. Улан-Удэ. Штриховкой обозначены лесные массивы и парки. 1 – парк железнодорожников, 2 – парк им. С.Н. Орешкова, 3 – парк им. Д.Ж. Жанаева. Пунктирной линией обозначена железная дорога, сплошными толстыми линиями – основные автомобильные магистрали.

стых растений. Ловушки были расставлены на этом участке. Расстояние до железной дороги – 2 км.

Парк железнодорожников ($N51^{\circ}50'380''$, $E107^{\circ}35'053''$) представляет собой искусственные насаждения сосны, берёзы и ильма, с очень низким значением сомкнутости крон (0.1), отсутствием развитого травостоя. Значительная часть территории парка заасфальтирована. Парк железнодорожников отличается самой высокой рекреационной нагрузкой среди исследованных участков. Расстояние от парка до железной дороги – 200 м.

Кроме того, в эти же дни были расставлены давилки (20 шт.) на складах, где хранились продукты питания (в основном, крупы и мука), а также в жилых постройках частного сектора г. Улан-Удэ.

Всего за три учётных дня было отловлено 27 особей мышевидных грызунов, в том числе 25 домовых мышей и 2 серые полёвки. Одна полёвка была отловлена в парке им. Д.Ж. Жанаева, ещё одна особь – в парке им. С.Н. Орешкова. В парке железнодорожников, а также на продуктовых складах и в человеческих постройках были отловлены только домовые мыши.

Для достоверного определения видовой принадлежности серых полёвок использовали

митохондриальную ДНК, выделенную методом солевой экстракции [Aljanabi, Martinez, 1997] из мышечных тканей. Фрагмент контрольного региона длиной 887 пар нуклеотидов амплифицировали и подвергали циклическому секвенированию с помощью набора Big Dye Terminator версия 3.1 («Applied Biosystems», США) согласно протоколу, опубликованному ранее [Шереметьева и др., 2015]. Последовательности нуклеотидов определяли на автоматическом секвенаторе ABI Prizm 3130 («Applied Biosystems», США) на базе ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток). Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit 7.0.9.0 [Hall, 1999]. Филогенетические построения по методике NJ выполнено с помощью программы MEGA 6.0 [Tamura et al., 2011]. При построении филогенетических деревьев в качестве внешней группы были использованы последовательности гомологичного участка мтДНК *Microtus arvalis* и *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) из GenBank/NCBI под номерами KP013595 и HM135828, соответственно. Также в анализ включены две последовательности контрольного региона мтДНК *Microtus rossiaemeridionalis*, помещённые в GenBank/NCBI под номерами NC 008064 и DQ 015676.

Результаты и обсуждение

Отловленные в парках г. Улан-Удэ серые полёвки по особенностям зубной системы предварительно были определены как серые полёвки (род *Microtus*) группы «arvalis». Оба зверька оказались самками-сеголетками. Длина тела первого зверька составила 96 мм, длина хвоста – 36 мм, длина задней ступни – 16 мм; морфометрические параметры второго экземпляра – 81 мм (тело), 31 мм (хвост) и 14 мм (задняя ступня). В матке второй самки, отловленной в парке им. С.Н. Орешкова, оказалось семь эмбрионов.

Молекулярно-филогенетический анализ показал, что отловленные экземпляры № 912m и № 913m заняли позицию в одном кластере с *Microtus rossiaemeridionalis* (рис. 3), что подтверждает их принадлежность к этому виду.

Хотя восточноевропейская полёвка впервые обнаружена на территории Бурятии, эта находка не является неожиданной. В 1982 г. она впервые была отмечена в лесостепной зоне Южного Прибайкалья [Александров и др., 1986, цит. по: Демидович, 1999]. В 1984 г. массовое размножение полёвки произошло в лесостепях левобережья Братского водохранилища на территории Заларинского, Черемховского и Зиминского районов Иркутской области [Демидович, Липин, 1997]. Таким образом, в последние тридцать лет наблюдается её широкое расселение в Южном Прибайкалье [Литвинов, 2000; Малышев, 2012; Демидович, Демидович, 2014]. В настоящее время этот вид особенно высокой численности достигает в агроценозах на левом берегу р. Ангары, составляя до 75% от общего численного обилия в сообществах мышевидных грызунов [Демидович, 2016].

В самом Иркутске стремительное распространение вида произошло в 1990-е гг. Так, если в 1988 г. восточноевропейская полёвка была отмечена лишь в одном садоводческом товариществе, то к 1990 г. обнаружена уже во всех районах города и в его окрестностях, а в настоящее время входит в состав доминантов в структуре населения мелких млекопитающих Иркутска [Малышев, 2011].

В пределах основного ареала обыкновенные полёвки (*M. arvalis* s.lato) во время перехода от доагрикультурного периода к периоду широкой распашки земель распространяются вслед за сельскохозяйственным освоением территории [Бобров и др., 2008]. При замене естественной растительности сельскохозяйственными культурами они оказались способными быстро осваивать посевы, зачастую достигая высокой численности на полях и входя в состав доминантов в сообществах грызунов на пахотных землях [Неронов и др., 2001]. В европейской части России расширение ареала обыкновенных полёвок происходит в основном по антропогенным угольям – по вырубкам и полям на севере, лесополосам и оросительным системам на юге [Тупикова и др., 2000].

Наиболее вероятной гипотезой о путях инвазии восточноевропейской полёвки вне основного ареала является предположение о её расселении вместе с грузами какого-либо из видов транспорта. Так, на о. Шпицберген этот вид был завезён с землёй, которую брали корабли, идущие на архипелаг, в качестве балласта, а также с сеном и овощами [Большаков, Шубникова, 1988].

На восток от основного ареала *M. rossiaemeridionalis* расселяется, вероятнее всего, вме-

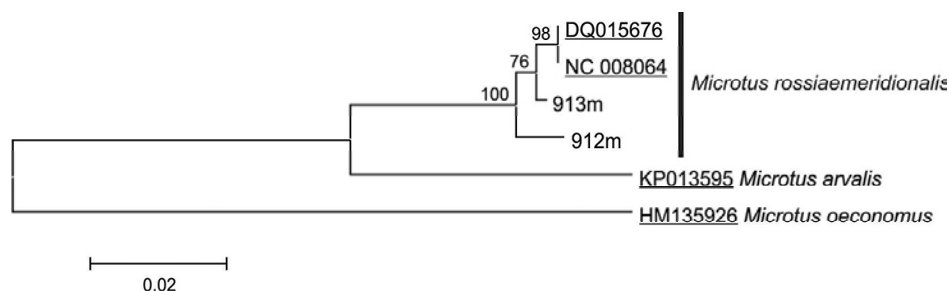


Рис. 3. NJ филогенетическое дерево. Образцы тканей полёвок из Улан-Удэ: 913m и 912m. Номера образцов из GenBank/NCBI подчеркнуты.

сте с составами, везущими овощи и другие продукты питания по железной дороге. Предполагается, что в Иркутскую область восточноевропейская полёвка была завезена вместе с фуражом, который поступал в регион в конце 1970-х гг. из Казахстана и Ульяновской области [Александров и др., 1986, цит. по: Демидович, 1999; Бояркин и др., 1996; Демидович, Липин, 1997].

В Улан-Удэ восточноевропейская полёвка отловлена в парках на окраине города и не была обнаружена в парке, который непосредственно примыкает к железнодорожным путям, а также на продуктовых складах и в зданиях. Вероятно, полёвка проникла в г. Улан-Удэ или достаточно давно, заселив за это время и территории, находящиеся далеко от железнодорожных путей, или была завезена в город другим путём.

Считаем, что *M. rossiaemerdionalis* можно отнести к случайно интродуцированным чужеродным для территории Сибири и Дальнего Востока видам. Мы предполагаем, что при более тщательном исследовании природных и аграрных ландшафтов близ г. Улан-Удэ, данный вид может быть обнаружен и в других биотопах.

Восточноевропейская полёвка в значительной степени приспособилась к обитанию в биотопах, подверженных антропогенному прессу, способна существовать в постройках человека, достигая высокой численности и в агроценозах, и на территориях больших и малых городов [Карасёва и др., 1995; Тихонов и др., 1998; Тихонова и др., 1997; Тихонова и др., 2001]. Известно, что в основной части ареала она является вредителем посевов на всех стадиях вегетации и в местах первичного хранения урожая, массовым видом мышевидных грызунов на полях и огородах. Кроме того, данный вид является носителем возбудителей многих инфекционных заболеваний, при этом он может иметь большее эпидемиологическое значение, чем другие полёвки [Михайлова и др., 2008]. Именно восточноевропейские полёвки определяют эпидемическое проявление возбудителя туляремии, инфицируя зерно, воду и сельскохозяйственные продукты – ос-

новные источники заражения людей [Доброхотов и др., 1985].

Однако исследований роли этого вида в угрозе функционирования местных экосистем и влияния на эпидемиологическую обстановку освоенных территорий Забайкалья и Дальнего Востока не проводили. Поэтому необходимы дальнейшие исследования этого вида в Бурятии и поиски его на сопредельных территориях вдоль Транссибирской магистрали.

Заключение

Для территории Бурятии обнаружен новый вид млекопитающих – восточноевропейская полёвка, которая продолжает занимать новые территории в Сибири.

Для уточнения возможных путей инвазии этого вида в Забайкалье необходимо проведение более тщательных учётов в различных участках г. Улан-Удэ, а также населённых пунктах меньшего размера, прилегающих природных и аграрных ландшафтах на территории региона. Кроме того, восточноевропейская полёвка может быть в дальнейшем обнаружена и в других населённых пунктах, а также природных биотопах к востоку от Байкала вдоль железнодорожной линии.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №17-04-00269.

Литература

- Аксёнова Т.Г. Строение головок сперматозоидов у некоторых видов серых полёвок рода *Microtus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1973. Т. 52. № 4. С. 625–629.
- Аксёнова Т.Г., Тарасов С.А. Особенности строения бакулюма некоторых видов серых полёвок рода *Microtus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1974. Т. 53. № 4. С. 609–615.
- Александров В.Н., Бояркин И.В., Демидович А.П. и др. К экологии обыкновенной полёвки Иркутской области // Тезисы докладов IV Межвузовской конференции молодых учёных. Ч. 2. Иркутск: Иркутский государственный университет, 1986. С. 98.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Большаков В.Н., Шубникова О.Н. Обыкновенная полёвка – *Microtus arvalis* (Rodentia, Muridae) на архипе-

- лаге Шпицберген // Зоологический журнал. 1988. Т. 67. № 2. С. 308–310.
- Бояркин И.В., Храмова В.С., Дыгай Г.И. Обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis*) в Иркутской области // Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: проблемы, подходы, практика. Т. 1. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 1996. С. 147–148.
- Демидович А.П. Особенности биотопического размещения серых полёвок (р. *Microtus*) в антропогенно-трансформированных ландшафтах Южного Прибайкалья // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 1999. № 15. С. 57–60.
- Демидович А.П. Сообщества грызунов сельскохозяйственных угодий Иркутской области // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 2016. № 76. С. 97–102.
- Демидович А.П., Демидович П.А. Роль адвентивных видов мелких млекопитающих в формировании локального очага зимовки хищных птиц в Прибайкалье // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 2014. № 60. С. 51–56.
- Демидович А.П., Липин С.И. Особенности биологии обыкновенных полёвок в Иркутской области // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 1997. № 3. С. 1–25.
- Доброхотов Б.П., Барановский П.М., Демидова Т.Н. Особенности стаиального распределения видов-двойников обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Microtinae) и их роль в природных очагах туляремии луго-полевого типа // Зоологический журнал. 1985. Т. 64. № 2. С. 269–275.
- Доброхотов Б.П., Малыгин В.М. Применение электрофореза гемоглобинов крови для идентификации серых полёвок группы *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1982. Т. 61. № 3. С. 436–439.
- Дупал Т.А. Мелкие млекопитающие // Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского региона (Западная Сибирь). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. С. 234–239.
- Карасёва Е.В., Барановский П.М., Степанова Н.В., Телицына А.Ю., Кулюкина Н.М., Молчанов Э.А. Особенности биотопического распределения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полёвок на территории Москвы // Зоологический журнал. 1995. Т. 74. № 12. С. 106–115.
- Картавцева И.В., Тиунов М.П., Лапин А.С., Высочина Н.П., Рябкова А.В. Инвазия полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* на территорию Дальнего Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 4. С. 17–24.
- Ковальская Ю.М., Малыгин В.М. Восточноевропейская полёвка (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev) в Сибири // Научные доклады Высшей Школы, Биологические науки. 1985. № 1. С. 49–51.
- Лапин А.С. Мелкие млекопитающие южной части Хабаровского края и Еврейской автономной области (фауна, экология, эпизоотологическое значение): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Хабаровск: Изд-во ДВГГУ, 2013. 24 с.
- Литвинов Н.И. Фауна млекопитающих Иркутской области. Иркутск: Изд-во ИГСХА, 2000. 79 с.
- Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полёвок. М.: Наука, 1983. 208 с.
- Малышев Ю.С. Мелкие млекопитающие пограничных территорий г. Иркутска // Байкальский зоологический журнал. 2011. № 2 (7). С. 94–102.
- Малышев Ю.С. Возможные изменения границ ареалов насекомоядных и грызунов в Северном Прибайкалье // Байкальский зоологический журнал. 2012. № 1 (9). С. 90–101.
- Маркова Е.А., Стариков В.П., Ялковская Л.Э., Зыков С.В., Морозкина А.В., Сибириков П.А. Молекулярные и цитогенетические данные о находке восточноевропейской полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) на севере Западной Сибири // Доклады Академии наук. 2014. Т. 455. № 5. С. 603–605.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В. Серые полёвки фауны России и сопредельных территорий. СПб: ЗИН РАН, 1996. 319 с.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д. Виды-двойники в группе *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1972. Т. 5. № 5. С. 724–738.
- Михайлова Т.В., Бернштейн А.Д., Балакирев А.Е., Апкина Н.С., Альбов С.А., Новохатка А.Д., Дорофеев Э.М. Некоторые черты биологии *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) и их взаимоотношения с хантавирусом *Tula* // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 239–247.
- Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 5. С. 355–362.
- Обыкновенная полёвка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928. / Под ред. В.Е. Соколова, Н.В. Башениной. М.: Наука, 1994. 459 с.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Полякова Л.В. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) на северо-востоке Московской области // Зоологический журнал. 1998. Т. 77. № 1. С. 95–100.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Распределение мелких млекопитающих и типизация незастроенных территорий г. Москвы // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, вып. 2. С. 218–239.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Полякова Л.В. Распределение и численность мелких млекопитающих незастроенных территорий малого города // Зоологический журнал. 2001. Т. 80. № 8. С. 207–216.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. № 4. С. 480–494.

- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., Васильева Т.В., Аднагулова А.В. Полиморфизм и генетическая структура полёвки Максимовича *Microtus maximowiczii* (Schrenck 1858) (Rodentia, Cricetidae) Среднего Приамурья по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // Генетика. 2015. Т. 51. № 10. С. 1154–1162. [Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Frisman L.V., Vasil'eva T.V. and Adnagulova A.V. Polymorphism and genetic structure of Maximowicz's vole (*Microtus maximowiczii* (Schrenck 1858) from the Middle Amur river region as inferred from sequencing of the mtDNA control region // Russian Journal of Genetics. 2015. Vol. 51. № 10. P. 992–999].
- Якименко Л.В., Крюков А.П. Об изменчивости кариотипа восточноевропейской полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. № 3. С. 375–378.
- Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt extraction of high quality genomic DNA for PCRbased techniques // Nucleic Acids Research. 1997. Vol. 25. No 22. P. 4692–4693.
- Fredga K., Jaarola M., Ims R. A., Steen H., Yoccoz N.G. The 'common vole' in Svalbard identified as *Microtus epiroticus* by chromosomal analysis // Polar Research. 1990. Vol. 8. P. 283–290.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids. Symp. 1999. No 41. P. 95–98.
- Jaarola M., Martýnkova N., Gündüz I., Brunhoff C., Zima J., Nadachowski A., Amori G., Bulatova N.S., Chondropoulos B., Fraguedakis-Tsolis S., Gonzalez-Esteban J., Lopez-Fuster M.J., Kandaurov A.S., Kefelioglu H., da Luz Mathias M., Villate I., Searle J.B. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. No 33. P. 647–663.
- Markova E., Sibiryakov P., Ehrich D. Surviving in the High Arctic: dental variation in a casually introduced population of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) on Svalbard // Acta Zoologica. 2016. Vol. 97. No 4. P. 442–453.
- Mazurok N.A., Rubtsova N.V., Isaenko A.A., Pavlova M.E., Slobodyanyuk S.Ya., Nesterova T.B., Zakian S.M. Comparative chromosome and mitochondrial DNA analyses and phylogenetic relationships within common voles (*Microtus*, Arvicolidae) // Chromosome Research. 2001. No 9. P. 107–120.
- Pavlova S.V., Tchabovsky A.V. Presence of the 54-chromosome common vole (Mammalia) on Olkhon Island (Lake Baikal, East Siberia, Russia), and the occurrence of an unusual X-chromosome variant // Comparative Cytogenetics. 2011. Vol. 5. No 5. P. 433–440.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft Publ., 2005. 336 pp.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // Molecular Biology and Evolution. 2011. No 28. P. 2731–2739.

THE FIRST FINDING OF EAST EUROPEAN VOLE (*MICROTUS ROSSIAEMERIDIONALIS*) IN BURYATIA

©2017 Moroldoev I.V.^{a,*}, Sheremetyeva I.N.^{b,**}, Kartavtseva I.V.^{b,***}

^aInstitute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091;

^bFederal Scientific Centre of Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022;

e-mail: * igmor@list.ru; ** sheremet76@yandex.ru; *** irina-kar52@rambler.ru

The first data about finding of sibling vole, *Microtus rossiaemeridionalis* in Transbaikalia are given.

Key words: sibling vole, East European vole, *Microtus rossiaemeridionalis*, Transbaikalia, synanthropic rodents, invasion.

УДК 581.524.2:[581.9+581.55]

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN)

© 2016 Панасенко Н.Н.

ФГБОУ ВПО Брянский государственный университет имени И. Г. Петровского,
Брянск 241036;
e-mail: panasenkobot@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.02.2016

Выполнена оценка распространения *Heracleum sosnowskyi* в Брянской области. Рассмотрены особенности цветения, семенного размножения, приведён список насекомых, собранных на соцветиях борщевика.

Рассмотрен механизм внедрения борщевика в природные сообщества. Проникновение в природные сообщества связано с антропохорией и нарушениями растительного покрова. Высокая семенная продуктивность, формирование значительного семенного банка, наличие покоящихся растений, быстрое развитие в весенний период определяют быстрые темпы распространения *Heracleum sosnowskyi* во вторичном ареале.

Широко распространены в регионе сообщества ассоциации *Urtica dioicae–Heracleetum sosnowskyi* Panasenko et al. 2014. Древесные сообщества с участием *Heracleum sosnowskyi* (*Heracleum sosnowskyi–Salix fragilis*, *Heracleum sosnowskyi–Betula pendula*) встречаются на территории Брянской области единично.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, Брянская область, распространение, фенология, семенное размножение, инвазия, растительные сообщества.

Введение

Изучение процессов внедрения чужеземных видов в природные экосистемы и мониторинговые исследования инвазий являются актуальными задачами современной биологии [Виноградова и др., 2010; Адвентивная флора..., 2012].

К одним из опаснейших инвазионных растений в Восточной Европе относится *Heracleum sosnowskyi* Manden [The Giant..., 2005; Виноградова и др., 2010; Kabuce, Priede, 2010]. Борщевик Сосновского – кавказский, горнолесной, субальпийский светолюбивый, нитрофильный луговой вид, многолетний монокарпик [Манденова, 1951; Kabuce, Priede, 2010]. На территории Брянской области [Панасенко, 2013, 2014] *Heracleum sosnowskyi* является эдификатором, строителем сообщества [Сукачёв, 1928], обладает свойствами виолента [Раменский, 1938], конкурента-рудерала [Grime et al.,

1988] и вида-трансформера [Richardson et al., 2000].

В статье рассмотрены признаки, способствующие процессу инвазии *Heracleum sosnowskyi*, установлена фитоценотическая приуроченность инвазионного вида и описан механизм его внедрения в растительные сообщества.

Материалы и методы

Местонахождения *Heracleum sosnowskyi* на территории Брянской области (Россия) выявлены при выполнении флористических маршрутов и анализа литературных данных [Харитонцев, 1986; Поцепай, 2008]. Координаты фиксировались с помощью GPS приёмника Garmin GPSmap 62s и обрабатывались с помощью программного пакета SAS. Планета 121010. Оценка распространения *Heracleum sosnowskyi* выполнена на сеточной основе. Территория Брянской обл. разбита на 390 ячеек в соответствии с

градусной сеткой, размеры базовой ячейки – 5 градусов по широте и 10 градусов по долготу, площадь ячейки около 104 км². Флористические исследования выполнены в 192 ячейках.

Фенологические наблюдения проводились в течение полевых сезонов 2013–2015 гг. в г. Брянске и районах Брянской обл. Наблюдения за развитием борщевика выполнены на контрольных участках, семена были высеяны в октябре 2013 г.

Сбор материала по насекомым-консортиям *Heracleum sosnowskyi* выполнен на территории Брянской обл. в естественных и антропогенных сообществах в июле 2013, 2014 гг. в 3 локалитетах.

Оценка светового довольствия выполнена с использованием люксметра Sonel LXP-1.

Особенности цветения изучались в ценопопуляциях борщевика Сосновского на территории Брянской обл. в 2013, 2014 гг. Измерения были выполнены на 10 растениях.

Масса 100 семян, отобранных случайным образом, с центрального зонтика и боковых соцветий, взвешена на электронных лабораторных весах SARTORIUS ME215S в 10-кратной повторности.

Геоботанические описания сообществ проводились на пробных площадях размером 25–100 м². Выполнено более 80 описаний сообществ с доминированием *Heracleum sosnowskyi* в антропогенных и естественных местообитаниях в 2012–2014 гг. Обработка геоботанических описаний проведена в соответствии с установками метода Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964] и с использованием дедуктивного метода [Корецьку, Нејнѹ, 1974, 1978]. Номенклатура классов растительности приводится по работе L. Mucina [1997].

Полученные результаты

Распространение в регионе

Брянская обл. расположена в западной части Восточно-Европейской равнины, на крайнем юго-западе Российской Федерации в Центральном Федеральном округе. Граничит на западе с Республикой Беларусь, на севере – с Калужской и Смоленской областями, на востоке и юго-востоке – с Орловской и Курской

областями, а на юге – с Украиной [Природные ресурсы..., 2007].

Территория Брянской обл. расположена у границ ботанико-географической подзоны широколиственно-еловых (подтаёжных) и зоны широколиственных лесов Восточноевропейской провинции Европейской широколиственно-лесной области [Растительность..., 1980]. Подзона широколиственно-еловых лесов охватывает северную и северо-западную части области с широким распространением моренных, морено-зандровых и водно-ледниковых суглинистых равнин. Широколиственные леса сохранились в пределах ландшафтов ополей и возвышенных лёссовых равнин в центральной и юго-восточной части области, где на склонах балок и речных долин встречаются остепнённые травяные сообщества [Булохов, Семенищенков, 2012, 2013; Семенищенков, 2015].

Heracleum sosnowskyi выращивали как силосное растение в некоторых колхозах в 1970-е гг., культивирование прекращено в 1980-е. В 1980–1986 гг. при изучении флоры левобережных районов Брянской обл. [Харитонцев, 1986] были отмечены единичные растения только в 2 ячейках (рис. 1). В настоящее время в тех же районах *Heracleum sosnowskyi* отмечен в 27 ячейках. Борщевик активно распространяется по обочинам дорог, противопожарным полосам и внедряется из антропогенных местообитаний в естественные сообщества. *Heracleum sosnowskyi* зарегистрирован в 92 ячейках на территории области (рис. 1), что составляет 23.6% от общего числа ячеек и 47.9% от числа обследованных.

Ритм сезонного развития на территории Брянской области

Всходы появляются после схода снега в конце марта – начале апреля. В это же время начинают разворачиваться листья у зимующих особей, формирование листовой розетки завершается в первую декаду мая. Ритм развития борщевика опережает на 7–10 дней сезонное развитие аборигенных видов, прежде всего крупнолистных нитрофильных видов *Anthriscus sylvestris*, *Aegopodium podagraria*, *Chaerophyllum aromaticum*. Раннее развитие борщевика и затенение им аборигенных видов

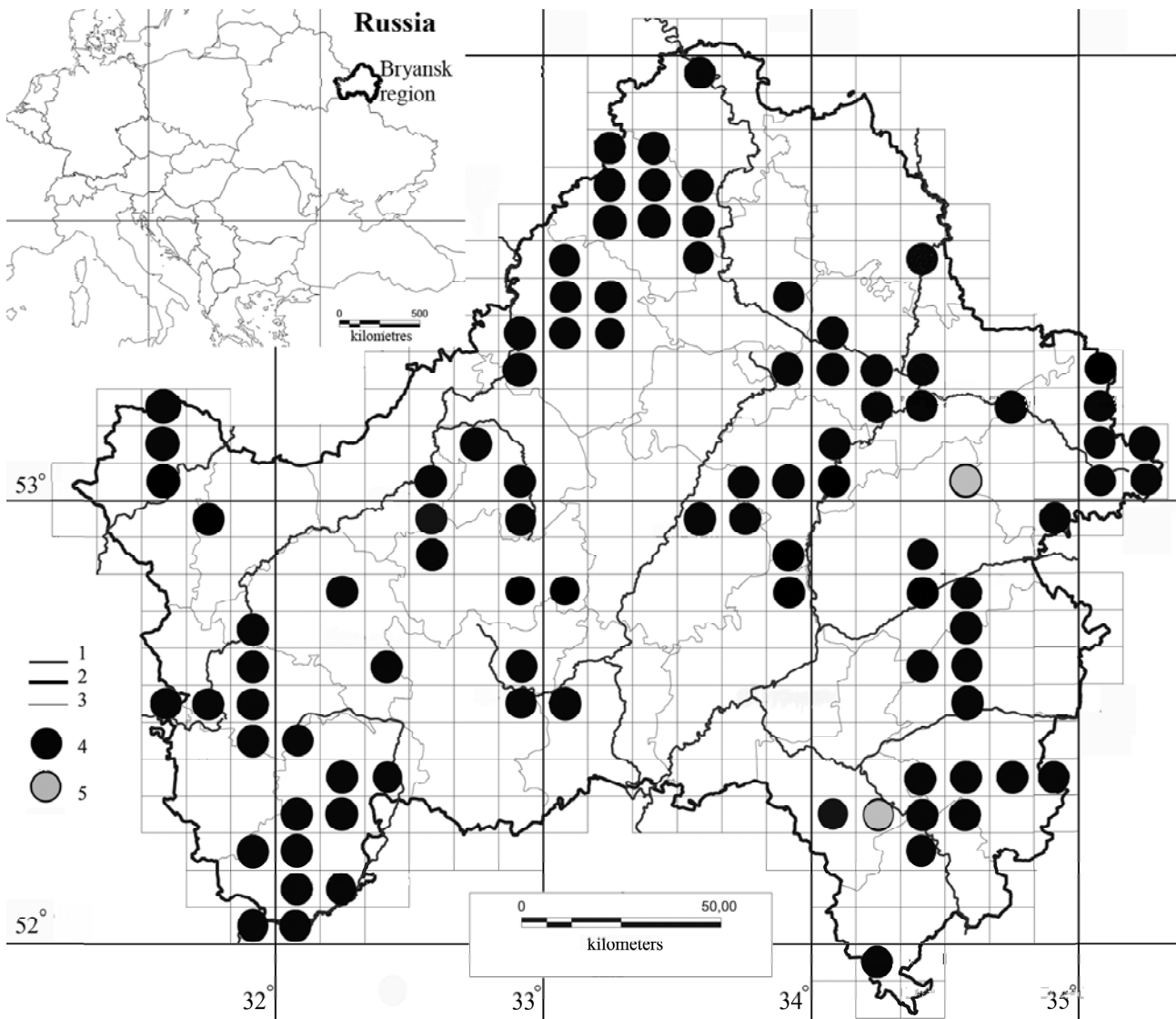


Рис. 1. Карта-схема распространения *Heracleum sosnowskyi* на территории Брянской области. Условные обозначения: 1 – речная сеть; 2 – граница области; 3 – границы районов; 4 – местонахождения *Heracleum sosnowskyi*; 5 – местонахождения *Heracleum sosnowskyi*, известные до 1986 г.

увеличивает конкурентное преимущество *Heracleum sosnowskyi*.

Развитие генеративного побега начинается в первой декаде июня, главный зонтик формируется к середине июня, боковые зонтики к концу июня. Созревание плодов на главном зонтике происходит во второй декаде июля, на боковых зонтиках – в третьей декаде. Рассеивание плодов начинается с середины июля. В августе начинается отмирание генеративных растений; после усыхания листьев, под пологом старых растений появляются растения с ювенильными листьями из покоящихся каудексов (рис. 2).

Также растения выходят из состояния покоя после скашивания и применения гербицидов. Механизм пробуждения покоящихся растений неясен; возможно, аллелопатическое влияние. Прегенеративные растения вегетируют до октября. В октябре-ноябре изредка появляются всходы из прошлогодних семян.

Цветение и образование плодов

Генеративный побег *Heracleum sosnowskyi* имеет один центральный сложный зонтик и от 3 до 34 боковых сложных зонтиков (обычно 6–8). Наибольшее число боковых зонтиков



Рис. 2. Появление растений с ювенильными листьями после отмирания генеративного растения, окр. ст. Сеща, Дубровский р-н, Брянская область, 28.08.2014.

характерно для одиночных растений. Центральное соцветие, как правило, образовано 40–126 зонтичками (обычно 50–65). В каждом зонтичке от 50 до 120 (чаще 80–90) цветков. Боковые соцветия состоят из 12–65 зонтичков. В каждом зонтичке от 12 до 100 (чаще 60–70) цветков. Плод борщевика – сухой вислоплодник, распадающийся на два мерикарпия, называемых далее семенами. Таким образом, на одном растении борщевика потенциально может формироваться около 100 000 цветков, образующих до 200 000 семян. Реальное число семян, образующихся на главном зонтике 5000–7000, на боковых зонтиках 500–700. Таким образом, на растениях борщевика формируется около 10 000–15 000 семян, что соответствует опубликованным ранее данным [Moravcová et al., 2007; Антипина, Шуйская, 2009; Черняк, 2013]. Масса 100 семян, собран-

ных в центральном зонтике, составляет 1.26 ± 0.178 г; масса 100 семян, собранных в боковых зонтиках, – 0.825 ± 0.135 г.

После скашивания некоторые растения приступают к цветению. Высота генеративных побегов, образовавшихся после скашивания – 0.4–0.7 м. Цветение начинается через 20–25 дней после скашивания. В центральном соцветии образуется 18–54 зонтичков; в зонтичке от 20 до 40 цветков. Боковых зонтиков – 2–5, с 12–65 зонтичками. В каждом зонтичке от 4 до 32 (чаще 12–17) цветков. Таким образом, на растениях борщевика после скашивания потенциально может сформироваться 1000–1500 семян.

Всхожесть семян

Семена, собранные в сентябре 2013 г., были высеяны в октябре 2013 г. партиями по 100 шт. на площади 1 м² на шести участках в природ-

ных местообитаниях (пойменный луг, суходольный луг, долина ручья, опушка широколиственного леса) и на 3 контрольных участках (вскопанная почва). Во всех случаях семена просто рассеивались на участке, без заделки в почву (имитировалось естественное распространение семян). В природных местообитаниях в течение 2014–2016 гг. не появилось ни одного всхода! Не исключено, что это связано с развитой дерниной и гибелью семян. На контрольных участках в 2014 г. всхожесть составила $39.0 \pm 5.0\%$. В 2015 г. появлялись всходы из семян прошлого года, всхожесть – $13.3 \pm 1.5\%$. Суммарная всхожесть за 2 года составила $52.3 \pm 4.1\%$.

Всхожесть семян по литературным данным составляет до 90%, в зависимости от условий стратификации [Черняк, 2013]; на второй год прорастает от 30 до 60% не проросших в первый год семян [Далькэ, 2010].

Распространение семян

Основные способы распространения диаспор *Heracleum sosnowskyi*: баллистохория, антропохория (агестохория). Реже семена распространяются гидрохорно (во время паводка). Именно таким образом борщевик внедряется в сообщества пойменных лугов и прирусловых ивняков. Часть семян остается на зонтиках после выпадения снега, и анемохионохория, вероятно, играет важную роль в распространении растения.

Для прорастания семена должны попасть на нарушенный субстрат. Тщательный поиск молодых растений (ювенильных, имматурных) в природных местообитаниях при наличии материнской колонии показал следующее: молодые растения обнаружены в местах стока воды по днищу и склонам балок, эрозионных обнажениях почвы, рывинах и на муравейниках чёрного садового муравья (*Lasius niger*). В луговых сообществах, при наличии неповреждённой дернины, молодые растения борщевика не обнаружены.

Для оценки дальности рассеивания и особенностей прорастания диаспор *Heracleum sosnowskyi* при баллистохории предложен следующий метод: от границ сообщества закла-

дывается трансекта на которой через 1 м на пробной площадке ($S=0.25 \text{ м}^2$) подсчитывается число прегенеративных (ювенильных и имматурных) растений.

В пойме р. Усожи (окрестности д. Мартыновка, Комаричский р-н) на 6 площадках трансекты произрастало соответственно: 78, 49, 28, 16, 9, 4 ювенильных и имматурных растений. На трансекте, расположенной по днищу балки (окрестности д. Дроново, Карачевский р-н), обнаружено 44, 26, 23, 7, 11, 4 прегенеративных растений. Эти результаты показывают, что основная масса семян от материнского растения самостоятельно распространяется в основном на 1–4 м; на расстоянии более 6 м молодые растения не обнаружены.

Семенной банк

В сообществе борщевика на площади 0.06 м^2 ($0.25 \times 0.25 \text{ м}$) в сентябре 2014 г. было отобрано 6 проб грунта до глубины 15 см. Образцы собраны в естественных местообитаниях в сообществе ассоциации *Urtica dioica*–*Heracleum sosnowskyi* Panasenko et al. 2014, проективное покрытие борщевика 100%, 3–4 генеративных растения на 4 м^2 , и в дериватном сообществе *Heracleum sosnowskyi*–*Salix fragilis* [*Salicetea purpurea*], проективное покрытие 60–70%, 1–2 генеративных растения на 4 м^2 . Покоящиеся растения представлены коротким каудексом (до 0.5 см) и стержневым корнем 2–4 см. В лабораторных условиях подсчитано число семян в пробах (табл. 1). Средняя плотность семян *H. sosnowskyi* в исследуемых сообществах составила 200–1000 семян/ м^2 . По литературным данным семенной банк составляет 9000–14 000 семян на 1 м^2 [Moravcová et al., 2007; Далькэ и др., 2012].

Этапы внедрения *Heracleum sosnowskyi* в естественные сообщества

1. Попадание диаспор в природные сообщества. Это попадание происходит, как правило, антропохорно. Технические работы вдоль придорожной полосы (скашивание травы, расчистка полосы от кустарников) приводят к быстрому распространению борщевика по обочинам дорог, так как техника распространяет семена от материнских растений и создаёт оп-

Таблица 1. Число семян в пробах грунтах из сообществ *Heracleum sosnowskyi*.

№ пробы	сообщество <i>Heracleum sosnowskyi</i> – <i>Salix fragilis</i>			ассоциация <i>Urtica dioica</i> – <i>Heracleetum sosnowskyi</i>		
	неповреждённые семена	повреждённые семена	покоящиеся растения	неповреждённые семена	повреждённые семена	покоящиеся растения
1	2	21	0	24	121	0
2	3	17	1	12	5	2
3	11	28	1	14	62	0
4	23	71	1	31	106	3
5	2	6	0	34	207	1
6	15	7	0	7	92	0

тимальные условия для их прорастания, нарушая целостность дернины. При создании противопожарных полос семена заносятся в естественные местообитания. Для прорастания семена должны попасть на нарушенный субстрат.

2. Через несколько лет (от 2 до 6 лет) [Kabuse, Priede, 2010; Черняк, 2013] из проросших семян формируется генеративное растение.

3. Формирование группировки борщевика в природном местообитании. При условии распространения семян от материнского растения и их прорастания в исходном луговом сообществе через 2–3 года может сформироваться группировка борщевика площадью 10–16 м². После формирования сомкнутого полога крупными листьями борщевика на высоте 0.8–1.5 м растения затеняются, так как световое довольствие уменьшается до 0.05%. По причине затенения растения исходных сообществ отмирают, дернина разрушается, и семена борщевика могут успешно прорасти после гибели материнского растения. Ювенильные и иматурные растения борщевика могут выдерживать значительное затенение и существовать под пологом растений (*Heracleum sosnowskyi*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Urtica dioica*, *Scirpus sylvaticus*) при световом довольствии 3–11% [Панасенко и др., 2013]. После гибели генеративного растения в исследуемых сооб-

ществах появляются ювенильные и иматурные растения, находившиеся в состоянии покоя.

4. Расширение площади и формирование монодоминантного маловидового сообщества на значительной площади 100–1000 м² и более.

Консортивные связи

Процесс распространения чужеземного вида на новые территории и внедрения в природные сообщества неразрывно связан с взаимодействием этого вида с местной биотой. Одними из важнейших связей является взаимодействие с опылителями и фитофагами. М.Г. Кривошеина [2009] выявила 32 вида насекомых, связанных с борщевиком в Московской области. На соцветиях борщевика Соосновского в Брянской области собрано 46 видов насекомых: усач мускусный (*Aromia moschata*), золотистая бронзовка (*Cetonia aurata*), бронзовка вонючая (*Oxythyrea funesta*), мягкотелка рыжая (*Rhagonycha fulva*), пятиточечная коровка (*Coccinella quinquepunctata*), семиточечная коровка (*Coccinella septempunctata*), двадцатидвухточечная коровка (*Psyllobora vigintiduopunctata*), узконадкрылка желтоватая (*Oedemera femorata*), узконадкрылка зелёная (*Oedemera virescens*), усачик чернозадый (*Stenurella melanura*), блестянка (*Glischrochilus (Librodor) grandis*), шипоноски

(*Mordellidae* sp.), жук-горбатка (*Variimorda fasciata*), *Acanthocnemus nigricans*, цветоед (*Meligethes* sp.), мохнатка обыкновенная (*Lagria hirta*), мягкотелка зонтичная (*Rhagoonycha fulva*), обыкновенная златоглазка (*Chrysoperla carnea*), слепень полевой (*Tabanus rusticus*), падальница-цезарь (*Lucilia caesar*), ежмуха дождевых червей (*Pollenia rudis*), синяя муха красноголовая (*Calliphora erythrocephala*), оса французская (*Polistes gallicus*), муха принавозница (*Hylemyia* sp.), шмель земляной (*Bombus terrestris*), медоносная пчела (*Apis mellifera*), журчалка смородиновая (*Syrphus ribesii*), журчалка перевязчатая (*Episyrphus balteatus*), шароноска украшенная (*Sphaerophoria scripta*), муха комнатная малая (*Fannia canicularis*), золотобрюшки (*Chrysogaster* sp.), галлица (*Cecidomyiidae* sp.), лазий рыжий (*Lasius emarginatus*), чёрный садовый муравей (*Lasius niger*), орехотворка (*Cynipidae* sp.), адельфокорис четырёхточечный (*Adelphocoris quadripunctatus*), темноватый клоп (*Orthops basalis*), слепняк (*Miridae* sp.), клоп щавелевый (*Coreus marginatus*), клоп итальянский (*Graphosoma lineatum*), клоп ягодный (*Dolycoris baccarum*), бобовая тля (*Aphis fabae*), тля (*Aphididae* sp.), глазок цветочный (*Aphantopus hyperanthus*), голубянка Икар (*Polyommatus icarus*).

Особенности сообществ, сформированных *Heracleum sosnowskyi*

Во вторичном ареале *Heracleum sosnowskyi* встречается как в антропогенных, так и в естественных местообитаниях. Он образует монодоминантные сообщества по обочинам дорог, окраинам полей, на пустырях, вблизи силосных ям, в старых садах, на залежах, где обычно формируются антропогенные сообщества классов *Artemisietea vulgaris*, *Galio-Urticetea* и *Stellarietea mediae*. В естественных местообитаниях *Heracleum sosnowskyi* внедряется в луговые сообщества класса *Molinio-Arrhenatheretea*, высокотравные естественные нитрофильные сообщества затенённых местообитаний класса *Galio-Urticetea* и сообщества пойменных лесов и кустарников класса *Salicetea purpurea*, встречается в саженных со-

сняках по склонам балок (класса *Vaccinio-Piceetea*), в разнотравных березняках (класса *Quercu-Fagetetea*) по склонам и днищам балок.

Травянистые сообщества с доминированием борщевика отнесены к ассоциации *Urtico dioicae-Heracleetum sosnowskyi* Panasenko et al. 2014, древесные сообщества к дериватным сообществам *Heracleum sosnowskyi-Salix fragilis* [*Salicetea purpurea*], *Heracleum sosnowskyi-Betula pendula* [*Quercu-Fagetetea*], характеристика которых приведена ниже.

Ассоциация *Urtico dioicae-Heracleetum sosnowskyi* Panasenko et al. 2014 [Панасенко и др., 2014]

Состав и структура. Диагностический вид – *Heracleum sosnowskyi*; константные виды: *Urtica dioica*, *Anthriscus sylvestris*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Artemisia vulgaris*, *Arctium tomentosum*. Облик сообществ (рис. 3) определяет *Heracleum sosnowskyi* (доминант), генеративные побеги которого достигают высоты 2.0–3.5 м.

Общее проективное покрытие составляет 90–100%, доля участия *H. sosnowskyi* – 70–100%. Число растений на 100 м² варьирует от 6 до 19 видов. Травостой, как правило, подразделён на 3 подъяруса. Первый (0.8–1.5 м высотой) формирует *Heracleum sosnowskyi*, изредка присутствуют *Artemisia vulgaris* и *Arctium tomentosum*; второй (0.4–0.7 м) – *Urtica dioica*, *Anthriscus sylvestris*, *Aegopodium podagraria*, *Elytrigia repens*, *Dactylis glomerata*; третий (0.1–0.2 м) – *Achillea millefolium*, *Taraxacum officinale*, *Glechoma hederacea*, *Myosoton aquaticum*, *Potentilla anserina*. Моховый ярус не развит.

Сообщества формируются, как в антропогенных местообитаниях (придорожных полосах, пустырях, окраинах ферм), так и в естественных местообитаниях (в поймах рек, на склонах и днищах балок) на свежих и влажных, слабокислых и нейтральных, богатых минеральным азотом суглинистых почвах.

В антропогенных местообитаниях сообщества с доминированием борщевика Сосновского формируются в более сухих и нарушен-



Рис. 3. Сообщество ассоциации *Urtico dioicae–Heracleetum sosnowskyi*, днище балки, окрестности д. Асовица, Комаричский р-н, Брянская область, 05.07.2013.

ных экотопах, в их ценофлоре преобладает блок диагностических видов класса *Artemisietea vulgaris* и отмечены следующие заносные виды: *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea*, *Helianthus tuberosus*, *Geranium sibiricum*, *Lactuca serriola*, *Lolium perenne*, *Lupinus polyphyllus*, *Melilotus albus*, *Solidago canadensis*. В ценофлоре сообществ естественных местообитаний выше частота встречаемости диагностических видов класса *Galio–Urticetea* и присутствуют *Angelica archangelica*, *Epilobium hirsutum*, *Eupatorium cannabinum*, *Galium aparine*. Но роль этих видов в сообществе невелика, они малочисленны, встречаются редко.

Синтаксономическое положение. Предварительно сообщества с доминированием борщевика Сосновского были отнесены к дериватному

сообществу *Heracleum sosnowskyi* [*Artemisietea vulgaris*] [Булохов и др., 2011], но после обработки большего числа геоботанических описаний выделена ассоциация *Urtico dioicae–Heracleetum sosnowskyi* Panasenکو et al. 2014.

Класс *Galio–Urticetea* Passarge ex Корецкий 1969

Порядок *Lamio albi–Chenopodietalia boni henrici* Корецкий 1969

Союз *Aegopodion podagrariae* Тх. 1967

По флористическому составу и структуре установленная ассоциация близка к ассоциации *Urtico dioicae–Heracleetum mantegazziani* Клауск 1988, характерной для Западной Европы [Vegetation..., 2009]. В Западной Европе в сообществах с доминированием *Heracleum mantegazzianum* встречаются виды [Thiele et al., 2007], которые в Восточной Европе доста-



Рис. 4. Дериватное сообщество *Salix fragilis*–*Heracleum sosnowskyi*, основание долинного склона у русла р. Десна, г. Брянск, 05.07.2013.

точно редки и находятся на восточной границе ареала, либо отсутствуют: *Trisetum flavescens*, *Lotus pedunculatus*, *Holcus lanatus*, *Holcus mollis*, *Heracleum sphondylium*, *Chaerophyllum temulum*, *Petasites hybridus*.

Дериватное сообщество *Heracleum sosnowskyi*–*Salix fragilis* [*Salicetea purpurea*]

Состав и структура. Облик сообщества определяют диагностические виды: *Salix fragilis*, *Heracleum sosnowskyi* (рис. 4).

Древесный ярус сообществ формирует *Salix fragilis*. Сомкнутость крон 40–80%. Проективное покрытие *Heracleum sosnowskyi* 50–80%. Травяно-кустарничковый ярус мозаичный, общее проективное покрытие зависит от сомкнутости растений борщевика. С наибольшим постоянством встречаются: *Rubus caesius*,

Urtica dioica, *Calystegia sepium*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*.

Сообщества встречаются вдоль русла рек, на сырых, слабо кислых, богатых азотом суглинистых почвах.

Дериватное сообщество *Heracleum sosnowskyi*–*Betula pendula* [*Quercu-Fagetea*]

Состав и структура. Облик сообщества определяют диагностические виды: *Betula pendula*, *Heracleum sosnowskyi* (рис. 5)

Древесный ярус сообществ формирует *Betula pendula*, сомкнутость крон до 60%, высота 9–10 м, в подлеске единично встречаются *Sorbus aucuparia*, *Malus sylvestris*, *Salix caprea*. Травяно-кустарничковый ярус разреженный из-за высокой сомкнутости *Heracleum sosnowskyi* 60–80%. Рассеянно встречаются: *Anthriscus*



Рис. 5. Дериватное сообщество *Heracleum sosnowskyi*–*Betula pendula*, склон балки, окр. д. Дроново, Карачевский р-н, Брянская область, 06.07.2014.

silvestris, *Geum urbanum*, *Fragaria vesca*, *Fragaria moschata*, *Mycelis muralis*, *Carex pilosa*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Carex pallescens*, *Hypericum perforatum*, *Agrimonia eupatoria*, *Leucanthemum vulgare*, *Dianthus deltoides*.

Сообщества встречаются по склонам и днищам балок, на свежих нейтральных небогатых азотом суглинистых почвах.

Заключение

Высокая семенная продуктивность, формирование значительного семенного банка, наличие покоящихся растений, более быстрое развитие в весенний период по сравнению с аборигенными видами – определяют быстрые темпы распространения *Heracleum sosnowskyi* в регионе. Проникновение в природные сообщества связано с антропохорным распространением диаспор и нарушениями растительного покрова. Внедрение *Heracleum sosnowskyi*

изменяет исходную фитосреду по причине затенения и разрушения дернины. В различных местообитаниях борщевик образует малопродуктивные сходные по структуре сообщества. Наиболее типичны для Брянской области сообщества ассоциации *Urtico dioicae*–*Heracleetum sosnowskyi*, формирующиеся, как в антропогенных, так и природных местообитаниях. Древесные сообщества с участием *Heracleum sosnowskyi* встречаются на территории региона единично.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 13-04-97525, 16-54-00036.

Автор признателен коллегам А.В. Харину, Ю.А. Семенищенкову, А.И. Ващекину, М.С. Холенко, И.М. Ивенковой за помощь в сборе и обработке материала и А.Н. Шумику за помощь в определении насекомых.

Литература

- Адвентивная флора Москвы и Московской области / С.Р. Майоров, В.Д. Бочкин, Ю.А. Насимович, А.В. Щербаков. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 +120 (цв.) с.
- Антипина Г.С., Шуйская Е.А. Семенная продуктивность инвазионного вида Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Южной Карелии // Учёные записки Петрозаводского гос. ун-та. Серия: Естественные и технические науки. 2009. № 5 (99). С. 23–25.
- Булохов А.Д., Клюев Ю.А., Панасенко Н.Н. Сообщества неофитов в Брянской области // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 5. С. 606–621.
- Булохов А. Д., Семенищенков Ю. А. Ботанико-географическое районирование Брянской области // Вестник Брянского государственного университета. Точные и естественные науки. 2012. № 4 (1). С. 51–56.
- Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А. Ботанико-географические особенности ксеромезофитных широколиственных лесов союза *Quercion petraeae* Zylymi et Jakucs ex Jakucs 1960 южного Нечерноземья России // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 2013. № 1. С. 10–24.
- 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.
- Далькэ И.В. Биологические особенности борщевика Сосновского (Электронный документ). 2010 // (<http://proboreshchik.ru/>). Проверено 07.01.2016.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г., Малышев Р.В., Головкин Т.К. Борщевик Сосновского – инвазивный вид в агроклиматической зоне Республики Коми // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Матер. II междунар. науч.-практ. конф. Минск (Беларусь), 2012. С. 440–443.
- Кривошеина М.Г. Насекомые (Insecta), связанные с борщевиком Сосновского в Московской области, и их роль в биоценозах // Бюллетень Московского общ-ва испытателей природы. Отдел биологический. 2009. Т. 114, вып. 1. С. 26–28.
- Манденова И. П. Борщевик – *Heracleum* L. // Флора СССР. 1951. Т. 17. С. 223–259.
- Панасенко Н.Н. Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения // Вестник Удмуртского университета. 2013. Сер. 6. Вып. 2. С. 17–22.
- Панасенко Н.Н. Black-list флоры Брянской области // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 127–131.
- Панасенко Н.Н., Харин А.В., Ивенкова И.М., Зайцев С.А. Некоторые сведения о биологии борщевика Сосновского в Брянской области // Вестник Брянского государственного университета. 2013. № 4. С. 139–142.
- Панасенко Н.Н., Харин А.В., Ивенкова И.М., Куликова Е.Я. Сообщества растений трансформеров: ассоциация *Urtico dioicae-Heracleetum sosnowskyi* // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 2014. 2 (5). С. 48–53.
- Поцепай Ю.Г. Синантропная растительность и её использование для фитомелиорации селитебных территорий: на примере Брянской области. Дис. ... канд. биол. наук. Брянск, 2008. 322 с.
- Природные ресурсы и окружающая среда субъектов Российской Федерации. Центральный федеральный округ. Брянская область / Администрация Брянской обл.; Под ред. Н.Г. Рыбальского, Е.Д. Самотёсова, А.Г. Митюкова. М.: НИИ-Природа, 2007. 1144 с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Растительность Европейской части СССР / Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 429 с.
- Семенищенков Ю.А. Ботанико-географическое районирование бассейна Верхнего Днепра (Россия) на основе синтаксономии лесной растительности // Бот. журн. 2015. Т. 100. № 7. С. 625–657.
- Сукачёв В.Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. М.; Л.: Книга, 1928. 232 с.
- Харитонцев Б.С. Флора левобережья реки Десны в пределах Брянской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 329 с.
- Черняк Д.М. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) и Борщевик Меллендорфа (*Heracleum moellendorffii* Hance) на юге Приморского края (биологические особенности, перспективы и биологическая активность): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2013. 27 с.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Wien New York, 1964. 865 s.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
- Kabuce N., Priede N. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet –*Heracleum sosnowskyi* (Электронный документ). 2010 // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species NOBANIS // (<https://www.nobanis.org/>). Проверено 07.01.2016.
- Kopečky K., Hejní J. K fytocenologickému hodnocení a rozsírení antropogenních porostů s *Anthriscus nitida* (Wahl.) Haszlinzsky v Orlických horách // Preslia. 1974. P. 57–63.
- Kopečky K., Hejní S. Die Anwendung einer deduktiven Methode syntaxonomischer Klassifikation bei der Bearbeitung der straßenbegleitenden Pflanzengesellschaften Nordostbuhmens // Vegetatio. 1978. Vol. 36. No 1. S. 43–51.
- Moravcová L., Pyšek P., Krinke L., Pergl J., Perglová I., Thompson K. Seed Ecology of *Heracleum mantegazzianum* and *H. sosnowskyi*, Two Invasive Species with Different Distributions in Europe // Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). 2007. CAB International. P. 157–169

- Mucina L. Classification of vegetation: Past, present and future // J. Veget. Sci. 1997. Vol. 8. No 6. P. 751–760.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and distribution. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
- The Giant Hogweed Best Practice Manual. Guidelines for the management and control of an invasive weed in Europe / Eds. C. Nielsen, H.P. Ravn, W. Nentwig, M. Wade. Hoersholm (Denmark): Forest & Landscape, 2005. 44 p.
- Thiele J., Otte A., Eckstein L. Ecological needs, habitat preference and plant communities invaded by *Heracleum mantegazzianum* // Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). CAB International, 2007. P. 126–143.
- Vegetation of the Czech Republic. 2, Ruderal, weed, rock and scree vegetation / Editor Milan Chytrý. Vyd. 1. Praha: Academia, 2009. 524 s.

SOME ISSUES IN BIOLOGY AND ECOLOGY OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN

© 2016 Panasenko N.N.

I.G. Petrovsky Bryansk State University, Bryansk 241036.
e-mail: panasenkobot@yandex.ru

The article presents an evaluation of the *Heracleum sosnowskyi* distribution in the Bryansk oblast. The features of flowering and seed breeding are considered, the list of the insects collected on inflorescences is given.

The mechanism of invasion of *Heracleum sosnowskyi* in natural communities is described. Invasion into natural communities is connected with the anthropochory and disturbance of vegetation cover. High seed production, formation of a large seed bank, existence of dormant plants, and rapid development in the spring determine the fastest rates of *Heracleum sosnowskyi* secondary range expansion.

The communities of association *Urtico dioicae–Heracleum sosnowskyi* Panasenko et al. 2014 are widely distributed in the region. Wood communities with participation of *Heracleum sosnowskyi* (com. *Heracleum sosnowskyi–Salix fragilis*, com. *Heracleum sosnowskyi–Betula pendula*) occur on the territory of the Bryansk oblast sporadically.

Keywords: *Heracleum sosnowskyi*, Bryansk oblast, distribution, phenology, seed reproduction, invasion, plant communities.

УДК 581.9

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ИНВАЗИОННОГО ВИДА *SWIDA ALBA* (L.) OPIZ (CORNACEAE) И СООБЩЕСТВ С ЕГО УЧАСТИЕМ В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2015 Семенищенков Ю.А.

Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского,
241036, г. Брянск, ул. Бежицкая, 14.
e-mail: yuricek@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.09.2015

В статье показано распространение в Брянской области инвазионного кустарника *Swida alba* (L.) Opiz (Cornaceae), охарактеризованы экологические особенности его местообитаний и растительные сообщества с его участием. Выявлены сообщества гигрофитной пойменной древесной и кустарниковой растительности, в которых *S. alba* имеет высокое фитоценотическое значение. Сделано предположение о негативном последствии внедрения *S. alba* в сообщества, что проявляется в снижении видового богатства травянистых растений под лесным пологом в изучаемых сообществах.

Ключевые слова: *Swida alba* (L.) Opiz., пойменные леса, Брянская область.

Введение

Свидина белая – *Swida alba* (L.) Opiz (Cornaceae) – европейско-азиатский континентальный температурно-бореальный кустарник [Rothmaler, 1976], естественный ареал которого охватывает Сибирь, Дальний Восток и северо-восточные области европейской части России, где его распространение к юго-западу ограничено долиной Волги [Ареалы..., 1977; Флора Сибири..., 1996] (рис. 1). Для юго-западных областей России указывается как декоративный дичающий интродуцированный вид, широко используемый в озеленении [Маевский, 2014].

В Южном Нечерноземье России *S. alba* является инвазионным видом [Булохов, Величкин, 1998; Панасенко, 2009; Калужская флора..., 2010; Маевский, 2014]. В частности, для Брянской обл. свидина неоднократно приводилась как декоративный дичающий интродуцированный вид [Гроздов, 1952, 1964; Босек, 1975, 1985; Булохов, Величкин, 1998; Панасенко, 2009, 2014]. Одичание *S. alba* отмечалось в соседних Калужской, Московской и Смоленской областях [Речан, Малышева и др., 1993; Решетникова, 2002; Калужская флора..., 2010;

Адвентивная..., 2012]. В последние десятилетия появились данные о формировании в бассейне Десны в Брянской обл. спонтанных сообществ, в которых *S. alba* имеет большое эдификаторное значение. Негативными последствиями внедрения *S. alba* является зарастание кустарниками мелиоративных каналов, берегов малых рек и пойменных сенокосов на обильно увлажняемых почвах. В настоящей статье приведены результаты изучения распространения *S. alba* и сообществ с её участием, продемонстрирована высокая фитоценотическая активность данного вида в пойменных растительных сообществах и охарактеризованы фитоценотические связи *S. alba* в условиях вторичного ареала в Брянской области.

Материалы и методы

В 2004–2015 гг. автором проведено выявление местонахождений *S. alba* в бассейне Средней Десны на 24 флористических маршрутах протяжённостью от 1.5 до 8.5 км на территории Брянского, Выгоничского и Жуковского районов Брянской обл. Исследования проводились в период с июня по сентябрь, в отдельных точках свидина белая найдена в безлист-

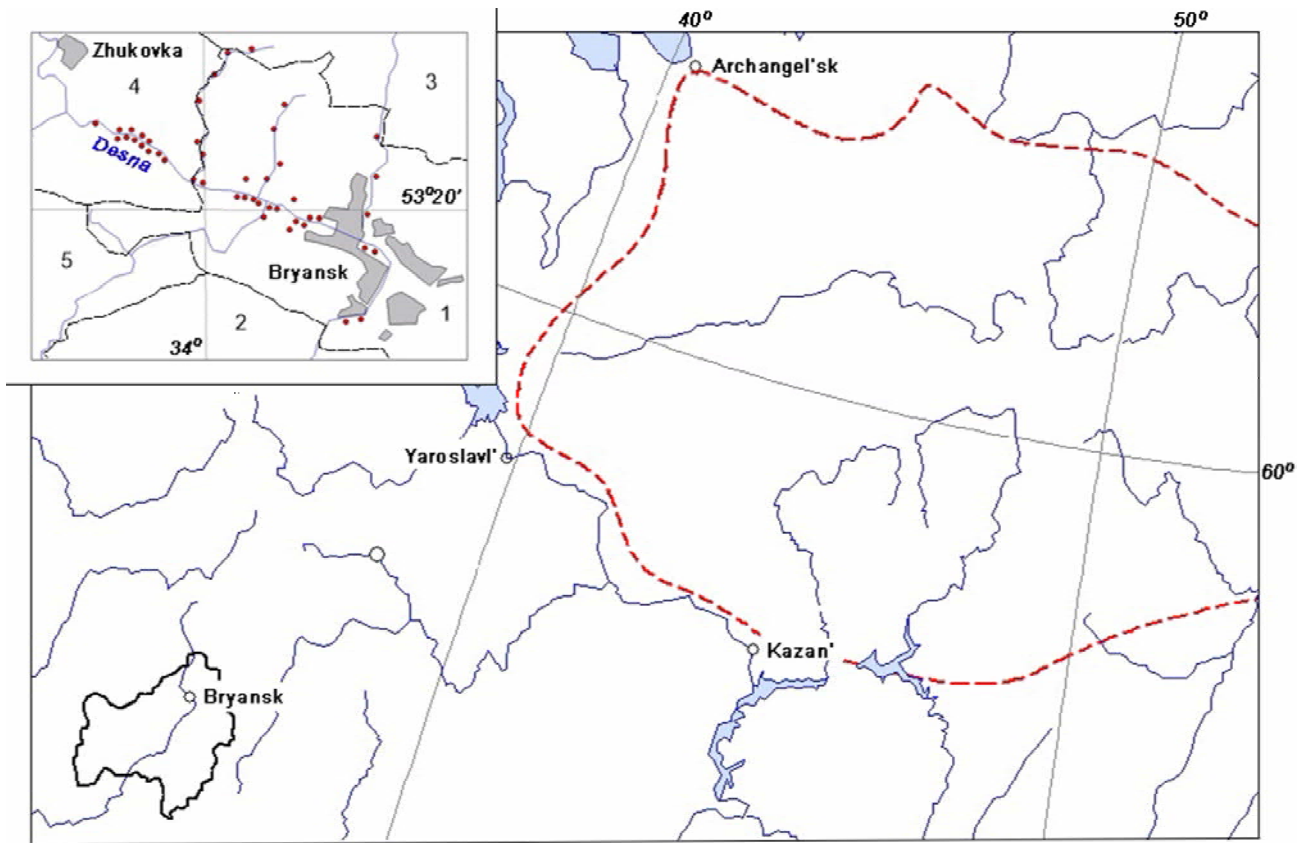


Рис. 1. Западная граница естественного распространения *S. alba* (L.) Opiz [Ареалы..., 1977] (обозначена жирной пунктирной линией). Границы Брянской обл. обозначены жирной линией. На врезке – местонахождения *S. alba* в долине р. Десны в Брянской обл. обозначены чёрными точками; районы области – цифрами: 1 – Брянский, 2 – Выгоничский, 3 – Дятьковский, 4 – Жуковский, 5 – Жирятинский; границы районов показаны пунктиром.

ном состоянии в зимний период. В обнаруженных местонахождениях *S. alba* выполнены геоботанические описания растительных сообществ, послужившие основой для разработки классификации на основе метода Ж. Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964]. Для наблюдения за динамикой насаждений изучаемого вида в 2004 г. заложены площадки 20×20 м в сообществах разных типов с участием *Swida alba*. Повторное описание основных параметров, характеризующих динамику на площадках, проведено в 2014 г.

Названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову [1995], мохообразных – по М.С. Игнатову и др. [Ignatov et al., 2006].

Результаты исследования

Распространение вида в Брянской области. В ходе флористико-геоботанического исследования деснянской долины в Брянской

обл. отмечены многочисленные местонахождения *S. alba* (рис. 1). Ниже приводится описание находок (табл. 1). В обнаруженных местонахождениях *S. alba* успешно сохраняется и расселяется.

Распространение *S. alba* ограничено отрезком долины от д. Меловка и места впадения в Десну р. Угость (Жуковский р-н) у северо-западной границы ландшафта Брянского ополья до п. Супонево (Брянский р-н) – на юго-востоке, где зафиксированы лишь единичные растения. Южнее – на отрезке п. Добрунь (Брянский р-н) – п. Полужье (Выгоничский р-н) вид не обнаружен. В других районах Брянской обл. местонахождения сообществ со значительной фитоценотической ролью *S. alba* пока не известны. Отдельные случаи дичания отмечены автором в местах интродукции вида – в лесополосах вдоль железной дороги в Выгоничском и Жуковском районах. Самые ранние сбо-

Таблица 1. Местонахождения *Swida alba* в долине р. Десны и её притоков в Брянской области

Район	Местонахождение	Географические координаты	Дата находки
Брянский	Центральная пойма р. Десны	N53.35°; E34.09°	24.09.2004
Брянский	Центральная пойма р. Десны	N53.35°; E34.08°	24.09.2004
Брянский	Центральная пойма р. Десны	N53.35°; E34.08°	24.09.2004
Брянский	Центральная пойма р. Десны	N53.34°; E34.13°	12.08.2004; 17.08.2014
Брянский	Центральная пойма р. Десны	N53.33°; E34.16°	26.09.2004; 18.07.2015
Брянский	Центральная пойма р. Десны	N53.33°; E34.18°	12.08.2005
Брянский	Центральная пойма р. Десны	N53.31°; E34.21°	26.09.2004
Брянский	Центральная пойма р. Десны	N53.29°; E34.26°	26.09.2004
Брянский	Берега р. Госомка	N53.33°; E34.15°	9.07.2004
Брянский	Берега и прирусловая пойма р. Сенна	N53.36°; E34.12°	12.08.2007
Брянский	Прирусловая пойма р. Сенна	N53.37°; E34.14°	27.09.2009
Брянский	Прирусловая и центральная пойма р. Серижа	N53.40°; E33.99°	20.09.2010
Брянский	Мелиоративные каналы в центральной пойме р. Десны	N53.32°; E34.15°	17.08.2014
Брянский	Заболоченные низины вдоль автотрассы	N53.32°; E34.15°	26.09.2004
Жуковский	Прирусловая пойма р. Десны	N53.42°; E33.84°	30.09.2005
Жуковский	Прирусловая пойма р. Десны	N53.40°; E34.88°	30.09.2005
Жуковский	Прирусловая пойма р. Десны	N53.39°; E33.90°	29.09.2005
г. Брянск	Прирусловая пойма р. Десны	N53.29°; E34.26°	29.09.2004; 29.08.2014
г. Брянск	Прирусловая пойма р. Десны	N53.28°; E34.33°	15.09.2004
г. Брянск	Прирусловая пойма р. Десны	N53.27°; E34.36°	23.08.2015
г. Брянск	Прирусловая пойма р. Десны	N53.19°; E34.27°	29.09.2004
г. Брянск	Прирусловая пойма р. Десны	N53.20°; E34.34°	20.09.2011
г. Брянск	Прирусловая пойма р. Болвы	N53.30°; E34.34°	16.09.2014
г. Брянск	Прирусловая пойма р. Болвы	N53.43°; E34.39°	16.09.2014
г. Сельцо	Заболоченные берега ручья	N53.36°; E34.09°	4.09.2004
г. Сельцо	Центральная пойма р. Десны	N53.35°; E34.08°	4.09.2004

ры *S. alba* в Гербарии Брянского государственного университета им. академика И.Г. Петровского (BRSU) относятся к парковым посадкам г. Брянск и Новозыбковского р-на и датируются 1953 и 1965 гг., соответственно.

Отсутствие современных литературных данных о распространении свидины белой на территории области в составе естественных сообществ и анализ результатов проведённого обследования позволяют утверждать, что процесс натурализации данного вида начался во второй половине XX в. и продолжается в настоящее время. Следует отметить, что искусственное распространение этого вида в долине р. Десны для закрепления берегов или с другими целями не проводилось.

Местообитания и экология. Свидина активно расселяется и входит в состав естественных сообществ ивняков и черноольшаников, которые формируются в прирусловой части долины р. Десны и её левобережных притоков на подтопляемых обильно увлажнённых торфяных, торфяно-глеевых, иловато-торфяных почвах. Изредка встречается в пойменных дубовых лесах в прирусловой пойме Десны на пойменных дерновых, слоистых почвах, а также осваивает антропогенные местообитания: берега обводнённых мелиоративных каналов

в пойме и заболоченные низины у автодорожных насыпей.

В своих характерных местообитаниях *S. alba* обладает высокой конкурентной способностью, при разрастании становится доминантом в подлеске и сильно затеняет почву. Это возможно благодаря крупной листовой пластинке, значительной высоте кустарника (до 3.5 м) и «разваливающейся» форме кроны. Так, например, в возрасте 8 лет (установлен по спилу побега), кустарник свидины в подлеске ивняка в пойме Десны у п. Бордовичи имел 2.8 м в высоту, отдельные ветви достигали 4.5 м в длину, а общая проекция кроны составила около 8 м². Размножение кустарника идёт активно как семенным, так и вегетативным путями.

Для сообществ с доминированием *S. alba* характерно низкое видовое богатство (13–29 видов растений на 400 м²), что, скорее всего, связано с высоким затенением. Иногда формируются мёртвопокровные насаждения.

Некоторые показатели, характеризующие динамику сообществ с большой фитоценотической ролью *S. alba*, приведены в табл. 2.

Можно сделать вывод, что в обоих наблюдаемых сообществах за десятилетний период существенно возросло проективное покрытие *S. alba*. С этим, вероятнее всего, можно свя-

Таблица 2. Динамика сообществ с участием *Swida alba* за десятилетний период

Локализация площадки	Брянский р-н, у п. Хотылёво, топкая низина у подножия коренного склона долины р. Десна		г. Брянск, пойма р. Десна у Литейного моста	
Тип растительного сообщества	Приручьевой гигрофитный черноольшаник, асс. <i>Urtico-Alnetum</i>		Пойменный гигрофитный лес с доминированием в древостое <i>Salix fragilis</i> , асс. <i>Salicetum fragilis</i>	
Даты наблюдений	26.09.2004	17.08.2014 г.	29.09.2004	29.08.2014 г.
Проективное покрытие <i>S. alba</i> , %	25	50	80	95
Общее проективное покрытие кустарникового яруса, %	40	50	80	95
Проективное покрытие травяного яруса, %	40	25	75	40
Число видов травянистых растений	22	20	23	16
Примечание	–	–	–	Идёт активное внедрение в сообщество <i>Acer negundo</i>

зять снижение как проективного покрытия, так и числа видов травянистых растений в сообществах. В сообществе, описанном в г. Брянск с 2004 по 2014 г. отмечено выпадение из флористического состава некоторых светолюбивых видов (*Inula salicina*, *Lythrum salicaria*, *Tanacetum vulgare*, *Vicia cracca*), которые обычно широко встречаются в разреженных пойменных лесах. Кроме того, в сообществе, описанном в г. Брянск, отмечено активное внедрение в кустарниковый ярус инвазионного вида *Acer negundo*, успешно конкурирующего со свидиной. Эти два вида создают высокое затенение, сплошное общее покрытие в кустарниковом ярусе, что, возможно, приводит к существенному сокращению числа видов травянистых растений. Изучение конкуренции этих двух инвазионных видов вызывает отдельный интерес и будет продолжено.

Б.В. Гроздов [1952] сделал предположение, что различные виды рода *Swida* замещают друг друга в похожих типах сообществ в разных географических регионах. В частности, для флоры Южного Нечерноземья России характерен другой вид этого рода – *S. sanguinea* (L.) Oriz – европейский меридионально-температный субокеанический вид, распространённый от Прибалтики до низовьев Дона [Ареалы..., 1977]. Как отмечает Б.В. Гроздов [1964], *S. sanguinea* обладает большой экологической пластичностью и на территории Брянской обл. встречается в различных типах сообществ: от широколиственных (дубовых) лесов правобережья Десны на карбонатных сухих почвах до обильно увлажнённых берегов рек, где образует густые заросли (например, в долине р. Снежеть). *S. alba* значительно менее пластична. Она предпочитает местообитания с более увлажнёнными почвами, а спектр её местообитаний достаточно однообразен. Поэтому об однозначном экологическом замещении этих видов друг другом говорить нельзя.

Фитоценотические связи. В пределах своего естественного ареала *S. alba* встречается в растительных сообществах различного типа. Так, в Заволжье этот кустарник входит в состав подлеска широколиственных кленово-липово-дубовых лесов вместе с *Corylus avel-*

lana, *Crataegus sanguinea*, *Euonymus verrucosa*, *Frangula alnus*, *Lonicera tatarica*, *L. xylosteum*, *Padus avium* [Растительность..., 1980], а также встречается вдоль берегов рек и ручьёв, на островах и пойменных лугах, не образуя самостоятельных зарослей [Пояркова, 1951]. Этот вид обычен в подлеске предуральских и уральских липняков, вязовников и черноольшаников [Горчаковский, 1968]. В Восточной Сибири свидина отмечается в кустарниковом ярусе ивово-тополёвых, лиственничных и лиственнично-берёзовых (с *Betula platyphylla*) лесов [Таран и др., 2004]. *S. alba* нередко встречается, а в ряде случаев доминирует в сообществах западносибирских пойменных ивово-тополёвых лесов, лесных и кустарниковых болот, а также влажных берёзовых и осиновых лесов, относимых к классу *Brachypodio pinnatae–Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Latchinsky 1991. В поймах Оби и Иртыша в пределах таёжной зоны распространены сообщества союза мезофитных травяных мелколиственных и светлохвойных лесов союза *Rosomajalis–Betulion pendulae* Iljina ex Taran 2000, в состав диагностических видов которого входит *S. alba* [Таран и др., 2004].

Для характеристики фитоценотических связей *S. alba* в условиях вторичного ареала в Брянской обл. нами описаны сообщества пойменной растительности с участием данного вида. Значительная фитоценотическая роль свидины белой в них позволила установить отдельные субассоциации в составе ассоциаций черноольховых и ясенево-ивовых лесов, установленных на основе метода флористической классификации [Булохов, Семенищенков, 2004; Семенищенков, 2009]. Однако в целом помимо указанного участия в таких сообществах *S. alba* эти сообщества мало отличаются по составу флоры от типичных для ассоциаций. Поэтому в настоящей работе мы считаем правомерным выделение сообществ с высокой фитоценотической активностью свидины белой в ранге вариантов *Swida alba* в составе разных ассоциаций, которые относятся к разным классам растительности.

Черноольховые гигрофитные леса, представленные преимущественно в прирусловой

пойме р. Десна, относятся к асс. *Urtico dioicae–Alnetum glutinosae* Bulokhov et Solomeshch 2003 в составе союза *Alnion incanae* Pawłowski et al. 1928 и класса *Carpino–Fagetea* Jakucs ex Passarge 1968. Для них характерно наличие выраженного подлеска из свидины белой, а в составе ценофлоры отмечаются широколиственные виды указанного класса и гело- и гигрофильные виды, характеризующие союз *Alnion incanae*.

Сообщества, древесный ярус которых формирует *Salix fragilis*, правильнее относить к широко понимаемой асс. *Salicetum fragilis* Passarge 1957 в составе класса *Salicetea purpureae* Moor 1958. Прирусловые кустарниковые сообщества, распространённые в долинах небольших рек и ручьёв в долине Десны относятся к асс. *Salicetum triandrae* Malcuit 1929 того же класса. Доминирующим в них видом выступает *Salix triandra* с участием *S. viminalis*, *S. cinerea*, *Frangula alnus*.

В составе сообществ всех перечисленных синтаксонов обильны характерные виды как союза *Alnion incanae*, так и классов *Salicetea purpureae* и *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et al. 1946. Многие из этих видов являются общими для данных высших единиц

классификации и распространены в пойменных, гигро- и гелофитных местообитаниях с азональной растительностью.

Особый синтаксономический статус имеют прирусловые кустарниковые сообщества, с полным преобладанием в верхнем ярусе *S. alba*. Их с позиций дедуктивного подхода К. Кореcký и Н. Hejný [1974] следует трактовать как безранговые единицы – «дериватные сообщества» в составе класса *Salicetea purpureae*, отмечая таким образом инвазионный характер их ценообразователя и флористическую близость к типичным пойменным кустарниковым сообществам данного класса.

Флористическое сравнение синтаксонов, объединяющих сообщества с высокой фитоценотической ролью *S. alba* в Брянской обл., приведено в табл. 3. Балльные оценки по шкалам Н. Ellenberg et al. [1991] позволяют сделать вывод, что сообщества свидины белой формируются на влажных (7.1–7.6), слабнокислых или близких к нейтральным (5.9–6.7) и достаточно богатых минеральным азотом (5.3–6.4) почвах.

Заключение

Инвазионный кустарник *S. alba* в Брянской обл. имеет многочисленные местонахождения,

Таблица 3. Сравнительная таблица синтаксонов, объединяющих сообщества с высокой фитоценотической ролью *Swida alba* в Брянской области

Номера синтаксонов	Ярус	1	2	3	4
Число описаний		12	14	9	8
Характеристики почвы, определённые по шкалам Н. Ellenberg et al. [1991]					
Влажность		7.6	7.1	7.6	7.5
Кислотность		5.9	6.6	6.7	6.6
Богатство минеральным азотом		5.3	6.4	6.3	6.2
Диагностические виды (далее – д. в.) асс. <i>Urtico dioicae–Alnetum glutinosae</i>					
<i>Alnus glutinosa</i>	A1	V	III	I	I
<i>Urtica dioica</i>	C	V	V	II	II
Д. в. асс. <i>Salicetum fragilis</i>					
<i>Salix fragilis</i>	A1	II	V	I	.
Д. в. асс. <i>Salicetum triandrae</i>					
<i>Salix triandra</i>	B	I	.	V	I
Д. в. вар. <i>Swida alba</i>					
<i>Swida alba</i>	B	V	V	V	V
Д. в. союза <i>Alnion incanae</i>					
<i>Geum rivale</i>	C	V	I	.	.

Номера синтаксонов	Ярус	1	2	3	4
Число описаний		12	14	9	8
<i>Lysimachia nummularia</i>	C	V	IV	.	.
<i>Lysimachia vulgaris</i>	C	IV	III	II	III
<i>Ranunculus repens</i>	C	III	IV	II	II
<i>Athyrium filix-femina</i>	C	III	.	.	I
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	C	III	.	.	.
<i>Dryopteris carthusiana</i>	C	III	II	.	I
<i>Ulmus laevis</i>	B	II	.	I	.
<i>Impatiens noli-tangere</i>	C	I	II	.	.
<i>Mentha arvensis</i>	C	I	III	II	I
<i>Padus avium</i>	B	I	I	II	I
<i>Equisetum pratense</i>	C	I	I	III	II
<i>Galium aparine</i>	C	I	I	III	III
<i>Caltha palustris</i>	C	I	.	.	.
<i>Deschampsia cespitosa</i>	C	I	.	.	.
<i>Glechoma hederacea</i>	C	.	IV	II	II
<i>Ulmus laevis</i>	A1	.	IV	.	.
<i>Aegopodium podagraria</i>	C	.	III	.	.
<i>Rubus caesius</i>	C	.	III	.	I
<i>Galium uliginosum</i>	C	.	II	I	.
<i>Viburnum opulus</i>	B	.	II	I	I
<i>Festuca gigantea</i>	C	.	I	.	.
Д. в. класса <i>Carpino-Fagetea</i>					
<i>Acer platanoides</i>	A2-B	IV	IV	.	.
<i>Euonymus europaea</i>	B	IV	V	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	C	I	I	.	.
<i>Scrophularia nodosa</i>	C	I	II	I	I
<i>Fraxinus excelsior</i>	B	.	IV	.	.
<i>Geum urbanum</i>	C	.	III	.	.
<i>Mycelis muralis</i>	C	.	II	.	.
<i>Tilia cordata</i>	A2-B	.	II	.	.
<i>Corylus avellana</i>	B	.	I	I	.
Д. в. классов <i>Salicetea purpureae</i> и <i>Alnetea glutinosae</i>					
<i>Equisetum fluviatile</i>	C	V	II	I	I
<i>Filipendula ulmaria</i>	C	V	IV	I	III
<i>Humulus lupulus</i>	C	V	III	III	II
<i>Ribes nigrum</i>	B	V	IV	I	I
<i>Scutellaria galericulata</i>	C	III	II	II	II
<i>Scirpus sylvaticus</i>	C	IV	II	.	.
<i>Galium palustre</i>	C	III	I	.	.
<i>Phragmites australis</i>	C	II	.	I	I
<i>Carex vesicaria</i>	C	II	.	.	.
<i>Calystegia sepium</i>	C	I	IV	I	I
<i>Stachys palustris</i>	C	I	II	II	II
<i>Myosotis palustris</i>	C	I	II	II	I
<i>Frangula alnus</i>	B	I	I	II	.
<i>Myosoton aquaticum</i>	C	I	I	.	.

Номера синтаксонов	Ярус	1	2	3	4
Число описаний		12	14	9	8
<i>Juncus effusus</i>	С	I	.	.	.
<i>Viola palustris</i>	С	I	.	.	.
<i>Lycopus europaeus</i>	С	.	IV	III	II
<i>Solanum dulcamara</i>	С	.	II	II	I
<i>Salix alba</i>	В	.	I	I	.
<i>Agrostis stolonifera</i>	С	.	I	.	.
<i>Geranium palustre</i>	С	.	I	I	.
Прочие виды					
<i>Oenanthe aquatica</i>	С	III	.	.	.
<i>Poa palustris</i>	С	IV	I	II	.
<i>Brachytecium rutabulum</i>	D	III	I	.	.
<i>Angelica sylvestris</i>	С	II	I	.	.
<i>Calliargon cordifolium</i>	D	II	I	.	.
<i>Brachytecium rivulare</i>	D	I	II	.	.
<i>Rumex obtusifolius</i>	С	I	II	.	.
<i>Rhizomnium punctatum</i>	D	I	I	.	.
<i>Plagiomnium undulatum</i>	D	I	I	.	.
<i>Rubus idaeus</i>	В	I	I	.	.
<i>Salix caprea</i>	В	I	I	.	.
<i>Carex acuta</i>	С	I	.	.	.
<i>Cicuta virosa</i>	С	I	.	.	.
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	С	I	.	.	.
<i>Epilobium palustre</i>	С	I	.	.	.
<i>Galeopsis bifida</i>	С	I	.	.	.
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	D	I	.	.	.
<i>Silene nutans</i>	С	I	.	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	В	I	.	.	.
<i>Thyselinum palustre</i>	С	I	.	.	.
<i>Acer negundo</i>	В	.	II	I	I
<i>Arctium lappa</i>	С	.	II	.	I
<i>Echinocystis lobata</i>	С	.	II	II	.
<i>Veronica beccabunga</i>	С	.	II	.	.
<i>Chaerophyllum aromaticum</i>	С	.	II	.	.
<i>Anthriscus sylvestris</i>	С	.	I	I	.
<i>Tanacetum vulgare</i>	С	.	I	I	I
<i>Lythrum salicaria</i>	С	.	I	.	I
<i>Persicaria hydropiper</i>	С	.	I	I	.
<i>Bidens tripartita</i>	С	.	I	.	.
<i>Chelidonium majus</i>	С	.	I	.	.
<i>Cirsium arvense</i>	С	.	I	.	.
<i>Erigeron annuus</i>	С	.	I	.	.
<i>Epilobium montanum</i>	С	.	I	.	.
<i>Impatiens grandulifera</i>	С	.	I	.	.
<i>Inula salicina</i>	С	.	I	.	.
<i>Sambucus racemosa</i>	В	.	I	.	.

Номера синтаксонов	Ярус	1	2	3	4
Число описаний		12	14	9	8
<i>Senecio</i> sp.	С	.	I	.	.
<i>Stellaria media</i>	С	.	I	.	.
<i>Stellaria nemorum</i>	С	.	I	.	.
<i>Torilis japonica</i>	С	.	I	.	.
<i>Typha latifolia</i>	С	.	I	.	.
<i>Vicia cracca</i>	С	.	I	I	.
<i>Salix cinerea</i>	В	.	.	II	II
<i>Bidens frondosa</i>	С	.	.	I	II
<i>Drepanocladus fluitans</i>	D	.	.	I	I

Примечания к таблице. Обозначения синтаксонов: 1 – асс. *Urtico dioicae*–*Alnetum glutinosae* var. *Swida. alba*, 2 – асс. *Salicetum fragilis* var. *S. alba*, 3 – асс. *Salicetum triandrae* var. *S. alba*, 4 – дериватное сообщество *S. alba* [*Salicetea purpureae*]. Обозначения ярусов и подъярусов: А1 – первый древесный подъярус, А2 – второй древесный подъярус, В – кустарниковый ярус, С – травяной ярус, D – моховой ярус. Постоянство видов дано по пятибалльной шкале: «I» – 10–20% описаний; «II» – 21–40%; «III» – 41–60%; «IV» – 61–80%; «V» – 81–100% описаний.

приуроченные к долине р. Десны и её притоков. Свидина белая характеризуется высокими эдификаторными свойствами, активно внедряется под полог ивовых и черноольховых лесов и формирует спонтанные насаждения в поймах. Приведённая в статье сравнительная таблица синтаксонов пойменной растительности характеризует фитоценотические связи *S. alba*, сложившиеся в условиях вторичного ареала этого вида, и демонстрирует его высокую фитоценотическую активность в сообществах пойменных лесов. Отмечены негативные последствия внедрения *S. alba*, проявляющиеся в снижении видового богатства травянистых растений под лесным пологом в изучаемых сообществах. Необходимы дальнейшие наблюдения за динамикой сообществ с участием данного кустарника и его конкуренцией с другими аборигенными и инвазионными видами.

Литература

- Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. 412 с.
- Ареалы деревьев и кустарников СССР. М.; Л., 1977. 164 с.
- Босек П.З. Растения Брянской области. Брянск: Приокское кн. изд-во, 1975. 465 с.
- Босек П.З. О встречаемости интродуцированных видов древесных растений в Брянской области // Бюл. ГБС АН СССР. 1985. № 138. С. 22–25.

- Булохов А.Д., Величкин Э.М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России. 2-е изд., доп. Брянск: Изд-во БГУ, 1998. 380 с.
- Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А. Пойменные ивово-вязовые леса долины реки Десны // Вестник Брянского гос. ун-та. 2004. № 4. Естественные и точные науки. С. 26–33.
- Гроздов Б.В. Дендрология. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1952. 418 с.
- Гроздов Б.В. Декоративные кустарники. М.: Стройиздат, 1964. 130 с.
- Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск, 1968. 208 с.
- Калужская флора: Аннотированный список сосудистых растений Калужской области / Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К., Крылов А.В., Воронкина Н.В., Попченко М.И., Шмыгов А.А. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2010. 548 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2014. 635 с.
- Панасенко Н.Н. Флора города Брянска. Брянск: Группа компаний «Десяточка», 2009. С. 97.
- Панасенко Н.Н. Чёрный список флоры Брянской области // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 127–132.
- Пояркова А.И. *Cornaceae* Link. // Флора СССР. Т. 17. (Зонтичные (окончание), Кизилые) / Под ред. Б.К. Шишкина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 344.
- Растительность европейской части СССР / Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 429 с.
- Речан С.П., Малышева Т.В., Абатуров А.В., Меланхлин П.Н. Леса Северного Подмосквья. М., 1993. 316 с.

- Решетникова Н.М. Сосудистые растения национального парка «Смоленское Поозерье»: Аннотированный список видов // Флора и фауна национальных парков. Вып. 2 / Под ред. В.С. Новикова, С.Р. Майорова. М., 2002. С. 70.
- Семенищенок Ю.А. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск: РИО БГУ, 2009. 400 с.
- Таран Г.С., Седельникова Н.В., Писаренко О.Ю., Голомолзин В.В. Флора и растительность Елизаровского государственного заказника: Нижняя Обь. Новосибирск: Наука, 2004. 212 с.
- Флора Сибири. Т. 10. *Geraniaceae* – *Cornaceae* / Сост. М.Г. Пименов, Н.В. Власова, В.В. Зуев и др. Новосибирск. 1996. 254 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y., 1964. 865 S.
- Ellenberg H., Weber H.E., Дыл R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. 1991. Vol. 18. 248 S.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 10–131.
- Kopecký K., Hejný S. A new approach to the classification of anthropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. Vol. 29. No. 1. P. 17–20.
- Rothmaler W. Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Berlin: Kritischer Band, 1976. 812 S.

DISTRIBUTION OF INVASIVE SPECIES *SWIDA ALBA* (L.) OPIZ (CORNACEAE) AND COMMUNITIES WITH ITS PARTICIPATION IN THE BRYANSK OBLAST

© 2015 Semenishchenkov Yu.A.

I.G. Petrovsky Bryansk State University
241036, Bryansk, Bezhitskaya str., 14.
e-mail: yuricek@yandex.ru

The paper shows the distribution of the invasive shrub *Swida alba* (L.) Opiz (Cornaceae) and characterizes the ecological features of shrub habitats and communities with its participation. The communities of hygrophite floodplain tree and shrub vegetation with the high phytocenotic role of *S. alba* are revealed. The assumption of a negative effect of *S. alba* invasion on communities is made, which is expressed in decrease in specific richness of grassy plants under a forest canopy in the communities under study.

Key words: *Swida alba* (L.) Opiz., floodplain forests, Bryansk oblast.