

ISSN 1996–1499

2017 №3



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

<i>Бибин А.Р.</i> ИНВАЗИВНЫЕ ЖУКИ-БЛЕСТЯНКИ <i>EPURAEA OCULARIS</i> И <i>STELIDOTA GEMINATA</i> (COLEOPTERA, NITIDULIDAE) С РОССИЙСКОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ	3
<i>Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В., Фроленко Л.Н., Ковалёв Е.А., Барабашин Т.О.</i> ОБНАРУЖЕНИЕ ПОЛИХЕТЫ <i>LAONOME CALIDA</i> САРА, 2007 (ANNELIDA: SABELLIDAE) В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АЗОВСКОГО МОРЯ	6
<i>Знаменский С.Р.</i> ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ЛУГАХ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ	12
<i>Калашиян М.Ю., Креджян Т.Л., Карагян Г.А.</i> БОЖЬЯ КОРОВКА-АРЛЕКИН <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> PALL. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) В АРМЕНИИ	21
<i>Ковалёв Е.А., Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н., Афанасьев Д.Ф.</i> ПЕРВАЯ НАХОДКА ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА <i>ARCUATULA SENHOUSIA</i> (BENSON, 1842) В РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА	24
<i>Мальцева С.Ю., Бобров А.А.</i> ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (ВЕРХНЯЯ ВОЛГА, РОССИЯ)	30
<i>Озерова Н.А., Широкова В.А., Кривошеина М.Г., Петросян В.Г.</i> ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (<i>HERACLEUM</i> <i>SOSNOWSKYI</i>) В ДОЛИНАХ БОЛЬШИХ И СРЕДНИХ РЕК ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ (ПО МАТЕРИАЛАМ ЭКСПЕДИЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ 2008–2016 гг.) ...	38
<i>Полтавский А.Н., Ильина Е.В.</i> НОВЫЕ НАХОДКИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ В ДАГЕСТАНЕ	64
<i>Ронжина Д.А.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ, КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТЬ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ <i>VIDENS FRONDOSA</i> L. НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ	68
<i>Снегин Э.А., Адамова В.В.</i> АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ЧУЖЕРОДНОГО МОЛЛЮСКА <i>STENOMPHALIA RAVERGIENSIS</i> (MOLLUSCA, GASTROPODA, PULMONATA) НА ТЕРРИТОРИИ ГОРОДА БЕЛГОРОД	80
<i>Токинова Р.П.</i> НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ПИЯВКИ-ВСЕЛЕНЦА <i>ARCHAEOBDELLA</i> <i>ESMONTI</i> (CLITELLATA: HIRUDINIDA) В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ	92

<i>Устинова Е.Н., Савина К.А., Лысенков С.Н.</i> НОВЫЕ ДАННЫЕ О КОНСОРТИВНЫХ СВЯЗЯХ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО С АНТОФИЛЬНЫМИ НАСЕКОМЫМИ	98
<i>Фоканов В.П., Гаврилова О.В., Шалларь А.В.</i> ИЗУЧЕНИЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ УФ ОБЛУЧЕНИЯ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ, ПЕРЕНОСИМЫХ С БАЛЛАСТНЫМИ ВОДАМИ СУДОВ	113
<i>Шурганова Г.В., Гаврилко Д.Е., Ильин М.Ю., Кудрин И.А., Макеев И.С., Золотарёва Т.В., Жихарев В.С., Голубева Д.О., Горьков А.С.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОЛОВРАТКИ <i>KELLCOTTIA BOSTONIENSIS</i> (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В ВОДОЁМАХ И ВОДОТОКАХ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ.....	122

УДК: 595.763/.768:632.76

ИНВАЗИВНЫЕ ЖУКИ-БЛЕСТЯНКИ *EPURAEA OCULARIS* И *STELIDOTA GEMINATA* (COLEOPTERA, NITIDULIDAE) С РОССИЙСКОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

© 2016 Бибин А.Р.

Институт экологии горных территорий Кабардино-Балкарского научного центра РАН;
e-mail: bibin@inbox.ru

Поступила в редакцию 13.09.16

В статье рассматриваются два инвазивных вида жуков-блестянок *Eपुरaea ocularis* Fairmaire, 1849 и *Stelidota geminata* (Say, 1825), ранее отмеченных на Кавказе. *Eपुरaea ocularis* впервые указывается для фауны России.

Ключевые слова: *Eपुरaea ocularis*, *Stelidota geminata*, Тисо-самшитовая роща, Кавказский заповедник, инвазивный вид.

Введение

Перечень насекомых, вредящих в древесно-кустарниковых сообществах Западного Кавказа, за последние два десятилетия заметно расширился за счёт неаборигенных видов. Для Черноморского побережья России эта проблема стоит особенно остро. Благоприятный климат и богатая кормовая база, определяемая наличием широкого круга растений-хозяев позволяет успешно натурализоваться видам-инвайдерам. К этому следует добавить ещё один немаловажный фактор, выступивший в последние годы в роли стрессового как для лесных, так и городских насаждений и оказавший непосредственное и серьёзное воздействие на всю фитосанитарную обстановку региона: резкое ухудшение состояния окружающей среды, явившееся следствием полномасштабного строительства при подготовке к проведению XXII Олимпийских зимних игр и XI Паралимпийских зимних игр 2014 г. [Ширяева, 2015]. Только в субтропических формациях Большого Сочи за последние несколько лет обнаружены представители 20 чужеродных видов [Щуров, Бондаренко, 2015; Орлова-Беньковская, 2017]. Во время полевых исследований 2015 г. в Тисо-самшитовой роще, пос. Хоста, были обнаружены два инвазивных вида жуков-

блестянок *Eपुरaea ocularis* Fairmaire, 1849 и *Stelidota geminata* (Say, 1825). Ранее эти виды были отмечены на территории Абхазии, а *Stelidota geminata* указан для территории пос. Хоста [Tsinkevich, Solodovnikov, 2014]. *Eपुरaea ocularis* впервые указывается для фауны России.

Материал и методика

Тисо-самшитовая роща – уникальный памятник древней природы, расположенный в Хостинском районе Сочи на юго-восточном склоне горы Ахун. Роща является частью Кавказского государственного природного биосферного заповедника имени Х.Г. Шапошникова и занимает 301.6 га. Здесь сохранились древние реликтовые виды растений третичного периода, пережившие ледниковый период: тис ягодный (*Taxus baccata*), лавровишня (*Prunus laurocerasus*), клекачка колхидская (*Staphylea colchica*) и др. Климат района тёплый и влажный. Высокая относительная влажность воздуха (более 70% на возвышенных участках и до 90% в ущельях и балках) обусловлена обилием осадков (среднегодовое количество осадков – 1350 мм) и высокими температурами (среднегодовая температура воздуха составляет +14.5 °С).

Для сбора насекомых использовались оконные ловушки Т-типа [Самков, Чернышёв, 1983], представляющие собой стекло, вертикально укреплённое на упавшем дереве над корытцем из плотного целлофана с фиксирующей жидкостью (в качестве которой использовался водный раствор формальдегида). Ловушки были установлены под пологом леса на старом гнилом грабе и отпаде самшита (43°31'45.61" с. ш.; 39°52'30.59" в. д.), и стояли в течение всего сезона, с апреля до октября. Рассматриваемые в данной статье блестянки были собраны в период 4.08–10.09.2015.

Результаты

Epuraea ocularis Fairmaire 1849

4 экз., колл. автора.

Распространение. До распространения этого вида человеком с тропическими продуктами растительного происхождения *Epuraea ocularis* имел ареал, по-видимому, охватывающий районы Восточного полушария с тропическим [Rittner, Nir, 2013] и, очевидно, субтропическим климатом. С момента его появления в Европе в 1900 г. [Rittner, Nir, 2013] и после расширения ареала на настоящий момент считается космополитическим. Известен из Европы (Австрии, Франции, Германии, Италии, Португалии, Словении, Испании, Швейцарии, Турции, Абхазии и др.), Африки (Канарские острова), Азии (Индия, Япония, Корея, Малайзия, Тайвань) [Rittner, Nir, 2013; Tsinkevich, Solodovnikov, 2014].

Особенности биологии. Личинки развиваются в разлагающихся фруктах. Взрослые жуки обычно встречаются на цветущих растениях или разлагающихся субстратах растительного происхождения. В Германии жуки были собраны в основном на гниющих яблоках, а также на других фруктах, апельсиновых корках и на уксусной приманке [Konzeimann, 2001].

Полностью окрашенные экземпляры хорошо отличаются от других представителей рода по характерному тёмному рисунку на переднеспинке и надкрыльях. В наибольшей степени сходен с *E. luteola*, от которого отличается тёмным чётким рисунком и шагренево-микро скульптурой переднеспинки.

Stelidota geminata (Say, 1825)

2 экз., колл. автора.

Распространение. Родиной вида являются Соединённые Штаты Америки. В северо-восточных штатах США он наносит существенный вред плантациям клубники. *Stelidota geminata* случайно завезён в Европу и к 2008 г. широко распространился по странам Средиземноморья [Merkl et al., 2009]. В настоящее время вид отмечается в Венгрии [Merkl et al., 2009], Австрии, Бельгии, Франции, Словении, Швейцарии, Турции и Италии [Jelínek, Audisio, 2007], Абхазии, России [Tsinkevich, Solodovnikov, 2014]. Есть указания на приносимый этим видом вред в Пьемонте (Италия) [Pansa et al., 2014], а также в Сербии и других странах.

Особенности биологии. Является вредителем клубники, но может развиваться также на плодах других культур, таких как малина, голубика, персик, вишня и дыня. Имаго питаются на нижней стороне ягод, проделывая в них отверстия, что приводит к потере рыночного качества продукции. [Loeb, Loughner, 2007]. В Венгрии вид был собран в основном на упавших и разлагающихся фруктах (яблоках, грушах), а также в разлагающихся растительных остатках, листовом опаде и собран в световую ловушку [Merkl et al., 2009].

Заключение

Таким образом, мы регистрируем появление ещё одного нового вида насекомого для фауны России. Особую тревогу процесс вселения чужеродных видов вызывает в связи с тем, что виды закрепляются на особо охраняемых природных территориях, представляющих собой эталонные, и, зачастую, реликтовые сообщества. Особенности российского законодательства делают невозможным контроль численности инвайдера не только в границах заповедников и национальных парков, но и на землях лесного фонда и сельхозугодиях, поскольку новые для фауны виды не включены в регламенты пестицидов. Особенно остро эта ситуация вскрылась в связи с инвазией самшитовой огнёвки (*Cydalima perspectalis*), в результате которой были практически полностью

уничтожены естественные насаждения самшита колхидского (*Buxus colchica*).

Литература

- Орлова-Беньковская М.Я. Основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых (Coleoptera) европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 1. С. 35–56.
- Самков М.И., Чернышёв В.Б. Оконные ловушки и возможности их использования в энтомологии // Зоол. журнал. 1983. Т. 62, вып. 10. С. 1571–1574.
- Ширяева Н.В. Новые виды вредителей древесных и кустарниковых растений в сочинском парке «дендрарий» // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015. Вып. 211. С. 243–253.
- Щуров В.И., Бондаренко А.С. Объекты государственного лесопатологического мониторинга на Северо-Западном Кавказе среди чужеродных видов насекомых в 2010–2015 годах // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг: II Международная научно-практическая конференция: Сборник материалов. Майкоп, 2015. С. 89–94.
- Jelínek J., Audisio P. Nitidulidae. [in:] I. Lúbl, A. Smetana (eds.). // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 2007. 4. P. 459–491.
- Konzeimann E. *Epuraea (Haptoncus) ocellaris* Fairmaire an faulendem Kernobst in Baden, Württemberg und in der Pfalz (Coleoptera: Nitidulidae) // Entomologischer Verein Stuttgart e. V., Mitt. ent. V. Stuttgart, Jg. 2001. 36. P. 35–43.
- Loeb G., Loughner R. Biology and management of strawberry sap beetle. // New York Berry News. 2007. Vol. 6. No 1. January 24. P. 5–8.
- Merkel O., Lókkös A., Szalóki D. A szamócafénybogár (*Stelidota geminata*) Magyarországon (Coleoptera: Nitidulidae). (First records of the strawberry sap beetle (*Stelidota geminata*) in Hungary (Coleoptera: Nitidulidae) // Növényvédelem. 2009. 45(11). P. 615–616.
- Pansa M.G., Frati S., Baudino M., Tavella L. *Stelidota geminata*: a new pest on strawberries in Piedmont (NW-Italy) // Protezione della Coltura. 2014. No 1. P. 16–18.
- Rittner O., Nir A. First record of *Myrrha octodecimguttata* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Epuraea ocellaris* (Coleoptera: Nitidulidae) from Israel // Zootaxa. 2013. 3609(3). P. 349–350.
- Tsinkevich V.A., Solodovnikov I.A. First record of sap beetles *Epuraea ocellaris* and *Stelidota geminata* (Coleoptera: Nitidulidae) from Caucasus // Zoosystematica Rossica. 2014. 23(1). P. 118–121.

INVASIVE SAP BEETLES *EPURAEA OCULARIS* AND *STELIDOTA GEMINATA* (COLEOPTERA, NITIDULIDAE) FROM THE RUSSIAN PONTIC REGION

© 2016 Bibin A.R.

Institute of Ecology of Mountain Territories, Kabardino-Balkar Scientific Center,
Russian Academy of Sciences;
e-mail: bibin@inbox.ru

This article considers two invasive species of sap beetles, *Epuraea ocellaris* Fairmaire, 1849, and *Stelidota geminata* (Say, 1825) mentioned previously in the Caucasus. *Epuraea ocellaris* is indicated for the fauna of Russia for the first time.

Keywords: *Epuraea ocellaris*, *Stelidota geminata*, Yew-tree grove, Caucasian Reserve, invasive species.

УДК 595.142.2 (262.54)

ОБНАРУЖЕНИЕ ПОЛИХЕТЫ *LAONOME CALIDA* САРА, 2007 (ANNELIDA: SABELLIDAE) В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2017 Болтачева Н.А.^{a*}, Лисицкая Е.В.^{a**}, Фроленко Л.Н.^{b***},
Ковалёв Е.А.^b, Барабашин Т.О.^{b****}

^a Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь, 299011;

^b Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
Ростов-на Дону, 344002,

e-mail: * nboltacheva@mail.ru; ** e.lisistskaya@gmail.com; *** gidrobiont.az@yandex.ru;
**** timbak@bk.ru

Поступила в редакцию 13.03.17

Обнаружен новый для фауны Азовского моря вид многощетинковых червей семейства Sabellidae *Laonome calida* Сара, 2007. Он зарегистрирован в сентябре 2015 г. в порту Темрюк на двух станциях на заиленном ракушечнике с примесью песка на глубине 5 и 7 м, при солёности воды 12.1 ‰. Его численность достигала 440 экз.·м⁻². Данный вид в последние годы широко распространился в эстуариях рек Нидерландов. Предположительно этот же вид проник и в Балтийское море. В бассейн Азовского моря *L. calida* могли быть перенесены судами, идущими из северной Атлантики и Балтийского моря через Волго-Балтийский и Волго-Донской каналы.

Ключевые слова: Annelida, виды-вселенцы, Sabellidae, *Laonome calida*, Азовское море.

Введение

В фауне многощетинковых червей Азовского моря из семейства Sabellidae были известны представители 2 родов, 2 видов подсемейства Fabriciinae: *Fabricia stellaris* (Muller, 1774), *Manayunkia capsica* Annenkova, 1928 [Киселёва, 2004; Сёмин, 2011]. В последние годы данное подсемейство выделено в отдельное семейство Fabriciidae [Kupriyanova, Rouse, 2008]. Следовательно, представители собственно семейства Sabellidae до последнего времени для Азовского моря известны не были [Киселёва, 2004]. В 2013 г. обнаружен новый для Азовского моря вид-вселенец – *Aracia* sp., относящийся к семейству Sabellidae [Сёмин и др., 2014]. Впервые эти полихеты были зарегистрированы в 2013 г. в устье р. Дон, а в 2015 г. – в Таганрогском заливе [Сёмин и др., 2016]. При обработке сборов макрозообентоса из Темрюкского залива (юго-восточная

часть Азовского моря) в 2015 г. были обнаружены представители семейства Sabellidae, не известные ранее для фауны Азовского моря. Цель данной работы – идентификация обнаруженных полихет.

Материал и методика

В сентябре 2015 г. в рамках регулярного мониторинга зообентоса Азовского моря (проводимого с 1947 г.) была выполнена бентосная съёмка Темрюкского залива. Сбор проб макрозообентоса проводили дночерпателем Петерсена (0.025 кв. м). На каждой станции отбирали по 2 пробы и промывали через сито с размером ячеек 1 мм. Промытые пробы фиксировали 70%-м раствором этанола с добавлением 4%-го формалина. В акватории порта Темрюк на двух станциях на глубине 5 и 7 м (рис. 1) обнаружены полихеты семглицерине и рассматривали под микроскопами МБС-10 и Olympus CX-41. Координаты этих станций:

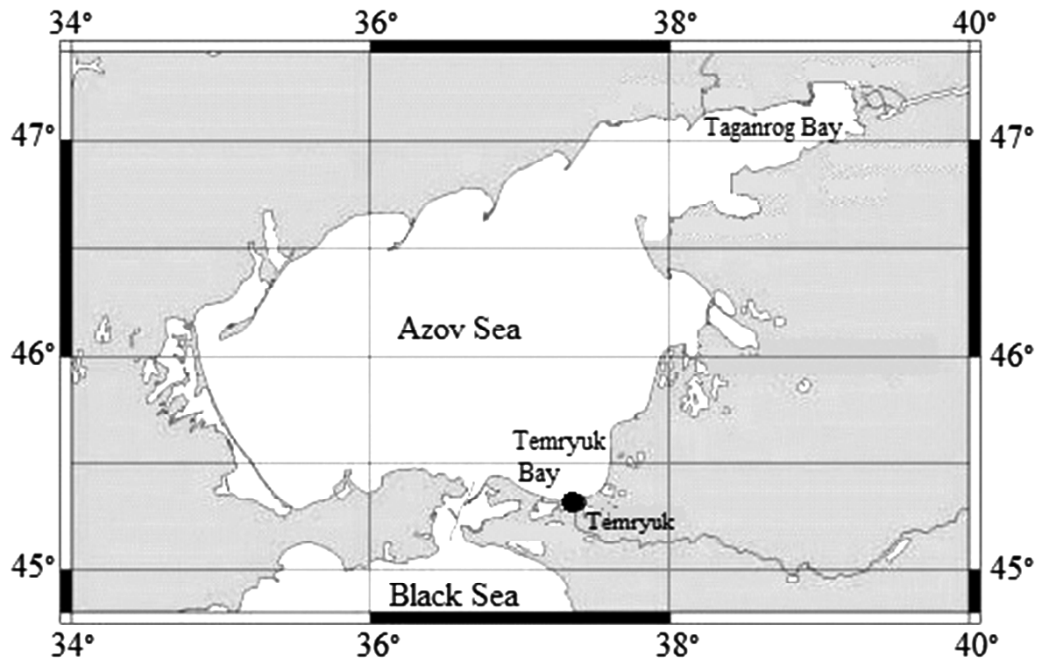


Рис. 1. Карта-схема района обнаружения вида.

45°19'13"N, 37°22'17"E; 45°19'9"N, 37°22'15"E. Грунт был представлен заиленным ракушечником с примесью песка, температура воды во время сбора материала составляла 22.2 °С, соленость – 12.1 ‰. Выловлен 41 экземпляр полихет данного вида. Морфометрические исследования проведены на 12 экземплярах. Для детального изучения полихет окрашивали метиленовым голубым, затем на короткое время помещали в спирт для удаления излишков красителя, после чего просветляли в глицерине и рассматривали под микроскопами МБС–10 и Olympus CX–41.”

Собранный материал хранится в коллекции Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН (IBSS-POL/Sabellidae/04–05).

Полученные результаты и обсуждение

Полихеты находились в тонких, слизистых, полупрозрачных трубках, покрытых частичками ила. Тело фиксированных червей бледно-жёлтое. Длина особей от 5 до 16 мм, ширина – 0.5–1.0 мм. Длина жаберных лучей составляла около одной трети длины тела (рис. 2 А). Тело цилиндрическое, к заднему концу сужается. Грудных сегментов 6–8, чаще 7, а

брюшных – 29–46. Жаберных лучей 5–7 пар, расположены в два полукруга, листовидные придатки отсутствуют. На жаберных лучах

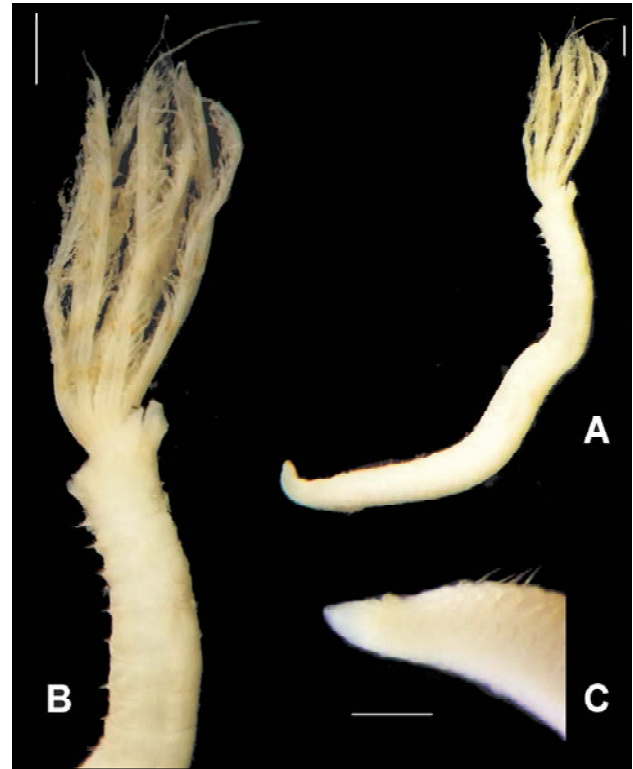


Рис. 2. *Laonome calida*: (А) общий вид; (В) передний конец, вид сбоку; (С) задний конец – пигидий и анальная депрессия. Масштаб: А, В = 0.5 мм, С = 0.3 мм. Микрофотографии А.А. Надольного.

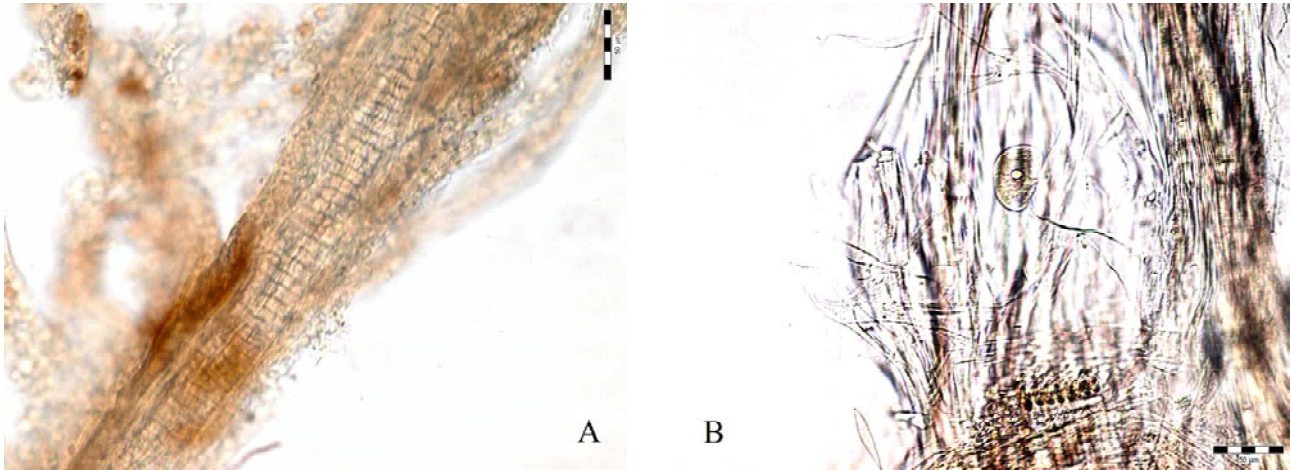


Рис. 3. (А) жаберный луч со скелетными клетками; (В) ооцит в третьем абдоминальном сегменте. Масштаб: А, В – 50 μm . Микрофотографии Н.Г. Сергеевой.

имеются глазные пятна, образующие 5–7 поперечных светло-коричневых полос (рис. 2 В).

Кончики жаберных лучей, лишённые пиннул, примерно в 2 раза длиннее, чем пиннулы в средней части жабр. Длина пиннул уменьшается к дистальному концу жабр. Жаберная мембрана есть, но часто она трудно различима. Жаберные лучи поддерживаются двумя рядами скелетных клеток (рис. 3 А). Спинные губы с закруглёнными дистальными концами, придатки отсутствуют. На переднем крае перистомиума имеется двулопастной воротничок с дорзальной и вентральной бороздами. Глубина вентральной борозды – около половины высоты воротничка. Дорзальная борозда узкая, слита с экскрементальным желобком.

Первый сегмент отделён от воротничка поперечным гребнем белого цвета. На первом сегменте щетинки одного вида – волосовидные окаймлённые (рис. 4 А). На последующих торакальных сегментах нотохеты представлены окаймлёнными волосовидными и шпательевидными щетинками, а неврохеты – uncinati авикулярного типа и сопутствующими щетинками (рис. 4 В, С, D). Шпательевидные щетинки с широкой окаймлённой частью и заострённым кончиком, длина которого не более одной трети длины расширенной части щетинки. Торакальные невроподиальные uncinati с несколькими рядами мелких зубчиков, расположенными над основным зубом, с хорошо развитой выпуклой частью – грудью (breast), без руко-

ятки [Wong et al., 2014]. Сопутствующие щетинки расположены в один ряд параллельно uncinati. Брюшные железистые щитки четырёхугольные с неясно выраженным латеральным краем. Абдоминальные неврохеты удлиненные, чуть изогнутые, с широким окаймлением (рис. 4 F). Абдоминальные uncinati с хорошо развитой грудью (breast), широким основанием, без рукоятки (рис. 4 E). Последние абдоминальные сегменты сужаются к концу тела, образуя анальную депрессию [Wong et al., 2014]. Пигидиум с конической папиллой (рис. 2 С). На пигидиуме, как и на перистомиуме, глаза отсутствуют. У трёх экземпляров в абдоминальных сегментах (со второго по одиннадцатый) были видны ооциты размером 33–50 μm (рис. 3 В).

Перечисленные морфологические особенности характерны для рода *Laonome* Malmgren, 1866. Основными диагностическими признаками этого рода, отличающими его от других родов, являются наличие поперечного гребня на стыке перистомиума и первого сегмента, а также то, что у грудных и брюшных uncinati авикулярного типа отсутствуют рукоятки [Fitzhugh, 2002]. Для близкого к *Laonome* рода *Aracia* Nogueira, Fitzhugh et Rossi, 2010, представитель которого зарегистрирован в устье р. Дон и Таганрогском заливе Азовского моря, данные признаки не характерны [Сёмин и др., 2014]. Следует отметить, что у всех видов рода *Aracia* количество абдоминальных сегментов

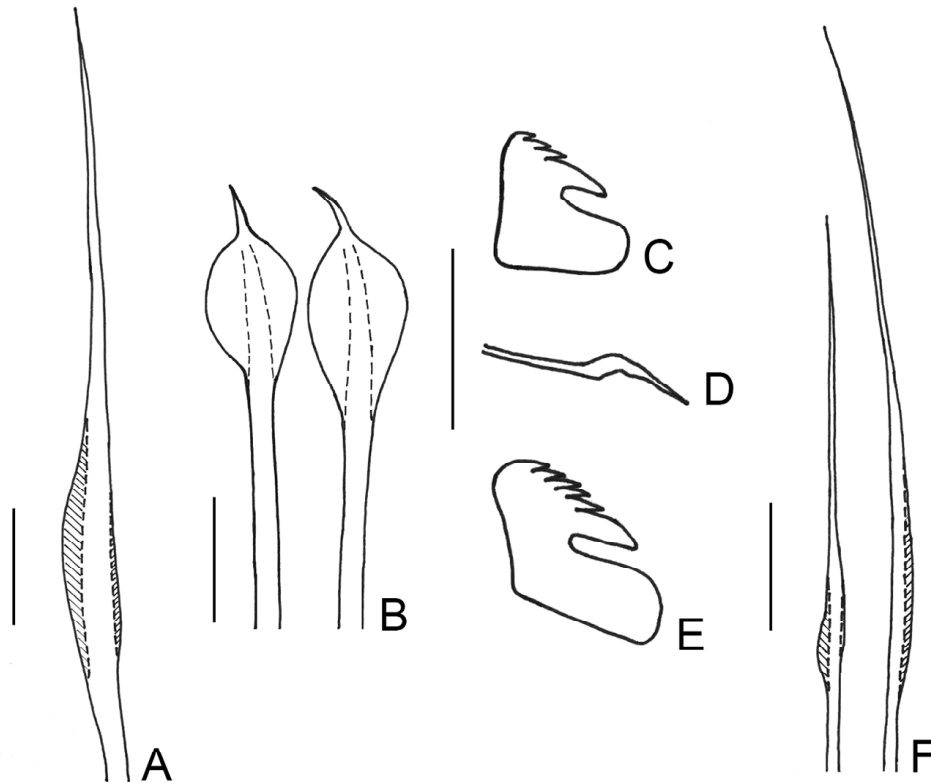


Рис. 4. *Laonome calida*: (A) волосовидная щетинка первого сегмента; (B) шпательевидные щетинки третьего грудного сегмента, (C) uncinus того же сегмента; (D) сопутствующая щетинка того же сегмента; (E) uncinus абдоминального сегмента; (F) волосовидные щетинки абдомена. Масштаб: A – E = 20 μm ; F = 50 μm

не превышает 23. Известно, что *Aracia* отличаются наличием глаз на перистомииуме [Nogueira et al., 2004, 2010; Tovar-Hernández, 2014]. У обнаруженных нами сабеллид глаза отсутствовали, количество сегментов абдомена составляло 35–46, и только у одного экземпляра было 29 сегментов.

Для рода *Laonome* в настоящее время описано 9 видов [Hutchings, Murray, 1984; Hsieh, 1995; Жирков, 2001; World Polychaeta database, 2017]. Сочетание следующих диагностических признаков: наличие воротничка с гладким краем без дорсолатеральных вырезов, отсутствие шпательевидных щетинок на первом сегменте, наличие сопутствующих щетинок в торакальном отделе, наличие анальной депрессии свидетельствует о том, что обнаруженные нами сабеллиды относятся к виду *Laonome calida* Сара, 2007 [Сара, 2007].

Вид *Laonome calida* впервые был описан из эстуариев и открытого побережья тропических и субтропических вод Австралии [Сара,

2007]. В 2009–2012 гг. он обнаружен в дельтах рек Нидерландов [Сара et al., 2014]. Вид широко распространился в мелководной эстуарной зоне Нидерландов, обитает в солоноватых и даже пресных водах (солёность 0.4–4.5 ‰) с низкими зимними температурами. В 2009–2014 гг. при исследовании зообентоса Пярнуского залива Балтийского моря у берегов Эстонии была обнаружена развитая популяция *Laonome* sp. [Kotta et al., 2015]. Черви обитали на глубине 6–12 м на заиленных песках при солёности воды от 3 до 5.3 ‰ и температуре от 2.3 до 20.2 °C. Их численность достигала 752 экз. · м⁻². Идентификация данного вида пока не завершена [Kotta et al., 2015].

В Азовском море *L. calida* найден в акватории портовой зоны г. Темрюк. Солёность воды в период сбора материала – 12.1 ‰. Плотность популяции полихет данного вида на глубине 5 и 7 м составляла 380 и 440 экз. · м⁻², соответственно. Высокая численность *L. calida* и обнаружение половозрелых особей в исследуе-

мом материале свидетельствуют о существовании в этом районе полноценной популяции *L. calida*.

Можно предположить, что полихеты попали в бассейн Азовского моря с балластными водами судов, идущих из северной Атлантики и Балтийского моря через Волго-Балтийский и Волго-Донской каналы. Развитие и репродуктивная стратегия видов *Laonome* мало изучены, известно лишь, что у *L. albicingillum*, синхронного гермафродита из мангровых эстуариев Тайваня, личинки лецитотрофные. Их развитие и оседание происходит в течение 26–33 часов после оплодотворения [Hsieh, 1995; 1997]. Следовательно, эти полихеты на личиночной стадии имеют низкую способность к расселению на большие расстояния. Если предположить, что *L. calida* имеет аналогичные характеристики развития, то распространение в виде личинок с балластными водами является маловероятным для проникновения из Атлантики в Азовское море. Тем не менее, существует предположение, что личинки могут оседать в балластных цистернах на их внутренние корпуса или в накопления ила в углах цистерн и расселяться на пост-личиночной стадии [Саpa et al., 2014].

То, что *L. calida* способен обитать в эвригалинных условиях и выдерживать низкие температуры указывает на огромный потенциал этого вида к расширению своего ареала. Мы склонны полагать, что в условиях бедности состава донных сообществ Азовского моря, виды-вселенцы занимают пустующие экологические ниши и интродукция большинства из них обогащает ценоотические системы бентоса Азовского моря. Вероятно, *L. calida* имеет хорошие перспективы к распространению в Азовском море, а в дальнейшем сможет натурализоваться и в Чёрном море.

Благодарности

Авторы выражают благодарность к. б. н. Г.Д. Колбасовой (МГУ) за консультацию при определении полихет, д. б. н. Н.Г. Сергеевой и к. б. н. А.А. Надольному (ИМБИ) за помощь при фотографировании объектов исследования.

Литература

- Жирков И.А. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Янус-К, 2001. 632 с.
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. 409 с.
- Сёмин В.Л. Экология полихет Азовского моря и лиманов Российской части его побережий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2011. 25 с.
- Сёмин В.Л., Булышева Н.И., Савикин А.И., Коваленко Е.П. Чужеродные виды полихет в донных сообществах Азовского моря в начале XXI века // Научный журнал КубГАУ. 2016. 117(03). С. 1–13.
- Сёмин В.Л., Коваленко Е.П., Савикин А.И. *Aracia* sp. (Polychaeta: Sabellidae) из дельты р. Дон // Российский журнал биологических инвазий. 2014. 4. С. 97–101.
- Саpa M. Taxonomic revision and phylogenetic relationships of apomorphic sabellids (Polychaeta) from Australia // Invertebrate Systematics. 2007. 21. P. 537–567.
- Саpa M., Moorse G., Tempelman D. The Australian featherduster worm *Laonome calida* Саpa, 2007 (Annelida: Sabellidae) introduced into European inland waters? // BioInvasions Records. 2014. Vol. 3. P. 1–11. // (<http://dx.doi.org/10.1071/IS07002>). Проверено 28.02.2017.
- Fitzhugh K. Fan worm polychaetes (Sabellidae: Sabellinae) collected during the Thai-Danish Bioshelf Project // Phuket Marine Biological Center Special Publication. 2002. 24. P. 353–424.
- Hsieh H.L. *Laonome albicingillum*, a new fan worm species (Polychaeta, Sabellidae, Sabellinae) from Taiwan // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1995. 108. P. 130–135.
- Hsieh H.L. Self-fertilization: a potential fertilization mode in an estuarine sabellid polychaete // Marine Ecology Progress Series. 1997. 14. P. 143–148 // (<http://dx.doi.org/10.3354/meps147143>). Проверено 28.02.2017.
- Hutchings P., Murray A. Taxonomy of polychaetes from the Hawkesbury River and the southern estuaries of New South Wales, Australia // Records of the Australian Museum. 1984. 3. P. 1–118 // (<http://dx.doi.org/10.3853/j.0812-7387.3.1984.101>). Проверено 28.02.2017.
- Kotta J., Kotta I., Bick A., Bastrop R., Vdinцлд R. Modelling habitat range and seasonality of a new, non-indigenous polychaete *Laonome* sp. (Sabellida, Sabellidae) in Рdгnu Bay, the north-eastern Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2015. 10, 3. P. 275–285 // (<http://dx.doi.org/10.3391/ai.2015.10.3.03>). Проверено 28.02.2017.
- Kupriyanova E.K., Rouse G.W. Yet another example of parphyly in Annelida: Molecular evidence that Sabellidae contains Serpulidae // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2008. 46. P. 1174–1181.
- Nogueira de Matos J.M., Lopez E., Rossi M.C.S. *Kirkia heterobranchiata*, a new genus and species of extratubular brooding sabellid (Polychaeta: Sabellidae) from Sao Paulo, Brazil // Journal of the Marine Biological

- Association of the United Kingdom. 2004. 84, 4. P. 701–710 // (<http://dx.doi.org/10.1017/s0025315404009786h>). Проверено 28.02.2017.
- Nogueira de Matos J.M., Fitzhugh K., Rossi M.C.S. A new genus and new species of fan worms (Polychaeta: Sabellidae) from Atlantic and Pacific Oceans – the formal treatment of taxon names as explanatory hypotheses // Zootaxa. 2010. Vol. 2603. P. 1–52.
- Tovar-Hernández M.A. *Aracia sinaloae* sp. n., a new brooding, simultaneous hermaphroditic fan worm from southern Gulf of California (Polychaeta: Sabellidae) // Zootaxa. 2014. 3784 (4). P. 389–400 // (www.mapress.com/zootaxa). Проверено 28.02.2017.
- Wong E., Kupriyanova E.K., Hutchings P., Capa M., Radashevsky V.I., ten Hove H.A. A graphically illustrated glossary of polychaete terminology: invasive species of Sabellidae, Serpulidae and Spionidae // Memoirs of Museum Victoria. 2014. 71. P. 327–342 // (<http://museumvictoria.com.au/about/books-and-journals/journals/memoirs-of-museum-victoria/>). Проверено 28.02.2017.
- World Polychaeta database / Eds. G. Read, K. Fauchald. 2017 // Accessed at: (<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxlist>). Проверено 28.02.2017.

THE FINDING OF *LAONOME CALIDA* CAPA, 2007 (ANNELIDA: SABELLIDAE) IN THE SOUTHEAST SEA OF AZOV

© 2017 Boltachova N.A.^{a*}, Lisitskaya E.V.^{a**}, Frolenko L.N.^{b***},
Kovalev E.A.^b, Barabashin T.O.^{b****}

^a Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences,
Sevastopol, 299011;

^b Azov Fisheries Research Institute, Rostov-on-Don, 344002;
e-mail: * nboltacheva@mail.ru; ** e.lisitskaya@gmail.com; *** gidrobiont.az@yandex.ru;
**** timbak@bk.ru

A new for the Azov Sea species belonging to the family of Sabellidae – *Laonome calida* Capa, 2007 – was found in southeast Sea of Azov. It was recorded in September 2015 in the area of Temryuk Bay at two stations on the silty sand at the depth of 5–7 m and water salinity of 12.1 ‰. Abundance of this species reached 440 ind.·m⁻². This species was recently found at many locations in the waters of the delta region of the rivers in the Netherlands. Presumably the same species penetrated into the Baltic Sea. *L. calida* could be transferred into the Azov Sea basin with the vessels proceeding from the North Atlantic and the Baltic Sea through the Volga-Baltic and Volga-Don Canal.

Key words: Annelida, alien species, Sabellidae, *Laonome calida*, the Sea of Azov.

УДК 574.472(470.22)

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ЛУГАХ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ

© 2017 Знаменский С.Р.

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, 185610;
e-mail: seznam@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 10.02.2017

Представлены результаты анализа парциальной флоры и растительности лугов Республики Карелия на предмет выявления инвазионных видов. Из 390 видов сосудистых растений, отмеченных в наше время во флоре лугов Республики, 10 входят в различные списки инвазионных видов. Тем не менее, практически все они встречаются сугубо отдельными экземплярами и в отдельных географических локациях. Только два вида (*Festuca elatior* и *Thlaspi caerulescens*) способны внедряться в состав луговых сообществ, но на практике никак их не трансформируют.

Ключевые слова: инвазии, неофиты, флора, луговые сообщества, *Festuca elatior*, *Thlaspi caerulescens*.

Введение

Территория Республики Карелия находится в подзонах средне- и северотаёжных лесов Восточной Фенноскандии, граница между средней и северной тайгой проходит примерно по широте Медвежьегорска (63° с. ш.), так что северотаёжная часть примерно вдвое больше среднетаёжной по площади. Луга распространены в Карелии, в целом, довольно слабо: на 2000 г. они занимали около 0.71% её общей площади (включая и площадь внутренних водоёмов). При этом относительная луговая площадь в северотаёжной Карелии на два порядка более низкая (сотые доли процентов), чем та же величина для Карелии среднетаёжной [Znamenskiy, 2000]. Фактически, большая часть лугов республики сосредоточена в двух регионах у крупных озёр: Заонежье и Северное Приладожье. К настоящему времени луговая площадь Карелии сократилась более, чем вдвое и составляет около 0.3% общей территории. В значительной степени это вызвано сокращением сельскохозяйственной деятельности на севере Европы, где практически отсутствуют луга первичного происхождения, пойменные или климатогенные. Практически все луга Карелии имеют антропогенное происхождение, и гарантом их устойчивости яв-

ляется человеческая деятельность, а именно сенокосение и выпас. Постоянное вмешательство человека и распространение вблизи населённых пунктов и дорог делают их достаточно простым объектом для внедрения чужеродных видов, распространяющихся в результате намеренной или непреднамеренной человеческой деятельности.

Флора сосудистых растений Карелии, на данный момент, включает свыше полутора тысяч видов (1814, согласно «Конспекту флоры Карелии» [Кравченко, 2007]). Из них на лугах было отмечено 359 видов травянистых растений [Знаменский, 2010], а также 31 вид деревьев и кустарников. Иными словами, несмотря на ничтожную долю, занимаемую здесь лугами, на них представлена практически пятая часть флоры высших растений Республики Карелия.

Без малого половина флоры Карелии (43.4%) носит адвентивный характер, что, казалось бы, благоприятно для внедрения и распространения видов. Общий список инвазионных и карантинных видов Республики Карелии был опубликован в 2011 г. и включает 23 вида растений [Кравченко и др., 2011]. Кроме того, мы использовали и список «чёрной сотни» инвазионных растений России

[Виноградова и др., 2015]. Целью нашей работы было установить масштабы внедрения видов-вселенцев и определить, стали ли они здесь инвазионными в полном смысле этого слова.

Материалы и методики

Исследования флоры и растительности лугов Карелии проводятся нами с 1998 г., причём методика взятия полевого материала немного изменялась. Первые описания и флористические списки были получены в 1998–2001 гг. с 22 луговых выделов Заонежья. Начиная с 2002 г. исследования вышли за пределы Заонежья и к настоящему времени покрыли большую часть районов Карелии. Для каждого очерченного однородного лугового травостоя составлялся полный список парциальной флоры, а также выполнялись 12 или 15 геоботанических описаний площадью 1 м² (с 2007 г. строго 15 описаний). Кроме того, начиная с 2004 г., виды в каждом флористическом списке были ранжированы по четырёхбалльной шкале в зависимости от своего обилия в пределах лугового выдела, где 1 балл соответствовал видам, представленным единичными экземплярами, 2 балла – видам, встречающимся спорадически или образующим малочисленные локальные скопления, 3 балла – видам, встречающимся в пределах выдела часто и почти повсеместно, и, наконец, 4 балла – видам, доминирующим по всей площади выдела. Всего на данный момент у нас имеется информация по 184 луговым выделам, для 162 из которых флора ранжирована по обилию, а для 158 имеются геоботанические описания.

В качестве метрики внедрения вида в биоценоз мы использовали средний показатель флористического обилия, как для всех выделов (для выделов, где вид отсутствовал, обилие принималось за 0), так и только для выделов с его присутствием (прочие выделы при этом игнорировались).

Для сравнения растительности с присутствием инвазионного вида и без него мы использовали ординацию методом неметрического шкалирования (NMS) [Kruskal, Wish,

1978], а также многооткликтовую пермутационную процедуру (MRPP) [Biondini et al., 1985].

Результаты и дискуссия

Из 390 видов сосудистых растений Карелии, в списке инвазионных и карантинных видов было отмечено шесть видов травянистых растений (*Carex hirta* L., *Cuscuta europaea* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Festuca elatior* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl. и *Thlaspi caerulescens* J.Presl et C. Presl) и 1 вид кустарников (*Sambucus racemosa* L.). Кроме того, в блэк-лист инвазионных видов растений России для Европейской части страны входят три вида встреченных нами на лугах деревьев (*Aronia mitschurinii* Skvortsov & Maitul., *Malus domestica* Borkh. и *Prunus cerasus* L.).

В наш список, в частности, не вошёл борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), являющийся немалой проблемой в соседних Ленинградской и Архангельской областях. Во время наших полевых работ мы также встречали заросли борщевика, в частности, в Медвежьегорском и Пряжинском районах, но каждый раз это были свежезаброшенные залежи на ранних стадиях демультикации, обочины дорог либо опушки лесов, то есть, биотопы, которые навряд ли можно было отнести к луговым. Единственный ювенильный экземпляр *Heracleum sosnowskyi* был встречен нами на сеяном лугу в Корзинской низине вблизи Эссоилы, но в данном случае луг имел явно искусственное происхождение, и поэтому в итоговый массив данных не входящий.

Все виды деревьев и кустарников (бузина красная *Sambucus racemosa*, арония Мичурина *Aronia mitschurinii*, домашняя яблоня *Malus domestica* и домашняя вишня *Prunus cerasus*) нельзя отнести к инвазионным, так как они встречались нами единственный раз в одном-двух экземплярах. То же самое можно сказать о повилке европейской (*Cuscuta europaea*) и осоке шершавой (*Carex hirta*), первая из которых встречалась два раза единственным экземпляром, а вторая – один раз. Повилка к тому же не является видом инвазионным в строгом

Таблица 1. Встречаемость и среднее обилие видов луговых травянистых растений Карелии, относимых к инвазионным

Вид	Число выделов (из 184), где вид встречен	Среднее обилие по всем выделам	Среднее обилие только по выделам, где вид встречен
<i>Carex hirta</i>	2	0.006	1
<i>Cuscuta europaea</i>	2	0.006	1
<i>Epilobium adenocaulon</i>	13	0.089	1.08
<i>Festuca elatior</i>	31	0.337	1.70
<i>Lupinus polyphyllus</i>	7	0.044	1.14
<i>Thlaspi caerulescens</i>	19	0.178	1.88

смысле, и в общий список попала как карантинный вид.

Из оставшихся четырёх видов два встречаются чаще всего, но при этом только у двух из них обилие на выделах с их присутствием достигает 3, и только у одного 4. Как можно увидеть в таблице 1, фактическое среднее обилие видов травянистых растений ничтожно. Ни для одного вида оно не достигает 2, даже если учитывать только выделы, где вид присутствует. То есть говорить о систематическом доминировании в сообществах для всех этих видов невозможно. Практически вся экологически значимая фракция луговой флоры, объясняющая 52.90% ценофонда и 40.46% видовой плотности, имеет среднее обилие по всем выделам выше 0.25. Данному критерию в списке соответствует только один вид – *Festuca elatior*. Ещё один вид, *Thlaspi caerulescens*, приближается к данному показателю.

Рассмотрим подробнее четыре наиболее часто встречаемых инвазионных вида растений.

Люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus*)

В природе распространён в западной и центральной части Северной Америки, но широко культивировался в Европе как декоративное и кормовое растение, также в качестве сидерата и для закрепления субстрата, например, по обочинам дорог. В Карелии люпин широко распространился во второй половине XX в., главным образом, как декоративный цветок, поэтому встречается в основном в на-

селённых пунктах, в том числе и заброшенных. Как можно увидеть по карте-схеме (рис. 1), на лугах он спорадически встречается по всей южной Карелии, но практически везде единичными экземплярами, лишь однажды образуя локальное пятно доминирования на заброшенном бурьяннике.

Слабость люпина при попытке внедрения в луговое сообщество была отмечена нами во время работы по программе экологического мониторинга лугов историко-архитектурного и этнографического музея-заповедника Кижы в 1997–2007 гг. В 1998 г. на территории музея было снесено старое административное здание, в результате чего образовалась обширная площадка свободной почвы. Возле здания до времени его сноса рос «куст» люпина. Первоначально люпин активно начал внедрение на освободившееся место, и в 1999 г. на этой площадке было отмечено несколько молодых экземпляров, однако уже к 2002 г. виды лугового травостоя заполнили собой всё ранее свободное пространство, люпин же при этом становился всё менее заметен. В 2004 г. участок по растительности ничем не отличался от окружающего луга, а люпин, включая и материнское растение, исчез с его территории полностью. Скорее всего, фактором, предопределившим исчезновение люпина, оказалось регулярное кошение травы, проводящееся на территории музея. Таким образом, люпин в Карелии не выдерживает одного из основных факторов устойчивости луговой растительности.

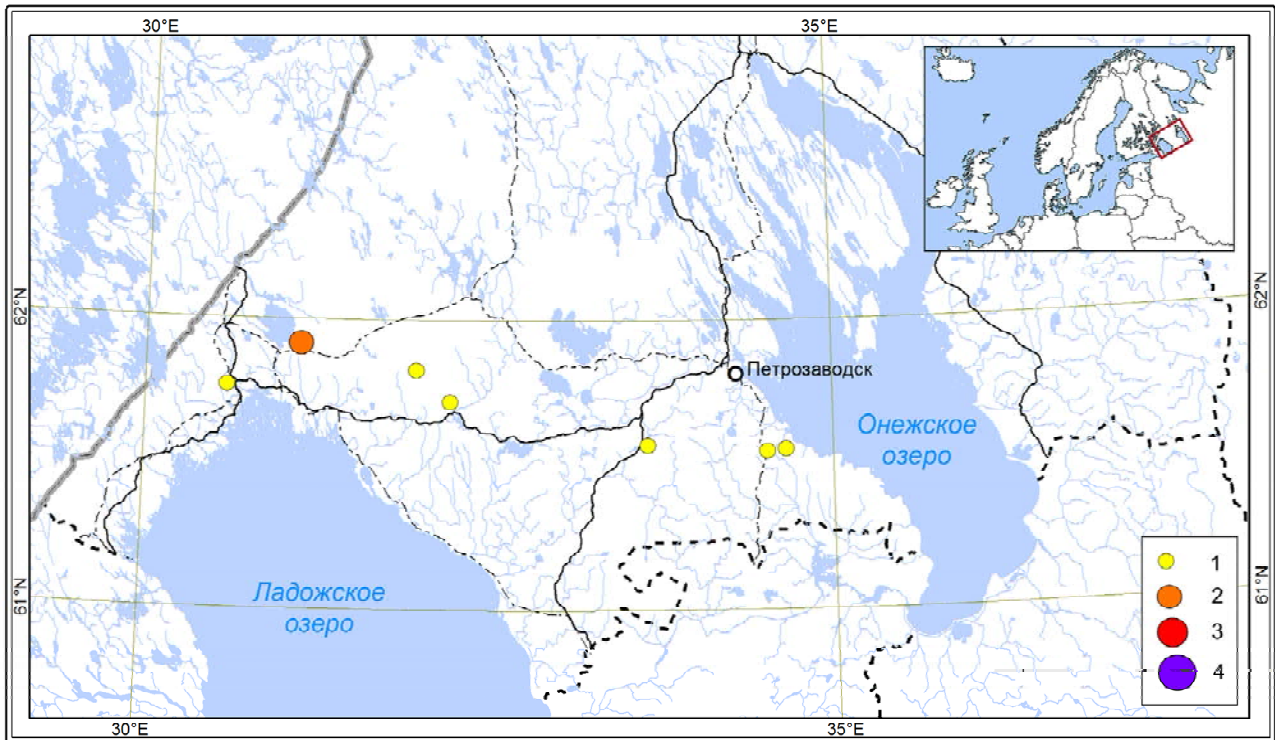


Рис. 1. Распространение *Lupinus polyphillus* на лугах Карелии. 1–4 – обилие вида на выделах по четырёхбалльной шкале.

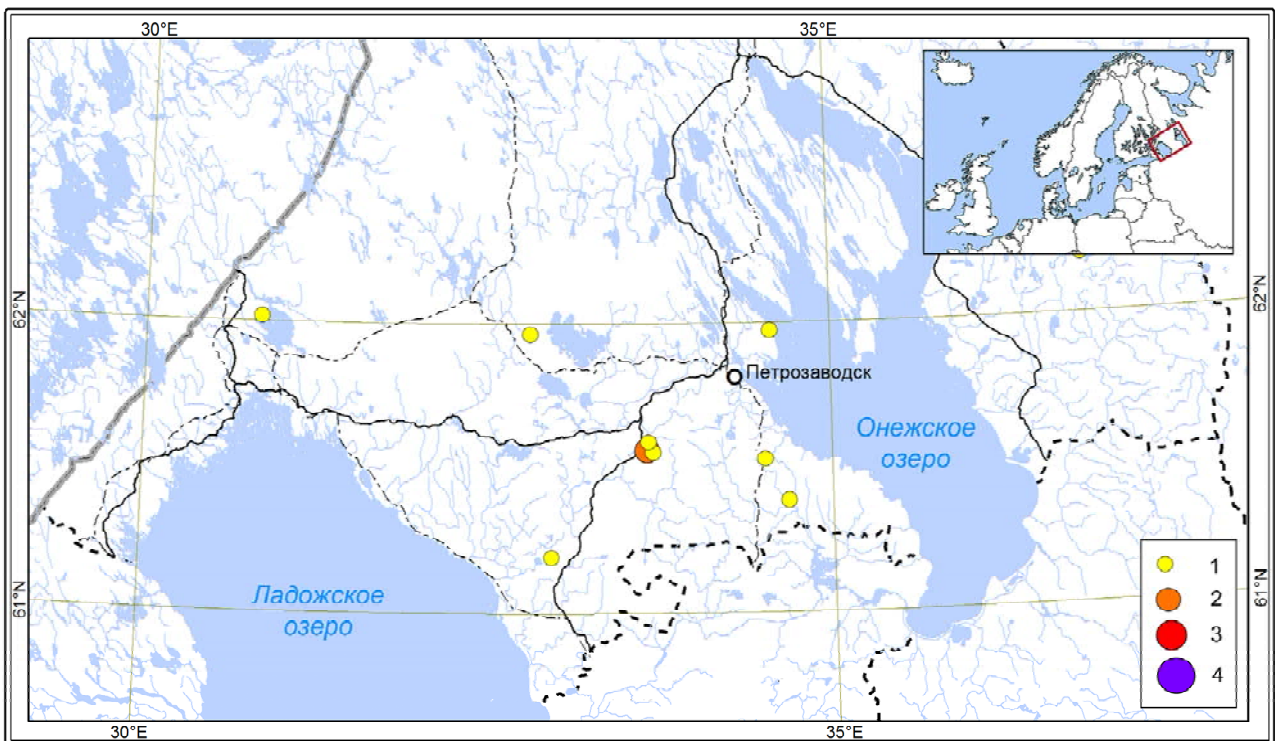


Рис. 2. Распространение *Epilobium adenocaulon* на лугах Карелии. 1–4 – обилие вида на выделах по четырёхбалльной шкале.

Кипрей железистостебельный (*Epilobium adenocaulon*)

Отмечен для Карелии ещё в начале XX в. и сейчас распространён почти по всей территории юга республики от Приладожья до Пудожского района (рис. 2). Тем не менее, там он встречался в основном на бурьянниках с недостаточным использованием, и практически всегда единичными экземплярами, уступая по распространению, например, кипрею узколиственному (*Epilobium angustifolium* L.), способному обширно внедряться в нитрофильные лугоподобные группировки, формирующиеся на заброшенных полях и сенокосах.

Ярутка сизая (*Thlaspi caerulescens*), она же ярутка альпийская (*Thlaspi alpestre*)

Интересный случай растения-неофита в Северной Европе. Основной ареал ярутки лежит в горной части Центральной и Южной Европы. В конце XIX в. ярутка, как считается, была завезена в Финляндию с сеном из Германии и уже в первые десятилетия XX в. распространилась по лугам, скалам, газонам и окраинам

полей почти всей Финляндии. В пределах современной территории Карелии впервые отмечена в 1909 г. под городом Сортавала [Hällström, 1917]. Однако, Каарло Линкола, обследовавший в 1914–1915 гг. культурные ландшафты Северного Приладожья, её в числе видов региона ещё не отмечал [Linkola, 1916]. Не фигурирует она и в списках луговых видов М.Л. Раменской [1958], впрочем, не собиравшей данных для своей монографии в Приладожье. Однако уже в 1960 г. ярутка отмечается для Приладожья, как «очень частый» вид [Раменская, 1960]. К настоящему моменту данный вид обычен на лугах в двух несмежных регионах Карелии, а именно, Северном Приладожье (самая восточная находка этого кластера – район деревни Колатсельга в Пряжинском районе) и Заонежье (рис. 3). Встречается он и за их пределами, но нигде не выходит на луга, ограничиваясь железнодорожными насыпями, обочинами дорог и селитебной зоной.

Обилие ярутки на обследованных лугах может быть весьма высоким, но носит сугубо сезонный характер. Во время цветения (в мае-

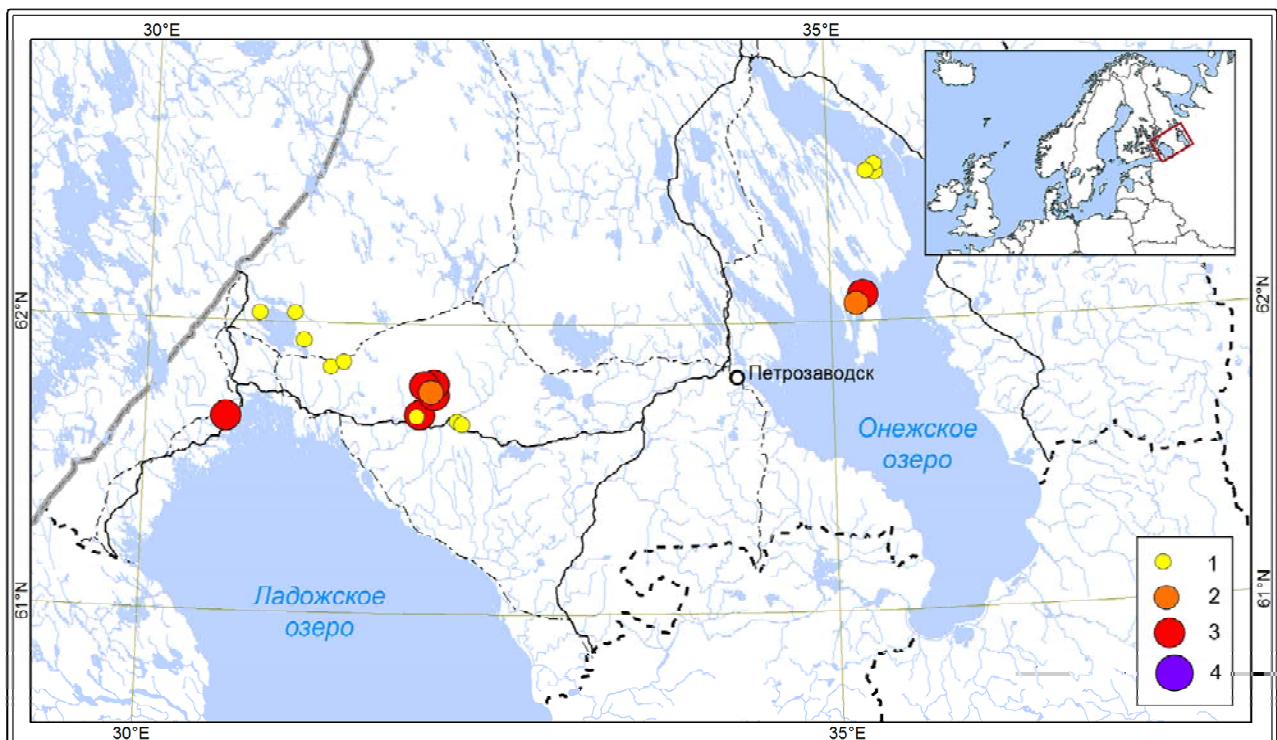


Рис. 3. Распространение *Thlaspi caerulescens* на лугах Карелии. 1–4 – обилие вида на выделах по четырёхбалльной шкале.

июне) она может покрывать поверхность луга почти сплошным ковром, однако уже к середине лета о её присутствии можно догадаться только по отдельным сухим остаткам плодородных побегов. Выраженный эфемероид, каковым является сизая ярутка, занимает весьма специфичную нишу, на северных лугах, как правило, свободную. Таким образом, о принадлежности ярутки сизой к разряду инвазионных видов вряд ли можно говорить.

Овсяница тростниковая (*Festuca elatior*)

Вид с достаточно широким Евразийским ареалом. Во многих странах этот вид культивируется как кормовая культура. Вне исторического ареала (например, в Северной Америке, Австралии и Новой Зеландии, а также в частях Европы, где она не встречалась в диком состоянии) способен дичать и рассматривается как инвазионный вид [Ball et al., 1993]. В Европейской части России естественный ареал овсяницы ограничен степной и лесостепной зонами, на север достигает Смоленской и Московской областей [Цвелёв, 1976]. В

Тверской области она внесена в «Чёрную книгу флоры» [Виноградова и др., 2011]. В Карелии овсяницу начали выращивать в конце XX в. Уже в 1993 г. сразу в нескольких пунктах были отмечены дичающие экземпляры. К началу XXI в. овсяница довольно широко распространилась по обочинам дорог, а в 2004 г. впервые отмечена на лугах тогдашней Вепской национальной волости. К настоящему времени этот вид вполне обычен на лугах большей части среднетаёжной Карелии, в особенности, в Прионежье, где местами она может выходить даже в число содоминантов на крупнозлаковых лугах (рис 4).

Тем не менее, результаты многомерных анализов не показывают значимого отличия растительности лугов, содержащих *Festuca elatior*, и лугов, её не включающих. Как можно видеть на ординационной диаграмме (рис. 5), тростниковая овсяница встречается практически по всему экологическому пространству луговой растительности Карелии, хотя и предпочитает крупнозлаковые и нитрофильные бурьянниковые сообщества [Знаменский, 2015]. MRPP

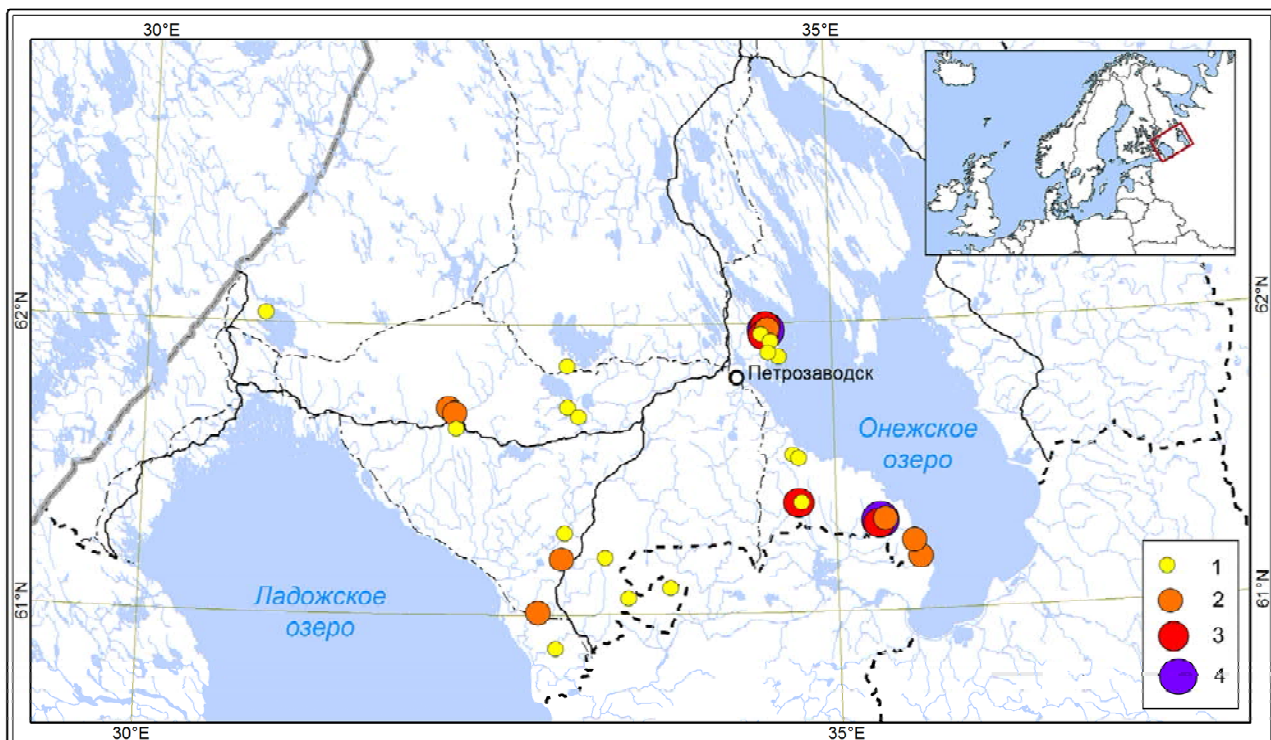


Рис. 4. Распространение *Festuca elatior* на лугах Карелии. 1–4 – обилие вида на выделах по четырёхбалльной шкале.

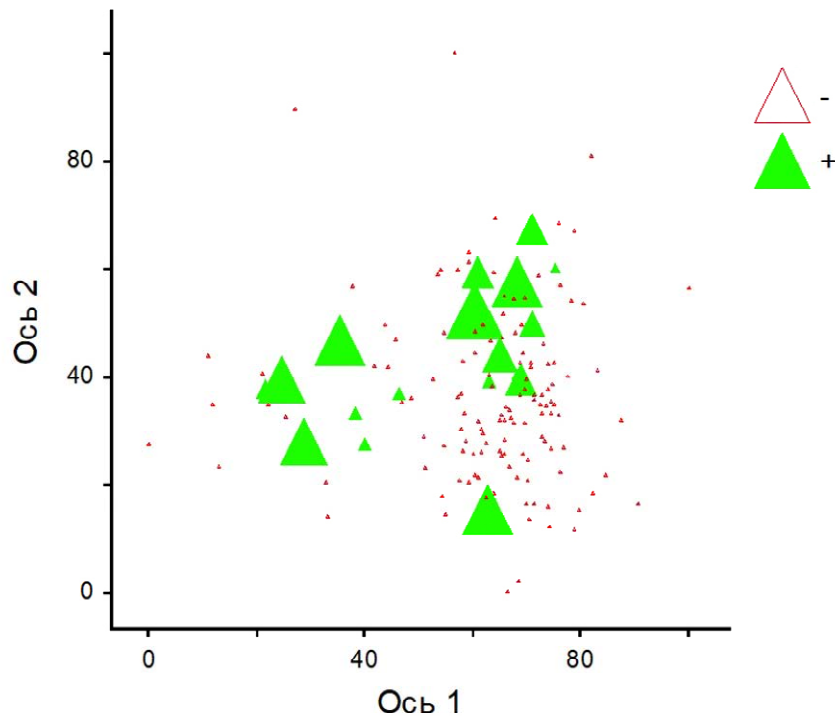


Рис. 5. Ординационная диаграмма NMS растительности лугов Карелии. «-» – выделы, где отсутствует *Festuca elatior*, «+» – выделы, где она присутствует. Размер значка соответствует обилию вида на выделе. Первая ординационная ось соответствует градиенту богатства почв, вторая – почвенного увлажнения [Знаменский, 2015].

показывает слабую значимость различий в гетерогенности растительности внутри и между группами с *Festuca elatior* и без неё ($A=0.011$, $p<0.0001$). Не происходит при этом и какого-то вытеснения функционально сходных видов, например, *Festuca pratensis* или *Dactylus glomerata*. Таким образом, о существенном изменении сообществ, в которые овсяница внедрилась, говорить нельзя, а поэтому нельзя говорить о ней как об инвазионном виде *sensu stricto*. Овсяница, очевидно, также занимает пустующую нишу.

Определить нишевую ёмкость луговых сообществ Севера достаточно трудно методически, если вообще возможно. Но обращает на себя внимание тот факт, что в течение XX в. в составе флоры лугов Карелии появилось вообще значительное число новых видов, как бегущих из культуры, так и распространяющихся в результате расширения ареала естественным путём, например, марьянник дубравный (*Melampyrum nemorosum* L.), дрёма красная (*Silene dioica* (L.) Clairv), лапчатка тюрингская (*Potentilla thuringiaca* Bernh. et Link). В

этом плане рассмотренные «инвазионные» виды ничем не отличаются от прочих адвентивов.

Обращает на себя внимание также то, что все встречи инвазионных видов в Карелии зафиксированы на лугах в подзоне средней тайги. Очевидно, сильная раздробленность и пространственная изолированность лугов на севере, уже служащая ограничивающим механизмом в подзоне средней тайги, здесь практически не даёт чужеродным видам распространяться. Добавим к этому экстремальные экологические условия для видов, экологические оптимумы которых всё же лежат в регионах с более мягким климатом.

Заключение

Несмотря на то, что в парциальной флоре лугов Республики Карелия присутствует десять видов высших растений, расцениваемых в разных источниках как инвазионные, ни один из них не является инвазионным в биоценотическом смысле, как вид внешнего происхождения, угрожающий биологическому разнообразию.

разию. В большинстве случаев (шесть случаев из десяти) встречи таких видов оказываются случайными и не переходят в систематические. Ещё в двух случаях встреча видов становится систематической, но в сообщества вид не внедряется, ограничиваясь в силу каких-то причин ролью вида-спутника. Только в двух случаях (*Thlaspi caerulescens* и *Festuca elatior*) вселенцы полноправно входят в структуру сообществ, но при этом значимой трансформации этой структуры не происходит, то есть, по видимому, они занимают пустующие ниши.

Таким образом, очевидно, что в случае с лугами Севера на примере Карелии, об инвазионных видах сосудистых растений, как образовавших устойчивую популяцию и активно трансформирующих сообщества, говорить не приходится. Даже те виды, которые отмечены как инвазионные для других регионов, здесь могут быть охарактеризованы исключительно как «чужеродные» или «виды-вселенцы».

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0221-2014-0035.

Литература

- Виноградова Ю.К., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьев В.Е., Багрикова Н.А., Баранова О.Г., Борисова Е.А., Борисова М.А., Бочкин В.Д., Буланый Ю.И., Верхозина А.В., Григорьевская А.Я., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Кравченко А.В., Крылов А.В., Куприянов А.Н., Лавриненко Ю.В., Лактионов А.П., Лысенко Д.С., Майоров С.Р., Меньшакова М.Ю., Мещерякова Н.О., Мининзон И.Л., Михайлова С.И., Морозова О.В., Нотов А.А., Панасенко Н.Н., Пликина Н.В., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Решетникова Н.М., Рябовол С.В., Сагалаев В.А., Силаева Т.Б., Силантьева М.М., Стародубцева Е.А., Степанов Н.В., Стрельникова Т.Ю., Терёхина Т.А., Трёмасова Н.А., Третьякова А.С., Хорун Л.В., Чернова О.Д., Шауло Д.Н., Эбель А.Л. «Чёрная сотня» инвазионных растений России // Инф. бюлл. Совета бот. садов СНГ при Междунар. ассоциации академий наук. М.: Совет бот. садов СНГ, 2015. Вып. 4 (27). С. 85–89.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: Чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: КМК, 2011. 292 с.
- Знаменский С.Р. Мониторинг флоры и растительности лугов // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таёжных экосистем европейского Севера России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. С. 55–70.
- Знаменский С.Р. Растительность ксеромезофитных и мезофитных лугов среднетаёжной Карелии: эколого-топологический подход // Труды Карельского научного центра Российской Академии Наук. 2015. № 2. С. 3–15.
- Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. 403 с.
- Кравченко А.В., Кузнецов О.Л., Тимофеева В.В. Инвазивные и карантинные виды растений в Карелии // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Материалы I Международной научной конференции. Санкт-Петербург, 6–8 декабря 2011 г. СПб.: ВИР, 2011. С. 139–145.
- Раменская М.Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1958. 400 с.
- Раменская М.Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1960. 488 с.
- Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- Ball D.M., Pedersen J.F., Lacefield G.D. The tall-fescue endophyte // American Scientist. 1993. Vol. 81. P. 370–379.
- Biondini M.E., Bonham C.D., Redente E.F. Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity // Vegetatio. 1985. Vol. 60. P. 25–36.
- Hällström K.H. *Thlaspi alpestren* esiintymesistä Sortavallassa // Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 1917. Vol. 43. L. 178.
- Kruskal J.B., Wish M. Multidimensional scaling. Newbury Park, CA: Sage, 1978. 96 pp.
- Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladoga-See. Bd. I. Allgemeiner Teil. // Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 1916. Bd. 45. No 1. 429 s.
- Znamenskiy S.R. Traditional rural biotopes in Karelia // Traditional rural biotopes in the Nordic countries, the Baltic States and the Republic of Karelia. TemaNord, 2000. Vol. 609. P. 49–55.

VASCULAR PLANT ALIEN SPECIES ON THE MEADOWS OF THE REPUBLIC OF KARELIA

© 2017 Znamenskiy S.R.

Institute of Biology, Karelian Research Center RAS, Petrozavodsk, 185610
e-mail: seznam@krc.karelia.ru

The results of analyses of meadow partial flora and vegetation concerning invasive species in the Republic of Karelia are presented. Totally ten of 390 vascular plant species occurring currently on Karelian grasslands are listed as 'invasive' by different authors. However, most of those species are presented just by single specimens in single geographical locations. Two species only (*Festuca elatior* and *Thlaspi caerulescens*) demonstrate the ability to integrate into meadow communities but do not transform them significantly.

Keywords: invasions, neophytes, flora, meadow communities, *Festuca elatior*, *Thlaspi caerulescens*.

УДК: 595.763.79(574.32)

БОЖЬЯ КОРОВКА-АРЛЕКИН *HARMONIA AXYRIDIS* PALL. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) В АРМЕНИИ

©2017 Калашян М.Ю.* , Креджян Т.Л.** , Карагян Г.А.***

Научный центр зоологии и гидроэкологии Национальной академии наук
Республики Армения, Армения, Ереван, 0014;
e-mail: * mkalashian1@gmail.com; ** ghrejyan@gmail.com; *** gaykaragyan@yahoo.com

Поступила в редакцию 07.02.17

Приведены сведения о первой находке (один экземпляр) в Армении инвазивного вида жука – божьей коровки-арлекина *Harmonia axyridis*. Предполагается проникновение вида из Грузии в результате самостоятельной экспансии или непреднамеренного завоза.

Ключевые слова: божья коровка-арлекин *Harmonia axyridis*, инвазивный вид, Армения, первое указание.

Введение

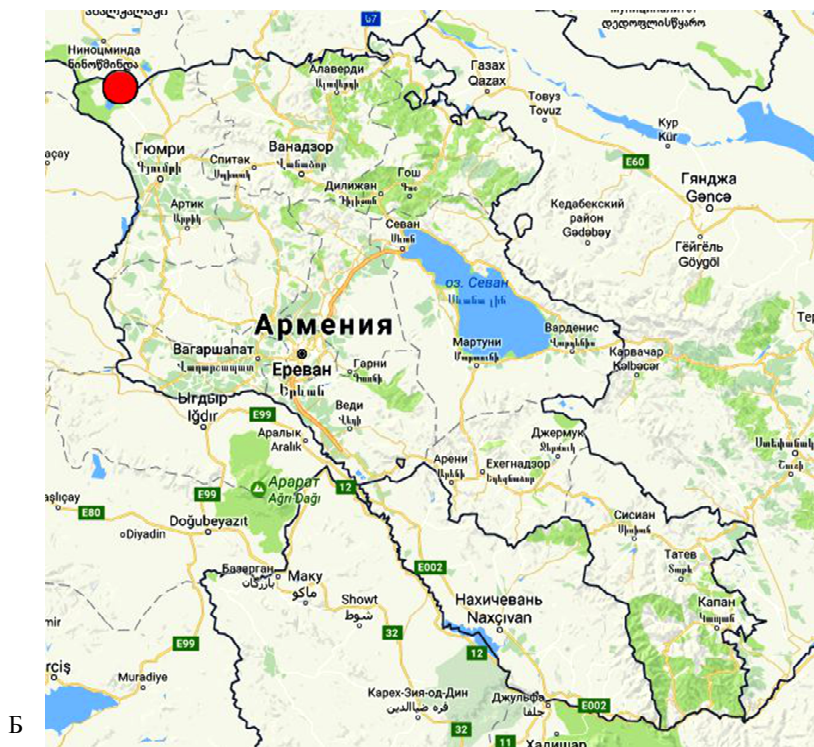
Божья коровка-арлекин *Harmonia axyridis* Pall. – один из видов насекомых с наиболее интенсивно расширяющимся на протяжении XX и начала XXI столетия ареалом. Естественный ареал вида занимает обширные территории в Азии от Северного Казахстана и Южной Сибири до Приморья, Сахалина, Курильских и Японских островов, Корейского полуострова, Китая (включая Тайвань) и Северного Вьетнама [Яблоков-Хнзорян, 1983; Кузнецов, 1993; САБИ, 2016; и др.]. Будучи активным афидо- и кокцидофагом, вид рассматривался как эффективный инструмент биологического контроля вредных тлей и кокцид, и на протяжении почти всего XX столетия в разное время завозился в США и ряд европейских стран [Routsma et al., 2008; САБИ, 2016; и др.]. Жук успешно натурализовался и проник в естественные экосистемы, начав широкомасштабную экспансию из вторичных очагов – как самостоятельно, так и вследствие непреднамеренного завоза [Lombaert et al., 2010]. Таким образом, он распространился почти по всей Европе [Brown et al., 2008], достигнув на востоке Северного Кавказа [Украинский, 2013; Орлова-Беньков-

ская, Могилевич, 2015], Дагестана [Ильина, Гасанова, 2015], Брянской, Липецкой и Белгородской областей России и г. Москвы [Ukrainisky, Orlova-Bienkowskaja, 2014; Захаров, 2015; Круглова и др., 2015]. Его очаги обнаружены в Северной, Восточной и Южной Африке, Центральной и Южной Америке [Lombaert et al., 2010]. Продолжается и его экспансия из нативного ареала на запад, в Среднюю Азию [Orlova-Bienkowskaja, 2015]. При этом обнаружился целый ряд отрицательных последствий инвазии – от экологических до медицинских, включая конкурентное вытеснение местных видов гильдии афидо- и кокцидофагов, повреждение плодов в сельхозугодьях, провоцирование аллергических реакций у людей и т. д. [Berkvens et al., 2008]. В результате *H. axyridis* в настоящее время оценивается как один из 100 наиболее опасных инвазивных видов Европы [Handbook..., 2009]. Примером продолжающейся инвазии арлекина является и его проникновение в Армению, где вид был обнаружен недавно.

Материал. ARMENIA, Shirak prov., Zorakert, 41.0912°N; 43.6587°E, 2035 m, 09.08.2016, M. Kalashian & T. Ghrejyan leg.



А



Б

Рис. 1. А – *Harmonia axyridis* f. *succinea* из Зоракерта; Б – место обнаружения вида в Армении (показано красным кружком).

Единственный экземпляр, принадлежащий расе (форме) *succinea* (рис. 1А) был собран на крайнем северо-западе Армении на окраине с. Зоракерт (рис. 1Б) кошением по травянистой растительности. Село расположено в горной лугостепи; в самом селении на приусадебных участках имеются небольшие сады, преимущественно яблоневые.

Пути проникновения вида в Армению не ясны. В сопредельной Турции жук был зарегистрирован в центральной её части (в Каппадокии), весьма отдалённой от границ Армении [Bukejs, Telnov, 2015]. Более вероятным представляется его грузинское происхождение. В Грузию (в Аджарию и Мцхетский район) вид был интродуцирован в 1982–1988 гг. в качестве агента биологического контроля в садах, в основном, цитрусовых. Хотя попытка интродукции была сочтена безуспешной [Кузнецов, 1993], и в последующем достоверных находок жука в Грузии не было (А. Украинский [2013] считает сомнительным указание вида для Лагодехи в работе М. Мерквиладзе и Е. Квавадзе [Merkviladze, Kvavadze, 2002]), однако вид, вероятно, сохранился в стране и

отсюда проник в Армению. Жук мог проникнуть в Армению самостоятельно с прилегающих территорий юго-западной Грузии, или завезён с плодовой продукцией – недалеко от места находки проходит одна из основных автомагистралей, связывающих две страны, по которой частично осуществляется завоз подобной продукции.

Литература

- Захаров И.А. Гармония в Москве // Природа. 2015. № 11. С. 92–93.
- Ильина Е.В., Гасанова Н.М.-С. Инвазивные виды насекомых в Дагестане // В кн.: Биоразнообразие и рациональное использование природных ресурсов: Материалы докладов III Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (заочная) (Махачкала, 27 марта 2015 г.). Махачкала: Изд-во ДГПУ, 2015. С. 78–81.
- Круглова О.Ю., Рогинский А.С., Синчук О.В. Регистрация инвазивного вида кокциnellид *Harmonia axyridis pallasi* (Coleoptera, Coccinellidae) в Брянской области // Труды БГУ, 2015. Т. 10. Ч. 1. С. 389–392.
- Кузнецов В.Н. Жуки-кокциnellиды (Coleoptera, Coccinellidae) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1993. 334 с.
- Орлова-Беньковская М.Я., Могилевич Т.А. Первая находка *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera:

- Coccinellidae) в Кабардино-Балкарской республике и история расселения этого чужеродного вида по Кавказу и югу европейской России с 2002 по 2015 г. // Кавказский энтомологический бюллетень. 2015. Т. 12. № 1. С. 93–98.
- Украинский А.С. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) на Северном Кавказе // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12. № 1. С. 35–38
- Яблоков-Хнзорян С.М. Обзор семейства жуков-кокци-неллид фауны СССР (Coleoptera, Coccinellidae) // В сб.: Зоологический сборник института зоологии АН Армянской ССР. Ереван: АН Арм.ССР, 1983. Вып. 19. С. 94–161.
- Berkvens N., Baverstock J., De Clercq P., Majerus M.E.N., Pell J.K., Roy H.E., Tirry L., Wells P.M. Good and bad traits of *Harmonia axyridis* – from biological control to invasion // Proceedings of the Third International Symposium on Biological Control of Arthropods, Christchurch, New Zealand. Peter G. Mason, David R. Gillespie & Charles Vincent. 2008. P. 393–402.
- Brown P.M.J., Adriaens T., Bathon H., Cuppen J., Goldarazena A., Hägg T., Kenis M., Klausnitzer B.E.M., Kovčrbreva I., Loomans A.J.M., Majerus M.E.N., Nedved O., Pedersen J., Rabitsch W., Roy H.E., Ternois V., Zakharov I.A., Roy D.B. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid // BioControl, 2008. Vol. 53. N 1. P. 5–21.
- Bukejs A., Telnov D. The first record of the invasive lady beetle *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) in Turkey // Zoology and Ecology. 2015. Vol. 25. N 1. P. 59–62.
- CABI, 2016. *Harmonia axyridis* (harlequin ladybird). Datasheet // Available from: <http://www.cabi.org/isc/datasheet/26515>
- Handbook of alien species in Europe / Eds. Hulme P.E. & DAISIE. Dordrecht: Springer, 2009. 399 p.
- Lombaert E., Guillemaud T., Cornuet J.-M., Malausa T., Facon B., Estoup A. Bridgehead Effect in the Worldwide Invasion of the Biocontrol Harlequin Ladybird // PLoS ONE. 2010. Vol. 5. N 3. P. e9743.
- Merkviladze M.Sh., Kvavadze E.Sh. List of ladybirds (Coleoptera, Coccinellidae) of Georgia // In: Proceedings of the Institute of Zoology. 2002. Vol. 21. P. 149–155.
- Orlova-Bienkowskaja M.J. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a reexamination of the native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan / M.J. Orlova-Bienkowskaja, A.S. Ukrainsky, P.M.J. Brown // Biological Invasions. 2015. Vol. 17. P. 1941–1948.
- Poutsma J., Loomans A.J.M., Aukema B., Heijerman T. Predicting the potential geographic distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model // BioControl. 2008. Vol. 53. N 1. P. 103–125.
- Ukrainky A. S., Orlova-Bienkowskaja M. Ja. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions // Biological Invasions. 2014. Vol. 16. Issue 5. P. 1003–1008.

HARLEQUIN LADYBIRD *HARMONIA AXYRIDIS* PALL. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) IN ARMENIA

©2017 Kalashian M.Yu.* , Ghrejyan T.L.** , Karagyan G.H.***

Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences
of Armenia, Armenia, Yerevan 0014.

e-mail: * mkalashian1@gmail.com; ** ghrejyan@gmail.com; *** gaykaragyan@yahoo.com

The data on the first registration of harlequin ladybird *Harmonia axyridis* in Armenia are presented. Penetration of the species from Georgia due to self-dependent expansion or unintentional delivery is presumed.

Key words: Ladybird *Harmonia axyridis*, invasive species, Armenia, first record.

УДК: 594.1(262.5)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ARCUATULA SENHOUSIA* (BENSON, 1842) В РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА

© 2017 Ковалёв Е.А.^{a*}, Живоглядова Л.А.^{a**}, Ревков Н.К.^{b***},
Фроленко Л.Н.^{a****}, Афанасьев Д.Ф.^{a*****}

^a Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
Ростов-на-дону 344002;

^b Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь 299011;

e-mail: * kovalev.dgek-jek@mail.ru; ** l.zhivoglyadova@mail.ru; *** nrevkov@yandex.ru;
**** gidrobiont.az@yandex.ru; ***** dafanas@mail.ru

Поступила в редакцию 25.01.17

Приводятся данные о первом обнаружении нового для российских вод Азово-Черноморского бассейна вида двустворчатых моллюсков семейства Mytilidae *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842). Два живых экземпляра вида найдены в бентосных пробах в центральной части Керченского пролива у острова Тузла на глубине 2 м. Это второй случай обнаружения *A. senhousia* в Азово-Черноморском бассейне. Впервые особи этого вида были зарегистрированы на западном участке шельфа у берегов Румынии в 2002 г., после чего данных о его развитии в Чёрном море не было.

Ключевые слова: Bivalvia, Mytilidae, чужеродный вид, Керченский пролив.

Введение

В настоящее время в европейском чек-листе фауны морских моллюсков представлено 23 рода семейства Mytilidae Rafinesque, 1815 [CLEMAM, 2016]. Из них в Чёрном море надёжно различимыми, постоянно обитающими и широко распространёнными являются четыре вида четырёх родов данного семейства: *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), *Gibbomodiola adriatica* (Lamarck, 1819) и *Modiolula phaseolina* (Philippi, 1844) [Заика и др., 1990]. Появление и распространение в Азово-Черноморском бассейне представителя нового рода семейства митилид *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842), включённого в Чёрный список морских инвазивных видов [Otero et al., 2013], можно признать заслуживающим особого внимания.

Материал и методика

Два экземпляра неизвестных для фауны Чёрного и Азовского морей моллюсков [Определитель..., 1972] были обнаружены нами при обработке проб макрозообентоса, собранных в сентябре 2015 г. в районе Керченского пролива (рис. 1) на глубине 2 м. Координаты находки N45.299976°; E36.568081°. Пробы отбирали дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м². Солёность воды в точке отбора пробы составляла 16.6 ‰, грунт в пробе представлен заиленными остатками раковин и песком. Фиксацию материала проводили 70%-м раствором этанола с добавлением 4%-го формалина. Длину, высоту и ширину раковин моллюсков измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Сырую массу моллюсков без мантийной жидкости определяли с точностью до 0.001 г на электронных весах



Рис. 1. Карта-схема места обнаружения *A. senhousia*

Shimadzu AX-120 после предварительного обсушивания на фильтровальной бумаге.

Помимо живых моллюсков, в других пробах донных отложений из Керченского пролива (как с севера, так и с юга от о. Тузла) отмечены также их пустые створки. Основная часть створок и их фрагментов (15–20 штук) была найдена к северу от о. Тузла.

Результаты

Двустворчатые моллюски, найденные в районе Керченского пролива, определены нами как *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (Bivalvia: Mytilidae) [Скарлато, 1981]. Длина раковины наиболее крупного экземпляра составила 25.4 мм, высота – 11.8 мм, ширина – 9.3 мм, сырая масса моллюска – 0.536 г. Второй экземпляр имел раковину длиной 8.7 мм, высотой 4.6 мм, шириной 3.9 мм; его сырая масса 0.058 г.

Краткое описание вида. Форма раковины клиновидно четырёхугольная, умеренно выпуклая, равносторонняя, относительно тонкостенная, макушка выдающаяся, передний край выступает вперёд макушки, на передней части створок несколько небольших радиальных рёбер (рис. 2). Периостракум ровный блестящий коричнево-зелёный. Сквозь периостракум

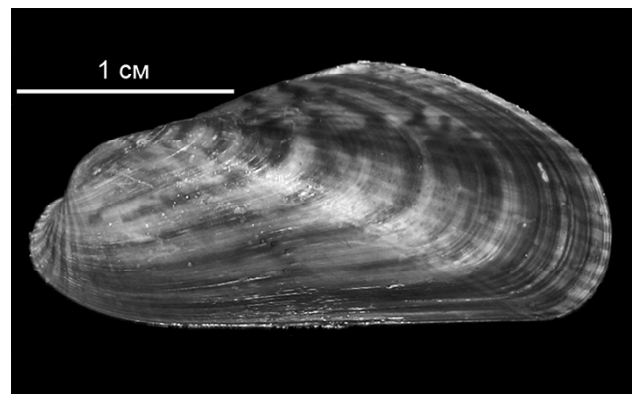


Рис. 2. Моллюск *A. senhousia*, найденный в Керченском проливе в сентябре 2015 г.

просвечивается коричневый рисунок, состоящий из радиальных лучей, пересекающихся с волнисто-зигзагообразными концентрическими линиями. На моллюске с длиной раковины 8.7 мм радиальные лучи слабо развиты и имеют более светлый оттенок.

Обсуждение

A. senhousia является типичным видом-оппортунистом: имеет длительную планктонную стадию (до 55 дней), способствующую расселению моллюсков, короткий жизненный цикл (максимальная продолжительность жизни около двух

лет), быстрый рост, небольшой размер и высокую плодовитость [Zenetos et al., 2004; Otero et al., 2013]. Созревание происходит на 9-м месяце жизни, оплодотворение внешнее [Otero et al., 2013]. Приспособлена к развитию в относительно мелководных (до глубины 20 м) контурных биотопах морских и солоноватоводных водоёмов, где заселяет как твёрдые (включая искусственные), так и илисто-песчаные грунты [Slack-Smith, Brearley, 1987; McDonald, Wells, 2009]. С помощью хорошо развитого биссусного аппарата прикрепляется к субстрату. Может формировать плотные поселения с численностью до 170 000 экз./м² [Munari, 2008a]. На рыхлых субстратах обитает в поверхностном слое грунта, окружая себя биссусным коконом. Скопления биссусных коконов могут формировать обширные биссусные маты. Встречается в диапазоне солёности от 18 до 36 ‰ при температуре от 1 до 31 °С; толерантен к пониженной концентрации кислорода (до 1–3 мг/л) [Slack-Smith, Brearley, 1987; Cohen, 2005; McDonald, Wells, 2009]. По типу питания относится к фильтраторам-сестонофагам.

Естественный ареал *A. senhousia* (известной также как азиатская мидия) находится в западной части Тихого океана и простирается от дальневосточных берегов России до Сингапура [Slack-Smith, Brearley, 1987]. Моллюск обычен в лагунах о. Сахалин [Лабай, 2015], широко распространён у берегов Японии, Кореи, Китая. Инвазивный ареал включает тихоокеанское побережье Северной Америки (с середины XX в.) [Cohen, 2005], юго-западное побережье Тихого океана, берега Новой Зеландии и Австралии [Willan, 1985; Slack-Smith, Brearley, 1987; Cohen, 2005], западное побережье Индийского океана (с конца 1970-х – начала 1980-х гг.) [Mastrototaro et al., 2003], а также европейские берега Атлантического океана (с 2002 г.) [Bachelet et al., 2009].

Вероятностные вектора проникновения *A. senhousia* в бассейн Средиземного моря связывают с непреднамеренной транспортировкой их личинок в балластных водах или в качестве обрастателей корпусов судов, а также ввозом вместе со спатом культивируемых моллюсков (дальневосточными устрицами во

Францию, видами семейства Veneridae в Адриатическое море) [Zenetos et al., 2004]. Является одним из наиболее успешных вселенцев в Средиземноморский бассейн [Zenetos et al., 2012], где впервые обнаружен в 1964 г. у берегов Израиля и Египта [Barash, Danin, 1972]. Последнее позволяет говорить о роли Суэцкого канала в расселении данного вида, и отнести его к группе лессепсианских мигрантов. В настоящее время ареал *A. senhousia* в Средиземноморском бассейне охватывает побережье Франции (с 1978 г.), Италии (с 1992 г.), Испании (с 2002 г.), Хорватии (с 2003 г.), Туниса (с 2004 г.), Словении (с 2005 г.), Турции (с 2008 г.), Албании (с 2011 г.) [Hoenselaar, Hoenselaar, 1989; Lazzari, Rinaldi, 1994; Ben Souissi et al., 2005; Uysal et al., 2008; Bachelet et al., 2009; Mavrič et al., 2010; Crocetta, 2011; Ruci et al., 2014]. К 2010 г. она успешно натурализовалась в Адриатическом море [Crocetta et al., 2013].

Первая регистрация отдельных моллюсков данного вида в Чёрном море произошла в 2002 г. на западном участке шельфа у берегов Румынии (в южной части порта г. Констанца) [Misu, 2004a, 2004b]. Следующая находка (данное сообщение) была сделана только в 2015 г. Учитывая продолжительность жизни и темп роста аркуатулы, можно предположить, что первые моллюски в исследованном нами районе Керченского пролива появились ориентировочно в 2013 г.

Указанная выше схема пространственного обнаружения *A. senhousia* в Азово-Черноморском бассейне близка к таковой другого недавнего вселенца – *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), для которой точками начальной колонизации были именно западный (Румынско-Болгарский) и восточный (Кавказский) участки шельфа [Ревков, 2016]. Вселение моллюсков в эти точки предположительно шло с балластными водами судов, а дальнейшее распространение поселений *A. kagoshimensis* на шельфе бассейна было связано с последовательным освоением моллюсками соседних участков шельфа вдоль основных ветвей берегового переноса. Учитывая сказанное, мы предполагаем, что и появление *A. senhousia* в Керченском проливе связано с возможной

транспортировкой взрослых моллюсков – в обрастаниях, или личинок – в балластных водах судов из районов её массового развития. Даже при наличии у *A. senhousia* длительной пелагической стадии (до 55 дней) естественное проникновение её личинок в Чёрное море через Босфор и их пассивное перемещение в район Керченского пролива мы считаем маловероятным, как в силу особенностей самого течения (заглубление его нижней ветви при проникновении в Чёрное море), так и в силу отсутствия регистрации поселений *A. senhousia* на Анатолийском участке шельфа, где они должны были формироваться, следуя по ходу основного черноморского течения.

Натурализация *A. senhousia* в Адриатическом море [Crocetta et al., 2013], которое в северной части сходно по основным абиотическим характеристикам Чёрному морю, может свидетельствовать в пользу прогноза её успешного развития и в Чёрном море. Продвижение моллюска в Азовское море маловероятно, поскольку надёжных данных о его выживании при солёности ниже 15–17 ‰ нет.

Имеющиеся литературные источники указывают, что колонизация и развитие поселений *A. senhousia* может иметь как положительный, так и отрицательный эффекты на донные сообщества аборигенных видов [Crooks, 1996; Mistri et al., 2004; Munari, 2008b; Cohen, 2011]. С одной стороны, поселения *A. senhousia* и формируемые ей биссусные маты повышают экологическую сложность системы, приводят к увеличению численности амфипод, танаид, мелких гастропод, полихет и других мелких форм бентоса [Mistri, 2002; Munari, 2008b]. С другой – те же биссусные маты, в результате отложения на них фекалий и псевдофекалий моллюсков способствуют заилению субстрата, снижению редокс потенциала, накоплению сульфидов, что в итоге приводит к трансформации уже существующих нативных сообществ, уменьшению разнообразия крупных форм бентоса, подавлению роста морских водорослей и высших растений, таких как *Zostera*, ингибированию развития других двустворчатых моллюсков, включая близкородственные виды [Slack-Smith, Brearley, 1987;

Reusch, Williams, 1998; Mistri, 2003; Mistri et al., 2004]. Особо обратим внимание на последнее замечание, поскольку в условиях Азово-Черноморского бассейна потенциальная зона развития *A. senhousia* совпадает с таковой местных массовых ценозообразующих представителей семейства митилид – *M. lineatus* и *M. galloprovincialis*, межвидовая конкуренция между которыми отсутствует. Более того, отмечается положительное взаимовлияние совместно обитающих аборигенных видов митилид [Заика и др., 1990].

При наличии отмеченных выше и столь существенных моментов предполагаемого воздействия нового вида-вселенца *A. senhousia* на донные экосистемы Азово-Черноморского бассейна дальнейший процесс её экспансии нуждается в контроле.

Литература

- Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1990. 208 с.
- Лабай В.С. Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Известия ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 125–144.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей: Свободноживущие беспозвоночные. Киев: Наукова думка, 1972. Т. 3. 339 с.
- Ревков Н.К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1. № 2. С. 3–17.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с.
- Bachelet G., Blanchet H., Cottet M., Dang C., Montaudouin X. de, Moura Queiro A. de, Gouillieux B., Lavesque N. A round-the-world tour almost completed: first records of the invasive mussel *Musculista senhousia* in the northeast Atlantic (southern Bay of Biscay). *Marine Biodiversity Records*. 2009. 2(e119). // (<http://dx.doi.org/doi:10.1017/S1755267209001080>). Проверено 27.12.2016.
- Barash A., Danin Z. The Indo-Pacific species of Mollusca in the Mediterranean and notes on a collection from the Suez Canal // *Israel Journal of Zoology*. 1972. Vol. 21. No 3–4. P. 301–374.
- Ben Souissi J., Trigui E.I., Menif N., Mahjoub M.S., Mejri H. Quignard J.P., Zaouali J., Сапарй С. On the recent occurrences of marine exotic species in the Tunisian waters // *Proceedings of the Seventh International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, MEDCOAST*. 2005. Vol. 5. P. 529–540.

- CLEMAM. Taxonomic Database on European Marine Mollusca. Muséum National d'Histoire Naturelle. Department of Systematics & Evolution. Paris. 2016 // (<http://www.somali.asso.fr/clemam/index.php?lang=en>). Проверено 27.12.2016.
- Cohen A.N. The exotics guide: non-native marine species of the North American Pacific Coast // Center for Research on Aquatic Bioinvasions, Richmond, CA, and San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA. 2011 // (http://www.exoticguide.org/musculista_senhousia). Проверено 26.12.2016.
- Cohen A.N. Guide to the Exotic Species of San Francisco Bay. Oakland, CA, USA: San Francisco Estuary Institute. 2005 // (<http://www.exoticguide.org>). Проверено 28.12.2016.
- Crocetta F. Marine alien Mollusca in the Gulf of Trieste and neighbouring areas: a critical review and state of knowledge (updated in 2011) // Acta Adriatica. 2011. Vol. 52. No 2. P. 247–260.
- Crocetta F., Macali A., Furfaro G., Cooke S., Villani G., Valdes A. Alien molluscan species established along the Italian shores: an update, with discussions on some Mediterranean “alien species” categories // ZooKeys. 2013. Vol. 277. P. 91–108.
- Crooks J.A. The population ecology of an exotic mussel, *Musculista senhousia*, in a Southern California Bay // Estuaries. 1996. Vol. 19. No 1. P. 42–50.
- Hoenselaar H. J., Hoenselaar J. *Musculista senhousia* (Benson in Cantor, 1842) in the western Mediterranean (Bivalvia, Mytilidae) // Basteria. 1989. Vol. 53. P. 73–76.
- Lazzari G., Rinaldi E. Alcune considerazioni sulla presenza di specie extra Mediterranee nelle lagune salmastre di Ravenna // Bollettino Malacologico. 1994. Vol. 30(5–9). P. 195–202.
- Mastrototaro F., Matarrese A., D’Onghia G. Occurrence of *Musculista senhousia* (Mollusca: Bivalvia) in the Taranto seas (eastern-central Mediterranean Sea) // Journal of the Marine Biological Association of the UK. 2003. Vol. 83. No 6. P. 1279–1280.
- Mavrič B., Orlando-Bonaca M., Bettoso N., Lipej L. Soft-bottom macrozoobenthos of the southern part of the Gulf of Trieste: faunistic, biocoenotic and ecological survey // Acta Adriatica. 2010. Vol. 51. No 2. P. 203–216.
- McDonald J.I., Wells F.E. Results of a 2007 survey of the Swan River region for four introduced marine species. Fisheries Research Report No 189. Western Australia, North Beach: Department of Fisheries, Western Australia, 2009. 24 p.
- Micu D. Annotated checklist of the marine Mollusca from the Romanian Black Sea // In: International workshop on Black Sea Benthos / Eds. B. Ozturk, V.O. Mokievsky, B. Topaloglu. Sibiu: Turkish Marine Research Foundation Turkey, 2004a. P. 84–149.
- Micu D. First record of *Musculista senhousia* (Benson in Cantor, 1842) from the Black Sea // In: Abstracts of the International Symposium of Malacology (Romania, Sibiu, 2004). Sibiu, 2004b. P. 47.
- Mistri M. Ecological characteristics of the invasive Asian date mussel, *Musculista senhousia*, in the Sacca di Goro (Adriatic Sea, Italy) // Estuaries. 2002. Vol. 25. No 3. P. 431–440.
- Mistri M. The non-indigenous mussel *Musculista senhousia* in an Adriatic lagoon: effects on benthic community over a ten year period // Journal of the Marine Biological Association of the UK. 2003. Vol. 83. No 6. P. 1277–1278.
- Mistri M., Rossi R., Fano E.A. The spread of an alien bivalve (*Musculista senhousia*) in the Sacca di Goro Lagoon (Adriatic Sea, Italy) // Journal of Molluscan Studies. 2004. Vol. 70. No 3. P. 257–261.
- Munari C. Effects of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons // Hydrobiologia. 2008a. Vol. 611. No 1. P. 29–43.
- Munari C. Organism responses to habitat fragmentation in two shallow-water brackish environments: the Goro Lagoon (Adriatic Sea) and the Padrongiano Delta (Tyrrhenian Sea) // Journal of the Marine Biological Association of the UK. 2008b. Vol. 88. No 07. P. 1309–1317.
- Otero M., Cebrian, E., Francour P., Galil B., Savini D. Monitoring Marine Invasive Species in Mediterranean Marine Protected Areas (MPAs): A strategy and practical guide for managers. Malaga, Spain: IUCN, 2013. 136 p.
- Reusch T.B.H., Williams S.L. Variable responses of native eelgrass *Zostera marina* to a non-indigenous bivalve *Musculista senhousia* // Oecologia. 1998. Vol. 113. No 3. P. 428–441.
- Ruci S., Kasemi D., Beqiraj S. Data on macro zoobenthos in rocky areas of the adriatic sea of Albania // IMPACT: International Journal of Research in Applied, Natural and Social Sciences. 2014. Vol. 2. No 2. P. 63–70.
- Slack-Smith S.M., Brearley A. *Musculista senhousia* (Benson, 1842); a mussel recently introduced into the Swan River estuary, Western Australia (Mollusca: Mytilidae) // Records of the Western Australian Museum. 1987. Vol. 13. No 2. P. 225–230.
- Uysal Z., Latif M.A., Özsoy E., Tugrul S., Kubilay N., Besiktepe S.T., Yemencioğlu S., Mutlu E., Ediger D., Besiktepe S., Ediger V., Ak Örek Y., Örek H., Demirel M., Tunç S.Ç., Terbiyik T. Kiliyca Baseni Kıyısal Ekosisteminde Dolaşım, Taşınım ve Ötrofikasyon Araştırmaları // Final Report 104Y277. Ankara: TÜBİTAK (in Turkish), 2008. 523 p.
- Willan R. C. Successful establishment of the Asian mussel *Musculista senhousia* (Benson in Cantor, 1842) in New Zealand // Records of the Auckland Institute and Museum. 1985. Vol. 22. P. 85–96.
- Zenetos A., Gofas S., Russo G., Templado J. CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean. Vol. 3. Molluscs. Monaco: CIESM Publishers, 2004. 376 p.
- Zenetos Á., Gofas S., Morri C., Rosso A., Violanti D., García Raso J.E., Çinar M.E., Almogi-Labin A., Ates A.S., Azzurro E., Ballesteros E., Bianchi C.N., Bilecenoglu M., Gambi M.C., Giangrande A., Gravili C., Hyams-Kaphzan O., Karachle P.K., Katsanevakis S., Lipej L., Mastrototaro

F., Mineur F., Pancucci-Papadopoulou M.A., Ramos Esplá A., Salas C., San Martín G., Sfriso A., Streftaris N., Verlaque M. A contribution to the application of European

Union's marine strategy framework directive (MSFD). Part 2. Introduction trends and pathways // Mediterranean Marine Science. 2012. Vol. 13. No 2. P. 328–352.

THE FIRST FINDING OF THE BIVALVE *ARCUATULA SENHOUSIA* (BENSON, 1842) IN THE RUSSIAN PART OF THE BLACK AND AZOV SEAS BASIN

© 2017 Kovalev E.A.^a *, Zhivoglyadova L.A.^a **, Revkov N.K.^b ***, Frolenko L.N.^a *****, Afanasyev D.F.^a *****

^a Azov Research Institute of Fisheries, Rostov-on-Don 344002;

^b Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the RAS, Sevastopol 299011;

e-mail: * kovalev.dgek-jek@mail.ru; ** lzhivoglyadova@mail.ru; *** nrevkov@yandex.ru;

**** gidrobiont.az@yandex.ru; ***** dafanas@mail.ru

The first detection of the mytilid species *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) has been described, which is new for the Russian areas of the Azov and Black Seas. Two living specimens of the species were found in the benthic samples taken at a depth of 2 m in the central part of the Kerch Strait near the Tuzla Island. This is the second finding of *A. senhousia* in the Azov-Black Sea basin. Few specimens of the species had been observed for the first time in the western Black Sea near Romanian shores in 2002, though no data on the species development in the Black Sea were obtained afterwards.

Key words: Bivalvia, Mytilidae, invasive species, the Kerch Strait

УДК 581.524.2(470.12+470.316)

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (ВЕРХНЯЯ ВОЛГА, РОССИЯ)

© 2017 Мальцева С.Ю. *, Бобров А.А. **

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742;
e-mail: * svetadm32@gmail.com, ** lsd@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 09.12.16

В результате анализа данных многолетних наблюдений за составом флоры Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга, Россия) показано, что к настоящему времени в его акватории встречается 5 чужеродных видов сосудистых растений: *Acorus calamus* L., *Bidens frondosa* L. *Elodea canadensis* Michx., *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile, *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. Для каждого вида рассмотрены история появления, особенности распространения, условия произрастания в водохранилище и некоторые другие аспекты. Все находки пока сосредоточены в основном у населённых пунктов или в местах непосредственной интродукции. В особом внимании нуждаются *Bidens frondosa* и *Elodea canadensis*, которые происходят из Северной Америки, как наиболее агрессивные потенциально инвазионные растения.

Ключевые слова: инвазии, сосудистые растения, история появления, особенности распространения, Рыбинское водохранилище, Верхняя Волга, Россия.

Введение

Внедрение (инвазия) агрессивных чужеродных видов является в настоящее время значительной частью глобальных природных изменений и часто ведёт к существенным потерям биологического разнообразия и экономической значимости экосистем, подверженных биологическим инвазиям. Чужеродные виды активно внедряются в растительные сообщества, занимая устойчивые позиции в составе флоры. Наиболее опасными среди видов-вселенцев являются те, которые преодолели не только географический, но и репродуктивный барьер и способны к воспроизводству, расселению, вхождению в природные и искусственные местообитания. Это особенно актуально для искусственных водных экосистем – водохранилищ, которые представляют собой антропогенно преобразованные объекты с существенно изменёнными связями между природными компонентами.

Одним из транзитных путей и полигоном инвазионных процессов в России является р.

Волга и водные объекты её бассейна. Заполнение Рыбинского водохранилища на Верхней Волге было начато в 1941 г., а закончено в 1947 г. Оно образовалось в месте слияния рек Шексна, Молога и Волга, затопив обширное пространство Молого-Шекснинской низины. Площадь акватории нового водоёма озёрного типа составила 4550 км² [Экологические..., 2001].

Во вновь созданном водохранилище происходило формирование растительного покрова из популяций растений, попавших сюда из водоёмов и водотоков затопленной территории или оказавшихся в бассейне нового искусственного водоёма. Поэтому в значительной степени растительность имеет аллохтонный характер. Значительные площади на водохранилище занимали новые местообитания – обширные мелководья с резко меняющимся уровнем воды, малопригодные для большинства водных и прибрежно-водных макрофитов. Например, А.П. Белавской и Т.Н. Кутовой [1966] показано, что в период с 1942 по 1963 г. для водохранилища

характерен процесс медленного формирования прибрежно-водной растительности. Общее изменение шло от гидрофитных к гелофитным фитоценозам со слабым развитием высокотравных воздушно-водных растений. К 1987 г. произошло заметное увеличение зарастания водохранилища с доминированием воздушно-водных растений (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla) [Ляшенко, 1997, 1999]. Эта тенденция прослеживалась до 1997 г. С начала 2000-х гг. обнаружено, что многие мелководья, покрытые воздушно-водными растениями, перешли в заболоченный берег и перестали быть частью акватории, что привело к снижению зарастания водохранилища; водная и прибрежно-водная растительность в целом заняла более глубоководные местообитания, на которые в первую очередь продвинулись заросли *Potamogeton* spp. и *Schoenoplectus lacustris* [Папченков, 2013]. Такие постоянно происходящие изменения в растительном покрове, наличие потенциально свободных экологических ниш весьма благоприятны для проникновения и закрепления чужеродных видов растений.

Следует отметить, что ранее специальных исследований, направленных на изучение растений-вселенцев водохранилища, не проводилось. Хотя сведения о них имеются в ряде публикаций [Белавская, Кутова, 1966; Определитель..., 1986; Лисицына, 1990; Ляшенко, 1997, 1999; Папченков, 2013; и др.].

Цель настоящей работы – обобщение данных о чужеродных и потенциально инвазивных видах сосудистых растений Рыбинского водохранилища.

Материалы и методика

Работа основана на данных многолетних наблюдений за составом флоры Рыбинского водохранилища [Белавская, Кутова, 1966; Лисицына, 1990; Ляшенко, 1997, 1999; Экологические..., 2001; Папченков, 2013; и др.]. Для анализа истории появления и распространения видов использованы достоверные литературные указания (см. ниже) и материалы из фон-

дов гербария Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН, ИВИВ). Кроме этого, сюда вошли собственные результаты, полученные во время ботанических исследований в бассейне Рыбинского водохранилища [Бобров, Чемерис, 2001; и др.]. Для приведённых гербарных образцов указан коллектор, дата сбора, место хранения.

К чужеродным видам данного водохранилища отнесены виды, натурализовавшиеся за пределами своего естественного (исторического) ареала. Некоторые из них могут расселяться как потенциально инвазивные виды, которые способны быстро распространяться, негативно влиять на видовой состав и структуру естественных растительных сообществ, вытесняя аборигенные виды.

Результаты и их обсуждение

К настоящему времени в акватории Рыбинского водохранилища зарегистрировано 5 чужеродных видов сосудистых растений: *Acorus calamus* L. – аир обыкновенный, *Bidens frondosa* L. – череда облиственная, *Elodea canadensis* Michx. – элодея канадская, *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile – тростник высочайший, *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. – цицания широколистная (таблица, рисунок). Согласно классификации В.Г. Папченкова [2003а], чужеродные растения, встречающиеся в водоёмах и водотоках бассейна Волги, по происхождению разделяются на 3 группы. К первой группе относятся растения, которые были известны в бассейне Волги, то есть аборигенные, и которые расширяют свой ареал с юга на север или севера на юг путём естественного или связанного с деятельностью человека расселением (например, *Phragmites altissimus*). Чужеродными видами второй группы являются вселенцы из географически близких к бассейну Волги регионов. Растения, связанные с водными и водно-болотными экотопами, которые преднамеренно или случайно интродуцированы из далеких от волжского бассейна регионов Евразии и с других континентов, принадлежат к вселенцам третьей группы (*Acorus calamus*, *Bidens frondosa*, *Elodea canadensis*, *Zizania latifolia*).

Таблица. Подтверждённые сборы чужеродных видов сосудистых растений Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга, Россия).

Таксон	Автор сбора	Год обнаружения	Местонахождение	Координаты, N, E
<i>Acorus calamus</i>	Лисицына Л.И.	1987	Ярославская обл., Угличский р-н, с. Воскресенское	57.593868, 38.350034
	Лисицына Л.И.	1987	Ярославская обл., Мышкинский р-н, д. Нижние Плотки (с. Учма)	57.713693, 38.423618
	Лисицына Л.И.	1988	Ярославская обл., Рыбинский р-н, Югский залив	58.086566, 38.570134
	Лебедева О.А.	1993	Ярославская обл., Угличский р-н, д. Спирково	57.634680, 38.375083
	Гарин Э.В.	1998	Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок	58.041271, 38.244126
	Папченков В.Г.	2007	Ярославская обл., Некоузский р-н, д. Чурилово	58.110466, 38.254204
<i>Bidens frondosa</i>	Папченков В.Г.	2002	Ярославская обл., Мышкинский р-н, г. Мышкин	57.781637, 38.454674
	Бобров А.А.	2004	Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок	58.064480, 38.247961
<i>Elodea canadensis</i>	Посохина Т.Б.	1952	Ярославская обл., Некоузский р-н, о. Хохотка (окр. пос. Борок)	58.070305, 38.274551
	Посохина Т.Б.	1955	Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок	58.063594, 38.250806
	Ляшенко Г.Ф.	1990	Вологодская обл., Череповецкий р-н, д. Вичелово	59.011928, 37.950524
<i>Phragmites altissimus</i>	Ремизов И.Е.	2003	Вологодская обл., Череповецкий р-н, д. Вичелово	59.011928, 37.950524
<i>Zizania latifolia</i>	Кутова Т.Н.	1950	Вологодская обл., Череповецкий р-н, д. Борок	58.545781, 37.541152
	Бобров А.А. (указание)	середина 1960-х гг. ?	Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок	58.068671, 38.250366
	Лисицына Л.И.	1988	Ярославская обл., Рыбинский р-н, р. Пачеболка [д. Пачеболка]	58.345053, 39.020715

Acorus calamus – аир обыкновенный,
сем. *Acoraceae* Martinov

Многолетнее травянистое корневищное растение. Оптимальные местообитания – неразмываемые берега водоёмов, участки рек и ручьёв со стоячей или медленно текущей водой. Распространяется вид в основном речными

паводками. Родина аира Юго-Восточная Азия, инвазионные популяции широко распространены по всему Северному полушарию. Первые документальные сведения о распространении аира в России относятся к первой половине XIX в. [Виноградова и др., 2009]. В Средней России растения стерильны и размножаются исключительно вегетативно. Расселение и распространение происходит с помощью

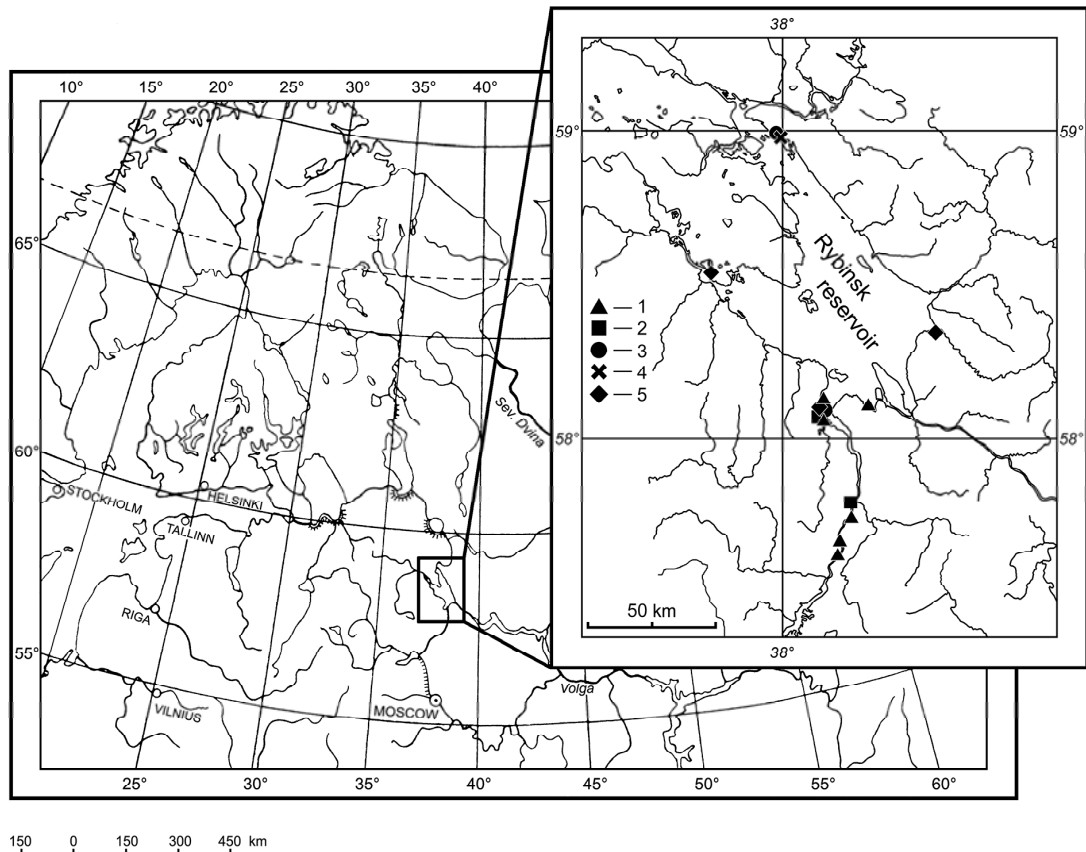


Рис. Распространение *Acorus calamus* (1), *Bidens frondosa* (2), *Elodea canadensis* (3), *Phragmites altissimus* (4), *Zizania latifolia* (5).

Источник данных – таблица. Совмещены в одну точку сборы *Elodea canadensis* из окр. пос. Борок.

фрагментов корневища, которые переносятся водными потоками.

Впервые в Рыбинском водохранилище *A. calamus* был отмечен Л.И. Лисицыной [1990] по сборам в Волжском плёсе (Ярославская обл.): 1987 г. в заливах у с. Воскресенское (Угличский р-н) и д. Нижние Плостки (с. Учма) (Мышкинский р-н), годом позднее Лисицына указала этот вид в Югском заливе (Рыбинский р-н). Позднее вид был также обнаружен в Волжском плёсе: на мелководье, напротив д. Спирково (Угличский р-н) (Лебедева О.А., 26.07.1993, ИВИВ), окр. пос. Борок, прудовая база «Сунога» (Гарин Э.В., 28.08.1998, ИВИВ), мелководье у д. Чурилово (Папченков В.Г., 27.07.2007, ИВИВ) (Некоузский р-н). Это растение пока не составляет конкуренцию аборигенным прибрежно-водным видам, поскольку находится у северного предела своего распространения [Виноградова и др., 2009]. Состояние и динамика известных популяций вида не

известны, поскольку повторных исследований не проводилось.

Bidens frondosa – череда облиственная, сем. *Asteraceae* Dumort.

Однолетнее травянистое растение, которое размножается только семенами. На родине – в Северной Америке – *B. frondosa* распространена довольно широко. Проникновение в Европу данного вида датируется ещё 1762 г., но расселение началось только со второй половины XIX в. [Виноградова и др., 2009]. На территории бывшего СССР в настоящее время существуют 3 изолированных очага распространения *B. frondosa*: Приморье, куда она занесена непосредственно из Америки не позднее 1950 г.; европейская часть России, где вид стал расселяться с 1955 г.; и Черноморское побережье Кавказа, куда череда занесена в конце 1970-х гг. Во всех этих регионах чере-

да активно натурализуется [Виноградова и др., 2009]. Отмечают, что основной способ распространения – расселение вида вдоль побережья рек в результате гидрохории и эпизохории. Экологические условия, в которых обитает черда облиственная в естественном ареале, очень разнообразны. Во вторичном ареале, также как на родине, *B. frondosa* часто и обильно растёт по берегам рек и на рудеральных местах, редко – как сорняк в полях. По литературным данным многих авторов [Лисицына, Артёменко, 1990; Лисицына и др., 2009] известно, что черда облиственная уже в конце 1980-х – начале 1990-х гг. отмечалась в Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском, Ивановском и Угличском водохранилищах, а также на прилегающих к ним территориях.

На Рыбинском водохранилище впервые черда была собрана только в 2002 г. в Волжском плёсе в г. Мышкин (Ярославская обл.) [Папченков, 2003б]. Следующая и самая северная находка вида сделана в том же плёсе в окр. пос. Борок, на берегу канала у ихтиологического корпуса (Некоузский р-н) (Бобров А.А., 24.09.2004, IBIW). Больше находок на данном водохранилище пока не известно. Дальнейшее продвижение этого растения на север по Волге, по-видимому, сдерживают климатические условия.

Elodea canadensis – элодея канадская, сем. *Hydrocharitaceae* Juss.

Многолетнее водное растение, с преобладанием вегетативного размножения. Изначально это североамериканский плюризональный вид, характерный для большинства умеренных районов США и Канады. Первые его находки на соседних с Ярославской обл. территориях относятся к началу XX в., где элодея встречалась во многих водоёмах и водотоках [Виноградова и др., 2009]. Судя по известным данным [Бобров, Чемерис, 2001; Трemasова и др., 2012] и гербарным материалам (IBIW), в настоящее время вид распространён равномерно по всей территории области, обнаружен во всех типах водных объектов, во многих мес-

тах лидирует по частоте встречаемости среди водных сосудистых растений.

Однако указаний собственно для Рыбинского водохранилища немного. Самый ранний сбор элодеи канадской здесь сделан в Волжском плёсе у о. Хохотка (окр. пос. Борок) (Некоузский р-н) (Посохина Т.Б., 11.09.1952, IBIW), позднее вид найден в пос. Борок у стоянки лодок (Некоузский р-н) (Посохина Т.Б., 23.06.1955, IBIW). На севере в Шекснинском плёсе растение известно из залива у д. Вичелово (Вологодская обл., Череповецкий р-н) (Ляшенко Г.Ф., 03.09.1990, IBIW). Как редкие сообщества *E. canadensis* отмечены в Волжском и Главном плёсах Рыбинского водохранилища [Ляшенко, 1997]. Также незначительной оставалась роль этого вида в зарастании водохранилища в 2000-х гг. [Папченков, 2013]. Конкретных местонахождений вида в двух последних работах не приводится.

Элодея является крайне мощным конкурентом в условиях водоёмов и водотоков умеренной полосы, при внедрении в них она способна активно вытеснять аборигенные виды, поскольку формирует чистые заросли на больших площадях, и, кроме того, выделения элодеи имеют аллелопатическое влияние на некоторые виды водных растений [Виноградова и др., 2009]. Однако в условиях Рыбинского водохранилища её распространение достаточно ограничено, возможно, в силу специфического гидрологического режима водоёма, но в реках-притоках водохранилища элодея – достаточно обычный вид, особенно активна в нарушенных местообитаниях (броды, места водопоя и прогона скота, спрямления, зоны сброса сточных вод и т. д.) [Бобров, Чемерис, 2001; материалы IBIW].

Phragmites altissimus – тростник высочайший, сем. *Poaceae* Barnhart

Многолетнее травянистое растение. Данный вид относится к потенциально инвазионным, способным к возобновлению в местах вселения и проявившим себя в смежных регионах в качестве инвазионных видов. Естественный ареал таксона – область Древнего Средиземья [Пап-

ченков, 2008; Цвелёв, 2012]. В европейской части России тростник высочайший стал распространяться на север с начала 1990-х гг., поднимаясь с юга по Дону и Волге, продвигаясь в том же направлении по сырым местообитаниям вдоль железных дорог, расселяясь по побережью Балтийского моря [Папченков, 2008].

В 2003 г. это растение было собрано на Рыбинском водохранилище (Шекснинский плёс) у д. Вичелово (Вологодская обл., Череповецкий р-н) (Ремизов И.Е., 19.07.2003, IBIW). Это пока единственная точка на водохранилище. Она же одна из наиболее северных в ареале *P. altissimus* [Цвелёв, 2012]. За достаточно небольшой период времени вид от низовий Волги распространился до её верховий [Папченков, 2008]. В местах проникновения конкурентных отношений между местным *P. australis* и чужеродным *P. altissimus* пока не наблюдается по причине начального периода адаптации последнего к достаточно северным условиям. Однако впоследствии более мощный вегетативно размножающийся *P. altissimus* может вполне потеснить местный тростник [Папченков, 2008]. Необходимы дальнейшие наблюдения за распространением тростника высочайшего и взаимодействием его с местным тростником южным.

Zizania latifolia – цицания широколистная, сем. *Poaceae*

Дальневосточный вид, завезённый в европейскую часть России в 1934 г. с целью увеличения кормовых ресурсов и улучшения защитных условий для околководных животных. В 1950-е гг. работы по интродукции цицании проводились в Восточной Сибири (Иркутская обл.) и во многих регионах европейской части страны, в том числе и в бассейне Волги [Кутова, 1961; Матвеев, Зотов, 1973; Матвеев, Соловьёва, 1997]. Например, на Рыбинском водохранилище интродукция цицании началась в 1950 г. [Кутова, 1961], в Среднем Поволжье – в 1957 г. [Матвеев, Зотов, 1973]. Отмечается, что в условиях северного Рыбинского водохранилища растение чувствительно к низким температурам, резким перепадам уровня

воды, воздействию волнения, плохо выносит конкуренцию с местными растениями [Кутова, 1961], а вот южнее (Краснодарский край, Самарская обл. и др.) в более благоприятных условиях растение успешно конкурирует с характерными для волжских водохранилищ доминантами (например, *Butomus umbellatus* L., *Phragmites australis*, *Sparganium erectum* L., *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L.), активно их вытесняя [Матвеев, Зотов, 1973; Матвеев, Соловьёва, 1997].

На Рыбинском водохранилище *Z. latifolia* распространена спорадически. По заливам Моложского плёса вид известен из окр. д. Борок в Дарвинском заповеднике [Кутова, 1961] Вологодской обл., Главного плёса – Брейтовского [Определитель..., 1986] и Рыбинского (р. Пачеболка близ впадения в р. Ухра (д. Пачеболка): Лисицына Л.И., 25.08.1988, IBIW) р-нов Ярославской обл. Кроме того, крупные заросли *Z. latifolia* долгие годы (предположительно с середины 1960-х гг.) существуют в бывшем рыбообразном пруду у пос. Борок (Некоузский р-н), где растение занимает значительные площади, но откуда не распространяется в прилегающие заливы Волжского плёса Рыбинского водохранилища. Очевидно, что цицания пока сохраняется лишь в местах, где проводились работы по её интродукции. Однако происходящее потепление климата может способствовать большему распространению *Z. latifolia*.

Заключение

Анализ состава и распространения чужеродных видов сосудистых растений Рыбинского водохранилища может послужить основой для дальнейших мониторинговых наблюдений. Среди найденных растений только *Phragmites altissimus* происходит из низовий Волги, остальные – *Acorus calamus*, *Bidens frondosa*, *Elodea canadensis*, *Zizania latifolia* – из далёких от волжского бассейна регионов Евразии и с других континентов. В водохранилище все находки этих видов пока сосредоточены в основном у населённых пунктов или в местах непосредственной интродукции. В особом внимании нуждаются *Bidens frondosa* и *Elodea*

canadensis, которые происходят из Северной Америки, как наиболее агрессивные потенциально инвазионные растения («трансформеры») [Виноградова и др., 2009], которые способны активно внедряться в естественные и полустественные сообщества, изменять облик экосистем, нарушать сукцессионные связи, выступать в качестве видов-эдикаторов и доминантов растительных сообществ, образовывать значительные по площади одновидовые заросли, вытеснять виды природной флоры и препятствовать их возобновлению. Для успешного предупреждения проникновения и расширения вторичного ареала популяций потенциально инвазионных видов необходим постоянный мониторинг за скоростью их распространения, выявление основных путей и способов (векторов) заноса.

Литература

- Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 162–189.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В. Адвентивный вид *Elodea canadensis* Michx. (*Hydrocharitaceae* Juss.) в растительном покрове ручьёв и рек Верхнего Поволжья // Американско-российский симпозиум по инвазионным видам. 27–31 августа 2001 г., Борок, Россия: Тез. докл. Ярославль, 2001. С. 28–30.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2009. 501 с.
- Кутова Т.Н. Опыт изучения и разведения дальневосточного риса (*Zizania latifolia* Turcz.) на Рыбинском водохранилище // Тр. Дарвин. гос. запов. Вологда: Книжное изд-во, 1961. Вып. 7. С. 101–117.
- Лисицына Л.И. Видовой состав растительности мелководий Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоёмов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 110–119.
- Лисицына Л.И., Артёменко В. И. *Bidens frondosa* L. – новый вид флоры Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 4. С. 110–111.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артёменко В.И. Флора водоёмов Волжского бассейна: Определитель сосудистых растений. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2009. 219 с.
- Ляшенко Г.Ф. Растительность Рыбинского водохранилища // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 57–64.
- Ляшенко Г.Ф. Динамика высшей водной растительности Рыбинского водохранилища // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 106–111.
- Матвеев В.И., Зотов А.М. Цицания широколистная в Куйбышевской области и взаимоотношения её с видами местной флоры // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова: Науч. тр. Куйбыш. пед. ин-та. Куйбышев: КГПИ, 1973. Т. 107, вып. 2. С. 63–69.
- Матвеев В.И., Соловьёва В.В. Цицания – дикий рис: экология, биология, практическое значение. Самара: Изд-во СГПУ, 1997. 96 с.
- Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль: Верхневолжское кн. изд-во, 1986. 182 с.
- Папченков В.Г. Макрофиты-вселенцы в водоёмах и водотоках бассейна Волги // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: Матер. Рос.-амер. симп. по инвазийным видам. Борок, Ярославской обл., Россия, 27–31 августа 2001 г. Борок, 2003а. С. 99–104.
- Папченков В.Г. Растения-вселенцы и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Волги // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. Междунар. конф. (Тула, 15–17 мая 2003 г.). М., 2003б. С. 103–105.
- Папченков В.Г. О распространении *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile (Poaceae) // Рос. журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 36–41.
- Папченков В.Г. Степень зарастания Рыбинского водохранилища и продуктивность его растительного покрова // Биол. внутр. вод. 2013. № 1. С. 24–31.
- Тремасова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярослав. пед. вестн. Сер. Естеств. науки. 2012. № 1. С. 103–111.
- Цвелёв Н.Н. О родах тростник (*Phragmites* Adams.) и змеёвка (*Cleistogenes* Keng) семейства злаков (*Poaceae*) в России // Нов. сист. высш. раст. 2012. Т. 43. С. 30–44.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.

ALIEN SPECIES OF VASCULAR PLANTS OF THE RYBINSK RESERVOIR (UPPER VOLGA, RUSSIA)

© 2017 Maltseva S.Yu.* , Bobrov A.A.**

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS,
Borok, Nekouz district, Yaroslavl region, 152742;
e-mail: *svetadm32@gmail.com, **lsd@ibiw.yaroslavl.ru

The analysis of long-term observations of flora composition of the Rybinsk reservoir (Upper Volga, Russia) demonstrates that in its waters 5 alien species of vascular plants, *Acorus calamus* L., *Bidens frondosa* L. *Elodea canadensis* Michx., *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile, and *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf., occur. For each species the history of occurrence, features of distribution, habitat conditions in the reservoir and some other aspects are discussed. All records are concentrated for the present mainly near settlements or in places of direct introduction. *Bidens frondosa* and *Elodea canadensis* originated from North America need special attention, as the most aggressive potentially invasive plants.

Key words: invasions, vascular plants, history of occurrence, features of distribution, habitat conditions, Rybinsk reservoir, Upper Volga, Russia.

УДК: 581.522:574.9:910.4

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (*HERACLEUM SOSNOWSKYI*) В ДОЛИНАХ БОЛЬШИХ И СРЕДНИХ РЕК ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ (ПО МАТЕРИАЛАМ ЭКСПЕДИЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ 2008–2016 гг.)

© 2017 Озерова Н.А.^{a, b *}, Широкова В.А.^{a, b}, Кривошеина М.Г.^c,
Петросян В.Г.^c

^a Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Москва, 109012;

^b Государственный университет по землеустройству, Москва, 105064

^c Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071

e-mail: * ozerova-nad@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.09.16

Представлены результаты анализа данных многолетнего мониторинга инвазии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в долинах 14 больших и средних рек Восточно-Европейской равнины, проведённого в 2008–2016 гг. в рамках Комплексной экспедиции по изучению исторических водных путей. Создана картосхема распространения *H. sosnowskyi* в долинах больших и средних рек с георегистрацией и ландшафтным описанием каждой точки обнаружения. Сформулированы общие характеристики пространственного распределения, выделены векторы инвазии (антропохория, гидрохория) и выявлены важнейшие факторы, определяющие проникновение *H. sosnowskyi* в долины рек. Представлены данные приуроченности *H. sosnowskyi* к структурным элементам ландшафта речных долин с определёнными геоморфологическими и почвенными характеристиками. Показано, что фитоценотическая приуроченность инвазионного вида в естественных и антропогенных сообществах связана с бечевниками и коренными берегами в долинах больших и средних рек. Установлено, что наиболее благоприятны для инвазии *H. sosnowskyi* берега рек, сложенные породами с высоким содержанием твёрдого обломочного материала, а неблагоприятны – сырые поймы и абразионные песчаные берега. Полученные результаты существенно расширяют представления в части инвазионного ареала и приуроченности растения к участкам поймы и могут быть использованы при прогнозировании, профилактике распространения и разработке мер по борьбе с *H. sosnowskyi*.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, закономерности распространения, средние реки, большие реки, Восточно-Европейская равнина, инвазия.

Введение

Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden., 1944) описан из Грузии (Месхетия) в 1944 г. И.П. Манденовой и своё название получил в честь исследователя флоры Кавказа Д.И. Сосновского [Лунева, 2014]. Естественный ареал этого эндемика Кавказа занимает восточное Предкавказье (Дагестан, восток Кабардино-Балкарии), горные системы Большого и Малого Кавказа (Южная Осетия,

Грузия), северную Армению и северо-восток Турции [Манденова, 1950; Лунева, 2014].

В 1947 г. *H. sosnowskyi* впервые был введён в культуру в Европейской части РСФСР. После продолжительных исследований растение, отличавшееся неприхотливостью и быстрым ростом весной, стали массово возделывать в качестве силосной и кормовой культур на значительной территории Нечерноземья. Наиболее широкомасштабное внедрение этой куль-

туры проводилось в 1960–1970 гг. [Виноградова, Куклина, 2012]. В эти годы вид получил распространение, в частности, в Белоруссии, Ленинградской и Тверской областях [Чубарова, 1976]. С 1964 г. борщевик Сосновского стали выращивать в Псковской обл. [Иванова, Кулибаба, 1975].

Для выращивания *H. sosnowskyi* обычно выбирались земли, примыкавшие к центральным усадьбам бывших сельскохозяйственных предприятий, так как данная культура закладывалась в основном на силос [Постановление..., 2015]. Нет никаких данных о том, чтобы на территории Восточно-Европейской равнины для выращивания борщевика использовались поймы рек, исторически являющиеся ценными пастбищами и сенокосами [Низовцев и др., 2015].

В статистических сборниках по сельскому хозяйству в областях и республиках Советского Союза приведены данные о посевных площадях по силосным культурам (без кукурузы), по кукурузе на силос и (изредка) по люпину [Посевные площади..., 1973; Основные показатели..., 1979; Кормопроизводство..., 1988; и др.]. Очевидно, посевы *H. sosnowskyi* в областях и республиках СССР учитывались вместе с другими силосными культурами, поэтому все имеющиеся сведения носят отрывочный характер. Посевные площади могли быть как небольшими, так и значительными. Например, в хозяйствах Псковской обл. в 1964 г. эта культура выращивалась на 3 га, а в 1966 г. на 10 га [Иванова, Кулибаба, 1975]. В 1960-е гг. во всей Ленинградской обл. площадь посевов растения составила более 1 тыс. га [Лунева, 2013].

Уже в 1948 г. на территории РСФСР (в Московской обл.) были обнаружены первые одичавшие растения. Массовый характер одичания стал повсеместно наблюдаться в 1970-е гг. Во вторичном ареале растение поначалу осваивало земли, расположенные вблизи мест его возделывания в 1960–1980-е гг. После разрушения агропромышленного комплекса в 1990-е гг. расселение *H. sosnowskyi* вышло из-под контроля и приобрело характер экологического бедствия [Виноградова и др., 2010; Виноградова, Куклина, 2012].

В последние годы наблюдаются быстрые темпы распространения вида практически по всей Европейской части России. Количественные данные о территории, занимаемой борщевиком в настоящее время, требуют постоянного уточнения. Так, площадь сельскохозяйственных угодий, занятых растением в 2009 г., по предварительным оценкам, составила в Вологодской обл. 2186.1 га, в Новгородской – 2000 га [Богданов и др., 2011]. В 2011 г. в Ленинградской обл. растение занимало более 50 тыс. га земель, а в Тверской – более 45 тыс. га [Кудрявцева, 2013]. В Псковской обл. в 2014 г. борщевик Сосновского занимал более 7500 га [Ведомственная целевая программа..., 2014].

Один из эффективных способов расселения *H. sosnowskyi* – распространение его семян с помощью водных потоков. В долинах малых рек, ручьёв и в руслах временных водотоков семена растения, для прорастания которых важно наличие участков почвы, лишённых плотной дернины, находят все условия для успешного развития. В настоящее время этот механизм хорошо изучен и описан [Панасенко и др., 2013].

Средние и большие реки существенно отличаются от малых рек и ручьёв. В условиях Центральной и Нечернозёмной территории России весной на средних и больших реках наблюдается половодье, во время которого уровень воды поднимается на 2.5–7 м в зависимости от местных условий. Соответственно, расход воды и скорость течения увеличиваются в разы по сравнению с меженным уровнем. В результате сочетания эрозионной и аккумулятивной деятельности водного потока, которая выражена сильнее, чем в поймах малых рек, ручьёв и в оврагах, могут создаваться особые условия, как неблагоприятные, так и способствующие расселению *H. sosnowskyi*.

Основная цель исследования состоит в том, чтобы изучить особенности распространения *H. sosnowskyi* в долинах 14 средних и больших рек Восточно-Европейской равнины, опираясь на обширный материал полевых наблюдений, собранных за 8 лет экспедиционных исследований.

Материал и методы

Общая характеристика полевых материалов. В 2008–2016 гг. Комплексная экспедиция по изучению исторических водных путей (КЭИВП, далее – экспедиция) проводила исследования гидролого-гидрохимической и ландшафтной обстановки в районе исторических водных путей. В 2008 г. маршрут экспедиции проходил по р. Сухоне от н/п Михайловское до г. Великий Устюг. В 2009 г. исследованиями были охвачены реки Мста, Волхов и Нева. В 2010–2011 гг. проводилось изучение Тихвинской водной системы: в 2010 г. были пройдены р. Тихвинка, начиная от г. Тихвина, Сясь, Свирский канал и р. Свирь до г. Лодейное Поле, а в 2011 г. – реки Чагодоца, Чагода и Молога. В 2012 г. экспедиция осуществляла сплав по Днепру (г. Смоленск – г. Могилёв) и Западной Двине (г. Велиж – г. Витебск), в 2013 г. – по Березине и Днепру (г. Березино – г. Речица). Экспедиция 2014 г. охватила Верхнюю Волгу на участке н/п Селижарово – г. Тверь, а в 2016 г. была обследована р. Великая в г. Остров и г. Псков (рис. 1).

Маршрутные экспедиционные исследования проводились во время сплава по рекам, в котором участвовали два рафта – надувные лодки, оборудованные мотором. При таком способе перемещения средняя скорость движения обычно составляет не более 7–12 км/ч. На одном рафте размещалась гидролого-метеорологическая лаборатория, с помощью которой проводились измерения и наблюдения с привязкой к системе координат. Экипаж второй лодки занимался составлением ландшафтного описания местности, проводил фото- и видеофиксацию наиболее типичных ландшафтов и вёл маршрутный дневник, отражающий особенности хозяйственного освоения экосистемы долин рек – исторических водных путей. За 2008–2016 гг. было описано свыше 500 точек маршрута и пройдено около 3000 км водного пути.

Результатом полевых наблюдений стали подробные ландшафтные описания 14 средних и больших рек, Сиверсова канала и системы Приладожских каналов. В описаниях отражены типы пойменной растительности и особен-

ности распределения наиболее характерных сообществ в зависимости от комплекса местных условий. Ландшафтные исследования, в том числе подробные описания точек маршрута, представлены в работах – [Низовцев и др., 2009; Широкова и др., 2011; Тихвинская водная система, 2012; Широкова и др., 2013, 2014, 2015а, 2015б; Снытко и др., 2016]. Ниже представлены наиболее важные ландшафтные особенности изучаемых объектов – долин рек.

Долины всех исследованных рек лежат в пределах тайги и зоны хвойно-широколиственных лесов. В подзоне средней тайги представлены хвойные и смешанные хвойно-мелколиственные леса (на месте вырубок), а в южной тайге – преимущественно смешанные хвойно-широколиственные с примесью мелколиственных пород леса. В подзоне северных смешанных лесов преобладают хвойные породы (сосна и ель), а в подзоне типичных хвойно-широколиственных лесов возрастает роль дубрав [Мильков, 1977]. Практически вся территория севера и северо-запада Восточно-Европейской равнины находится в зоне распространения ледниковых и водно-ледниковых отложений разной мощности, под которыми залегают дочетвертичные породы, вскрывающиеся реками. Поэтому ландшафтно-геоморфологическая структура этой территории имеет много общих черт.

Обследованные участки рек Тихвинки, Сяси (до н/п Коленец), Волги (до устья р. Малая Коша), Волхова (до н/п Черенцово), Западной Двины до н/п Островские и Великой в г. Остров пререзают преимущественно моренные отложения. Узкие участки долин чередуются с чёткообразными заболоченными расширениями. Высота берегов достигает в среднем 5–7 м. Они сложены глинистыми и суглинистыми отложениями с включением валунов. По берегам рек обычны выходы грунтовых вод.

Поймы всех исследованных рек обычно имеют два-три уровня. Низкая пойма обычно травяная, с доминированием осоки (*Carex sp.*), канареечника (*Phalaroides arundinacea*), манника (*Glyceria maxima*), таволги (*Filipendula ulmaria*), вейника (*Calamagrostis sp.*), дербенника

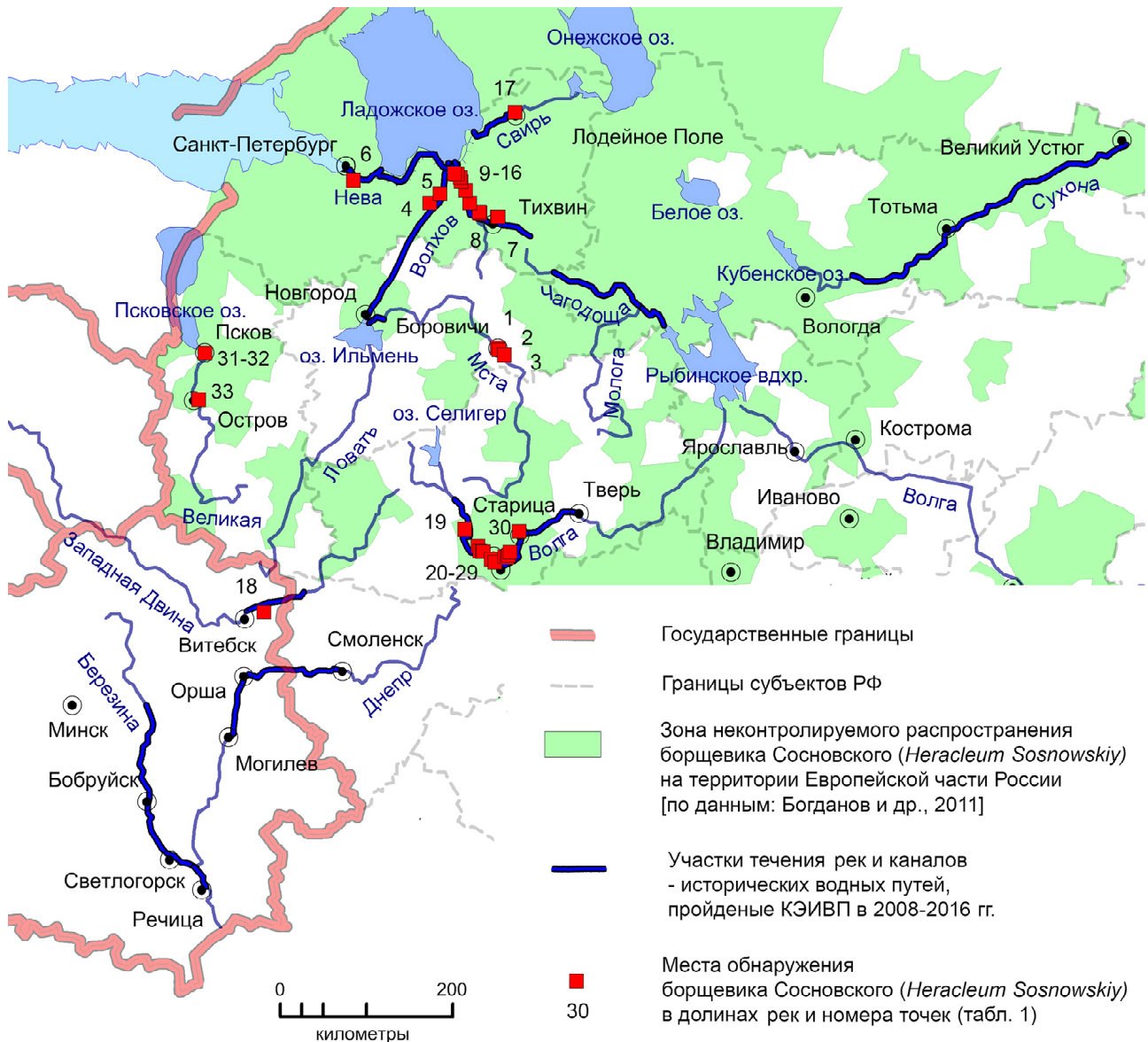


Рис. 1. Места обнаружения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в долинах средних и больших рек – исторических водных путей.

(*Lythrum sp.*) и др. Часто низкие поймы бывают подтоплены большую часть лета и характеризуются застойным режимом увлажнения.

Средняя и высокая поймы представлены старозалежными лугами, зарастающими ивовым кустарником (*Salix sp.*), мелколиственными лесами из берёзы (*Betula sp.*), ольхи серой (*Alnus incana*) и осины (*Populus tremula*), сосной (*Pinus sylvestris*). По берегам Днепра, Западной Двины и Волги растёт ивовый кустарник с колюче-плодником (*Echinocystis lobata*). Травянистая растительность обычно представлена разнотравно-злаковыми сообществами, которые

включают бобовые, пижму (*Tanacetum vulgare*), тимopheевку (*Phleum pratense*), овсяницы (*Festuca sp.*), мятлик (*Poa pratensis*), полевницы (*Agrostis sp.*), трясунку (*Briza media*) и др.

Террасы и коренные берега заняты смешанными хвойно-мелколиственными лесами (из ели (*Picea abies*) или сосны, берёзы, осины), реже – насаждениями из широколиственных пород (дуба (*Quercus robur*), липы (*Tilia cordata*), вяза (*Ulmus sp.*) с примесью мелколиственных (берёзы, осины), либо сельскохозяйственными угодьями и населёнными пунктами.

Небольшая скорость перемещения рафтов визуально и с помощью фото- и видеофиксации позволили определить характерный тип растительности. Листва *H. sosnowskyi* обычно хорошо различима, так как образует яркий салатово-зелёный аспект, выделяющийся на зелёном, серовато-зеленоватом или желтовато-охристом фоне аборигенной растительности. Высота генеративных побегов часто превышает 1.5 м, поэтому в первую очередь внимание привлекали цветущие и плодоносящие растения, куртины которых дополняют насаждения долин рек характерными и бросающимися в глаза зеленовато-белым (во время цветения) и красновато-охристым (в стадии плодоношения) аспектами.

Маршрутный характер обследования рек на рафтах, к сожалению, не позволяет в полной мере оценить особенности инвазии *H. sosnowskyi* в экосистемы речных долин. Часто с воды заметен один генеративный побег или несколько крупных листьев растения. При высадке на берег может оказаться, что рядом с хорошо заметным крупным растением находится несколько десятков проростков и молодых растений, скрытых среди другой растительности. Зачастую растения, находящиеся в стадии первого листа, только с близкого расстояния можно отличить от других видов с похожей формой и цветом листьев, например, от белокопытника (*Petasites spurius*), манжетки (*Alchemilla vulgaris*) или гравилата (*Geum rivale*). Именно поэтому собранные данные отражают лишь пространственное распределение *H. sosnowskyi* в долинах рек.

В ходе экспедиционных работ 2008–2016 гг. были получены данные по 33 точкам (рис. 1), в которых был обнаружен *H. sosnowskyi*. Эти данные были сопоставлены с материалами ландшафтных наблюдений, и благодаря этому были выделены участки рек, в долинах которых было обнаружено или не обнаружено растение. Детальный анализ собранных данных позволил выделить ряд важнейших параметров изучаемых объектов: характер кривизны берегов, наличие и особенности рельефа элементов долины ландшафта

(бечевника, пойм разного уровня, террас, коренного берега), литологические свойства подстилающих пород, тип растительности. Для мест обнаружения борщевика по картам определена близость населённых пунктов и ферм советской эпохи, которые могут быть источниками распространения сорняка в долинах больших и средних рек. В ходе исследования влияния ферм, построенных в советское время, вблизи которых борщевик возделывался первично, были приняты во внимание фотографии их строений и ближайших окрестностей, опубликованные разными специалистами в литературе и в Интернет-ресурсах через системы <https://www.google.com/earth/>; <https://yandex.ru/maps>. Почти в 100% случаев на снимках (при их наличии) можно найти борщевик Сосновского. Именно это позволило рассматривать фермы, построенные в советскую эпоху, как самостоятельный возможный источник распространения семян растения в долинах рек. Анализ всех этих данных в совокупности позволяет исследовать инвазию *H. sosnowskyi* с учётом всего комплекса возможных факторов, влияющих на его проникновение и распространение в долинах средних и больших рек.

Перечень точек обнаружения борщевика Сосновского, их характеристика и некоторые особенности их географического положения представлены в таблице 1.

Составлены дополнительные таблицы, в которых представлены не вошедшие в таблицу 1 сведения об изучаемых объектах с целью проведения статистического анализа для проверки приуроченности *H. sosnowskyi* к местам расположения ферм в прошлом, излучинам рек, разным структурным элементам ландшафта долин рек: бечевникам, поймам трёх уровней, террасам, коренным берегам, элементам мезорельефа, литологическим свойствам и плотности подстилающих горных пород, растительным сообществам. Принят во внимание также тип берегов (аккумулятивный или абразионный) и характер произрастания борщевика (единично, группами, полосами или в виде обширных зарослей).

Таблица 1. Общая характеристика географического положения мест обнаружения *H. sosnowskyi* в долинах рек – исторических водных путей за время экспедиционных исследований в 2008–2016 гг.

Номер точки	Дата	Координаты точки	Река	Ближайший н/п и на каком берегу реки находится: 1 – правый; 2 – левый; 3 – на обоих берегах		Расстояние от ближайшего н/п до точки обнаружения, м	Искусственные преграды и переправы (1 – есть, 0 – нет)
				Название н/п	Берег		
1	11.06. 2009	N 58.331130 E 33.964325	Мста	Путлино	3	150	0
2	11.06. 2009	N 58.311869 E 34.004567	Мста	Ёгла	3	0	0
3	11.06. 2009	N 58.272494 E 34.117672	Мста	Опеченский посад	2	0	1
4	16.06. 2009	N 59.686200 E 32.197947	Волхов	Черенцево	2	1740	0
5	17.06. 2009	N 59.795779 E 32.366020	Волхов	Панево	3	0	0
6	22.06. 2009	N 59.792141 E 30.653540	Нева	н/п им. Свердлова	3	0	1
7	31.07. 2011	N 59.652818 E 33.550064	Тихвинка	г. Тихвин, Новгородский шлюз	1	0	1
8	31.07. 2011	N 59.654994 E 33.567921	Тихвинка	г. Тихвин, Тверской шлюз	1	0	1
9	05.08. 2010	N 59.659814 E 33.201175	Тихвинка	Цвылево	2	0	1
10	05.08. 2010	N 59.673747 E 33.184884	Тихвинка	Овино	3	100	0
11	05.08. 2010	N 59.749324 E 32.973186	Сясь	Кудрево	2	120	1
12	06.08. 2010	N 59.865622 E 32.854814	Сясь	Погостище	3	250	0
13	06.08. 2010	N 59.949170 E 32.733201	Сясь	Хвалово	3	0	1
14	06.08. 2010	N 59.990050 E 32.704417	Сясь	Кулаково	3	0	0
15	06.08. 2010	N 60.015216 E 32.644283	Сясь	Морозово	2	0	0
16	06.08. 2010	N 60.017161 E 32.579975	Сясь	Коскеницы и Колчаново	1	0	1
17	10.08. 2010	N 60.734534 E 33.561115	Свирь	г. Лодейное Поле (городской пляж)	2	0	0
18	02.08. 2012	N 55.302066 E 30.285892	Западная Двина	Руба	3	1000	0
19	29.07. 2014	N 56.455243 E 33.909605	Волга	Мясцово	3	200	0
20	30.07. 2014	N 56.304787 E 34.214823	Волга	Мончорово	3	230	0
21	30.07. 2014	N 56.259509 E 34.274091	Волга	пригород Ржева (п. Лыночесальной фабрики)	1	0	0

22	30.07. 2014	N 56.258446 E 34.317320	Волга	г. Ржев, между о. Близнецы и о. Первый	1	0	0
23	30.07. 2014	N 56.260276 E 34.336434	Волга	г. Ржев, Старый мост	1	0	1
24	31.07. 2014	N 56.191449 E 34.515361	Волга	Пестово	2	1500	0
25	31.07. 2014.	N 56.169651 E 34.590322	Волга	г. Зубцов	1	0	1
26	31.07. 2014	N 56.240952 E 34.768514	Волга	Устье	3	580	0
27	31.07. 2014	N 56.243214 E 34.815588	Волга	Саблино	3	400	0
28	31.07. 2014	N 56.266831 E 34.836921	Волга	Мямлино	3	200	0
29	31.07. 2014	N 56.298247 E 34.856405	Волга	Колчеватики	3	100	0
30	01.08.2014	N 56.506647 E 34.944012	Волга	г. Старица	1	0	0
31	30.06. 2016	N 57.828739 E 28.319590	Великая	г. Псков, Советская наб.	1	0	1
32	30.06. 2016	N 57.833070 E 28.260000	Великая	г. Псков, напротив Снетогорского монастыря	1	0	1
33	02.07. 2016	N 57.340780 E 28.353190	Великая	г. Остров, правый рукав (старый город)	1	0	1

Методы статистического анализа данных. Для оценки влияния наличия населённых пунктов (НП), фермерских хозяйств и преград разного происхождения на появление борщевика Сосновского (БС) на берегах рек использовался набор тестов сопряжённых таблиц – Хи-квадрат (χ^2) отношение правдоподобия (G^2) и двухсторонний точный критерий Фишера (F_{2sd}). В тех случаях, когда гипотеза различия произрастания *H. sosnowskyi* при наличии и отсутствии населённых пунктов и других объектов на берегах не отклонялась, использовался Z-критерий для оценки уровней значимости этих различий. Сравнительный анализ средних расстояний НП, расположенных на левом и правом берегах, производился с помощью однофакторного дисперсионного анализа с неравным количеством повторностей в ячейках (ANOVA). Для сравнения средних с неравными дисперсиями по критерию Левена был использован критерий Тьюки-Крамера с модификацией Уелча [Zar, 2010]. При нарушении условия нормальности распределения для изучаемых выборок также приме-

нялись непараметрические критерии Краскала-Уоллиса и медианный тест Муда [Zar, 2010].

Для анализа влияния произрастания *H. sosnowskyi* в зависимости от абразионного или аккумулятивного характера берегов, разных по литологическому составу горных пород, плотности карбонатных пород (известняков, мергелей, доломитов), влияния выраженности тех или иных структурных элементов ландшафта речной долины и их мезорельефа использовались критерии согласия Пирсона (χ^2), Крамера-фон Мизеса-Смирнова (W^2), Ватсона (U^2) и Андерсона-Дарлинга (A^2), предназначенные для дискретных и сгруппированных данных [Петросян и др., 2015].

Во всех тестах эти критерии использовались для проверки простой гипотезы равномерности распределения участков произрастания *H. sosnowskyi*. Хотя для проверки нулевых гипотез одновременно использовались все перечисленные выше критерии, тем не менее, в тех случаях, когда результаты проверки различались, предпочтение отдавалось критериям Пирсона и Ватсона. Этот выбор связан с тем, что ранее в

наших работах было показано, что критерии Пирсона и Ватсона являются наиболее мощными для анализа номинальных, порядковых и сгруппированных данных, а критерии Андерсона-Дарлинга и Шапиро-Уилка – для анализа непрерывных данных [Петросян и др., 2015]. Эти критерии согласия также использовались для выявления характера распределения по сравнению с теоретическим (равномерным) распределением в зависимости от кривизны берега, структурных элементов ландшафта речной долины, типов растительных сообществ и характера произрастания *H. sosnowskyi*. Во всех случаях, когда критерии Пирсона и Ватсона отклоняли равномерность произрастания *H. sosnowskyi*, тогда проводился дополнительный множественный тест (post Hoc) Тьюки для того, чтобы выявить уровень значимости этих различий. Множественный тест был проведён после угловой трансформации выборочных пропорций. Необходимость использования этой процедуры трансформации детально рассмотрена в работе Зара [Zar, 2010].

Статистический анализ экспериментальных данных выполнен с помощью интегрированного пакета Biosystem office [Петросян, 2014].

Результаты

1. Влияние близости населённых пунктов и ферм на вселение борщевика Сосновского (БС) в долины средних и больших рек. Про-

веденная проверка с помощью комплексов тестов сопряжённых таблиц (χ^2), G^2 , F_{2sd} показывает, что произрастание *H. sosnowskyi* на левом берегу связано с наличием НП (рис. 2) ($\chi^2 = 6.74$; $p=0.009$; $G^2=7.1$; $p=0.008$; F_{2sd} ; $p=0.017$). Среднее расстояние от НП до мест находок борщевика на левом берегу составляет 480 м (± 296 м), и возможность произрастания *H. sosnowskyi* связана не с расстоянием от НП, а с наличием НП на берегу (например, при расстоянии ≤ 100 м.; $\chi^2 = 5.53$; $p=0.02$; $G^2=5.99$; $p=0.01$; F_{2sd} ; $p=0.04$).

Обозначим долю случаев встреч *H. sosnowskyi* на левом берегу при наличии НП как $p_{1L}=0.75$, а долю случаев встреч растения на левом берегу при отсутствии НП как $p_{2L}=0.23$ (рис. 2). Сравнение этих показателей по Z-критерию показывает, что p_{1L} статистически значимо отличается от p_{2L} ($Z=2.596$; $p=0.009$), то есть существенный рост случаев встреч *H. sosnowskyi* на левом берегу до 75% связан именно с наличием НП.

Проведённая проверка с помощью комплексов тестов сопряжённых таблиц χ^2 , G^2 , F_{2sd} показала, что на правом берегу растение тоже приурочено к НП (рис. 3) ($\chi^2 = 7.29$; $P=0.007$; $G^2=7.49$; $p=0.006$; F_{2sd} ; $p=0.018$). Аналогичным образом обозначим доли случаев встреч *H. sosnowskyi* на правом берегу при наличии и отсутствии НП через $p_{1R}=0.8$ и $p_{2R}=0.17$, соответственно. Сравнение этих долей p_{1R} и p_{2R} по

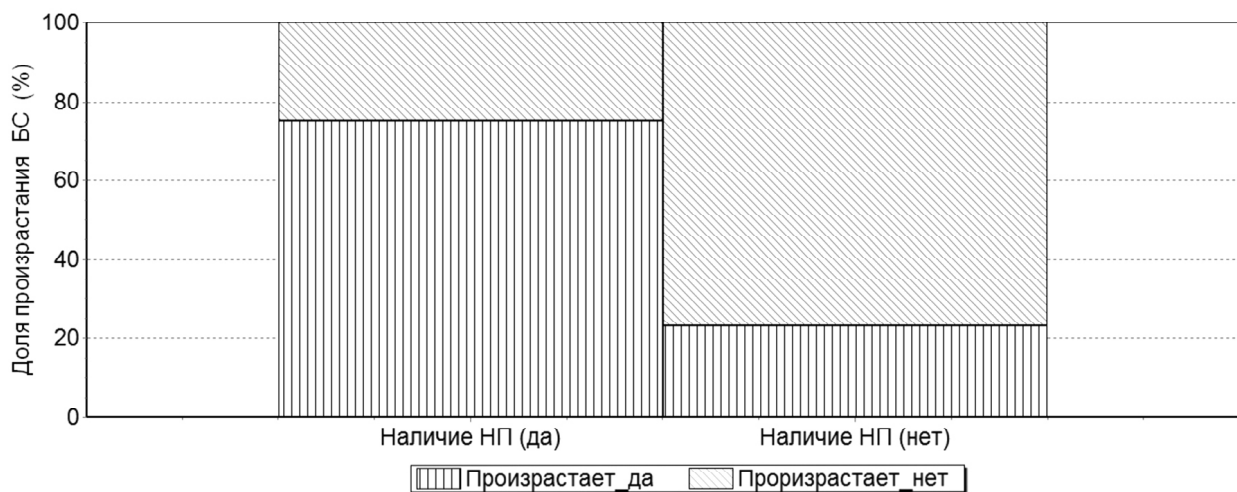


Рис. 2. Мозаичная диаграмма частоты встречаемости *H. sosnowskyi* на левом берегу при наличии и отсутствии населённых пунктов ($n=25$; n – размер выборки).

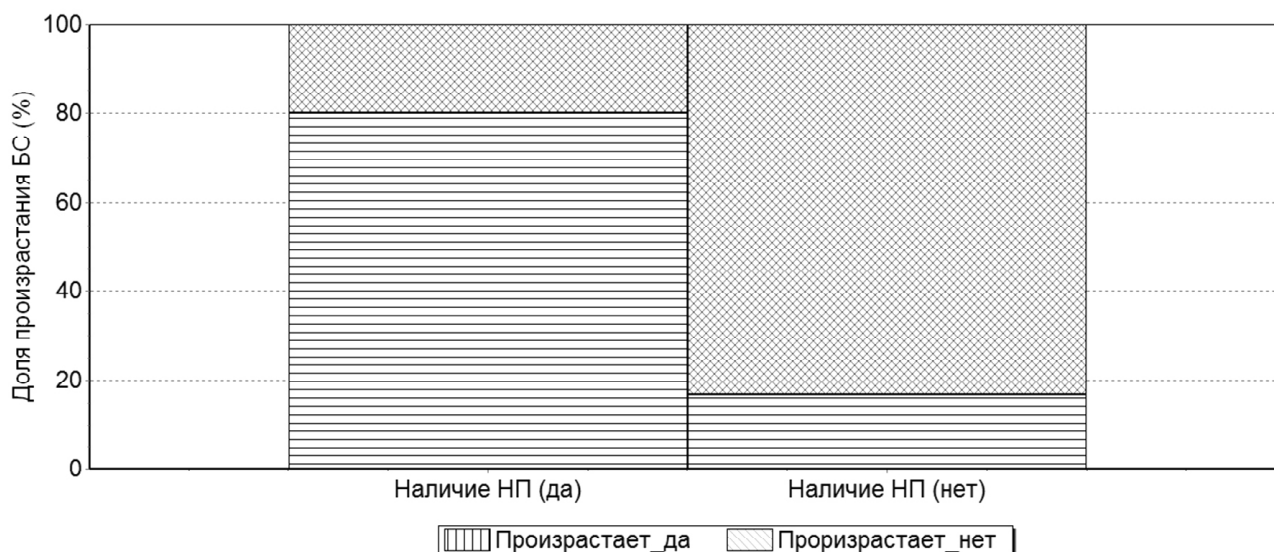


Рис. 3. Мозаичная диаграмма частоты встречаемости *H. sosnowskyi* на правом берегу при наличии и отсутствии населённых пунктов (n=21).

Z-критерию показало, что они статистически значимо отличаются ($Z=2.7$; $p=0.007$), то есть существенное увеличение случаев произрастания *H. sosnowskyi* до 80% на правом берегу связано с наличием НП.

Среднее расстояние от НП на правом берегу составляет 188 м (70), и вероятность встречи растения связана не с расстоянием от НП, а с наличием НП на берегу (например, при расстоянии ≤ 100 ; $\chi^2=6.43$; 0.01 ; $G^2 = 7.72$; $p=0.005$; F_{2sd} : $p = 0.03$).

Для получения общей картины для обоих берегов мы сравнивали доли $p_{1L} = 0.75$ с $p_{1R} = 0.8$ и $p_{2L} = 0.23$ с $p_{2R} = 0.17$, соответственно. Из этого анализа следует, что доли p_{1L} и p_{1R} не значимо отличаются друг от друга ($p = 0.76$), поэтому для общей характеристики случаев встреч *H. sosnowskyi* при наличии НП на обоих берегах можно использовать объединённые данные.

Сравнение долей $p_{2L} = 0.23$ и $p_{2R} = 0.17$ показало, что их различие также статистически не значимо ($Z=0.32$; $p=0.75$), и для общей характеристики обоих берегов рек можно использовать показатели для объединённых данных произрастания *H. sosnowskyi* при отсутствии НП.

Возможность объединения данных также не отклоняется по среднему расстоянию НП на обоих берегах. Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с фиксированными эф-

фектами показал, что различие средних расстояний 480 м (296) и 188 м (70) статистически не различается ($F=0.92$; $p=0.32$), то есть отклонение линейных расстояний расположения НП на обоих берегах не может быть причиной различия для произрастания *H. sosnowskyi* в долинах больших и средних рек.

Данные после объединения выборок двух берегов позволяют утверждать, что процент случаев встреч растения на обоих берегах при наличии и отсутствии НП составляет 78% и 21%, соответственно ($Z=3.8$; $p=0.0002$; $n=46$).

Проверка гипотезы о влиянии наличия фермерских хозяйств на частоту встреч *H. sosnowskyi* на обоих берегах показала, что его появление в долинах средних и больших рек не связано с наличием или отсутствием фермерских хозяйств ($\chi^2=0.01$; $p=0.92$).

2. Влияние преград (опор мостов, действующих и разрушенных гидротехнических сооружений) на вселение борщевика Сосновского в долины средних и больших рек. Проверка гипотезы о влиянии преград на произрастание *H. sosnowskyi* дала положительный результат (рис. 4), то есть наличие преград действительно оказывает существенное влияние на вселение растения ($\chi^2=4.59$; $p=0.03$; $G^2=4.65$; $p=0.03$; F_{2sd} : $p=0.05$).

Сравнение долей встречаемости *H. sosnowskyi* при наличии ($p_{1B}=0.75$) и отсут-

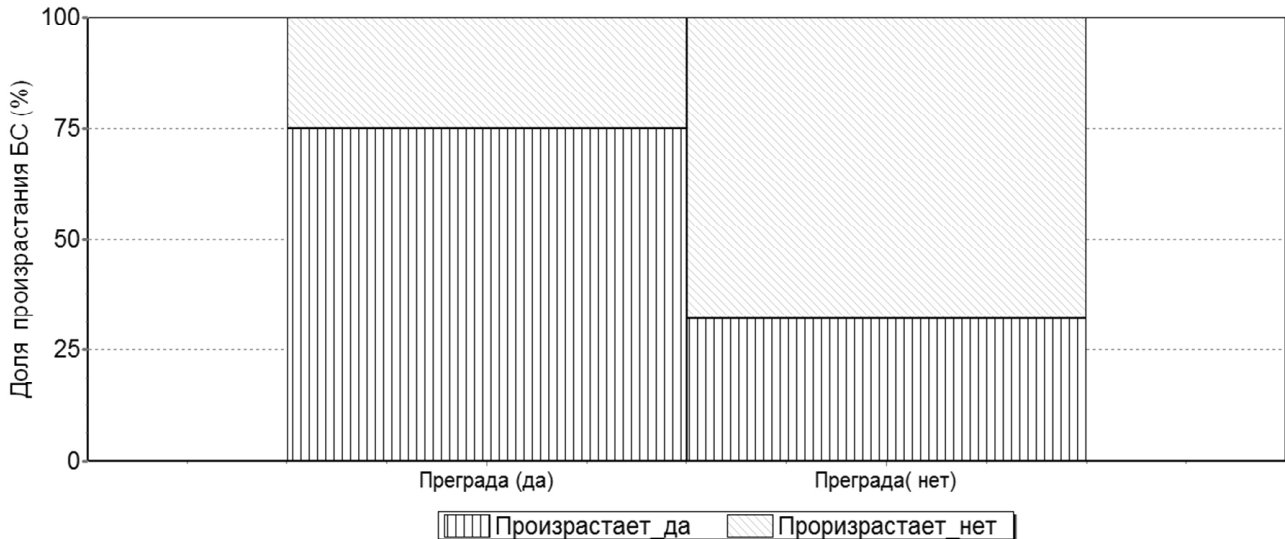


Рис. 4. Мозаичная диаграмма частоты произрастания *H. sosnowskyi* на берегах рек при наличии и отсутствии преград разного происхождения (n=33).

ствии ($p_{2B}=0.32$) преград на берегах по Z-критерию показало их статистически значимое различие ($Z=2.14$; $p=0.032$), то есть при наличии преград наблюдается увеличение шансов вселения *H. sosnowskyi* в долины средних и больших рек в 2.3 раза.

3. Влияние оврагов на вероятность инвазии растения в долинах средних и больших рек. В отличие от преград, которые можно рассматривать как положительные формы рельефа, овраги представляют собой отрицательные формы рельефа на склонах коренных берегов, террасах, поймах и бечевниках. Их днища вблизи устья обычно достигают уровня поймы или бечевников реки, в которую они впадают. Сравнительный анализ влияния оврагов на успех вселения *H. sosnowskyi* показывает, что их наличие снижает вероятность появления сорняка в долинах крупных и средних рек (рис. 5). Процент приуроченности произрастания *H. sosnowskyi* к берегам без оврагов составляет 76%, что значительно выше тех 24% случаев, когда берега рассечены оврагами ($\chi^2=9.76$; $p=0.002$; $G^2=10.19$, $p=0.01$; $A^2=5.38$, $p=0.002$). При этом в 100% случаев растения были обнаружены ниже по течению от устьев оврагов, заросших *H. sosnowskyi*.

4. Результаты анализа зависимости произрастания борщевика Сосновского от абразионного или аккумулятивного характе-

ра берегов. Анализ показал отсутствие выраженной приуроченности *H. sosnowskyi* к абразионным берегам ($\chi^2=0.53$; $p=0.47$; $G^2=0.24$, $p=0.63$; $A^2=0.26$, $p>0.25$), то есть частота встреч растения на абразионных берегах и его отсутствие составляют 59% или 41%, соответственно. Вероятность обнаружения *H. sosnowskyi* на аккумулятивных берегах значительно ниже и равна 21%, то есть на аккумулятивных берегах для большинства наблюдений (79%) отмечено отсутствие инвайдера. Статическое значимое различие этих показателей ($\chi^2=5.26$; $P=0.02$; $G^2=5.54$, $p=0.02$; $A^2=3.18$, $p=0.02$) позволяет утверждать, что аккумулятивные берега неблагоприятны для инвазии *H. sosnowskyi*. При сравнении частоты находок борщевика на берегах разного типа выявлено, что процент встречаемости растения на абразионных берегах (59%) статистически значимо выше по сравнению с аккумулятивными берегами (21%) ($Z=2.32$; $p=0.02$). Это позволяет сформулировать положение о том, что вероятность произрастания *H. sosnowskyi* на абразионных берегах в 2.8 раза выше, чем на аккумулятивных берегах.

5. Результаты анализа зависимости произрастания борщевика Сосновского от литологического состава горных пород (типа горных пород), слагающих берег. Доли произрастания *H. sosnowskyi* на горных породах

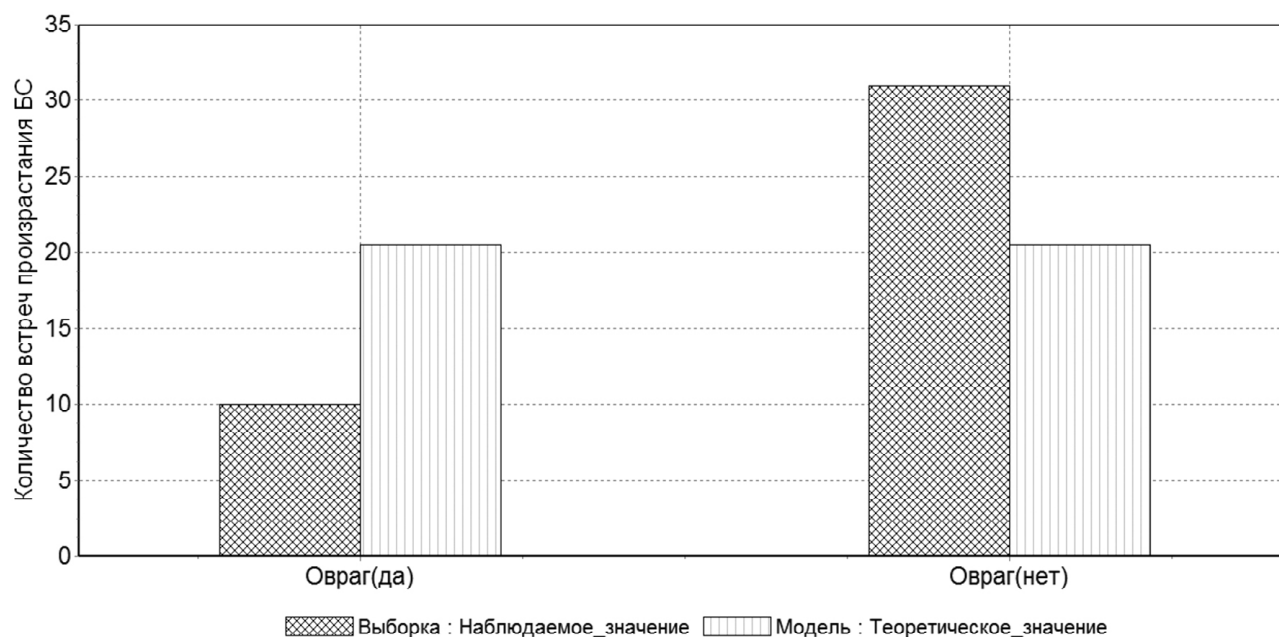


Рис. 5. Диаграмма частоты произрастания *H. sosnowskyi* на берегах рек при наличии и отсутствии оврагов.

разного литологического состава представлены на рис. 6. Из этого рисунка визуально можно выделить две группировки горных пород: 1, 2, 6 и 3, 4, 5, которые могут отличаться друг от друга. Однако множественный критерий Тьюки ($\alpha=0.5$) позволяет установить следующий ранжированный порядок долей произрастания: $p_{п5}=p_{п3} \gg p_{п1}=p_{п2}=p_{п6}$, то есть произрастание на горных породах, обозначенных на рисунке цифрами 5 ($p_{п5}$) и 3 ($p_{п3}$) статистически значимо выше по сравнению с породами 1 ($p_{п1}$), 2 ($p_{п2}$) и 6 ($p_{п6}$). К сожалению, утверждение относительно типа 4 неоднозначно, и требуются дополнительные данные для проверки. Конечно, этот тип ближе к первой группировке (типы 3 и 5), чем ко второй (типы 1, 2 и 6), хотя множественный критерий Тьюки не позволяет сделать вывод относительно типа 4, и требуются новые данные для проверки гипотезы. Тем не менее, на этом этапе анализа можно утверждать, что песчаные горные породы значительно снижают вероятность инвазии *H. sosnowskyi*.

6. Результаты анализа зависимости произрастания борщевика Сосновского от плотности пород. Поскольку карбонатные породы (известняки, мергели, доломиты) более благоприятны для произрастания *H.*

sosnowskyi, проведён анализ влияния плотности карбонатных пород на успех вселения вида (рис. 7). Эти породы, вскрываемые многими реками, могут быть представлены как рыхлыми щебнистыми («разборными») отложениями, так и плитняком. Вместе с плотными породами учтены случаи обнаружения растения на плотинах и набережных, выложенных бетонными и гранитными блоками, которые (с известными допущениями) тоже можно рассматривать как очень твёрдую и плотную подстилающую поверхность. Сравнение долей произрастания *H. sosnowskyi* в зависимости от плотности пород на берегах рек по Z-критерию показало их статистически значимое различие ($Z=3.54$; $P=0.0004$), то есть встречаемость *H. sosnowskyi* на рыхлых и щебнистых грунтах (75%) в 2.85 раза превышает встречаемость растения на плотных породах (26%).

7. Результаты анализа влияния кривизны берегов на произрастание борщевика Сосновского. Проведённый анализ показал, что статистически значимое различие между выпуклыми, вогнутыми и прямолинейными берегами рек отсутствует (рис. 8) ($\chi^2=0.49$; $p=0.78$; $G^2=2.46$; $p=0.29$), то есть вероятность произрастания *H. sosnowskyi* на берегах всех трёх типов составляет примерно 33%.

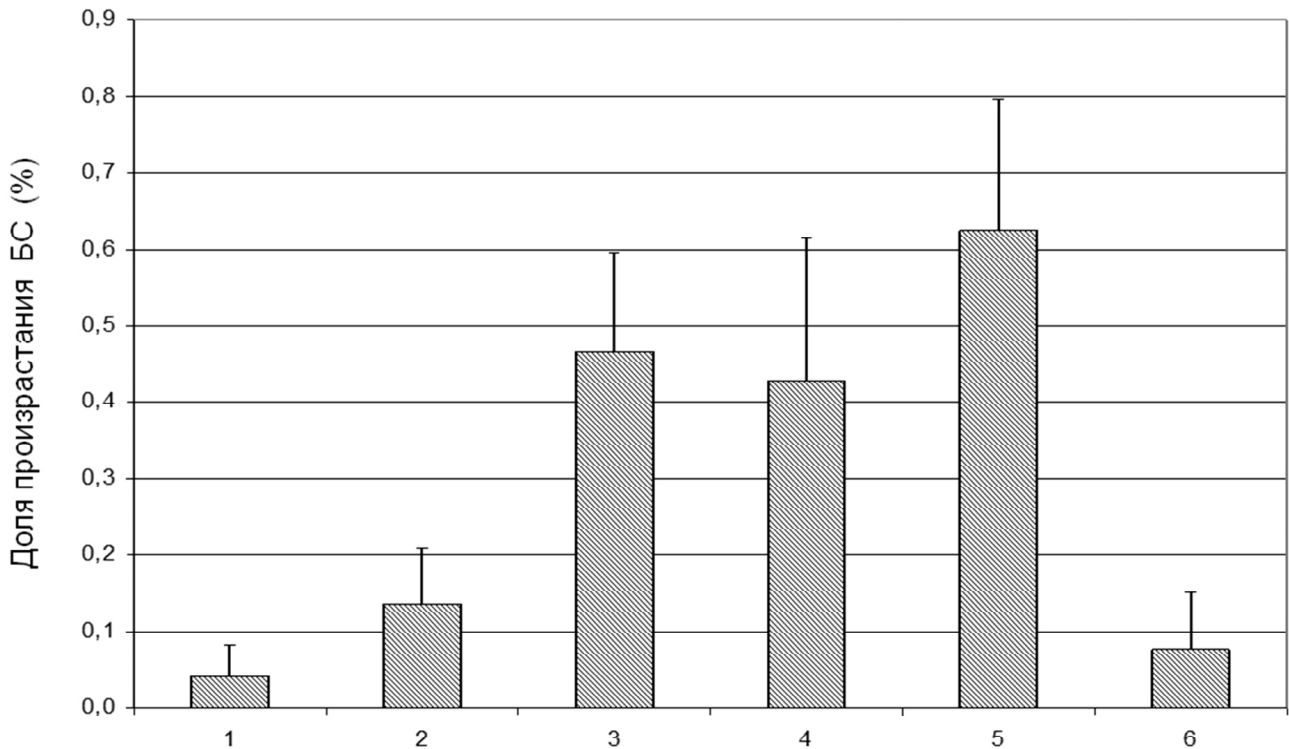


Рис. 6. Доля произрастания *H. sosnowskyi* (со стандартной ошибкой) в разных по литологическому составу горных породах, слагающих берега: 1 – песок (n=24); 2 – моренные суглинки (n=22); 3 – карбонатные породы (n=15); 4 – песок, подстилаемый карбонатными породами (n=7); 5 – моренные суглинки, подстилаемые карбонатными породами (n=8); 6 – пески с прослоями глин и суглинков разного генезиса (n=13).

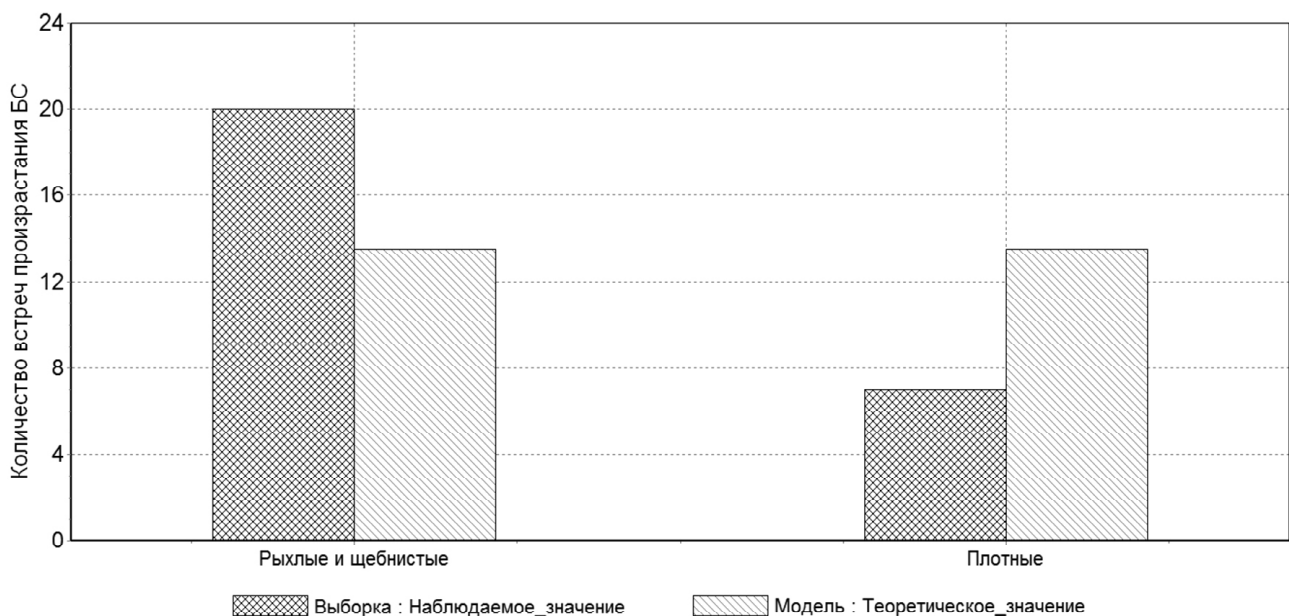


Рис. 7. Диаграмма распределения встречаемости произрастания *H. sosnowskyi* в зависимости от плотности пород, слагающих берега рек.

Равномерный характер распределения *H. sosnowskyi* на выпуклых, вогнутых и прямолинейных берегах подтверждается другими

критериями согласия: Крамера-фон Мизеса-Смирнова, Ватсона и Андерсона-Дарлингга для дискретных и сгруппированных данных

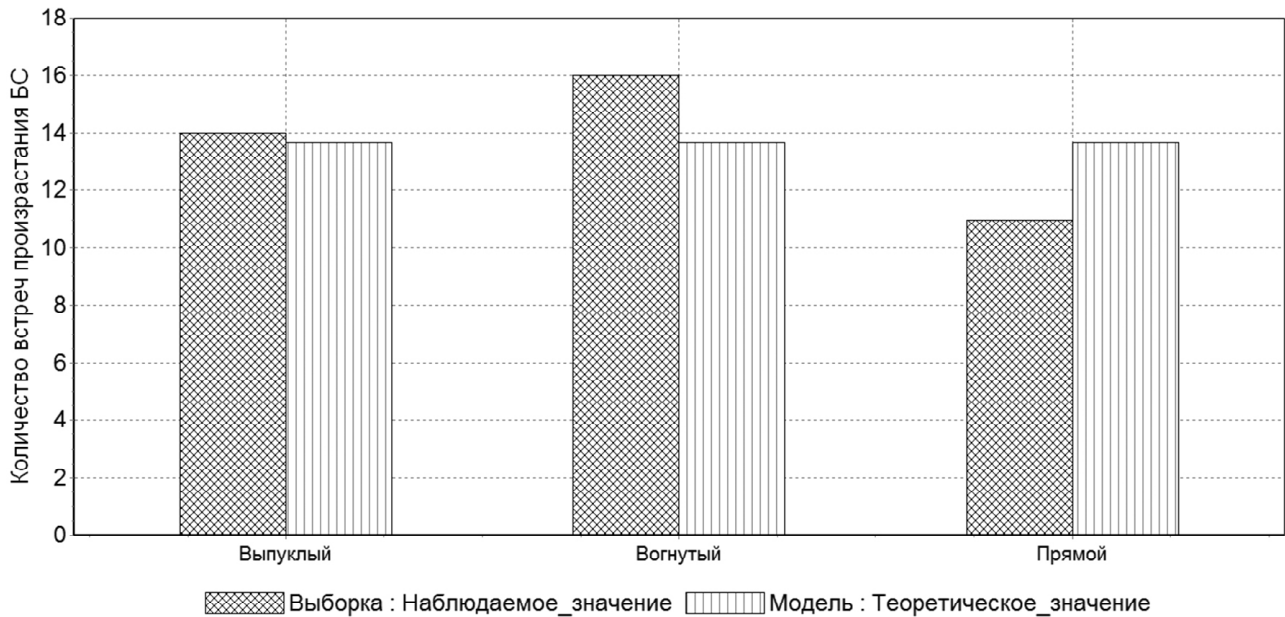


Рис. 8. Диаграмма приуроченности *H. sosnowskyi* к выпуклым, вогнутым и прямолинейным берегам рек.

($p > 0.25$). Это означает, что растение не демонстрирует выраженного предпочтения ни к излучинам рек, ни к прямолинейным участкам течения.

8. Результаты анализа приуроченности борщевика Сосновского к структурным элементам ландшафта долин рек (бечевник, низкая пойма, средняя пойма, высокая пойма, терраса, коренной берег). В других сериях проверки проведён анализ зависимости между структурными элементами ландшафта долин рек и произрастанием *H. sosnowskyi*. Анализ с помощью набора тестов показал, что существует статистически значимое различие вероятности встреч борщевика на разных структурных элементах ландшафта ($\chi^2=38.47$, $p < 0.001$; $G^2=38.31$, $p < 0.001$; $W^2=0.98$, $p < 0.01$; $U^2=0.72$, $p < 0.01$; $A^2=6.04$, $p < 0.01$) (рис. 9).

Поскольку встречаемость *H. sosnowskyi* на разных структурных элементах ландшафта статистически значимо различается, проведён дополнительный множественный анализ по критерию Тьюки (α). Этот тест позволил выделить следующий ранжированный ряд предпочтения борщевиком разных элементов ландшафта: $p_{КБ} = p_{Беч} \gg p_{НП} = p_{СП} = p_{ВП} = p_{Тер}$, то есть на коренных берегах (40%) и на бечевниках (28%) суммарная встречаемость *H. sosnowskyi* выше по сравнению с другими структурными

элементами ландшафта. В целом можно утверждать, что в 86% случаев растения были обнаружены на бечевнике, коренном берегу и высокой пойме.

9. Результаты анализа приуроченности произрастания борщевика Сосновского к элементам мезорельефа долин рек (ложбина, склон, вал, горизонтальная поверхность). Сравнительный анализ взаимосвязи между элементами мезорельефа и выявленных точек произрастания *H. sosnowskyi* показал, что по этому критерию в целом существует статистически значимое различие ($\chi^2=9.63$; $p=0.008$; $G^2=9.77$, $p=0.02$; $W^2=0.23$, $p=0.05$; $U^2=0.16$, $p=0.05$; $A^2=1.2$, $p=0.056$) (рис. 10), хотя утверждение о наличии различия между элементами мезорельефа строго не подтверждается всеми тестами. Например, если по критериям Пирсона (χ^2) и отношению правдоподобия (G^2) p -значения ($p=0.0081$, $p=0.02$) ниже принятого уровня значимости $\chi^2=0.5$, то по критериям Крамера-фон Мизеса-Смирнова и Ватсона p -значения равны 0.5. По критерию Андерсона-Дарлинга различие приуроченности *H. sosnowskyi* к разным элементам мезорельефа недостоверно ($p > 0.05$). Дополнительная проверка с помощью множественного критерия Тьюки показала, что встречаемость растения на склонах (41%) существенно больше его встречаемости на гори-

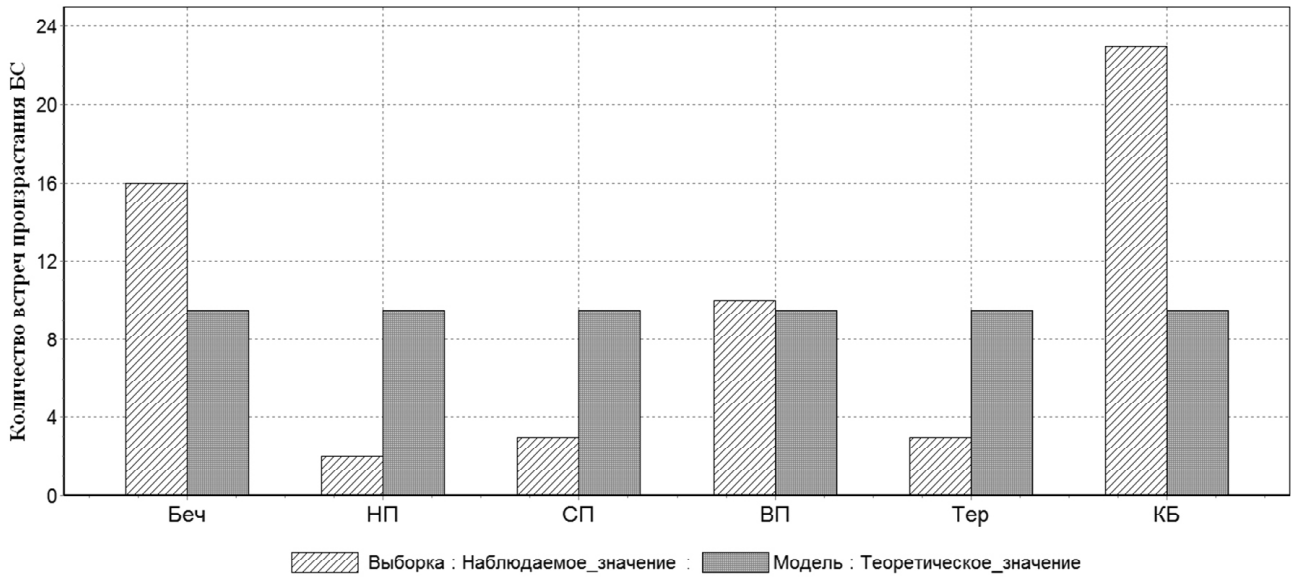


Рис. 9. Диаграмма приуроченности *H. sosnowskyi* к разным структурным элементам ландшафта долины рек (Беч – бечевник; НП – низкая пойма; СП – средняя пойма; ВП – высокая пойма; Тер – Терраса; КБ – коренной берег).

горизонтальной поверхности (12%) и на валах (15%). Кроме этого, можно утверждать, что встречаемость *H. sosnowskyi* в ложбинах (31%) не различается от таковой на склонах. Однако утверждение относительно приуроченности растения к ложбинам, горизонтальным поверхностям и валам требует проверки на основе дополнительных данных.

10. Результаты анализа приуроченности борщевика Сосновского к травянистым и древесно-кустарниковым растительным сообществам. Для понимания предпочтения борщевиком разных типов растительных сообществ, которые обычно взаимосвязаны со структурными элементами ландшафта речной долины, проведён анализ приуроченности *H.*

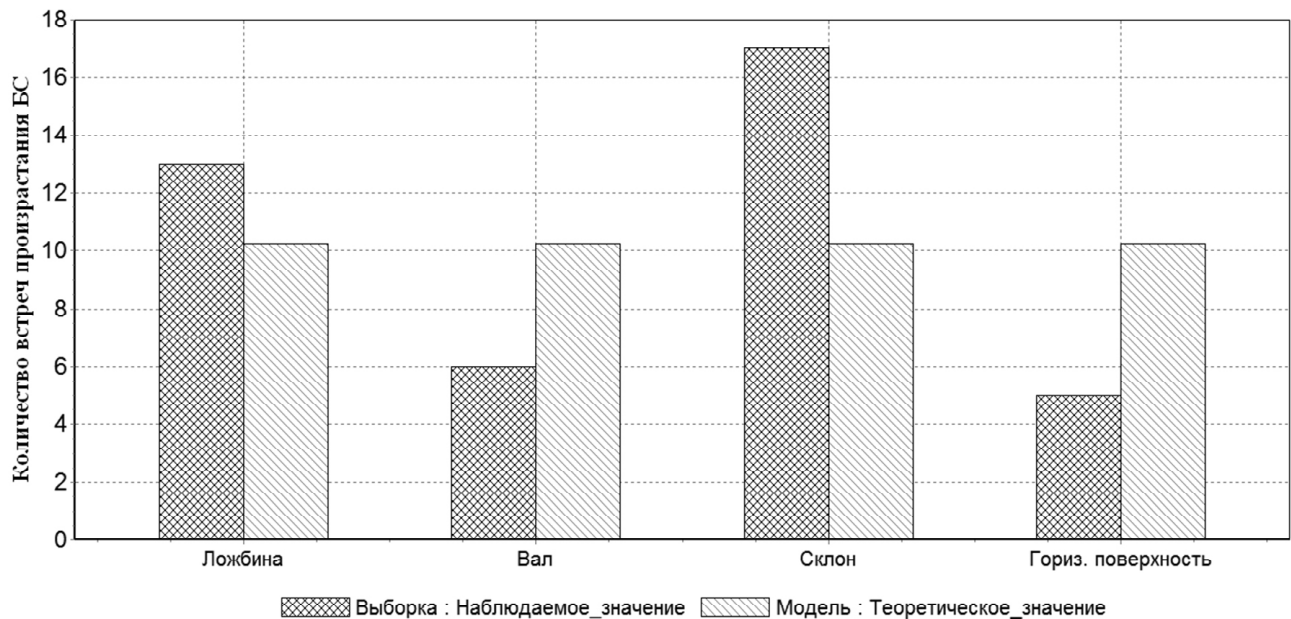


Рис. 10. Диаграмма распределения участков наблюдения произрастания *H. sosnowskyi* в зависимости от элемента мезорельефа берегов рек.

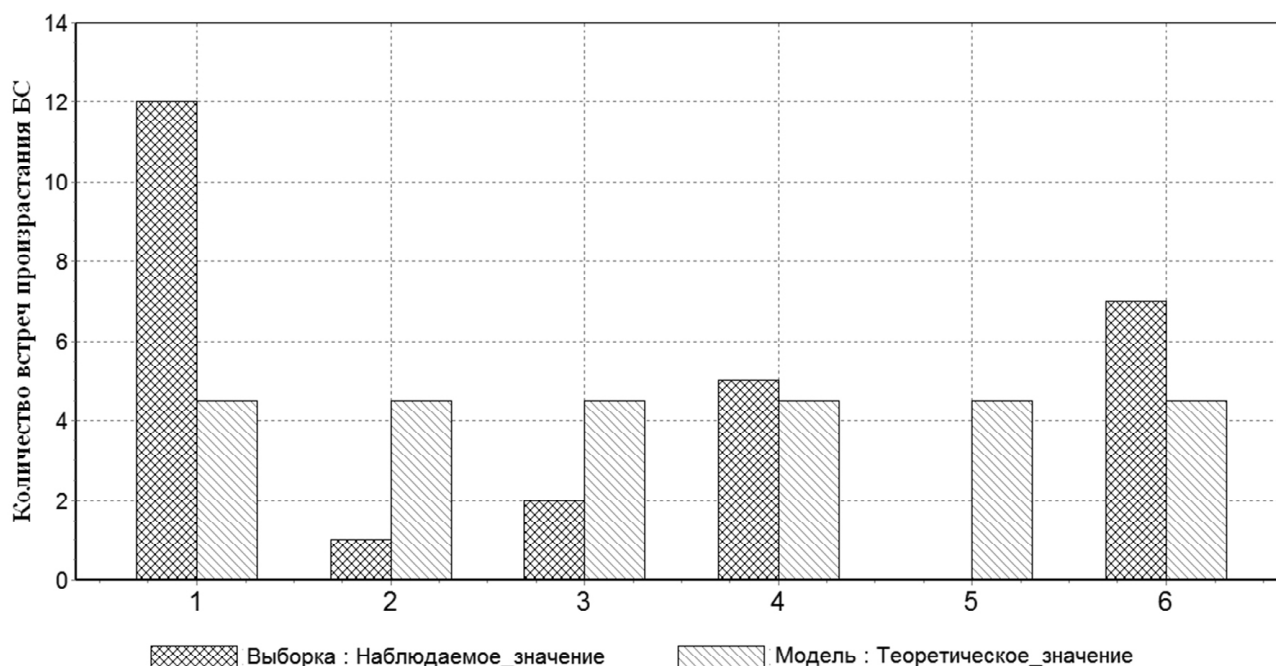


Рис. 11. Диаграмма распределения точек наблюдения приуроченности *H. sosnowskyi* к травяным сообществам на берегах рек (Беч – бечевник; НП – низкая пойма; СП – средняя пойма; ВП – высокая пойма; Тер – Терраса; КБ – коренной берег).

sosnowskyi к травянистым и древесно-кустарниковым сообществам. Анализ показал, что вероятность встречи *H. sosnowskyi* на лугах бечевников, высоких пойм и коренных берегов ($W^2=0.52$, $p=0.038$; $U^2=0.36$, $p=0.003$; $A^2=3.39$, $p=0.016$) выше, чем на других структурных элементах ландшафта долин рек (рис. 11). Проведённый дополнительный анализ с помощью множественного сравнения ($\alpha=0.05$) позволил выделить следующий ранжированный ряд предпочтения *H. sosnowskyi*: $p_{\text{Беч}}=p_{\text{ВП}}=p_{\text{КБ}} \gg p_{\text{НП}}=p_{\text{СП}}=p_{\text{Тер}}$. Хотя различие долей приуроченности между бечевником, верхней поймой и коренным берегом статистически недостоверно ($p>0.05$), тем не менее, значительная доля случаев встреч растения в травяных сообществах (44%) связана с бечевником. Суммарная встречаемость *H. sosnowskyi* на трёх указанных структурных элементах ландшафта долин рек составляет 88%.

Анализ встречаемости *H. sosnowskyi* в древесно-кустарниковых сообществах показал статистическое значимое различие ($W^2=1.72$, $p<0.001$; $U^2=0.58$, $p<0.001$; $A^2=9.33$, $p<0.001$) (рис. 12). Множественное сравнение этих до-

лей с помощью критерия Тьюки показало, что существует единственный лидер по инвазии растения в этих сообществах – коренной берег. Анализ позволил строить следующий ранжированный ряд предпочтения *H. sosnowskyi* к древесно-кустарниковым сообществам: $p_{\text{КБ}} \gg p_{\text{Беч}}=p_{\text{НП}}=p_{\text{СП}}=p_{\text{Тер}}=p_{\text{ВП}}$, то есть вероятность встречи *H. sosnowskyi* в древесно-кустарниковых сообществах на коренном берегу значительно превышает все остальные вероятности.

Можно утверждать, что значительная доля встречаемости (53%) связана с коренным берегом. Примерно по 15% приходится на бечевники и высокие поймы. В целом 83% всех случаев встречаемости приходится на коренной берег, бечевник и высокую пойму. Это может свидетельствовать о том, что *H. sosnowskyi* проявляет пластичность и с успехом может осваивать древесно-кустарниковые сообщества коренных берегов, в то время как инвазии на бечевниках будет способствовать травянистая растительность.

11. Результаты анализа плотности произрастания борщевика Сосновского в долинах рек. В ходе наблюдений было установле-

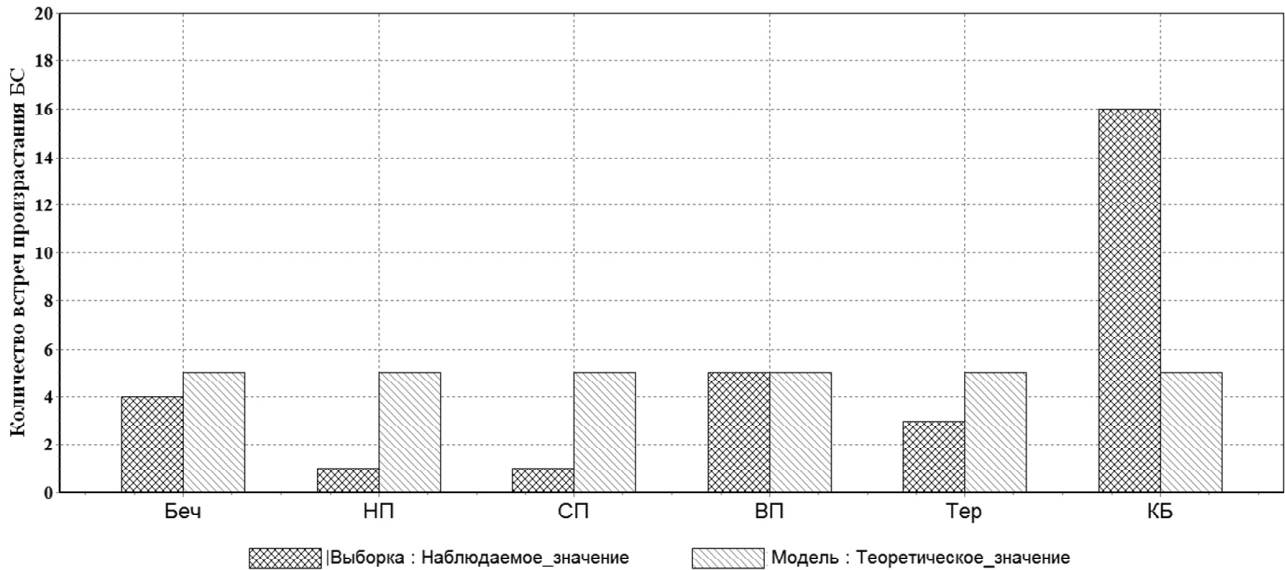


Рис. 12. Диаграмма распределения точек наблюдения приуроченности *H. sosnowskyi* к древесно-кустарниковым сообществам на берегах рек (Беч – бечевник; НП – низкая пойма; СП – средняя пойма; ВП – высокая пойма; Тер – Терраса; КБ – коренной берег).

но, что в долинах рек *H. sosnowskyi* может встречаться единично, образовывать компактные группы, обширные заросли и полосы (рис. 13–16)

Проверка гипотезы характера плотности произрастания *H. sosnowskyi* позволяет утверждать, что между этими типами существует различие ($\chi^2=7.1$; $p=0.028$; $G^2=7.78$, $p=0.05$; $W^2=0.26$, $p=0.034$; $U^2=0.18$, $p=0.04$; $A^2=1.05$, $p=0.086$) на основе всех критериев, за исключением критерия Андерсона-Дар-

линга (рис. 17). Множественное сравнение с помощью критерия Тьюки позволяет утверждать, что частота встречаемости компактных групп растения (39%) существенно выше по сравнению с его обширными зарослями (9%). Единичные растения и полосы *H. sosnowskyi* составляют примерно 27% и 24% и статистически не отличаются от компактных групп.

Однако эта закономерность нарушается, если провести учёт протяжённости группировок *H. sosnowskyi*, измеренных для каждой

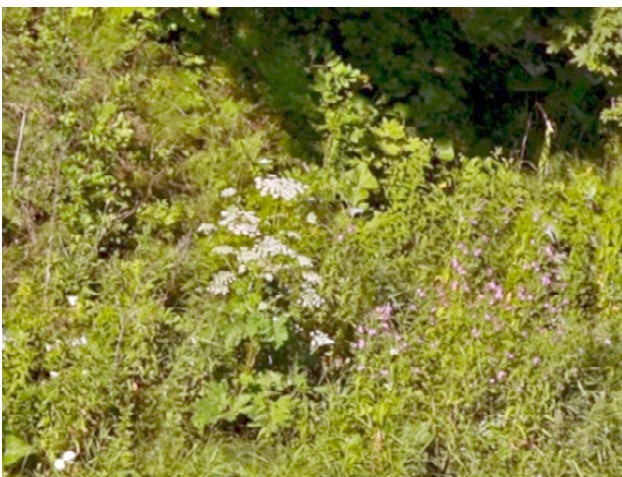


Рис. 13. Единичное произрастание *H. sosnowskyi*, правый берег р. Великая, г. Остров (точка 33, табл. 1). 02.07.2016. Фото Н.А. Озеровой



Рис. 14. Группы *H. sosnowskyi*, правый берег р. Великая, г. Псков (точка 31, табл. 1). 30.06.2016. Фото Н.А. Озеровой



Рис. 15. Полоса из *H. sosnowskyi*, левый берег р. Волга, у н/п Саблино (точка 27, табл. 1). 31.07.2014. Фото Н.А. Озеровой



Рис. 16. Сплошные заросли *H. sosnowskyi*, левый берег р. Волга, г. Ржев (точка 22, табл. 1). 30.07. 2014. Фото Н.А. Озеровой

категории, которые существенно отличаются между собой ($\chi^2=4518$; $p < 0.001$; $G^2=5689$, $p < 0.001$; $W^2=193$, $p < 0.01$; $U^2=128$, $p < 0.01$; $A^2=849$, $p < 0.01$) (рис. 18). Дополнительный анализ с помощью множественного критерия Тьюки показал, что длины каждого из трёх типов произрастания (единичных, компактных групп, полос) существенно превышают длину обширных зарослей на уровне значимости $\alpha = 0.05$.

Обсуждение результатов

H. sosnowskyi – вид, получивший широкое распространение на европейской территории России, в Белоруссии и странах Прибалтики.

Локально он встречается в Польше, Дании и, возможно, в других европейских государствах [Kabuce, Priede, 2010].

Вопрос распространения *H. sosnowskyi* в инвазионном ареале рассматривается в очень многих работах. Чаще всего в литературе можно найти подробные данные об истории расселения борщевика и направлениях сельскохозяйственного использования растения в разных странах. Ряд работ посвящён вопросам проникновения растения в местные экосистемы и его расселения [Кудрявцева, 2013; Кондратьев и др., 2015; Mežaka et al., 2016]. Довольно подробно описаны типичные местообитания *H. sosnowskyi*. В инвазионном ареале ис-

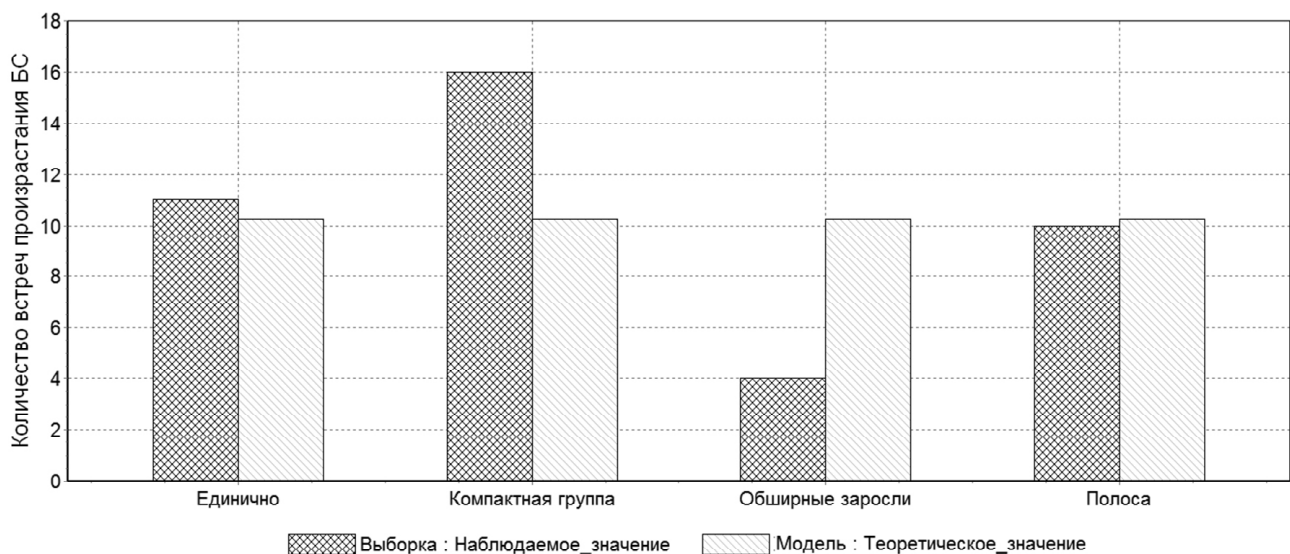


Рис. 17. Характер произрастания *H. sosnowskyi* в долинах рек.

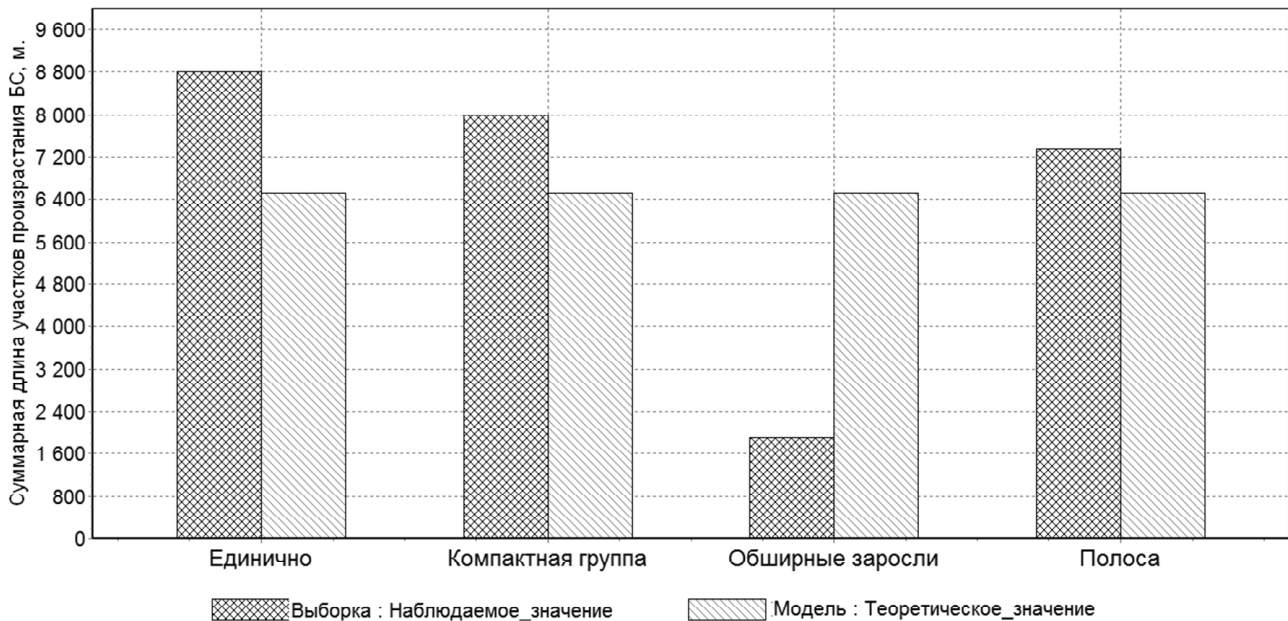


Рис. 18. Диаграмма суммарной протяжённости участков различных типов (по плотности) произрастания *H. sosnowskyi* на берегах рек.

следователи чаще всего отмечают приуроченность растения к антропогенным ландшафтам (дорогам, стройкам, пустырям, паркам, захламлённым приусадебным землям, искусственным насыпям) и агроэкосистемам (полям, заброшенным фермам, пастбищам, садам, лугам), а также к зарослям кустарников [Кабусе, Priede, 2010; Богданов и др., 2011; Виноградова, Куклина, 2012; Лунева, 2014; и др.]. В Латвии растение чаще встречается в сельских ландшафтах, чем в городах и пригородах. Сорняк предпочитает умеренно влажные нейтральные почвы с высоким содержанием питательных веществ [Mežaka et al., 2016]. В России растение отмечено и в городских парках [Лунева, 2014].

В некоторых исследованиях приводятся сведения о том, что борщевик Сосновского растёт на берегах и в поймах рек. В частности, в Прибалтике отмечено быстрое распространение этого растения на пространствах, прилегающих к водным бассейнам [Oboleviča, 2001]. Наблюдения, проведённые в Брянской области России, позволяют проследить механизм распространения *H. sosnowskyi* в долинах временных водотоков (балках и оврагах) и малых рек. В частности, установлена приуроченность

молодых растений к эрозионным обнажениям почвы и их отсутствие на неповреждённой дернине, а в долинах малых рек – распространение растения на пойменных лугах и прирусловых ивняках с участием ракиты (*Salix fragilis*) [Панасенко и др., 2013]. Более тщательное изучение вопроса прорастания семян борщевика на территориях заброшенных агроэкосистем показало, что ограничивающим фактором на этом этапе инвазии является плотность фитоценоза, и если в нём встречаются микродепрессии, заполненные вейником (*Calamagrostis sp.*), пушицей (*Enophorum sp.*), осоками (*Carex sp.*) и щучкой (*Deschampsia sp.*), то эти площадки борщевик Сосновского не заселяет [Кондратьев и др., 2015].

В настоящее время составлены картосхемы распространения борщевика Сосновского в некоторых странах Зарубежной Европы и в Белоруссии. Они построены на основе гербарных сборов и регистрации координат мест обнаружения, фиксируя лишь фактический инвазионный ареал растения [Jahodová et al., 2007; Kabuce, Priede, 2010; Базар, 2011; Mežaka et al., 2016; и др.]. По ним трудно судить о приуроченности *H. sosnowskyi* к каким-либо крупным объектам речной сети, участкам их тече-

ния или к структурным элементам ландшафтов их долин.

Известна картосхема для Европейской части России, отражающая проблему распространения борщевика Сосновского на уровне административных районов, для которых была собрана информация о конкретных местах локализации растения. Однако сами авторы отмечали, что она неполна и лишь приблизительно отражает существующую ситуацию [Богданов и др., 2011]. Хотя эта картосхема даёт лишь грубое представление о масштабах инвазии *H. sosnowskyi* на территории Европейской части России, по ней можно определить примерные границы территорий, где он получил распространение. При наложении этой картосхемы на гидрографическую сеть установлено, что реки Сухона, Волхов, Нева, Свирь, Сясь, Тихвинка, Чагода, Чагодоща, Волга и Ладожские каналы находятся в зоне неконтролируемого распространения борщевика Сосновского, а значит, можно ожидать, что на их берегах появится этот инвайдер. Однако полевые наблюдения 2008–2016 гг. показали, что растение было обнаружено в долинах только некоторых из перечисленных выше рек. Из этого можно сделать вывод, что факт протекания большой или средней реки в зоне распространения борщевика Сосновского вовсе не гарантирует его инвазию в речные экосистемы. Таким образом, на процесс вселения *H. sosnowskyi* оказывают влияние и дополнительные условия.

Несмотря на обширность данных о борщевике Сосновского в инвазионном ареале, следует признать, что эти сведения при всём своём многообразии и разноплановости не позволяют дать научно обоснованного ответа на вопрос о пространственном распределении этого растения в долинах больших и средних рек, так как такого рода исследований до настоящего времени ещё не проводилось ни в России, ни за рубежом. Долины больших и средних рек – особый комплекс ландшафтов, на который сильно влияет водный режим. Природные комплексы долин формируются в результате сочетания подстилающих горных пород, аккумулятивной и эрозионной деятельно-

сти реки. Появление *H. sosnowskyi* на берегах рек может быть обусловлено влиянием сразу нескольких факторов.

Во многих отечественных и зарубежных работах отмечается, что борщевик Сосновского обычно растёт в изменённых человеком ландшафтах, то есть на территориях, находящихся в непосредственной близости от населённых пунктов. Поэтому был предпринят анализ влияния фактора наличия населённых пунктов на вероятность вселения сорняка в долины больших и средних рек. Он показал, что этот фактор, независимо от того, на каком берегу и насколько далеко от места обнаружения растения находится поселение, действительно играет чрезвычайно важную роль. Хотя в некоторых документах подчёркивается, что растение вначале высаживалось вблизи силосных ям на фермах [Постановление..., 2015], наше исследование убедительно показывает, что сегодня фактор наличия брошенных ферм советской эпохи не влияет на вселение сорняка в долины больших и средних рек. По-видимому, за последние полвека растение сформировало очень мощные очаги инвазии в самих населённых пунктах. Они оказывают настолько большое влияние на расселение растения в долинах больших и средних рек, что делают статистически незначимым фактор наличия брошенных ферм советской эпохи на современное распространение вида, даже если допустить, что около каждой из них растёт борщевик Сосновского.

В ходе проведения исследования был впервые выявлен ряд факторов, ранее не рассматривавшихся в работах отечественных и зарубежных учёных. Так, ещё одним выявленным фактором, в 2.3 раза повышающим вероятность закрепления *H. sosnowskyi* в долинах больших и средних рек, стали рукотворные преграды – опоры мостов, остатки шлюзов, насыпи плотин, вблизи которых у речных берегов водный поток всегда замедляется. Это может быть особенно важно при высоких уровнях реки во время паводков и половодий. Можно предположить, что семена растения остаются в почве или не уносятся далеко вниз по течению, где условия для их прорастания

могут оказаться неподходящими. Кроме того, замедленное течение обычно сопровождается аккумуляцией речных наносов, содержащих массу питательных веществ для *H. sosnowskyi*, предпочитающего плодородные почвы.

При этом какого-либо выраженного предпочтения борщевиком Сосновского прямолинейных отрезков русла, вогнутых или выпуклых берегов не обнаружено, хотя скорость течения реки у берегов с разной кривизной (в плане) может отличаться. Видимо, эти отличия не настолько существенны, чтобы способствовать вселению растения, и семена действительно разносятся и прорастают на берегах рек случайным образом. Однако вблизи рукотворных преград, значительная часть которых (75%) представляет собой препятствия, определяющие возможность транспортного сообщения между берегами рек, вероятность заноса семян становится выше. Следовательно, локальное снижение скорости речного потока вблизи преград лишь отчасти способствует инвазии растения. Намного большее значение оказывает хозяйственная деятельность человека, повышая вероятность заноса семян в долины больших и средних рек.

Не обнаружено зависимости между вселением борщевика Сосновского и наличием оврагов, даже несмотря на то, что все учтённые при проведении исследования овраги, выходящие к руслам рек, заросли инвайдером. В 76% случаев растение встречалось на берегах, не рассечённых оврагами. Это различие позволяет утверждать, что овраги, даже заросшие борщевиком Сосновского, не являются основными коридорами инвазии, и семена сорняка попадают в долины больших и средних рек с водоразделов не только по руслам временных потоков, а другими путями. Таким образом, получены подтверждения наблюдения о том, что с помощью водных потоков (гидрохорно) во время паводков и половодий семена распространяются реже [Панасенко и др., 2013]. При этом в 100% случаев растения были обнаружены ниже по течению от устьев оврагов, заросших сорняком. Это свидетельствует о том, что семена борщевика Сосновского подвержены переносу при помощи гидрохории.

Что касается предпочтения растением других форм мезорельефа (валов, склонов, горизонтальных поверхностей, параллельных руслу ложбин у подножия берега), то достоверных закономерностей установить не удалось. *H. sosnowskyi*, вероятно, чаще встречается на склонах и в большей степени приурочен к ложбинам. Однако эти утверждения требуют дополнительной проверки.

Одним из существенных факторов, оказывающих влияние на вероятность встречи борщевика Сосновского, стали литологические свойства пород, слагающих речную долину. Наиболее предпочтительны для растения карбонатные породы, представленные известняками, мергелями или доломитами, особенно в сочетании с маломощными перекрывающими их моренными суглинками. При этом растения предпочитают рыхлые и щебнистые отложения плитняку, на котором почти невозможно укорениться. Песчаные породы, напротив, значительно снижают вероятность заселения растением берегов рек. Даже на маломощных песках, подстилаемых карбонатными отложениями, вероятность встречаемости сорняка снижается. Можно предположить, что выявленная закономерность обусловлена различной трофностью субстрата: мощные пески и образующиеся на них песчаные и супесчаные почвы обычно менее плодородны, чем суглинистые почвы. Кроме того, в песчаных почвах содержится меньше влаги. Присутствие карбонатных пород и формирующиеся на них почвы (рендзины) более плодородны, чем почвы, образующиеся на моренных суглинках и песках.

Установлено, что борщевик Сосновского по-разному осваивает структурные элементы ландшафта долины реки. Например, растение заселяет преимущественно бечевники, сложенные щебнистыми карбонатными породами с некоторым содержанием мелкозёма, на которых способна развиваться пионерная растительность (белокопытник и т. п.). Лишённые растительности бечевники, образованные плитняком, борщевик не заселяет. Так, растение не обнаружено на участках берегов р. Великая с выходами плитняка. Инвайдер отсут-

ствовал на покатых и голых бечевниках нижней Сухоны, сложенных грубым щебнистым материалом, несмотря на то, что долина этой реки прорезает карбонатные отложения и находится в зоне распространения сорняка. Однако на каменистых конусах выноса оврагов и ручьёв и на осыпных щебнистых отложениях у подножия коренного берега был отмечен другой представитель зонтичных – дудник лесной (*Angelica sylvestris*). Вполне возможно, что в Вологодской области борщевик Сосновского, распространённый не так широко, как в Ленинградской или Тверской областях, ещё не достиг долины р. Сухоны.

Кроме бечевников, борщевик Сосновского с успехом осваивает склоны коренных берегов. На высоких поймах растение демонстрирует показатели, незначительно превышающие модельные теоретические значения (см. рис. 9). Отметим, что высокие поймы и коренные берега редко заливаются во время половодий и паводков. Вода на высоких поймах почти не застаивается. Бечевники затапливаются ежегодно, но на непродолжительное время. Такое предпочтение свидетельствует о том, что инвайдер не выносит длительного подтопления, но способен выдерживать кратковременное повышение уровня речных вод.

Установлено, что *H. sosnowskyi* демонстрирует большую приуроченность к абразионным берегам, на которых чаще встречаются лишённые растительности участки. На аккумулятивных низких берегах преобладает накопление речных наносов, и лишённые растительности участки образуются реже. Для этих берегов характерен застойный режим увлажнения, обширные пространства с большими площадями пойм низкого и среднего уровней. Именно поэтому борщевик Сосновского редко встречается на аккумулятивных берегах.

Вероятно, низкие и средние поймы *H. sosnowskyi* старается избегать не только из-за особенностей водного режима, но и потому, что они обычно зарастают манником (*Glyceria maxima*), вейником (*Calamagrostis sp.*), канареечником (*Phalaroides arundinacea*), осоками (*Carex sp.*), лисохвостом (*Alopecurus sp.*), щучкой и другими влаголюбивыми растениями.

Таким образом, наблюдения ещё раз подтверждают тот факт, что борщевик Сосновского не заселяет сообщества, образованные многочисленными видами осок и злаковых, в том числе вейником и щучкой [Кондратьев и др., 2015].

Анализ не выявил достоверного предпочтения *H. sosnowskyi* травянистых или древесно-кустарниковых сообществ. Данные полевых исследований 2008–2016 гг. свидетельствуют о том, что сорняк растёт на бечевниках с травянистой растительностью и на коренных берегах, занятых древесно-кустарниковыми зарослями. На высокой пойме растение демонстрирует небольшое предпочтение древесно-кустарниковых сообществ луговому; на остальных структурных элементах ландшафта тяготеет к травянистым сообществам. Таким образом, собранных данных оказалось недостаточно для того, чтобы сделать вывод о влиянии типа растительности на вероятность инвазии борщевика Сосновского в долины больших и средних рек и ответить на вопрос, задерживает ли древесно-кустарниковая растительность семена сорняка, способствуя образованию новых очагов инвазии. По-видимому, этот вопрос требует проведения нового и более детального исследования, связанного с более точной локализацией борщевика Сосновского в растительных сообществах долин больших и средних рек.

Выявлено, что растение представлено преимущественно компактными группами, а наименьшая вероятность встречаемости характерна для обширных зарослей. Однако наибольшими по суммарной протяжённости оказались участки единичного распространения растения вдоль берегов рек. Меньшую совокупную протяжённость демонстрируют компактные группы. Такие закономерности могут свидетельствовать о том, что в настоящее время компактные группы являются преимущественным способом существования борщевика Сосновского на берегах больших и средних рек (рис. 17–18).

Единичные растения свидетельствуют о фактах нового вселения борщевика. Такие случаи отмечены на берегах Волги на участке между н/п Мямлино и н/п Колчеватики, на р. Великая в г. Остров, р. Тихвинка у Тверского шлюза, р.

Западная Двина у н/п Руба и др. – всего 11 случаев из 33. При этом в ряде работ подчёркивается, что вокруг единичных растений борщевика Сосновского быстро формируются группы инвайдера [Кондрашкина, Самсонова, 2014; Кондратьев и др., 2015; и др.]. Следовательно, везде, где было отмечено единичное растение, существует вероятность дальнейшей экспансии этого вида. Вначале рядом с ним будут возникать компактные группы, затем они, по-видимому, будут смыкаться в полосы или более крупные группы. На последнем этапе инвазии будут образовываться обширные заросли. Из этого можно сделать предположение, что на берегах Верхней Волги у н/п Мясово, в г. Ржев, Зубцов и на р. Великая в г. Псков борщевик Сосновского обосновался раньше всего. При этом все группировки *H. sosnowskyi* в поймах рек представляют угрозу, так как являются потенциальным источником семян для дальнейшего расселения инвайдера.

Выводы

Проведённый анализ особенностей пространственного распределения, условий произрастания *H. sosnowskyi* и приуроченности к долинам средних и больших рек Восточно-Европейской равнины на основе данных полевых наблюдений позволяет сформулировать следующие выводы.

1. Распространение *H. sosnowskyi* в долинах средних и больших рек преимущественно связано с населёнными пунктами, вблизи которых растению удалось проникнуть в экосистемы речных долин. Данные выборки для двух берегов позволяют утверждать, что доля встречаемости борщевика Сосновского на обоих берегах при наличии и отсутствии населённых пунктов составляют 78% и 21%, соответственно ($Z=3.8$; $P=0.0002$). Это утверждение подтверждается тем, что различие доли произрастания *H. sosnowskyi* на обоих берегах при наличии населённых пунктов статистически не достоверно и составляет 75% и 80%, соответственно. Это означает, что один из важнейших факторов распространения растения связан с антропогенными нарушениями территорий. Причём выявлено, что фактор удалённо-

сти населённых пунктов и наличие ферм советских времён не оказывали влияния на распространение вида. Однако заросшие этим сорняком овраги и долины малых рек, в которых, как показывают исследования некоторых авторов [Панасенко и др., 2013], создаются благоприятные условия для распространения растения при помощи водных потоков, нельзя рассматривать в качестве основных коридоров для инвазии *H. sosnowskyi* в долины рек. Доля приуроченности произрастания сорняка к берегам рек без оврагов составляет 76%, что значительно выше тех случаев (24%), когда берега рассечены оврагами ($P < 0.01$).

2. Важным фактором, способствующим вселению и закреплению *H. sosnowskyi* в долинах больших и средних рек, являются рукотворные преграды: опоры мостов, сваи действующих и разрушенных гидротехнических сооружений, насыпи, которые замедляют скорость течения рек при высоких уровнях воды и по которым обычно пролегают дороги. Эти препятствия повышают вероятность инвазии *H. sosnowskyi* на берегах рек. Данные показали, что при наличии преград наблюдается увеличение шансов вселения сорняка в 2.3 раза ($p=0.032$). Данные подтверждают, что гидрохория – один из способов распространения борщевика Сосновского.

3. Благоприятны для *H. sosnowskyi* берега рек, сложенные карбонатными породами, такими как известняк, мергель или доломит ($p < 0.05$). Растение приурочено к непосредственным выходам этих пород, а также оно распространено на маломощных суглинках и песках, подстилаемых этими породами. В отношении моренных суглинков такие закономерности выражены в меньшей степени. Песчаные породы, напротив, значительно снижают вероятность инвазии борщевика в долинах рек. Таким образом, можно предположить, что не только в долинах рек, но и на водораздельных пространствах, сложенных песчаными отложениями, вероятность распространения *H. sosnowskyi* будет ниже, чем на аналогичных территориях, сложенных моренными суглинками и (особенно) карбонатными породами (либо при их очень близком залегании).

4. Выходы карбонатных пород в виде раздробленных щебнистых отложений более благоприятны для вселения *H. sosnowskyi*, чем карбонатные породы в виде плитняка, бетонные и гранитные набережные, на которых растение занимает лишь трещины, заполненные мелкозёмом. Однако сочетание моренных суглинков, и даже неблагоприятных для борщевика Сосновского песков, подстилаемых карбонатными породами, в том числе плитняком, значительно повышает вероятность вселения сорняка. В целом данные показывают, что шанс произрастания *H. sosnowskyi* на рыхлых и щебнистых грунтах (75%) в 2.85 раза выше, чем на плотных породах (26%) ($p=0.0004$). Таким образом, любые плотные, каменистые и щебнистые грунты становятся более привлекательными для *H. sosnowskyi*, если будут содержать полости и трещины, в которые может попасть мелкозём, либо будут перекрываться небольшим слоем более рыхлых пород.

5. Неблагоприятны для *H. sosnowskyi* низкие берега с пляжами, обширными сырыми низкими и средними поймами, поросшими злаково-осоковыми сообществами, либо ивовым кустарником, подтапливаемым большую часть вегетационного периода. Напротив, с большей вероятностью будут заселяться этим растением ($P<0.01$) бечевники, высокие поймы и склоны коренных берегов, на которых речные воды почти не застаиваются. Высокая вероятность инвазии борщевика Сосновского на бечевниках усиливается тем фактором, что этот структурный элемент ландшафта долины реки чаще всего формируется на выходах карбонатных пород и сложен щебнистым материалом. В 86% случаев *H. sosnowskyi* был обнаружен на бечевнике, коренном берегу и высокой пойме ($P<0.01$). Из вышесказанного следует, что растение способно переносить лишь непродолжительное подтопление.

6. Характер меандрирования больших и средних рек никак не влияет на успех вселения *H. sosnowskyi* в их долины ($p>0.25$).

7. В отличие от абразионных берегов, аккумулятивные берега неблагоприятны для инвазии *H. sosnowskyi* ($p=0.02$). Выраженная приуроченность к берегам абразионного типа

(59%) свидетельствует о том, что на аккумулятивных берегах (21%), часто сложенных мало подходящими для растения песчаными отложениями и характеризующихся плотным растительным покровом, отсутствуют лишённые растительности участки почвы, в отличие от абразионных берегов. Однако очевидно, что не все обнажающиеся участки грунта в долинах рек подходят для вселения *H. sosnowskyi*, так как высока роль комплекса других взаимодействующих факторов – литологического состава горных пород, периодичности и длительности затопления этого участка во время паводков и половодья, наличие преград и др.

8. Анализ возможности произрастания *H. sosnowskyi* в растительных сообществах показал, что 83% случаев произрастания приходится на коренной берег, бечевник и высокую пойму. Данные свидетельствуют о том, что растение проявляет пластичность и может осваивать как древесно-кустарниковые сообщества коренных берегов, так и луга на бечевниках.

9. Анализ пространственного распределения и характера плотности произрастания *H. sosnowskyi* в долинах рек показал, что частота встречаемости компактных групп (39%) существенно выше по сравнению с обширными зарослями (9%). Единичные растения и полосы составляют примерно 27% и 24%, соответственно, и статистически не отличаются от компактных групп. Таким образом, в настоящее время компактные группы являются преимущественным способом существования борщевика Сосновского на берегах больших и средних рек. Суммарная протяжённость группировок каждого из трёх типов произрастания (единичных, компактных групп, полос) существенно превышает длину обширных зарослей на уровне значимости $\alpha = 0.05$. Следовательно, растение находится на начальном этапе вторжения в экосистемы больших и средних рек.

Благодарности

Разработка геобазы данных для создания геопортала исторических водных путей проведена при поддержке РГНФ (Проект № 15-03-00749а). Статистический анализ данных и

обобщение результатов по распространению борщевика Сосновского в поймах средних и больших рек осуществлены при поддержке проекта РНФ (№ 16-14-10323).

Литература

- Базар Наталья. Борщевик вторгается в Столинщину. 24 июня 2011 г. (Электронный документ) // (<http://media-polesye.by/news/borshchevik-vtorgaetsya-na-stolinshchinu-19627>). Проверено 15.09.2016.
- Богданов В.Л., Николаев Р.В., Шмелёва И.В. Инвазия экологически опасного растения борщевика Сосновского (*Heraclium sosnowskyi* Manden.) на территории Европейской части России // Региональная экология. 2011. № 1–2 (31). С. 43–52.
- Ведомственная целевая программа «Предотвращение распространения сорного растения борщевик Сосновского на территории Псковской области на 2015–2017 годы». Псков, 2014. 13 с. (Электронный документ) // (https://www.google.ru/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=8&ved=0ahUKEwiZ0Of49erSAhUFSJoKHfGIBvEQFggvMAc&url=http%3A%2F%2Fcx.pskov.ru%2Fsites%2Fdefault%2Ffiles%2Fvcp_po_borshcheviku_150623.doc&usq=AFOjCNF0zIssAXni1Wc5TqsWXH8fM0wqwQ&bvm=bv.150120842.d.bGs&cad=rjl). Проверено 22.03.2017.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. М.: ГЕОС, 2012. 186 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Иванова Н.И., Кулибаба Н.Н. Борщевик Сосновского. Псков: Лениздат. Псковское отделение, 1975. 11 с.
- Кондратьев М.Н., Бударин С.Н., Ларилова Ю.С. Физиолого-экологические механизмы инвазионного проникновения борщевика Сосновского (*Heraclium sosnowskyi* Manden) в неиспользуемые агроэкосистемы // Известия ТСХА. 2015. Вып. 2. С. 36–49.
- Кондрашкина М.И., Самсонова В.П. Борщевик Сосновского (*Heraclium sosnowskyi* Manden.) на территории учебно-опытного почвенно-экологического центра Чашниково (Московская область) // Проблемы агрохимии и экологии. 2014. № 2. С. 49–53.
- Кормопроизводство в хозяйствах Ленинградской области. Л., 1988. 97 с.
- Кудрявцева Е.Н. Экологический мониторинг и фитосанитарное оздоровление засорённых гигантским борщевиком природных и антропогенно изменённых ландшафтов Центрального и Северо-Западного регионов России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2013. 27 с.
- Лунева Н.Н. Борщевик Сосновского в Российской Федерации // Защита и карантин растений. 2014. № 3. С. 12–18.
- Лунева Н.Н. Борщевик Сосновского в России: современный статус и актуальность его скорейшего по-
давления // Вестник защиты растений. 2013. № 1. С. 29–43.
- Манденова И.П. Кавказские виды рода *Heraclium*. Тбилиси: Изд-во АН Грузинской ССР, 1950. 104 с.
- Мильков Ф.Н. Природные зоны СССР. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Мысль, 1977. 293 с.
- Низовцев В.А., Постников А.В., Снытко В.А., Фролова Н.Л., Чеснов В.М., Широков Р.С., Широкова В.А. Исторические водные пути Севера России (XVII–XX вв.) и их роль в изменении экологической обстановки. М.: Тип. «Парадиз», 2009. 298 с.
- Низовцев В.А., Эрман Н.М., Гравес И.В., Гравес К.К., Логунова И.В. Периодизация процесса становления селитебных ландшафтов Центральной России // Проблемы природопользования и экологическая ситуация в Европейской России и сопредельных странах: Материалы VI Международной научной конференции. Белгород, 2015. С. 70–75.
- Основные показатели развития кормопроизводства РСФСР. М., 1979. 134 с.
- 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.
- Петросян В.Г. Интегрированная система управления базами данных и статистического анализа биологических данных – Biosystemoffice. Федеральная служба по интеллектуальной собственности, Номер свидетельства – 2014663194, Дата регистрации – 18 декабря 2014 г. // (http://www1.fips.ru/fips_serv1/fips_servlet?DB=EVM&DocNumber=2014663194&TypeFile=html). Проверено 05.06.2017.
- Петросян В.Г., Бессонов С.А., Дергунова Н.Н., Омельченко А.В. Анализ применения критериев согласия для анализа биологических данных с помощью пакета Biosystemoffice // Математическое моделирование в экологии: Материалы Четвертой Национальной научной конференции с международным участием, 18–22 мая 2015 г. Пущино, ИФХиБПП РАН, 2015. С. 148–151.
- Посевные площади сельскохозяйственных культур по районам в Белорусской ССР. Минск, 1973. Вып. 1. 304 с.; Вып. 2, 315 с.
- Постановление № 205. Об утверждении ведомственной целевой программы «Борьба с борщевиком Сосновского на территории Войковицкого сельского поселения на 2016 год» / Администрация Войковицкого сельского поселения Гатчинского муниципального района Ленинградской области, 2015. 8 с. (Электронный документ) // (<http://gtm-pravda.ru/wp-content/uploads/2016/03/post38.pdf>). Проверено: 22.03.2017.
- Снытко В.А., Широкова В.А., Озерова Н.А., Низовцев В.А., Эрман Н.М. Эколого-гидрологическая обстановка верхнего Днепра на участке от Смоленска до Могилёва (по материалам экспедиционных исследований – 2012) // Магілёўскі мерыдыян. 2016. Т. 16. № 1–2 (33–34). С. 84–89.
- Тихвинская водная система. СПб.: РПГУ им. А.И. Герцена, 2012. 207 с.

- Чубарова Г. Борщевик Сосновского в Нечернозёмной зоне // Земледелие. 1976. № 10. С. 38–39.
- Широкова В.А., Низовцев В.А., Дмитрук Н.Г., Озерова Н.А., Снытко В.А., Собисевич А.В., Фролова Н.Л., Широков Р.С., Чеснов В.М., Эрман Н.М. Ландшафтно-исторические исследования на Двинско-Днепровском участке великого торгового пути «Из варяг в греки» // Современные проблемы геологии, геофизики и геоэкологии Северного Кавказа: Мат. III Всерос. науч.-технич. конф. Грозный, 2014. С. 358–362.
- Широкова В.А., Озерова Н.А., Снытко В.А., Низовцев В.А., Эрман Н.М., Романова О.С., Широков Р.С. Ландшафтно-гидрологические исследования Верхневолжского отрезка водного пути «Из варяг в греки» // География: развитие науки и образования. Колл. моногр. по мат. Междунар. науч.-практич. конф., посвящ. 70-летию создания ЮНЕСКО. СПб., 2015а. С. 372–375.
- Широкова В.А., Снытко В.А., Низовцев В.А., Озерова Н.А., Романова О.С., Эрман Н.М., Собисевич А.В. Ландшафтно-экологическая ситуация долины реки Березины, правого притока Днепра // Ландшафтно-экологическое состояние регионов России: Мат. Всерос. науч.-практич. конф. М., 2015б. С. 264–268.
- Широкова В.А., Снытко В.А., Низовцев В.А., Фролова Н.Л., Дмитрук Н.Г., Чеснов В.М., Озерова Н.А., Широков Р.С. Тихвинская водная система: ретроспектива и современность. Гидролого-экологическая обстановка и ландшафтные изменения в районе водного пути. М.: ООО «Акколит», 2013. 376 с.
- Широкова В.А., Снытко В.А., Низовцев В.А., Чеснов В.М., Фролова Н.Л., Низовцев В.А., Дмитрук Н.Г., Широков Р.С. Вышневолоцкая водная система: ретроспектива и современность. Гидролого-экологическая обстановка и ландшафтные изменения в районе водного пути. Экспедиционные исследования: состояния, итоги, перспективы. М.: ООО ИПП Куна, 2011. 316 с.
- Jahodová S., Trybush T., Pyšek P., Wade M., Karp A. Invasive species of *Heracleum* in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history // Diversity and Distributions. 2007. 13. P. 99–114.
- Kabuce N., Priede N. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Heracleum sosnowskyi* – From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org, Date of access 01/01/2010. 2010. P. 14 // (<https://www.nobanis.org/globalassets/speciesinfo/h/heracleum-sosnowskyi/heracleum-sosnowskyi.pdf>).
- Mežaka A., Zvaigzne A., Tripāne E. *Heracleum sosnowskyi* Manden. Monitoring in protected areas – a case study in Rēzekne municipality, Latvia // Acta Biol. Univ. Daugavp. 2016. 16 (2). P. 181–189.
- Oboļeviča D. Latvānis un tā izplatība Latvijā [Hogweed and its distribution in Latvia]. 2001. // (<http://biodiv.lvgma.gov.lv/cooperation/lauksaimn/fol514598>). Проверено 07.06.2017.
- Zar J.H. Biostatistical Analysis. New Jersey: Prentice Hall, 2010. 944 p.

THE SPATIAL DISTRIBUTION OF SOSNOWSKI'S HOGWEED (*HERACLEUM SOSNOWSKYI*) IN THE VALLEYS OF BIG AND MEDIUM RIVERS OF THE EAST-EUROPEAN PLAIN (ON MATERIALS OF FIELD STUDIES 2008–2016)

© 2017 Ozerova N.A.^{a, b}*, Shirokova V.A.^{a, b}, Krivosheina M.G.^c,
Petrosyan V.G.^c

^a S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology RAS,
109012, Moscow;

^b State University of Land Use Planning,
Moscow, 105064

^c A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
119071, Moscow

e-mail: * ozerovalnad@yandex.ru

The results of analysis on Sosnovsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) invasion using long-term monitoring data in the valleys of 14 large and medium rivers of the East European Plain, held in 2008–2016 by the Complex expedition for the study of historical waterways, were presented. The schematic map of the distribution of *H. sosnowskyi* in the valleys of big and medium rivers with georegistration and landscape description of each point of detection was created. General characteristics of spatial distribution were formulated, the vectors of invasion (anthropochoria, hydrochoria) were identified and the most important factors determining the penetration of *H. sosnowskyi* into river valleys were identified. The data of *H. sosnowskyi* confinement to certain structural elements of the landscape of river valleys with definite geomorphological and soil characteristics were presented. It was shown that phytocenotic association of invasive species in natural and anthropogenic communities was associated with towpaths and basic banks in valleys of large and medium rivers. It was established that the banks of rivers formed by rocks with a high content of solid detrital material were most favorable for *H. sosnowskyi* invasion, and raw floodplains and abrasion sandy banks were unfavorable. The results obtained expand significantly the understanding of the invasive habitat and the confinement of plants to the floodplain sites and can be used in forecasting, preventing the spread of *H. sosnowskyi* and for development the measures to control the hogweed.

Key words: *Heracleum sosnowskyi*, the patterns of distribution, medium rivers, big rivers, the East-European plain, invasion.

УДК 595.782(470.67)

НОВЫЕ НАХОДКИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ В ДАГЕСТАНЕ

© 2017 А.Н. Полтавский^а*, Е.В. Ильина^б**

^а Южный Федеральный Университет,
Ростов-на-Дону 344041.

^б Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН,
Махачкала 367025.

e-mail: * poltavsky54@mail.ru; ** carabus@list.ru

Поступила в редакцию 10.02.17

В 2016 г. в Дагестане обнаружены новые виды огнёвок, расширяющих свой ареал на Северном Кавказе: *Glyphodes perspectalis* (Walker, 1859) и *Palpita vitrealis* (Rossi, 1794). Сделаны также новые учёты видов, которые были впервые собраны в 2015 г.: *Glyphodes pyloalis* Walker, 1859 и *Hellula undalis* (Fabricius, 1794).

Ключевые слова: Crambidae, *Glyphodes perspectalis*, *Palpita vitrealis*, *Glyphodes pyloalis*, *Hellula undalis*, вредители, Дагестан.

Введение

В процессе изучения фауны чешуекрылых Дагестана в 2013–2015 гг. мы ежегодно выявляли новые виды совкообразных (Noctuoidea) и огнёвкообразных (Pugaloidea) для территории республики [Полтавский, Ильина, 2015, 2016 а, б; Poltavsky, Ilyina, 2016]. Среди них южные термо-ксерофильные виды: огнёвка-монашка (*Stiphrometasia monialis* (Erschoff, 1872)), огнёвка-прилипала (*Achyra nudalis* (Hübner, 1796)), малая тутовая огнёвка (*Glyphodes pyloalis* Walker, 1859)), огнёвка домовая азиатская (*Aglossa asiatica* (Erschoff, 1872)), мотылёк хлопковый (*Hellula undalis* (Fabricius, 1794)), челночница зубчатая (*Arcyophora dentula* (Lederer, 1870)), совка Лассеррея (*Agrotis lasserrei* (Oberthür, 1881)), ленточница конусоголовая (*Raparna conicephala* (Staudinger, 1870)), совка амброзиевая (*Acontia candefacta* (Hübner, [1831])). Некоторые из них активно расширяют свой ареал. В 2016 г. нами были собраны новые для республики чужеродные виды огнёвок.

Материал и методика

В 2016 г. нами было собрано всего 226 особей 62 видов огнёвок в 9 пунктах на свет ртут-



Рис. 1. Самшитовая огнёвка (*Glyphodes perspectalis* (Walk.).



Рис. 2. Оливковая листовая моль (*Palpita vitrealis* (Rossi)



Рис. 3. Карта-схема юга России и Кавказа. Прямоугольной областью выделена южная зона Дагестана (см. рис. 4).

ной лампы (ДРЛ-250), установленной на фоне белого экрана.

Впервые отмечены для Дагестана два вида огнёвок-травянок (семейство Crambidae, подсемейство Spilomelinae): самшитовая огнёвка (*Glyphodes perspectalis* (Walker, 1859)), г. Махачкала, 28.08.2016 (1♀) (42°58'N, 47°29'E) (рис. 1); и оливковая листовая моль (*Palpita vitrealis* (Rossi, 1794)) пос. Караман-2, Кумторкалинского района (10.10.2016) (1♀) (43°2'7.8"N, 47°26'25.2"E) (рис. 2).

Повторно были собраны отмеченные нами ранее как инвазивные виды: малая тутовая огнёвка (*Glyphodes pyloalis* Walk.): пос. Самур, Магарамкентского района, 31.07.2016 (1♂) (41°49'7.1"N, 48°30'23.6"E); капустная огнёвка (*Hellula undalis* F.): пос. Караман-2, 28.06.2016 (1♂), 10.10.2016 (3♂). Пункты учётов чужеродных видов огнёвок показаны на рис. 3, 4.

Обсуждение результатов

Самшитовая огнёвка – опаснейший вредитель самшита. Её распространение на Север-



Рис. 4. Южная зона Дагестана. Звёздочками отмечены пункты сборов чужеродных видов огнёвок.

ном Кавказе и в Закавказье с 2012 г. имеет катастрофический характер, так как приводит к полной дефолиации и гибели самшита в естественных популяциях и искусственных насаж-

дениях. Гусеницы огнёвки способны повреждать не только самшит, но также падуб, каштан, мушмулу лавровишню, клён полевой, ясень обыкновенный, ежевику [Щуров, 2014]. Наши наблюдения в 2016 г. показали, что экспансия вида на Северном Кавказе продолжается и ареал расширяется на север и восток. Самшитовая огнёвка достигла Каспийского моря в районе Махачкалы и впервые появилась в г. Ростов-на-Дону в искусственных посадках самшита.

Появление на Северном Кавказе субтропической огнёвки *Palpita vitrealis* было впервые отмечено В.И. Щуровым [2007] на черноморском побережье Краснодарского края. Затем вид был обнаружен в 2011 г. на территории г. Ростов-на-Дону [Полтавский, 2013] и повторно в 2016 г. в дельте р. Дон. Вероятно, это уже не случайное проникновение отдельных особей в регион, а создание самовоспроизводящейся популяции. Данный вид огнёвки является вредителем маслиновых деревьев и жасмина, отчего имеет названия: «жасминная моль» и «оливковая листовая моль». Теперь же мы регистрируем появление жасминной моли на востоке Северного Кавказа – в Дагестане. Раньше, чем на Кавказе, данная огнёвка была собрана в Карадагском заповеднике Крыма [Будашкін, 1992].

Повторный сбор малой тутовой огнёвки в долине р. Самур [Полтавский, Ильина, 2016а] подтверждает стабильность данной немногочисленной популяции на юге Дагестана.

Аналогичная ситуация с мотыльком хлопковым, известным также как «капустный паутинный червь». Данный вредитель сельскохозяйственных культур имеет тропический ареал, а его дагестанская популяция всё больше обнаруживает себя под Махачкалой и в районе бархана Сарыкум [Полтавский, Ильина, 2016б] в процессе ежегодного мониторинга. Судя по датам учётов в 2015–2016 гг. (конец июня – середина октября), хлопковый мотылёк в Дагестане даёт, по крайней мере, две генерации в течение года.

Заключение

При сравнительно небольших ежегодных сборах огнёвок в Дагестане (200–300 экз.) мы регулярно регистрируем инвазивные виды, которые являются потенциальными вредителями сельскохозяйственных культур и древесных насаждений. Учитывая это обстоятельство, мы рекомендуем республиканским службам, занимающимся защитой растений, проводить соответствующий мониторинг в низменной зоне Дагестана, где обнаруживается большинство инвазий, для предотвращения неожиданных всплесков численности опасных вредителей. Мониторинг с помощью светоловушек является самым оперативным и дешёвым способом индикации распространения и относительной численности чешуекрылых.

По нашему мнению, появление и распространение в Дагестане самшитовой огнёвки, жасминной моли и хлопкового мотылька происходит путём случайного проникновения этих видов с посадочным материалом. Именно этим путём расширяется инвазионный ареал этих вредоносных чешуекрылых.

Благодарности

Авторы приносят свою благодарность преподавателю ДГУ Н.М.-М. Гасановой за оказанную помощь в проведении сборов чешуекрылых.

Исследование проведено в рамках работ по теме государственного задания Минобрнауки России № 6.6222.2017/БЧ: «Разработка стратегии, методов и технологий сохранения и рационального использования биологического разнообразия в условиях природных и урбанизированных территорий степной зоны европейской части России».

Литература

- Будашкін Ю.І. Вогнівки (Lepidoptera, Pyraloidea) Карадазького заповідника (Крим) // Проблеми загальної та молекулярної біології: Міжвідомчий науковий збірник. Кієв: Либідь, 1992. Вип. 10. С. 23–32.

- Полтавский А.Н. Дополнения к фауне огнёвок (Lepidoptera: Pyraloidea) Ростовской области // Эверсманния. 2013. Вып. 33. С. 31–34.
- Полтавский А.Н., Ильина Е.В. Краткий обзор новых видов чешуекрылых на Северном Кавказе: иммиграции и инвазии // В кн.: Эколого-экономический потенциал экосистем Северо-Кавказского Федерального округа, причины современного состояния и вероятные пути устойчивого развития социоприродного комплекса: Материалы Всероссийской конференции (Махачкала, 24–27 сентября 2015 г.). Махачкала: ИПЭ РД «Эко-Пресс», 2015. С. 348–350.
- Полтавский А.Н., Ильина Е.В. *Glyphodes pyloalis* Walker, 1859 (Lepidoptera, Crambidae) – новый вид тропической огнёвки для фауны Дагестана // Российский журнал биологических инвазий. 2016а. № 4. С. 110–112.
- Полтавский А.Н., Ильина Е.В. Термофильные виды огнёвкообразных и совкообразных чешуекрылых (Lepidoptera: Pyraloidea, Noctuoidea) в фауне Дагестана // Современные проблемы биологии и экологии: Материалы докладов II Международной научно-практической конференции (Махачкала 4–5 марта 2016 г.). Махачкала: ДГПУ: Алеф, 2016б. С. 56–57.
- Щуров В.И. Дополнения к фауне чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera) Северо-Западного Кавказа. Фауна полуострова Абрау и прилегающих территорий. II. // Ландшафтное и биологическое разнообразие Северо-Западного Кавказа. М.: МГУ, 2007. С. 63–78.
- Щуров В.И. Самшитовая огнёвка в Краснодарском крае: история проникновения, хронология расселения, причиняемый вред (реальный и прогнозируемый), а также возможные меры по его сокращению / Филиал ФБУ «Российский центр защиты леса». Краснодар: Центр защиты леса Краснодарского края, 2014. 25 с.
- Poltavsky A.N., Ilyina E.V. New records of some rare Noctuoidea and Pyraloidea in Dagestan Republic (Russia) // Entomofauna. 2016. N 37(16). S. 265–280.

NEW FINDS OF ALIEN LEPIDOPTERA SPECIES IN DAGESTAN

© 2017 Poltavsky A.N.^a*, Ilyina E.V.^b**

^aSouthern Federal University,
Rostov-on-Don 344041;

^bCaspian Institute of Biological Resources of the DSC of the RAS,
Mahatchkala 367025.

e-mail: * poltavsky54@mail.ru; ** carabus@list.ru

In 2016 in Dagestan the new species of the pyralids, which expand their range at the Northern Caucasus, are found: *Glyphodes perspectalis* (Walker, 1859) and *Palpita vitrealis* (Rossi, 1794). Also the new reports of species collected for the first time in 2015 are made: *Glyphodes pyloalis* Walker, 1859 and *Hellula undalis* (Fabricius, 1794).

Key words: Crambidae, *Glyphodes perspectalis*, *Palpita vitrealis*, *Glyphodes pyloalis*, *Hellula undalis*, pests, Republic of Dagestan.

УДК: 581.524.2

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТЬ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *BIDENS* *FRONDOSA* L. НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2016 Ронжина Д.А.

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург 620144;
e-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

Поступила в редакцию 22.12.16

Изучено распространение, размеры и распределение биомассы растений, листовые параметры и семенная продуктивность у инвазионной *Bidens frondosa* L. на Среднем Урале. Этот вид был обнаружен в прибрежных нарушенных местообитаниях в верхнем течении р. Исеть на участке протяжённостью около 100 км (от г. Арамилы до г. Каменск-Уральский). Сравнительный анализ показал, что высота растения *B. frondosa* была на 35% больше, чем у аборигенных видов рода *Bidens*. Сухая масса растения *B. frondosa* превышала биомассу *B. tripartita* и *B. radiata* в 1.5 и 4.9 раза, соответственно. Большие размеры и биомасса *B. frondosa* свидетельствовали о большей конкурентоспособности этого вида по сравнению с аборигенными видами рода *Bidens*. При одинаковой толщине листа у трёх изученных видов небольшая плотность листьев (*LD*) *B. frondosa* обусловила меньший (в 1.2 раза) сухой вес единицы площади листа (*LMA*) по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata*. Эти структурные особенности листьев *B. frondosa* способствовали оптимизации процессов газообмена внутри листа и позволили развить большую ассимиляционную поверхность на единицу массы растения (*LAR*), что должно обеспечить этому виду большую скорость роста. Анализ показателей семенной продуктивности показал, что в ряду *B. radiata* – *B. tripartita* – *B. frondosa* увеличивалось число корзинок на растении, но снижалось число семян в одной корзинке и количество семян в расчёте на одно растение. Масса 100 семян у *B. frondosa* была больше по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata* в 1.6 раза и в 2.3 раза, соответственно. В целом, высокая встречаемость *B. frondosa* на протяжённом участке (около 100 км) в верхнем течении р. Исеть, а также значения продукционных показателей (размеры и вес растений, масса и количество семян) свидетельствуют об успешной натурализации этого вида на Среднем Урале.

Ключевые слова: инвазии растений, *Bidens frondosa*, *Bidens tripartita*, конкуренция, распределение биомассы, высота растения, листовые параметры, масса семянки.

Введение

Bidens frondosa L. инвазионный для Евразии вид североамериканского происхождения. Он включён в список 50 самых распространённых чужеродных видов Европы [Lambdon et al., 2008] и Чёрную книгу России [Виноградова и др., 2010], так как обладает высокой конкурентной способностью и репродуктивным успехом, натурализуется в естественных фитоценозах и вытесняет аборигенные виды. Впервые в Европе *B. frondosa* была обнаружена во второй половине XVIII в., однако быстрое расширение вторичного ареала этого вида во многих странах Европы и Европейской час-

ти России началось во второй половине XX в. [Виноградова и др., 2010]. В начале XXI в. этот вид обнаружен на территории республики Башкортостан в поймах крупнейших рек Предуралья Белая, Уфа и Мелеуз [Абрамова, Нурмиева, 2013], а также в Оренбургской области в Самарско-Кинельском междуречье, долине р. Губерли [Рябинина, Князев, 2009] и на Ириклинском водохранилище [Рябинина, Князев, 2009; Куликов, 2010]. В гербарии ИЭРиЖ УрО РАН (SVER) есть несколько находок *B. frondosa* в Челябинской области, сделанных Князевым М.С. На территории Свердловской области [Третьякова, 2011, 2015] и

Сибири [Эбель и др., 2014] данный вид пока не отмечен.

В целом, история натурализации и расселения *B. frondosa* на Евразийском континенте хорошо изучена [Глазкова, 2005; Виноградова и др., 2010; Васильева, Папченков, 2011; Галкина и др., 2015; Серёгин, 2015]. Выявлено морфологическое разнообразие этого вида во вторичном ареале [Галкина и др., 2015]. Определены морфометрические показатели стеблей, листьев и соцветий *B. frondosa* [Абрамова, Нурмиева, 2013; Виноградова и др., 2013]. В экспериментальных условиях изучены темпы прорастания семян, скорость роста, биомасса и семенная продуктивность этого вида [Brändel, 2004; Виноградова и др., 2010; Васильева, Папченков, 2011]. Описан онтогенез *B. frondosa* [Галкина, 2013]. На территории Башкортостана исследованы популяционные характеристики и продуктивность *B. frondosa* [Абрамова, Нурмиева, 2013]. Значительное внимание было уделено изучению гибридогенной активности *B. frondosa* как одному из возможных механизмов влияния этого вида на аборигенные виды рода *Bidens* [Васильева, Папченков, 2011; Виноградова и др., 2013; Галкина и др., 2015]. Другим способом воздействия инвазионного вида на виды местной флоры является конкуренция за ресурсы. Одним из подходов к оценке конкурентоспособности инвазионного вида является сравнительный анализ морфологических, физиологических и репродуктивных черт этого вида с аборигенными видами того же рода [Pyšek, Richardson, 2007]. Часто изучаются также реакции этих видов на действие неблагоприятных факторов (поедание вредителями, засуха, дефицит минеральных веществ и т. д.) [Pyšek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012].

Поскольку отмечено, что инвазионная *B. frondosa* конкурирует и часто вытесняет в местах натурализации аборигенные виды *B. tripartita* L. и *B. radiata* Thuill. [Gruberova, Prach, 2003; Васильева, Папченков, 2011; Виноградова и др., 2013], проводят сравнительный анализ биологических особенностей этих видов. Наиболее хорошо изучены репродуктивные черты видов рода *Bidens*. Некоторые

авторы продемонстрировали большую семенную продуктивность *B. frondosa* по сравнению с *B. tripartita* [Gruberova et al., 2001; Виноградова и др., 2010]. Выявлены короткий латентный период созревания и большая всхожесть семян у *B. frondosa* [Gruberova, Prach, 2003; Васильева, Папченков, 2011]. Результаты этих исследований позволяют сделать заключение о более успешной реализации репродуктивной стратегии у инвазионной *B. frondosa* по сравнению с аборигенными видами. Противоречивы сведения относительно размеров и массы семян *B. frondosa*. Так, Н.В. Гладунова с соавторами [2016] обнаружили, что семянки *B. frondosa* мельче, чем у *B. tripartita*, в то время как Sendek et al. [2015] не нашли различий по массе семян этих видов.

Помимо репродуктивной стратегии другим важным преимуществом инвазионных видов может быть отсутствие вредителей в местах их натурализации [Pyšek, Richardson, 2007; Виноградова и др., 2010; Novick et al., 2012]. В случае *B. frondosa* этот фактор, видимо, не играет существенной роли, поскольку обнаружено, что *B. frondosa* и *B. tripartita* не отличались друг от друга по количеству уникальных химических метаболитов и одинаково поедались вредителями [Macel et al., 2014]. Не выявлено также различий между этими двумя видами по эффективности использования азота и фосфора [Meisner et al., 2011].

Показано, что конкурентное преимущество инвазионных видов часто связано с такими морфологическими особенностями как большая биомасса и высота растений [Pyšek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012]. В экспериментальных условиях неоднократно отмечено также, что растения *B. frondosa* выше, чем *B. tripartita* [Виноградова и др., 2010; Васильева, Папченков, 2011; Danuso et al., 2012; Sendek et al., 2015].

Помимо размеров растения, конкурентоспособность вида обеспечивается большой относительной скоростью роста (*RGR*, relative growth rate) [Grime et al., 1988]. Этот параметр тесно связан с размерами листового полога растения (*LAR*, leaf area ratio) и чистой скоростью ассимиляции углерода растением (*NAR*,

net assimilation rate) $RGR = LAR \times NAR$ [Lambers et al., 1998]. Относительная площадь листьев на единицу массы растения (LAR) зависит от доли листьев в биомассе целого растения (LMR , leaf mass ratio) и сухого веса единицы площади листа (LMA , leaf mass per area) $LAR = LMR \div LMA$ [Lambers et al., 1998]. Чистая скорость ассимиляции углерода растением (NAR) тесно коррелирует со скоростью фотосинтеза единицы площади листа [Poorter, Van der Werf, 1998]. Таким образом, скорость роста растения зависит, прежде всего, от структуры и функциональной активности листьев, размеров листового полога и распределения биомассы по органам. В связи с этим, изучение листовых параметров необходимо для установления причин разной конкурентоспособности видов растений.

Сравнительный анализ чужеродных и аборигенных видов показал, что многие инвазивные виды растений отличаются от видов местной флоры как по скорости прироста биомассы, так и по значениям листовых параметров, связанных со скоростью роста (LAR , LMR , LMA , NAR) [Pyšek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012]. Эти показатели листового полога у инвазивной *B. frondosa* и аборигенных *B. tripartita* и *B. radiata* не изучены. Распределение биомассы по органам у видов рода *Bidens* определено только у проростков *B. frondosa* и *B. tripartita* в условиях эксперимента [Васильева, Папченков, 2011]. Отсутствие комплексных исследований листовых параметров, от которых зависит скорость роста, и распределения биомассы по органам в естественных условиях произрастания не позволяет оценить значение этих показателей для большей конкурентоспособности инвазивной *B. frondosa* по сравнению с аборигенными видами *B. tripartita* и *B. radiata*.

Целью данной работы было изучить распространение инвазивной *B. frondosa* на Среднем Урале в верхнем течении р. Исеть, а также выявить биологические особенности этого вида, обеспечивающие его большую конкурентоспособность. Для этого был проведён сравнительный анализ размеров растений, распределения биомассы, листовых параметров

и семенной продуктивности у *B. frondosa*, *B. tripartita* и *B. radiata*.

Материалы и методы

Исследования проводили летом и осенью 2015 г. в верхнем течении р. Исеть от г. Екатеринбурга до границы Свердловской и Курганской областей (п. Водолазово). Река Исеть берёт начало на восточном склоне Уральских гор (вытекает из оз. Исетского), является левым притоком р. Тобол и принадлежит к Обь-Иртышскому бассейну. В верхнем течении р. Исеть пересекает Восточные предгорья Урала и Зауральский пенеппен, которые входят в состав Уральской равнинно-горной физико-географической страны [Атлас..., 2014]. Район исследований расположен в подзонах южной тайги и северной лесостепи. Климат территории умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха около +3 °С. Средняя температура самого холодного месяца (январь) составляет –13 °С, самого тёплого месяца (июль) +19 °С. Годовая сумма осадков 470–540 мм. Продолжительность вегетационного периода от 90 до 115 дней. Для территории характерна большая плотность населения и высокий уровень промышленного и сельскохозяйственного производства [Атлас..., 2014]. В данном районе наблюдается сильная антропогенная трансформация зональных типов растительного покрова с уровнем деградации территориальных комплексов растительности от 70 до 90% [Горчаковский и др., 1995].

Исследования проводили традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом. Учитывая характер местообитаний, занимаемых видами рода *Bidens*, были обследованы берега р. Исеть в населённых пунктах от г. Екатеринбурга до п. Водолазово, устьевые участки притоков р. Исеть, а также каналы вдоль автомобильных дорог на данной территории. Общая протяжённость маршрута составила 200 км с шагом 6–7 км.

У инвазивного вида *Bidens frondosa* L., а также у двух аборигенных видов *B. tripartita* L. и *B. radiata* Thuill. были изучены продукционные и листовые параметры. Для анализа брали неповреждённые, полностью сфор-

мированные растения, находящиеся в фазе цветения-плодоношения. Высоту и массу растений, размер листового полога растения, показатели репродуктивной сферы (число корзинок на растении, число семян в корзине, масса семянки), а также параметры листьев определяли в 10 повторностях. Для оценки размера листового полога растения измеряли диаметр проекции листового полога на поверхность почвы и рассчитывали отношение площади листьев к массе целого растения (LAR), как описано ниже. Распределение биомассы растений по органам определили в 5 повторностях. Для этого растения выкапывали, очищали от почвы, высушивали, взвешивали и рассчитывали отношение массы отдельных органов к массе целого растения.

Для изучения листовых параметров собирали срединные листья с 10 растений. У свежесобранных листьев измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра РК-1012E (Mitutoyo Corp., Япония). Затем листья фотографировали, высушивали и взвешивали. Площадь и периметр листа, а также длину и ширину конечной доли листа определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия, Екатеринбург). Фактор формы листа (F) рассчитывали по формуле: $F = P^2 \div S$ (P – периметр листа, см; S – площадь листа, см²). Сухой вес единицы площади листа (LMA , г/м²) вычисляли как $LMA = DW \div S \times 10$ (DW – сухой вес листа, мг; S – площадь листа, см²). Плотность листа (LD , г/см³) рассчитывали как $LD = LMA \div T$ (LMA – сухой вес единицы площади листа, г/м²; T – толщина листа, мкм). Кроме этого, определяли отношение площади листьев к массе целого растения (LAR , см²/г) по формуле: $LAR = LMR \div LMA \times 100$ (LMR – доля листьев в биомассе целого растения, %; LMA – сухой вес единицы площади листа, г/м²).

Достоверность различий видов по изученным параметрам оценивали, используя критерий Стьюдента. В таблице и на графиках приведены средние значения со стандартной ошибкой.

Результаты

Распространение *Bidens frondosa* L. *B. frondosa* была обнаружена в прибрежных нарушенных местообитаниях (вытопанные берега, около опор мостов) в верхнем течении р. Исеть на участке протяжённостью около 100 км от г. Арамил до г. Каменск-Уральский (рис. 1).

В с. Камышево (56°32'19.2"N; 61°20'26.8"E) в канаве вдоль дамбы плотины на р. Исеть *B. frondosa* сформировала одновидовую заросль площадью около 10 м² с плотностью побегов 20–25 на 1 м². В с. Маминское (56°26'12.7"N; 61°25'01.2"E) и п. Горный (56°26'09.3"N; 61°35'30.8"E) *B. frondosa* доминировала совместно с *B. tripartita* в сообществах с преобладанием однолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний (рис. 1). В других местах произрастания немногочисленные экземпляры *B. frondosa* входили в состав прибрежных травянистых фитоценозов, а также сообществ с преобладанием однолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний. *B. frondosa* не была выявлена в притоках р. Исеть (Патрушиха, Исток, Арамилка, Бобровка, Брусанка, Камышенка, Каменка, Грязнуха, Колчеданка, Караульная) и в понижениях вдоль автомобильных дорог. Таким образом, этот вид имел долинный тип распространения на изученной территории.

Распределение биомассы растений по органам у видов рода *Bidens*. Сравнительный анализ размеров растений у изученных видов показал, что *B. frondosa* крупнее аборигенных видов рода *Bidens* (рис. 2).

Так средняя высота растения *B. frondosa* была на 35% больше, чем *B. tripartita* и *B. radiata*, а диаметр листового полога растения также был больше на 30 и 100%, соответственно. Средняя масса растения *B. frondosa* в 1.5 раза превышала биомассу *B. tripartita* и в 4.9 раза биомассу *B. radiata*. Корреляционный анализ показал, что биомасса растений более тесно связана с диаметром листового полога растений ($r=0.91$, $p<0.00001$), а не с их высотой ($r=0.75$, $p<0.00001$). Отношение суммарной площади листьев одного растения к его сухому весу (LAR) у *B. frondosa* было больше,

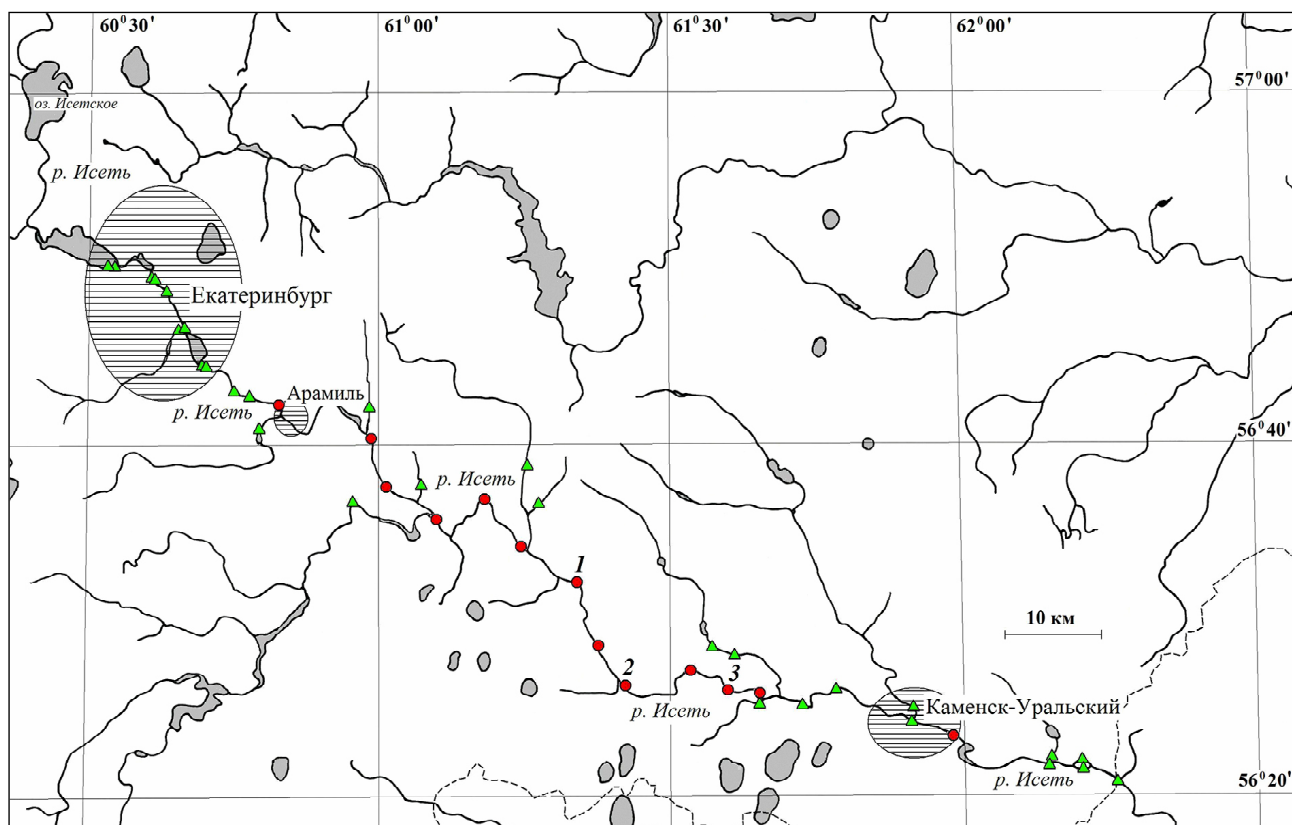


Рис. 1. Распространение *Bidens frondosa* L. в верхнем течении р. Исеть. Круги – места произрастания *B. frondosa* L., треугольники – *B. frondosa* L. не обнаружена. 1 – с. Камышево. 2 – с. Маминское. 3 – п. Горный. Заштрихованные овалы – города. Пунктирная линия – граница области.

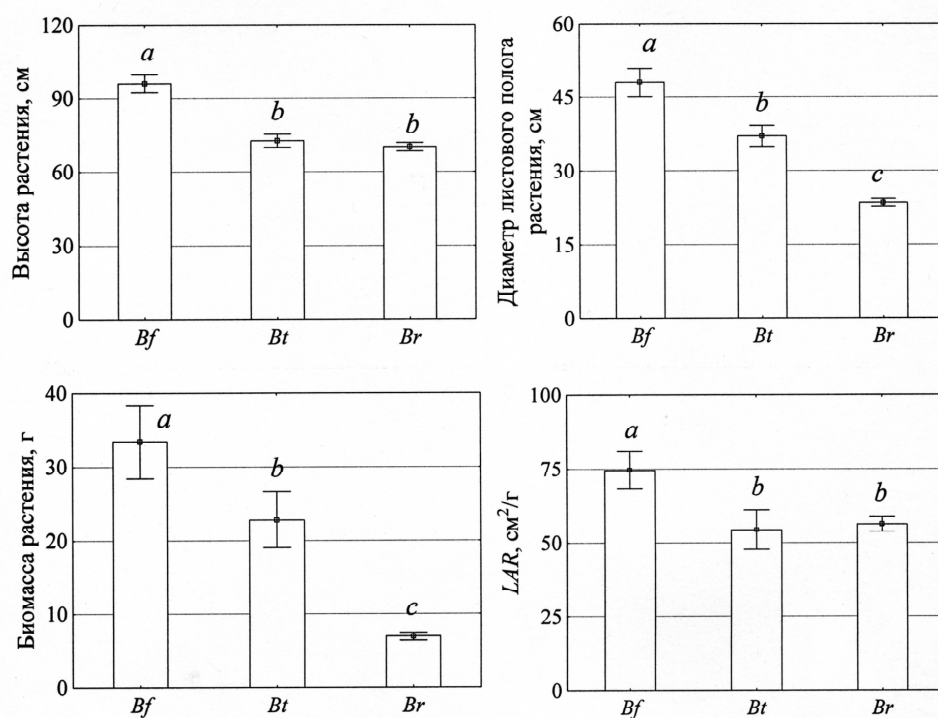


Рис. 2. Высота, биомасса и размеры листового полога растения (диаметр и LAR, leaf area ratio) у *Bidens frondosa* (*Bf*), *B. tripartita* (*Bt*) и *B. radiata* (*Br*). Буквами обозначена достоверность отличий по критерию Стьюдента при $p < 0.05$: разные буквы – отличия между видами по данному показателю достоверны, одинаковые буквы указывают на отсутствие отличий.

чем у *B. tripartita* и *B. radiata* в 1.4 и 1.3 раза, соответственно (рис. 2).

Анализ распределения биомассы растения по органам показал, что доли листьев и корней были сходными у трёх видов рода *Bidens* и составляли в среднем 17 и 15%, соответственно (рис. 3).

B. frondosa имела в 2.4 раза меньшую долю генеративных органов по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata*. Доли стеблей у *B. frondosa* и *B. radiata* были сходными и на 7% превышали значение этого параметра у *B. tripartita*. Корреляционный анализ показал, что доля стеблей положительно связана с высотой растения ($r=0.72$, $p<0.01$).

Листовые параметры у видов рода *Bidens*.

Анализ значений листовых параметров показал, что площадь и фактор формы листа у *B. frondosa* и *B. tripartita* были сходными (табл.).

B. radiata отличалась от этих двух видов более мелкими листьями (на 28%) с более сложной формой (фактор формы больше в 1.8 раза). При одинаковой толщине листа у трёх изученных видов небольшая плотность листьев *B. frondosa* обусловила меньший (в 1.2 раза) сухой вес единицы площади листа по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata* (табл.). Корреляционный анализ показал, что сухой вес единицы площади листа отрицательно связан с отноше-

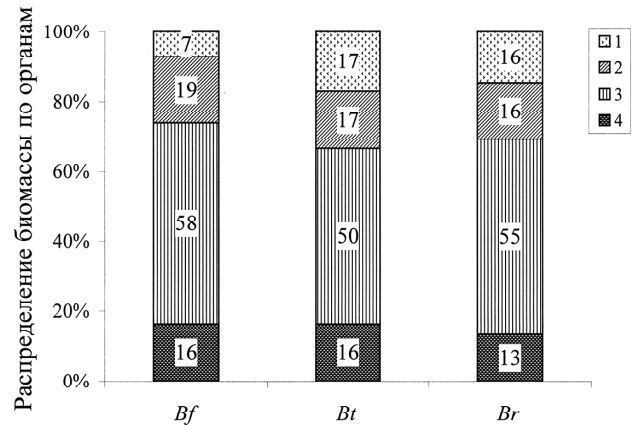


Рис. 3. Распределение биомассы по органам у *Bidens frondosa* (Bf), *B. tripartita* (Bt) и *B. radiata* (Br). 1 – генеративные органы, 2 – листья, 3 – стебли, 4 – корни. Цифры на столбцах диаграммы – среднее значение доли органов ($n=5$).

нием суммарной площади листьев к сухому весу растения ($r=-0.72$, $p<0.01$) и положительно – с долей листьев в биомассе растения ($r=0.88$, $p<0.0001$). Достоверные различия между тремя видами были обнаружены только по одному листовому параметру – отношение длины конечной доли листа к его ширине, значение которого увеличивается в ряду: *B. frondosa* – *B. tripartita* – *B. radiata* (табл., рис. 4).

Семенная продуктивность видов рода *Bidens*. Сравнительный анализ показал, что значения всех изученных показателей семен-

Таблица. Листовые параметры *Bidens frondosa*, *B. tripartita* и *B. radiata*. Буквами обозначена достоверность отличий по критерию Стьюдента при $p<0.05$: разные буквы – отличия между видами по данному показателю достоверны, одинаковые буквы указывают на отсутствие отличий

Показатели	Виды		
	<i>Bidens frondosa</i>	<i>B. tripartita</i>	<i>B. radiata</i>
Площадь листа, см ²	30±4 a	27±2 a	20±2 b
Фактор формы листа	126±9 a	134±18 a	232±22 b
Отношение длины конечной доли листа к его ширине	2.4±0.1 a	3.2±0.1 b	4.2±0.1 c
Толщина листа, мкм	190±5 a	198±7 a	187±5 a
Сухой вес единицы площади листа, г/м ²	25.9±0.8 a	30.2±1.2 b	28.9±0.8 b
Плотность листа, г/см ³	0.137±0.006 a	0.153±0.005 b	0.155±0.004 b

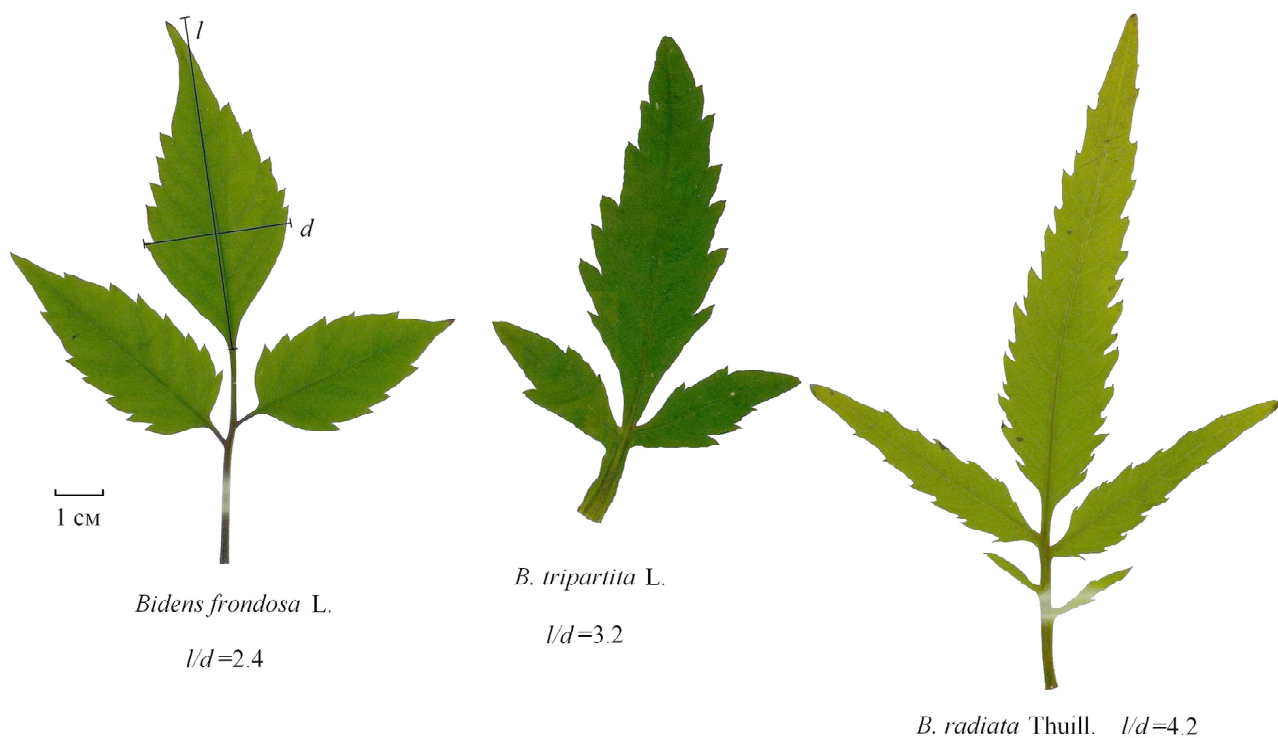


Рис. 4. Листья *Bidens frondosa*, *B. tripartita* и *B. radiata*. Длина конечной доли листа – l , ширина конечной доли листа – d .

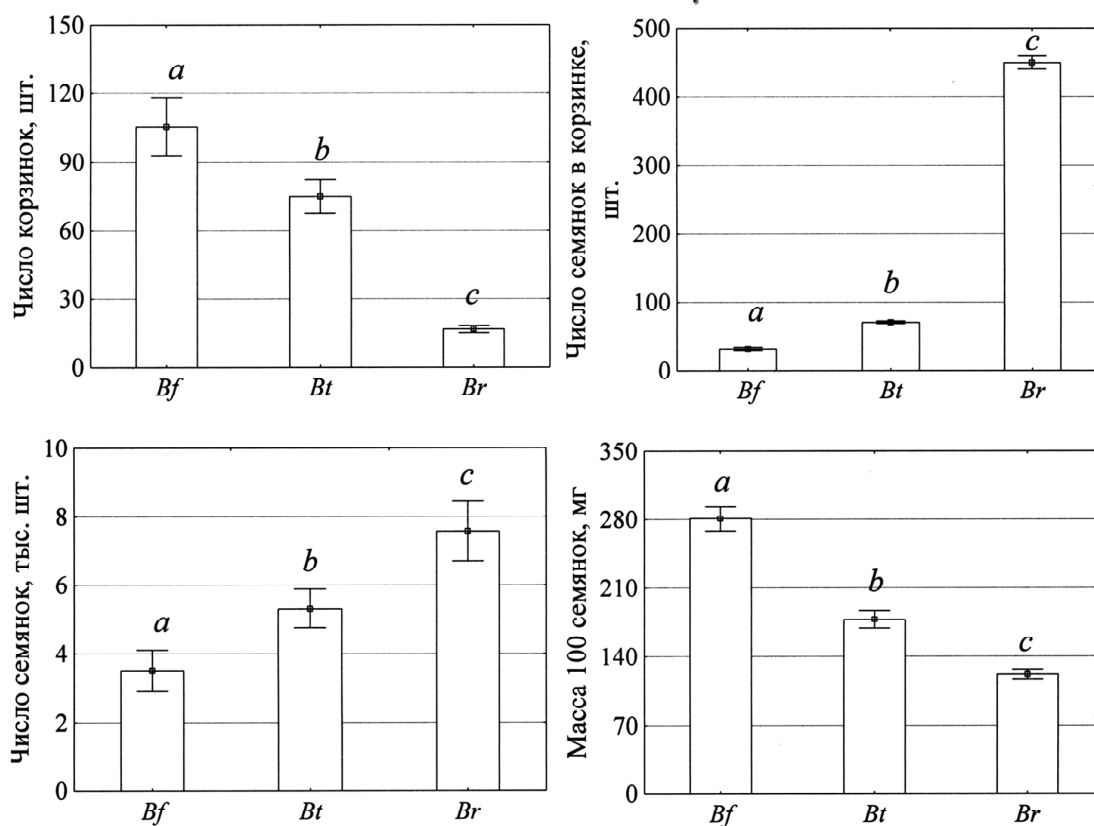


Рис. 5. Семенная продуктивность *Bidens frondosa* (*Bf*), *B. tripartita* (*Bt*) и *B. radiata* (*Br*). Буквами обозначена достоверность отличий по критерию Стьюдента при $p < 0.01$: разные буквы – отличия между видами по данному показателю достоверны, одинаковые буквы указывают на отсутствие отличий.

ной продуктивности (число корзинок и семян на одно растение, число семян в корзинке, масса семян) у трёх видов рода *Bidens* достоверно различались (рис. 5).

В ряду *B. frondosa* – *B. tripartita* – *B. radiata* уменьшалось число корзинок на растении, но возрастало число семян в одной корзинке. Последнее привело к увеличению в этом ряду количества семян в расчёте на одно растение. Масса 100 семян у *B. frondosa* была больше по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata* в 1.6 раза и в 2.3 раза, соответственно.

Обсуждение

На восточном макросклоне Урала *B. frondosa* была обнаружена нами в 2015 г. в верхнем течении р. Исеть на участке протяжённостью около 100 км от г. Арамилей до г. Каменск-Уральский (рис. 1). Ранее этот инвазионный вид не был отмечен на Среднем Урале [Третьякова, 2011, 2015] и в Сибири [Эбель и др., 2014]. Поскольку через г. Каменск-Уральский проходит граница между Уральской горно-равнинной страной и Западной Сибирью [Атлас..., 2014], и на участке от г. Каменск-Уральский до границы Свердловской и Курганской областей этот вид не был найден (рис. 1), можно заключить, что в настоящее время восточный предел распространения *B. frondosa* расположен примерно на 62° в. д. на границе Урала и Западной Сибири. Дальнейшее распространение семян *B. frondosa* вниз по течению реки приведёт к проникновению данного вида в Западную Сибирь.

Довольно широкое распространение *B. frondosa* на изученной территории (13 мест произрастания на участке протяжённостью около 100 км в верхнем течении р. Исеть) свидетельствовало о том, что с момента заноса этого вида прошло некоторое время. В то же время немногочисленность растений *B. frondosa* в большинстве мест произрастания (кроме трёх), а также долинный тип распространения, отсутствие этого вида вдоль обочин дорог и в притоках р. Исеть указывали на относительно недавнее время появления *B. frondosa* на восточном макросклоне Урала. Это подтверждают также последние публикации по чужерод-

ным видам Среднего Урала, где изложены результаты исследования адвентивной флоры с 1997 по 2013 г., и в которых *B. frondosa* не упоминается [Третьякова, 2011, 2015].

Наиболее важными для оценки конкурентных свойств вида являются такие параметры, как высота и латеральное распространение растений [Hodgson et al., 1999]. Кроме того, показано, что именно в условиях переувлажнённых местообитаний большая биомасса растения является ключевым параметром, отличающим инвазионные виды от аборигенных [Novick et al., 2012]. Сравнительный анализ морфометрических параметров и биомассы у инвазионного *B. frondosa* и аборигенных *B. tripartita* и *B. radiata* показал, что *B. frondosa* способна конкурировать с местными видами в условиях Среднего Урала. Об этом свидетельствовали большие по сравнению с местными видами размеры растений (высота и диаметр листового полога) и биомасса (рис. 2). Такие же средние значения высоты растений обнаружены ранее у *B. frondosa* на территории республики Башкортостан, однако при этом растения имели примерно в 2 раза меньшую биомассу [Абрамова, Нурмиева, 2013]. Высота генеративных растений *B. frondosa*, произраставших на территории республики Мордовия, была на 20–30 см меньше, чем на Среднем Урале [Гладунова и др., 2016].

Сравнительный анализ трёх видов рода *Bidens* по значениям листовых параметров, от которых зависит скорость роста и конкурентоспособность, показал, что *B. frondosa* отличалась от аборигенных *B. tripartita* и *B. radiata* меньшим сухим весом единицы площади листа (*LMA*) (табл.). Ранее также было показано, что инвазионные виды гидрофитов и растений переувлажнённых местообитаний отличаются от аборигенных видов водных и переувлажнённых местообитаний небольшим сухим весом единицы площади листа [Ронжина, 2006; Novick et al., 2012]. При одинаковой доле листьев в биомассе целого растения (*LMR*) (рис. 2) низкий показатель сухого веса единицы площади листа привёл к закономерному увеличению относительной площади листьев на единицу массы растения

(LAR) у *B. frondosa* (рис. 3). Такие изменения морфологии листа (LMA) и размеров листового полога (LAR) должны сопровождаться увеличением относительной скорости роста этого вида.

При одинаковой толщине листовой пластинки у трёх видов рода *Bidens* небольшой сухой вес единицы площади листа у *B. frondosa* стал следствием низкой плотности листа этого вида (табл.). Последнее указывает на более рыхлую структуру листа *B. frondosa* и имеет важное значение для процесса газообмена. Неплотная упаковка клеток внутри листа обеспечивает большую свободную от клеточных контактов поверхность мезофилла [Иванова и др., 2006], через которую осуществляется диффузия газов из межклетников в хлоропласты. Ранее показано, что при увеличении площади хлоропластов, обращённых в межклетники, возрастает проводимость мезофилла для диффузии углекислоты [Kodama et al., 2011] и скорость фотосинтеза [Oguchi et al., 2003]. Таким образом, низкая по сравнению с аборигенными видами рода *Bidens* плотность листа *B. frondosa*, оптимизируя процессы газообмена внутри тканей, может обеспечить этому виду большую скорость чистой ассимиляции углерода (NAR).

Анализ распределения биомассы по органам показал, что распределение сухой массы у трёх видов рода *Bidens* в целом соответствовало растениям с рудеральной стратегией. Как обнаружено ранее для травянистых растений Среднего Урала, виды с рудеральной стратегией характеризуются низкой долей корней и высокой долей стеблей [Пьянков, Иванов, 2000]. Однако если сравнить два вида рода *Bidens*, имевших большую массу одного растения, то важным конкурентным преимуществом *B. frondosa* по сравнению с *B. tripartita* может стать большая доля стеблей в биомассе (рис. 3). Это позволяет обеспечить большие размеры (высоту и диаметр листового полога), необходимые для эффективного перехвата фотосинтетически активной радиации, и одновременно сократить затраты на построение биомассы целого растения, поскольку известно, что конструкционная цена стеблей у травянистых растений меньше, чем энергетическая стоимость листьев и семян [Poorter, 1994].

В общем, для трёх изученных видов рода *Bidens* характерна одинаковая репродуктивная стратегия, свойственная видам нарушенных местообитаний, которая заключается в образовании большого количества мелких семян [Grime et al., 1988]. Как показали исследования, большое количество корзинок на одном растении не позволило *B. frondosa* полностью компенсировать небольшое количество семян в одной корзинке, в результате чего *B. frondosa* продуцировала меньше семян в расчёте на одно растение, чем аборигенные виды рода *Bidens* (рис. 5). Однако, средняя масса семян *B. frondosa* была больше, чем у *B. tripartita* и *B. radiata*. Образование более крупных семян может быть конкурентным преимуществом при реализации репродуктивной стратегии *B. frondosa*. Известно, что проростки из семян с большей массой лучше выживают при действии неблагоприятных факторов (затенение, засуха, удаление семядолей) на ранних стадиях роста и развития [Westoby, 1998]. Кроме того, проростки из крупных семян более конкурентоспособны, поскольку имеют большие размеры [Jakobsson, Eriksson, 2000]. Для *B. frondosa* также неоднократно отмечено, что проростки этого вида крупнее, чем проростки *B. tripartita* [Васильева, Папченко, 2011; Sendek et al., 2015]. Таким образом, образование семян с большей массой, обеспечивающих проросткам конкурентное преимущество по сравнению с аборигенными видами, должно способствовать закреплению вида-вселенца на новой территории.

Заключение

Долинный тип распространения инвазионной *B. frondosa* на ограниченной территории в верхнем течении р. Исеть указывает на относительно недавнее время заноса этого вида. В то же время, большая встречаемость на довольно длинном участке (около 100 км), а также значения продукционных показателей (размеры и вес растений, масса и количество семян) свидетельствуют об успешной натурализации *B. frondosa* на Среднем Урале.

Большие размеры и биомасса *B. frondosa* доказывают большую конкурентоспособность этого вида по сравнению с аборигенными видами рода *Bidens*. Физиологической основой для высокой конкурентоспособности *B. frondosa* являются особенности структурно-функциональной организации листьев, которые заключаются в их низкой плотности и небольшом сухом весе единицы площади листа. Это способствует оптимизации газообмена внутри листа и позволяет развить большую ассимиляционную поверхность на единицу массы растения, что должно обеспечить этому виду большую скорость роста.

На начальной стадии натурализации *B. frondosa* на Среднем Урале образование более крупных семян по сравнению с аборигенными видами рода *Bidens* может обеспечить конкурентное преимущество этого вида при реализации генеративной стратегии, поскольку способствует выживанию проростков и закреплению вида-вселенца на новой территории произрастания.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность д. б. н. М.С. Князеву (Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург) за консультацию относительно распространения *B. frondosa*.

Литература

- Абрамова Л.М., Нурмиева С.В. К биологии инвазивного вида *Bidens frondosa* L. в Предуралье республики Башкортостан // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3 (1). С. 358–360.
- Атлас Свердловской области / Под ред. В.Г. Капустина, И.Н. Корнева. Екатеринбург: Сократ, 2014. 32 с.
- Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазивной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А., Майоров С.Р. Изменчивость таксонов рода *Bidens* L. и проблема гибридизации // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 2–16.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: Геос, 2010. 512 с.
- Галкина М.А. Онтогенез череды облиственной (*Bidens frondosa* L.) // В кн.: Онтогенетический атлас растений. / Под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. Т. 7. С. 147–150.
- Галкина М.А., Виноградова Ю.К., Шанцер И.А. Биоморфологические особенности и микроэволюция инвазивных видов рода *Bidens* L. // Известия РАН. Серия биологическая. 2015. № 4. С. 382–392.
- Гладунова Н.В., Хапугин А.А., Варгот Е.В. *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) в республике Мордовия (Россия) // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 41–52.
- Глазкова Е.А. *Bidens frondosa* (Asteraceae) – новый адвентивный вид флоры северо-запада России и история его расселения в Восточной Европе // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 10. С. 1525–1540.
- Горчаковский П.Л., Никонова Н.Н., Фамелис Т.В. Фитоэкологическая карта Свердловской области: Методика составления и система оценки антропогенных воздействий // Проблемы региональной экологии. Екатеринбург, 1995. Сигнал. вып. С. 38–47.
- Иванова Л.А., Петров М.С., Кадушников Р.М. Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трёхмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 2. С. 1–10.
- Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 969 с.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3–10.
- Ронжина Д.А. Физиологические аспекты натурализации *Eloдея Canadensis* Michx. // В сб.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Материалы III международной научной конференции / Под ред. О.Г. Барановой и А.Н. Пузырёва. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 2006. С. 87–88.
- Рябинина З.Н., Князев М.С. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 758 с.
- Серёгин А.П. Экспансии видов во флору Владимирской области в последнее десятилетие. Второе сообщение // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 101–127.
- Третьякова А.С. Инвазивный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 62–68.
- Третьякова А.С. Закономерности распределения чужеродных растений в антропогенных местообитаниях Свердловской области // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 118–128.
- Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Верхозина А.В., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Пликина Н.В., Рябовол С.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Терёхина Т.А., Чернова О.Д., Шауло Д.Н. Инвазивные и потенциально инвазивные виды Сибири // Бюллетень ГБС РАН. 2014. Вып. 200. № 1. С. 52–62.

- Brändel M. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa* // Flora. 2004. Vol. 199. P. 228–233.
- Danuso F., Zanin G., Sartorato I. A modeling approach for evaluating phenology and adaption of two congeneric weeds (*Bidens frondosa* and *Bidens tripartita*) // Ecological Modelling. 2012. Vol. 243. P. 33–41.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman, 1988. 653 p.
- Gruberová H., Bendová K., Prach K. Seed ecology of alien *Bidens frondosa* in comparison with native species of the genus // Plant invasions: species ecology and ecosystem management / Eds. G. Brundu, J. Brock, I. Camarda, L. Child, M. Wade. Leiden: Backhuys Publishers, 2001. P. 99–104.
- Gruberova H.K., Prach K. Competition between the alien *Bidens frondosa* and its native congener *Bidens tripartita* // Plant invasions: ecological threats and management solutions / Eds. L. Child, J. Brock, G. Brundu, K. Prach, P. Pyšek, P.M. Wade, M. Williamson. Leiden: Backhuys Publishers, 2003. P. 227–235.
- Hodgson J.G., Wilson P.J., Hunt R., Grime J.P., Thompson K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem // Oikos. 1999. Vol. 85. P. 282–294.
- Hovick S.M., Peterson C.J., Carson W.P. Predicting invasiveness and range size in wetland plants using biological traits: a multivariate experimental approach // Journal of Ecology. 2012. Vol. 100. P. 1373–1382.
- Jakobsson A., Eriksson O. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants // Oikos. 2000. Vol. 88. P. 494–502.
- Kodama N., Cousins A., Tu K.P., Barbour M.M. Spatial variation in photosynthetic CO₂ carbon and oxygen isotope discrimination along leaves of the monocot triticale (*Triticum*×*Secale*) relates to mesophyll conductance and the P₁ effect // Plant, Cell and Environment. 2011. Vol. 34. P. 1548–1562.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriapolus P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Joseffson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilá Zikos A., Roy D.B., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. Plant physiological ecology. New York: Springer-Verlag, 1998. 540 p.
- Macel M., de Vos R.C.H., Jansen J.J., van der Putten W.H., van Dam N.M. Novel chemistry of invasive plants: exotic species have more unique metabolomic profiles than native congeners // Ecology and Evolution. 2014. Vol. 13. P. 2777–2786.
- Meisner A., de Boer W., Verhoeven K.J.F., Boschker H.T.S., van der Putten W.H. Comparison of nutrient acquisition in exotic plant species and congeneric natives // Journal of Ecology. 2011. Vol. 99. P. 1308–1315.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? // Plant, Cell and Environment. 2003. Vol. 26. P. 505–512.
- Poorter H. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective // A whole plant perspective on carbon-nitrogen interaction / Eds. J. Roy, E. Garnier. The Hague: SPB Academic Publishing, 1994. P. 111–127.
- Poorter H., Van der Werf A. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? // Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences / Eds. H. Lambers, H. Poorter, M.M.I. Van Vuuren. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. P. 309–336.
- Pyšek P., Richardson D.M. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? // Biological Invasions / Ed. W. Nentwig. Berlin: Springer-Verlag, 2007. P. 97–125.
- Sendek A., Herz K., Auge H., Hensen I., Klotz S. Performance and responses to competition in two congeneric annual species: does seed heteromorphism matter? // Plant Biology. 2015. Vol. 17. P. 1203–1209.
- Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme // Plant and Soil. 1998. Vol. 199. P. 213–227.

DISTRIBUTION, COMPETITIVE ABILITY AND SEED PRODUCTION OF *BIDENS FRONDOSA* L. IN THE MIDDLE URAL (RUSSIA)

© 2016 Ronzhina D.A.

Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144
e-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

The distribution, plant size and biomass allocation, leaf traits and seed production of the invasive in the Middle Urals plant *Bidens frondosa* L. were studied. This species was found in the riverside disturbed habitats at the site with a length of about 100 km (from Aramil' to Kamensk-Uralsky) in the upper stream of the Iset' River. Comparative analysis showed that *B. frondosa* plant height was 35% greater than that of native species of genus *Bidens*. Dry mass of the *B. frondosa* plant exceeded biomass of *B. tripartita* and *B. radiata* in 1.5 and 4.9 times, respectively. Large size and biomass prove more competitive ability of *B. frondosa* compared with native species of genus *Bidens*. At the same leaf thickness in three species studied, lesser leaf density (LD) of *B. frondosa* caused lower (1.2 times) leaf mass per area (LMA) compared to *B. tripartita* and *B. radiata*. These structural features of *B. frondosa* leaves contributed to an optimization of gas exchange processes inside leaf and allowed to develop greater assimilation surface area per unit plant weight (LAR), which should provide high growth rate of the species. Analysis of seed production has shown that the number of capitulum per plant increases, but the number of achenes per capitulum and plant decreases in the row *B. radiata* – *B. tripartita* – *B. frondosa*. *B. frondosa* achene mass was more than that of *B. tripartita* and *B. radiata* in 1.6 times and 2.3 times, respectively. On the whole, a frequent occurrence of *B. frondosa* within a long section (about 100 km) in the upper stream of the Iset' River, as well as the values of production parameters (size and weight of plants, mass and number of seeds) indicate a successful naturalization of this species in the Middle Urals.

Key words: plant invasion, *Bidens frondosa*, *Bidens tripartita*, competition, biomass allocation, plant height, leaf traits, seed mass.

УДК: 575.1

АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ЧУЖЕРОДНОГО МОЛЛЮСКА *STENOMPHALIA* *RAVERGIENSIS* (MOLLUSCA, GASTROPODA, PULMONATA) НА ТЕРРИТОРИИ ГОРОДА БЕЛГОРОД

© 2016 Снегин Э.А.*, Адамова В.В.

Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
г. Белгород, 308015;
e-mail: * snegin@bsu.edu.ru

Поступила в редакцию 15.11.16

На основе данных, полученных методом гель-электрофореза аллозимов, изучена генетическая структура популяции чужеродного моллюска *Stenomphalia ravergiensis*, обитающего в условиях урбанизированного ландшафта на территории города Белгород. В большинстве колоний выявлен высокий уровень генетической изменчивости и низкие показатели коэффициента инбридинга. Также установлена слабая генетическая подразделённость изучаемых групп улиток. Выдвигается предположение, что распределение адвентивных колоний соответствует островной модели. Расчёт эффективной численности и сопоставление её с аналогичными показателями фоновых и адвентивных видов наземных моллюсков продемонстрировали высокий уровень жизнеспособности популяций изучаемого вида в районе исследования.

Ключевые слова: чужеродный вид, наземный моллюск, генетическая структура, аллозимы.

Введение

Известно, что непреднамеренная интродукция животных и растений в различные точки планеты может привести к непредсказуемым последствиям, как для самих видов интродуцентов, так и для членов аборигенных сообществ. При этом адвентивные колонии, оказавшись в новых условиях обитания, могут служить хорошими естественными моделями для проверки наших представлений о механизмах эволюции. Согласно традиционным взглядам, в таких колониях, в силу эффекта основателя [Мауг, 1954], должно происходить сокращение аллельного разнообразия, которое усугубляется дальнейшим инбридингом, вследствие чего наступает потеря устойчивости и вымирание. Вероятно, это является одной из причин того, что далеко не все случаи интродукции заканчиваются успешно. Поэтому распространение вида за пределы исконного ареала предполагает достаточно высокий уровень генетической и фенотипической из-

менчивости, что обеспечивает адаптации к новым условиям и освоение новых местообитаний [Алимов, Богущкая, 2004; Yeh, Trevor, 2004; Ghalambor et al., 2007; Lee, Gelembiuk, 2008]. Кроме того, в геномах таких видов должны активно функционировать компенсаторные механизмы, снижающие отрицательное влияние инбридинга [Снегин, 2012].

В 2002 г. в городе Белгород была обнаружена немногочисленная колония наземного моллюска *Stenomphalia ravergiensis* (Fйrussac, 1835) [Снегин, Присный, 2008], исторический ареал которого находится на Северном Кавказе и в Закавказье, где вид населяет преимущественно лесной пояс [Шилейко, 1978], а также встречается на открытых участках и кристаллических высокогорных массивах [Акрамовский, 1976, Кияшко, 2007]. В последующие годы вид был зарегистрирован в различных районах указанного города и его окрестностях. Стоит отметить, что в последние десятилетия наблюдается активное расселение это-

го вида за пределы северной границы своего ареала на территории Восточной Европы [Снегин, Присный, 2008; Balashov et al., 2013]. Известно, что такое развитие инвазионного процесса, может оказать существенное влияние на местную малакофауну и экосистемы в целом [Clarke et al., 1984; Murray et al., 1988; Parker et al., 1999; Coote, Loeve, 2003].

Целью данной работы является анализ генетической структуры адвентивных колоний *S. ravergiensis* с использованием аллозимных маркеров для определения уровня их жизнеспособности и составления прогнозов инвазионного процесса.

Материал и методы

Настоящее исследование является продолжением нашей работы, посвящённой анализу демографических и конхиометрических параметров колоний *S. ravergiensis* на территории Белгорода [Снегин, Адамова, 2016]. В течение летнего полевого сезона 2015 г. на территории г. Белгород и его окрестностей были осуще-

ствлены выборки особей из семи изолированных групп *S. ravergiensis* (рис. 1, табл. 1). В каждом пункте отбиралось по 25 половозрелых особей. Для сравнения нами использовалась выборка из 68 особей изучаемого вида, изъятая из популяции, обитающей в условиях естественного ареала (Норатус, Армения).

Изоферменты экстрагировали из ретрактора ноги моллюска путём замораживания при $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ с последующим оттаиванием и механическим измельчением тefлоновым гомогенизатором в 0.05 М Трис-НСI-буфере (рН 6.7). Электрофорез проводили в полиакриламидном геле в камере VE-20 (Helicon, Россия). Фракционирование неспецифических эстераз осуществляли в 10%-м геле, а супероксиддисмутазы и малатдегидрогеназы – в 7.5%-м геле. Для электрофореза использовали гелевый Трис-НСI буфер (концентрирующий гель рН 6.7, разделяющий гель рН 8.9); электродный буфер Трис-глициновый (рН 8.3). Окрашивание блоков на выявление неспецифических эстераз проводилось в субстратной смеси: Трис-НСI (рН 7.4), α -на-

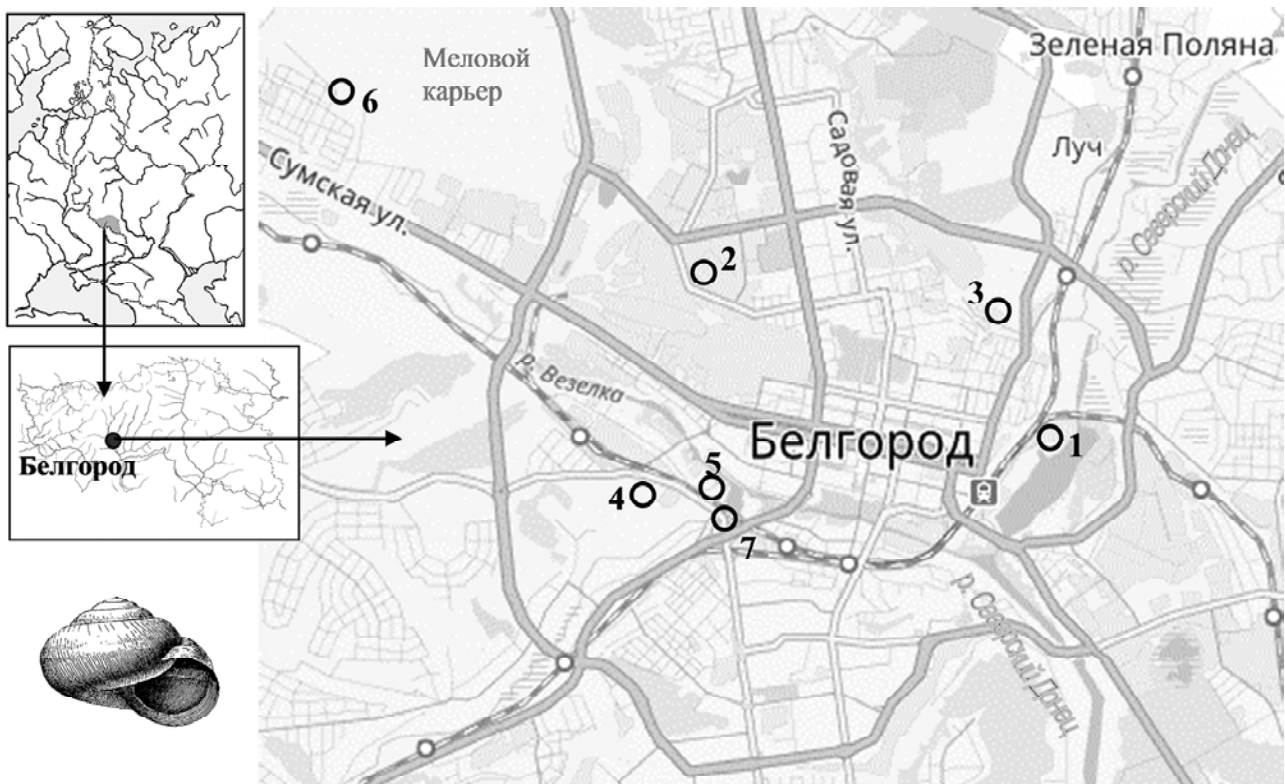


Рис. 1. Пункты сбора *Stenomphalia ravergiensis*: 1 – «Донец», 2 – «Мичурина», 3 – «Калинина», 4 – «Ботанический сад», 5 – «Везёлка», 6 – «Карьер», 7 – «Водстрой».

Таблица 1. Пункты сбора *Stenomphalia ravergiensis*

№	Пункт	Описание	Координаты
1	«Донец»	Пойма р. Северский Донец вблизи ж/д вокзала. Заросли тополя.	50°35'52.13" с. ш. 36°36'55.03" в. д.
2	«Мичурина»	Окрестности завода Белэнергомаш. Пустырь с рудеральной растительностью.	50°37'0.71" с. ш. 36°33'33.40" в. д.
3	«Калинина»	Территория Белгородского комбината строительных материалов (БКСМ) вблизи мелового склона.	50°36'34.62" с. ш. 36°36'33.79" в. д.
4	«Ботанический сад»	Окрестности Ботанического сада БелГУ. Заросли клёна.	50°35'39.32" с. ш. 36°33'17.07" в. д.
5	«Везёлка»	Пойма р. Везёлка вблизи частного сектора. Умеренно увлажнённый участок, заросли клёна, тополя, ивы.	50°35'38.70" с. ш. 36°33'52.36" в. д.
6	«Карьер»	Открытый участок степной растительности между частным сектором и меловым карьером.	50°37'35.90" с. ш. 36°31'1.33" в. д.
7	«Водстрой»	Затенённый участок в пойме р. Везёлка вдоль ж/д линии. Заросли клёна. В травяном ярусе – лопух, крапива, гравилат.	50°35'25.00" с. ш. 36°34'3.54" в. д.
8	«Норатус» (Армения)	Окрестности оз. Севан, опушка соснового леса, степная растительность. 1982 м над ур. моря.	40°38'48.6" с. ш. 45°19'47.6" в. д.

фтилацетат, прочный красный TR. Для выявления супероксиддисмутаза – калий-фосфатный буфер (pH 7.8), НТС, ФМС. Для выявления малатдегидрогеназы – 0.1 М Трис-НСl (pH 8.4), малат натрия, НТС, ФМС, НАД.

У *S. ravergiensis* было выделено десять зон активности неспецифических эстераз, из ко-

торых полиморфными оказались три мономерных локуса: *EST6* (с двумя аллелями), *EST7* и *EST8* (с тремя аллелями). Также нами выделен один полиморфный локус димерной супероксиддисмутазы *SOD2* с двумя аллелями и димерный локус малатдегидрогеназы *MDH2* с тремя аллелями (рис. 2).

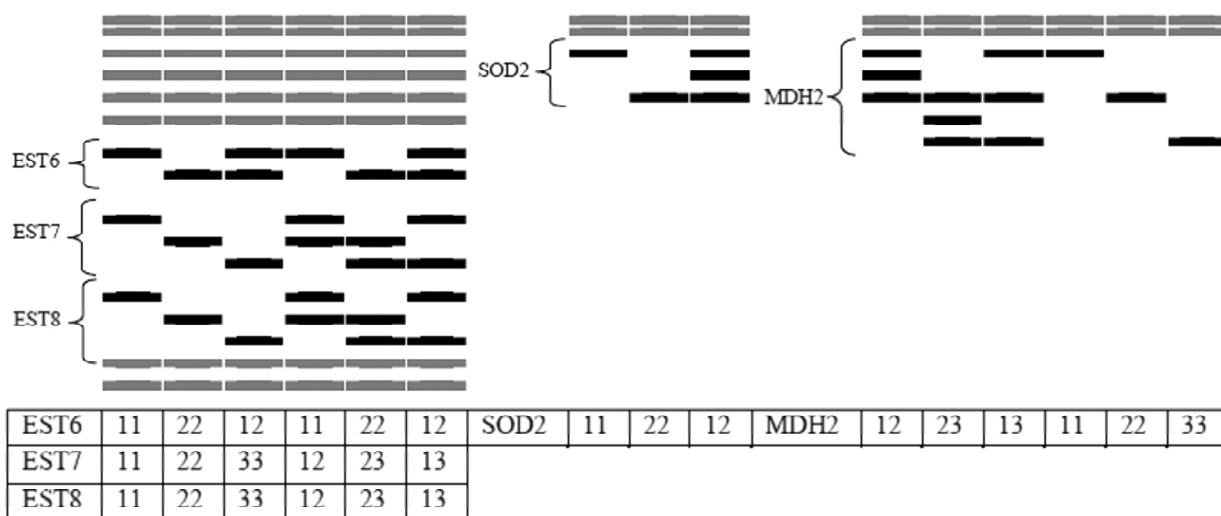


Рис. 2. Локусы аллозимов и соответствующие им генотипы *Stenomphalia ravergiensis* (серым цветом отмечены мономорфные локусы)

Таблица 2. Соответствие распределения генотипов равновесию Харди-Вайнберга в колониях *Stenomphalia ravergensis*

Локус	Популяция							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Est6</i>	ns	mono	ns	ns	ns	mono	ns	D*
<i>Est7</i>	ns	ns	D***	D*	D**	D***	D*	ns
<i>Est8</i>	mono	mono	mono	D**	ns	mono	mono	ns
<i>SOD2</i>	ns	mono	ns	ns	ns	mono	ns	ns
<i>MDH2</i>	ns	ns	ns	D*	ns	ns	ns	ns

Примечание: mono – мономорфный локус, D – достоверное отличие между фактически и теоретически ожидаемым распределением частот аллелей, * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; ns – отсутствие достоверного отличия между указанными распределениями, $p > 0.05$.

Ввиду того, что для анализа жизнеспособности популяций *S. ravergensis* были использованы выборки ограниченной численности, содержащие лишь небольшую часть популяционного аллелофонда, нами был проведён анализ мультилокусной изменчивости. Для этого были рассчитаны мультилокусные комбинации для каждой из 175 особей. Затем в каждой группе было оценено общее количество мультилокусных генотипов (N_{MLG}) и число уникальных мультилокусных генотипов (N_{MLG-1}), то есть тех комбинаций, которые были отмечены в одной единственной выборке. В дальнейшем, основываясь на распределении частот мультилокусных генотипов, для каждой популяции было вычислено потенциальное генетическое разнообразие, ожидаемое при увеличении объёма выборки до бесконечности (N_{max}). Анализ проводили с помощью двух непараметрических методов: метод Chao1-bc (bias-corrected form for the Chao1) [Chao, 2005] и метод «складного ножа» первого порядка (1st order jackknife) [Burnham, Overton, 1978]. Анализ мультилокусных генотипов проводили в программе SPADE [Chao, Shen, 2009].

Расчёт генетических расстояний по Неи и Ли [Nei, Lee, 1979], кластеризацию выборок методом максимального правдоподобия (ML) и бутстреп-оценку (1000 генераций) проводили в программе TREECON ver. 1.3b [Van de Peer, De Wachter, 1994].

Результаты и обсуждение

Частоты аллелей и показатели генетической изменчивости по используемым локусам представлены в таблицах 3 и 4. Согласно полученным данным, уровень изменчивости изучаемых групп по аллозимным локусам довольно высок. В двух адвентивных группах («Ботанический сад» и «Везёлка»), также как и в популяции из исконного ареала («Норатус») все используемые локусы были полиморфными ($P=100\%$).

Кроме того, в большинстве инвазивных колоний уровень фактической и ожидаемой гетерозиготности оказался сопоставимым с таковым в аборигенной популяции. Исключение составила группа, обитающая возле мелового карьера («Карьер»), а также колония, обнаруженная на обочине дороги, идущей от указанного карьера (пункт «Мичурина»).

Значения коэффициента инбридинга во всех исследуемых группах оказались не высокими. Для всех выборок фактическая усреднённая гетерозиготность по всем исследуемым локусам была достоверно близка к теоретически ожидаемой (тест Краскела-Уоллиса: для всех групп $p > 0.05$). По отдельным локусам в некоторых колониях отмечен избыток гетерозигот, однако это превышение оказалось статистически незначимым. Так, в группе «Донец» выявлен незначительный избыток гетерозигот по локусам *EST6*, *SOD2* и *MDH2*, а в группе

Таблица 3. Частоты аллелей локусов аллозимов в популяциях *Stenomphalia ravergiensis*

Локус	Аллель	Популяции							
		1	2	3	4	5	6	7	8
EST6	1	0.100	0.000	0.080	0.480	0.360	0.000	0.420	0.309
	2	0.900	1.000	0.920	0.520	0.640	1.000	0.580	0.691
EST7	1	0.260	0.000	0.560	0.360	0.340	0.560	0.440	0.022
	2	0.280	0.200	0.100	0.160	0.160	0.100	0.000	0.478
	3	0.460	0.800	0.340	0.480	0.500	0.340	0.560	0.500
EST8	1	0.000	0.000	0.000	0.120	0.020	0.000	0.000	0.000
	2	0.000	0.000	0.000	0.140	0.060	0.000	0.000	0.184
	3	1.000	1.000	1.000	0.740	0.920	1.000	1.000	0.816
SOD2	1	0.860	1.000	0.820	0.480	0.760	1.000	0.800	0.978
	2	0.140	0.000	0.180	0.520	0.240	0.000	0.200	0.022
MDH2	1	0.540	0.640	0.500	0.580	0.740	0.620	0.440	0.360
	2	0.320	0.360	0.500	0.320	0.260	0.380	0.560	0.574
	3	0.140	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.066
<i>N</i>		25	25	25	25	25	25	25	68

Таблица 4. Показатели генетического разнообразия в популяциях *Stenomphalia ravergiensis* ($M \pm m$)

Популяция	Локус	<i>Aa</i>	<i>Ae</i>	<i>I</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>F</i>	<i>P</i> %
1. Донец	EST6	2.000	1.220	0.325	0.200	0.180	-0.111	80±20
	EST7	3.000	2.796	1.064	0.480	0.642	0.253	
	EST8	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	SOD2	2.000	1.317	0.405	0.280	0.241	-0.163	
	MDH2	3.000	2.418	0.973	0.760	0.586	-0.296	
	Среднее	2.200±0.374	1.750±0.359	0.553±0.202	0.344±0.129	0.330±0.123	-0.079±0.105	
2. Мичурина	EST6	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	40±24
	EST7	2.000	1.471	0.500	0.400	0.320	-0.250	
	EST8	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	SOD2	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	MDH2	2.000	1.855	0.653	0.560	0.461	-0.215	
	Среднее	1.400±0.245	1.265±0.173	0.231±0.143	0.192±0.120	0.156±0.098	-0.233±0.011	
3. Калинина	EST6	2.000	1.173	0.279	0.160	0.147	-0.087	80±20
	EST7	3.000	2.277	0.922	0.280	0.561	0.501	
	EST8	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	SOD2	2.000	1.419	0.471	0.280	0.295	0.051	
	MDH2	2.000	2.000	0.693	0.520	0.500	-0.040	
	Среднее	2.000±0.316	1.574±0.244	0.473±0.160	0.248±0.085	0.301±0.105	0.106±0.120	
4. Ботанический сад	EST6	2.000	1.997	0.692	0.480	0.499	0.038	100
	EST7	3.000	2.593	1.013	0.440	0.614	0.284	
	EST8	3.000	1.719	0.753	0.200	0.418	0.522	
	SOD2	2.000	1.997	0.692	0.640	0.499	-0.282	
	MDH2	3.000	2.228	0.911	0.680	0.551	-0.234	
	Среднее	2.600±0.245	2.107±0.146	0.812±0.064	0.488±0.085	0.516±0.032	0.066±0.153	

Популяция	Локус	<i>Aa</i>	<i>Ae</i>	<i>I</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>F</i>	<i>P</i> %
5. Везёлка	<i>EST6</i>	2.000	1.855	0.653	0.400	0.461	0.132	100
	<i>EST7</i>	3.000	2.556	1.007	0.320	0.609	0.474	
	<i>EST8</i>	3.000	1.176	0.324	0.160	0.150	-0.070	
	<i>SOD2</i>	2.000	1.574	0.551	0.320	0.365	0.123	
	<i>MDH2</i>	2.000	1.625	0.573	0.360	0.385	0.064	
	Среднее	2.400±0.245	1.757±0.228	0.622±0.111	0.312±0.041	0.394±0.075	0.145±0.090	
6. Карьер	<i>EST6</i>	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	40±24
	<i>EST7</i>	3.000	2.277	0.922	0.280	0.561	0.501	
	<i>EST8</i>	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	<i>SOD2</i>	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	<i>MDH2</i>	2.000	1.891	0.664	0.440	0.471	0.066	
	Среднее	1.600±0.400	1.434±0.272	0.317±0.198	0.144±0.092	0.206±0.127	0.283±0.137	
7. Водстрой	<i>EST6</i>	2.000	1.950	0.680	0.520	0.487	-0.067	80±20
	<i>EST7</i>	2.000	1.972	0.686	0.240	0.493	0.513	
	<i>EST8</i>	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	<i>SOD2</i>	2.000	1.471	0.500	0.320	0.320	0.000	
	<i>MDH2</i>	2.000	1.972	0.686	0.560	0.493	-0.136	
	Среднее	1.800±0.200	1.673±0.194	0.511±0.132	0.328±0.102	0.359±0.096	0.077±0.132	
8. Норатус	<i>EST6</i>	2.000	1.745	0.618	0.324	0.427	0.242	100
	<i>EST7</i>	3.000	2.088	0.784	0.529	0.521	-0.016	
	<i>EST8</i>	2.000	1.429	0.477	0.309	0.300	-0.029	
	<i>SOD2</i>	2.000	1.045	0.106	0.044	0.043	-0.023	
	<i>MDH2</i>	3000	2.159	0.866	0.603	0.537	-0.123	
	Среднее	2.400±0.245	1.693±0.208	0.570±0.134	0.362±0.098	0.366±0.091	0.010±0.061	
Общее среднее		2.050 ±0.113	1.657 ±0.084	0.511 ±0.055	0.302 ±0.035	0.328 ±0.035	0.052 ±0.039	77.50 ±8.81

Примечание: *Aa* – среднее число аллелей, *Ae* – эффективное число аллелей, *I* – информационный индекс (индекс Шеннона), *Ho* – наблюдаемая гетерозиготность, *He* – ожидаемая гетерозиготность, *F* – коэффициент инбридинга, *P* % – доля полиморфных локусов.

«Мичурина» – по локусам *EST7* и *MDH2*, поэтому коэффициент инбридинга здесь имел отрицательное значение. Все эти данные свидетельствуют о высокой жизнеспособности и генетической пластичности *S. ravergiensis*,

характерной для видов интродуцентов [Barrett, Richardson, 1986].

В таблице 5 представлены результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA), проведённого для белгородских колоний без учё-

Таблица 5. Результаты анализа молекулярной изменчивости для инвазивных популяций *Stenomphalia ravergiensis*

Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>Est. Var.</i>	%	<i>Fst</i>	<i>Fis</i>	<i>Fit</i>
Между популяциями	6	38.506	6.418	0.110	12	0.117	0.111	0.216
Внутри популяций	168	154.240	0.918	0.092	10			
Между особями	175	128.500	0.734	0.734	78			
Общая	349	321.246		0.936	100			

Примечание: *Fit* – коэффициент инбридинга особи относительно большей популяции, *Fis* – коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции, *Fst* – коэффициент инбридинга субпопуляции относительно большей популяции; $p=0.001$.

Таблица 6. Попарные оценки генетической дистанции (D) между популяциями *Stenomphalia ravergiensis*

Популяции	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0.000							
2	0.031	0.000						
3	0.029	0.084	0.000					
4	0.118	0.190	0.122	0.000				
5	0.039	0.075	0.055	0.045	0.000			
6	0.028	0.067	0.012	0.174	0.064	0.000		
7	0.066	0.105	0.047	0.071	0.039	0.077	0.000	
8	0.060	0.068	0.111	0.168	0.097	0.117	0.094	0.000

та кавказской популяции. Данные показывают, что в анализируемой совокупности внутривидовая дисперсия преобладает над межвидовой, что свидетельствует о слабой генетической дифференциации изучаемых колоний [Wrait, 1940].

Примечательно, что в инвазивных группах преобладает генетическая вариабельность на индивидуальном уровне, на что указывает значение коэффициента инбридинга особи относительно большой популяции ($F_{it}=0.216$, $p=0.001$), превышающее почти в два раза значение коэффициента инбридинга особи относительно субпопуляции ($F_{is}=0.111$, $p=0.001$) и значение коэффициента инбридинга субпопуляции относительно большой популяции ($F_{st}=0.117$, $p=0.001$).

Анализ матриц попарных значений уровня потока генов (Nm) и географических дистанций между изучаемыми группами улиток (Dg) не показал значимую корреляцию между этими параметрами. Об этом свидетельствует невысокое значение коэффициента корреляции Мантеля (0.375 , $p=0.084$) [Mantel, 1967; Josy et al., 2013], что говорит об отсутствии связи между пространственной и генетической структурой популяций (рис. 3).

В данном случае мы наблюдаем нарушение модели изоляции расстоянием, так как структура расселения изучаемого адвентивного вида, вероятно, больше соответствует островной модели [Wrait, 1943], когда множество дочерних популяций с равной интенсивностью

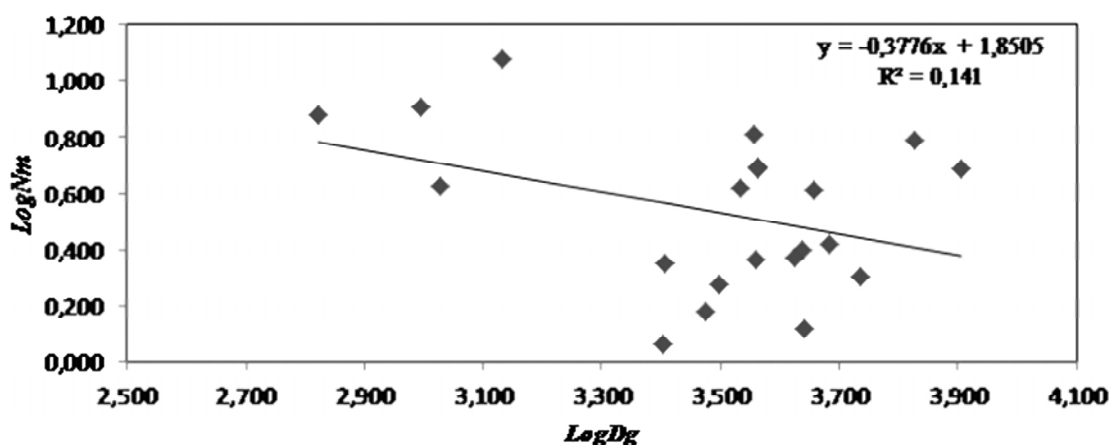


Рис. 3. Линейная регрессия логарифма потока генов Nm между парами популяций *Stenomphalia ravergiensis* на логарифм географического расстояния между ними Dg .

обмениваются мигрантами с исходной материнской популяцией.

Как видно из таблицы 6, генетическая дистанция (D), рассчитанная на основании частот локусов аллозимов по Нею [Nei, 1975], в изучаемых популяциях довольно низкая, что подтверждает их слабую генетическую дифференциацию.

Данное предположение отчасти подтверждается кластерным анализом, проведённым с помощью метода максимального правдоподобия (ML) (рис. 4). В одном из кластеров объединены выборки из пунктов «Везёлка» и «Ботанический сад». Ближе к ним расположена группа «Донец». Отдельный кластер включает группы «Мичурина» и «Карьер», ближе всех остальных к этому кластеру располагается группа «Калинина».

Учитывая, что впервые на территории г. Белгород *S. ravergiensis* была обнаружена в пункте «Водстрой» [Снегин, Присный, 2008], можно предположить, что именно отсюда шло дальнейшее расселение вида, изначально вдоль р. Везёлка и на территорию Ботанического сада. Данный район преимущественно занят частным сектором и огородными участками, что может обуславливать распространение моллюсков с растительным мусором. Генетическая удалённость остальных более мономорфных групп в составе другого кластера может быть следствием дрейфа генов, в результате завоза небольшого числа особей кав-

казской улитки в промышленную зону из места первичного заноса. Указанные пункты расположены в промышленной зоне и связаны транспортными магистралями. Однако нельзя исключать возможность независимого повторного заноса *S. ravergiensis* на территорию Белгорода.

Результаты анализа мультилокусных генотипов представлены в таблице 7. Данные анализа мультилокусной изменчивости согласуются с предыдущими результатами. Группы «Карьер» и «Мичурина» отличаются наименьшими показателями мультилокусной изменчивости, что обусловлено высокой долей мономорфных локусов. Наибольшее количество мультилокусных генотипов отмечено в колониях из пунктов «Ботанический сад» и «Везёлка». Непараметрический метод Chao1-bc показал, что потенциальное генетическое разнообразие в этих группах превосходит такую в аборигенной популяции из Армении.

Стоит отметить, что данные, полученные в ходе нашего исследования, отчасти согласуются с закономерностями, выявленными у других инвазивных видов моллюсков. Например, известно, что у таких видов, генетическая дифференциация между инвазивными популяциями довольно часто оказывается незначительной. Данное явление хорошо изучено у водных моллюсков. Так, в случае инвазий дрейссенид, отмечено большое генетическое сходство между колониями [Marsden, Spidle, 1996;

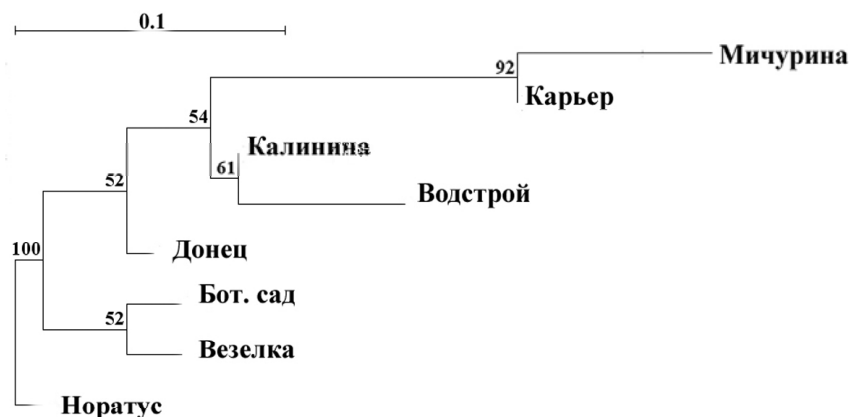


Рис. 4. Дендрограмма генетических расстояний между группами *Stenomphalia ravergiensis*, построенная по методу максимального правдоподобия (ML). В узлах указан процент сгруппированных популяций в результате бутстреп-теста.

Таблица 7. Количество отмеченных мультилокусных генотипов и оценки потенциального генетического разнообразия, полученные разными методами для исследованных популяций *Stenomphalia ravergensis*

Популяция	N_{MLG}	N_{MLG-1}	Метод			
			Chao1-bc		1st orderjackknife	
			$N_{max} \pm SE$	95% CI	$N_{max} \pm SE$	95% CI
Бот. сад	23	19	90.2±44.4	43.6 – 241.8	43.2±6.3	34.1 – 59.6
Везёлка	22	13	113.2±62.6	49.0 – 330.4	41.2±6.1	32.4 – 57.4
Водстрой	20	7	48.8±20.1	28.4 – 119.2	27.8±50.3	34.4 – 72.3
Донец	20	11	36.8±11.7	24.9 – 77.6	34.4±5.3	21.1 – 49.0
Калинина	16	5	33.6±14.5	20.3 – 88.2	26.6±4.5	20.7 – 39.7
Карьер	10	0	12.9±4.0	10.4 – 32.2	13.8±2.7	11.1 – 23.5
Мичурина	5	0	5.0±0.0	5.0	5.0±0.0	5.0
Норатус	34	21	57.4±14.1	41.9 – 103.6	53.7±6.3	44.7 – 70.2

Примечание: N_{MLG} – общее число обнаруженных вариантов мультилокусных генотипов; N_{MLG-1} – число уникальных вариантов мультилокусных генотипов, N_{max} – потенциальное генетическое разнообразие, ожидаемое при увеличении объёма выборки до бесконечности.

Ворошилова, 2015]. Исследование евразийских и североамериканских популяций двух видов рода *Dreissena* показало, что инвазивные популяции обоих видов имеют значительное генетическое разнообразие и «эффект основателя» для них не характерен. Однако с течением времени генетическая структура инвазивных популяций менялась, причём неодинаково для изучаемых видов [Brown, Stepien, 2010]. В исследовании популяций другого моллюска-вселенца, *Perna viridis*, не обнаружено различия между инвазивными популяциями, однако все инвазивные группы отличались от нативных. Также в отличие от большинства нативных популяций, адвентивные группы имели меньшее генетическое разнообразие [Gilg et al., 2012]. Незначительные отличия коэффициента инбридинга между инвазивными и нативными популяциями выявлены для пресноводного моллюска *Physa acuta* [Bousset et al., 2004]. В исследовании популяции двустворчатого моллюска *Potamocorbula amurensis* высокое генетическое

разнообразие было характерно для субпопуляций, однако в целом популяция была генетически единообразна [Duda, 1994]. Аллозимный анализ адвентивных популяций наземной улитки *Theba pisana*, локализованных в Австралии, показал значительную редукцию генетического разнообразия. [Johnson, 1988].

Исследования континуальных и эфемерных популяций адвентивного вида *Brephulopsis cylindrica* в г. Николаев (Украина), проведённые с помощью аллозимных маркеров, также показали, что мелкие, изолированные (в том числе урбанизированные) популяции этого наземного моллюска имеют тенденцию к снижению уровня генетического разнообразия, вызванного проявлением генетико-стохастических процессов (дрейф генов или эффект основателя) [Kramarenko, Snegin, 2015]. Но вместе с тем, на фоне снижения изменчивости внутри групп, у данного вида наблюдалось повышение межпопуляционных дистанций ($\Phi_{st} = 0.281$), что согласуется с положениями «теории эволюции со смещающимся равнове-

Таблица 8. Значения эффективной численности колоний *Stenomphalia ravergensis*

Показатель	Колонии							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ne</i>	25	25	22.6	23.4	21.8	19.5	23.2	24.7
<i>Ne/N</i>	1	1	0.904	0.936	0.872	0.780	0.928	0.988

сией» (shifting balans theory of evolution) [Wright, 1970], согласно которым в подразделённой метапопуляции наблюдается увеличение изменчивости на фоне снижения гетерогенности в субпопуляциях.

В заключение наших исследований нами был проведён расчёт эффективной численности изучаемых колоний по формуле, учитывающей уровень инбридинга в популяции [Ли, 1978]:

$$Ne = \frac{N}{1 + F},$$

где *Ne* – эффективная численность, *N* – количество особей в выборке, *F* – коэффициент инбридинга.

Стоит отметить, что данная формула подразумевает изменение коэффициента инбридинга от 0 до 1. Поэтому отрицательные значения коэффициента инбридинга *F*, полученные в некоторых популяциях, нами принимались равными нулю.

Для получения сопоставимых данных мы вычислили отношение эффективного размера выборки к её общему объёму (табл. 8). Согласно полученным значениям, в среднем соотношение *Ne/N* равно 0.917 ± 0.029 , что укладывается в общий диапазон доли *Ne*, предложенный Кроу, Мортон и Кимурой [Crow, Morton, 1955; Crow, Kimura, 1970], которые определили, что для большинства организмов доля *Ne* составляет в среднем 0.75. Кроме того, среднее значение доли *Ne*, полученное для кавказской улитки, достоверно (при $p=0.05$) превышает аналогичные значения, полученные для аборигенных фоновых видов наземных моллюсков, обитающих в районе исследования: *Bradybaena fruticum* – 0.800 ± 0.021 (данные по 40 популяциям) и *Chondrula tridens* – 0.661 ± 0.013 (данные по 25 популяциям) [Снегин, 2012, Snegin 2012], а также сопоставимы с процветающим адвентивным видом *Helix*

pomatia – 0.870 ± 0.043 (данные по 12 популяциям) [Snegin, Artemchuk, 2016], что косвенно указывает на высокий уровень жизнеспособности изучаемых популяций *S. ravergensis*.

Заключение

Таким образом, полученные результаты демонстрируют высокий уровень жизнеспособности адвентивных колоний *S. ravergensis*, о чём свидетельствует богатый генофонд и большие значения эффективной численности. Высокая доля индивидуальной изменчивости обеспечивает генетическую пластичность, что, как известно [Lee, 2002], может способствовать дальнейшему развитию инвазионного процесса.

Выражаем благодарность М.В. Арзуманян за предоставленный материал для анализа.

Литература

- Акрамовский Н.Н. Фауна Армянской ССР. Моллюски (Mollusca). Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1976. 268 с.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Ворошилова И.С. Генетические маркеры в исследованиях инвазий дрейссенид (Dreissenidae, Bivalvia) // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 3–14
- Кияшко П.В. Особенности высокогорной малакофауны Западного Кавказа // В сб.: Моллюски: Морфология, таксономия, биогеография и экология: Мат. VII совещания по изучению моллюсков / Под ред. Э.Н. Егорова, П.В. Кияшко, Б.И. Сиренко. СПб.: ЗИН РАН, 2007. С. 124–127.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 560 с.
- Снегин Э.А. Пространственные и временные аспекты эколого-генетической структуры популяций беспозвоночных животных (на примере наземных моллюсков и насекомых юга Среднерусской возвышенности): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Белгород, 2012. 42 с.

- Снегин Э.А., Адамова В.В. Анализ демографических и морфологических показателей популяций адвентивного моллюска *Stenomphalia ravergiensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 3 (35). С. 149–160.
- Снегин Э.А., Присный А.В. Новые сведения о наземных моллюсках Среднерусской возвышенности // Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки. 2008. Т. 6. № 3(43). С. 101–105.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР: Моллюски. Нов. сер. Наука, 1978. Т. 3, вып. 6. Л.: 384 с.
- Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. Contribution to the knowledge of terrestrial mollusks in southeastern Ukraine // *Malacologica Bohemoslovaca*. 2013. 12. P. 62–69.
- Barrett S.C.H., Richardson B.J. Genetic attributes of invading species // *Ecology of Biological Invasions, An Australian Perspective* / Eds R. Groves, J.J. Burdon. Canberra: Australian Academy of Sciences, 1986. P. 21–33.
- Bousset L., Henry P.-Y., Sourroulle P., Jarne P. Population biology of the invasive freshwater snail *Physa acuta* approached through genetic markers, ecological characterization and demography // *Molecular Ecology*. 2004. 13. P. 2023–2036.
- Brown J. E., Stepien C. A. Population genetic history of the dreissenid mussel invasions: expansion patterns across North America // *Biol Invasions*. 2010. 12. P. 3687–3710.
- Burnham K.P., Overton W.S. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals // *Biometrika*. 1978. Vol. 65. P. 625–633.
- Chao A. Species richness estimation // *Encyclopedia of Statistical Science* / Eds. N. Balakrishnan, C.B. Read, B. Vidakovic. N.Y.: Wiley, 2005. P. 7907–7916.
- Chao A., Shen T.-J. SPADE (Электронный документ) // Anne Chao's Website. 2009 // (<http://chao.stat.nthu.edu.tw>). Проверено 16.11.2015.
- Clarke B., Murray J., Johnson M.S. The extinction of endemic species by a program of biological control // *Pacific Science*. 1984. 38. P. 97–104.
- Coote T., Loeve E. From 61 species to five: endemic tree snails of the Society Islands fall prey to an ill-judged biological control programme // *Oryx*. 2003. 37. P. 91–96.
- Crow J.F., Kimura M. An introduction to population genetics theory. N.Y.: Harpers and Row, 1970. 591 p.
- Crow J.F., Morton N. E. Measurement of gene frequency drift in small population // *Evolution*. 1955. Vol. 9. P. 202–214.
- Duda T. F. Jr. Genetic population structure of the recently introduced Asian clam, *Potamocorbula amurensis*, in San Francisco Bay // *Marine Biology*. 1994. 119. P. 235–241.
- Ghalambor C.K., McKay J.K., Carrol S.P., Reznick D.N. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments // *Functional Ecology*. 2007. 21. P. 394–407.
- Gilg M.R., Johnson E.G., Gobin J. et al. Population genetics of introduced and native populations of the green mussel, *Perna viridis*: determining patterns of introduction. (Электронный журнал) // *Biol Invasions*. 2012. (DOI 10.1007/s10530-012-0301-2). Проверено 02.08.2012.
- Johnson M.S. Founder effects and geographic variation in the land snail *Theba pisana* // *Heredity*. 1988. 61. P. 133–142.
- Josy Alexandre F., Diniz-Filho, Thannya N., Soares, Jacqueline S. Lima et al. Mantel test in population genetics // *Genetics and Molecular Biology*. 2013. 36(4). P. 475–485.
- Kramarenko S.S., Snegin E.A. Genetic structure of the continuous and ephemeral populations of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Pulmonata; Enidae) // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2015. Vol. 5. No. 5. P. 469–478
- Lee C.E. Evolutionary genetics of invasive species // *TRENDS in Ecology & Evolution*. 2002. Vol. 17. No. 8. P. 386–391.
- Lee C.E., Gelembiuk G.W. Evolutionary origins of invasive populations // *Evolutionary Applications*. 2008. Vol. 1. Iss. 3. P. 427–448.
- Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // *Cancer Research*. 1967. 27. P. 209–220.
- Marsden J.E., Spidle A.P. Review of genetic studies of *Dreissena spp.* // *American Zoologist*. 1996. 36. P. 259–270.
- Mayr E. Change of genetic environment and evolution // *Evolution as a process* / Eds. J. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford. London: Allen & Unwin, 1954. P. 157–180.
- Murray J., Murray E., Johnson M.S., Clarke B. The extinction of *Partula* on Moorea // *Pacific Science*. 1988. 42. P. 150–153.
- Nei M. Molecular population genetics and evolution. North-Holland Research Monographs. *Frontiers of Biology*, 1975. 288 p.
- Nei M., Li W.H. Mathematical model for studying genetic variation in terms restriction endonucleases // *PNAS*. 1979. Vol. 76. P. 5269–5273.
- Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M. et al. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders // *Biological Invasions*. 1999. Vol. 1. Iss. 1. P. 3–19.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // *Bioinformatics*. 2012. 28. P. 2537–2539.
- Snegin E.A. The genetic structure of model species populations of terrestrial mollusks in conditions of urbanized landscape using the example of *Chondrula tridens* Müll (Gastropoda, Pulmonata) // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2012. Vol. 2, No 2. P. 160–170.

- Snegin E.A., Artemchuk O.Yu. Morphogenetic analysis of *Helix pomatia* L. (Pulmonata, Helicidae) populations from south-eastern and eastern parts of the modern area // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2016. Vol. 6. No 2. P. 152–162.
- Van de Peer Y., De Wachter Y. TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment // Computer Applications in the Biosciences. 1994. Vol. 10. No 5. P. 69–70.
- Wright S. Breeding structure of populations in relation to speciation // The American Naturalist. 1940. Vol. 74. Iss. 752. P. 232–248.
- Wright S. Isolation by distance // Genetics. 1943. Vol. 28. P. 114–138.
- Wright S. Random drift and shifting balance theory of evolution // In: Mathematical topics in population genetics / Ed. K.-i. Kojima. Berlin: Springer Verlag, 1970. P. 1–31.
- Yeh P.J., Trevor D.P. Adaptive Phenotypic Plasticity and the Successful Colonization of a Novel Environment // The American Naturalist. 2004. Vol. 164. P. 531–542.

ANALYSIS OF GENETIC STRUCTURE IN POPULATION OF ALIEN MOLLUSK *STENOMPHALIA RAVERGIENSIS* (MOLLUSCA, GASTROPODA, PULMONATA) IN BELGOROD

© 2016 Snegin E.A.*, Adamova V.V.

Belgorod State National Research University, Belgorod, 308015;
e-mail: * snegin@bsu.edu.ru

The genetic structure of populations of alien mollusk *Stenomphalia ravergiensis*, living in urbanized landscape in Belgorod, is studied on the basis of data obtained by allozyme gel electrophoresis. A high level of genetic variability and low levels of inbreeding coefficient and poor genetic subdivision of the studied group of snails are revealed in the most of the colonies. It is suggested that the distribution of the invasive colonies corresponds to the island model. Calculation of the effective population size and its comparing with the ones of native and invasive snail species showed a high level of viability of the studied populations in the study area.

Key words: alien species, terrestrial mollusk, genetic structure, allozymes.

УДК 595.143: 591.152

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ПИЯВКИ-ВСЕЛЕНЦА *ARCHAEOBDELLA ESMONTI* (CLITELLATA: HIRUDINIDA) В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2017 Токинова Р.П.

Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, 420087 Казань
e-mail: r.tokin@rambler.ru

Поступила в редакцию 09.02.17

При проведении гидробиологических исследований в 2016 г. в Волжском и Волго-Камском плёсах Куйбышевского водохранилища обнаружена пиявка-вселенец *Archaeobdella esmonti* (Clitellata: Hirudinida). Полученные данные указывают на продолжающийся процесс расселения этого вида в Куйбышевском водохранилище и колонизацию им новых местообитаний на значительной акватории верхней части водохранилища. В статье приводится характеристика встречаемости и количественных показателей *A. esmonti* на исследованных участках.

Ключевые слова: пиявка, вселенец, *Archaeobdella esmonti*, Куйбышевское водохранилище.

Введение

Archaeobdella esmonti Grimm, 1876 (Annelida: Clitellata: Hirudinida: Erpobdellidae) – свободноживущая пиявка, приспособленная к обитанию в илистых и илисто-песчаных биотопах. Выделяется среди других пиявок полным отсутствием органов зрения и терминальных присосок. Впервые была обнаружена в южной части Каспийского моря в ходе экспедиции О.А. Гримма на шхуне «Хивинец» в 1874 г. Морфологическое своеобразие этой пиявки позволило описать её как новый для науки род и вид, при этом своё видовое название пиявка получила по имени командира шхуны А.С. Эсмонта [Гримм, 1876]. Впоследствии, *A. esmonti*, помимо Каспийского моря, была обнаружена в устье Волги, а также в дельте Дона и Таганрогском заливе Азовского моря, в низовьях Днепра и в Днестровском лимане [Мордухай-Болтовской, 1960; Лукин, 1976; Epshtein, 2004].

В гирудофауне р. Волга до и некоторое время после её зарегулирования, *A. esmonti* не отмечалась [Жадин, 1948; Лукин, 1962]. Одна-

ко, в конце XX в. пиявка начала встречаться в зообентосе целого ряда волжских водохранилищ. В 1990 г. *A. esmonti* была обнаружена в Волгоградском и Саратовском водохранилищах [Баканов, 1993], в 2000-х гг. – в Рыбинском, Горьковском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах [Баканов, 2005; Зинченко и др., 2008; Перова, 2011].

В Куйбышевском вдхр. *A. esmonti* впервые была отмечена летом 2002 и 2005 гг. на двух участках – в наиболее верхней части Волжского плёса, в устье р. Цивиль (Чувашия) и на русле Ульяновского плёса (Ульяновская обл.) [Зинченко и др., 2008]. Вместе с тем, на большом протяжении водохранилища между двумя этими участками (в пределах границ Республик Татарстан) пиявка в гидробиологических сборах до сих пор не указывалась [Яковлева, Яковлев, 2014]. При проведении исследований в 2016 г. *A. esmonti* была обнаружена нами одновременно на нескольких участках в верхней части водохранилища. Цель данной статьи – краткая характеристика встречаемости и количественных показателей

пиявки в донных биоценозах верхних плёсов Куйбышевского водохранилища.

Материал и методы

Гидробиологические исследования проведены в период с 27 июля по 2 ноября 2016 г. в Волжском, Волго-Камском и Камском плёсах Куйбышевского вдхр. (в пределах границ Республики Татарстан, РТ). Сбор и обработка зообентоса проведены в соответствии с общепринятыми гидробиологическими методиками [Руководство..., 1983]. Для отбора проб зообентоса использован дночерпатель Петерсена (0.025 м²); на каждой станции произведено по 2 выемки дночерпателем. Всего было собрано 45 количественных бентосных проб. Для промывки проб использовано сито № 21 (0.5 мм). Первичный разбор бентосных проб и выделение гидробионтов из субстрата проведены в камеральных условиях под микроскопом, после чего обнаруженные организмы

были отсортированы и переведены для хранения в 70%-й этанол. Определение веса организмов зообентоса проведено посредством прямого взвешивания (сырой вес) на торсионных весах (шаг деления – 0.002 г). Таксономическая принадлежность пиявок указана согласно классификации кольчатых червей, приведённой в определителе зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России [Определитель..., 2016].

Результаты исследований

В ходе исследований из 45 просмотренных проб представители отряда Hirudinida обнаружены в 12. Выявлены 5 видов пиявок: *Erpobdella nigracollis* (Brandes, 1900), *Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758), *Helobdella stagnalis* Linnaeus, 1758, *Alboglossiphonia heteroclita* (Linnaeus, 1761) и *A. esmonti*. Первые четыре вида – обычные обитатели Волги и волжских водохранилищ,

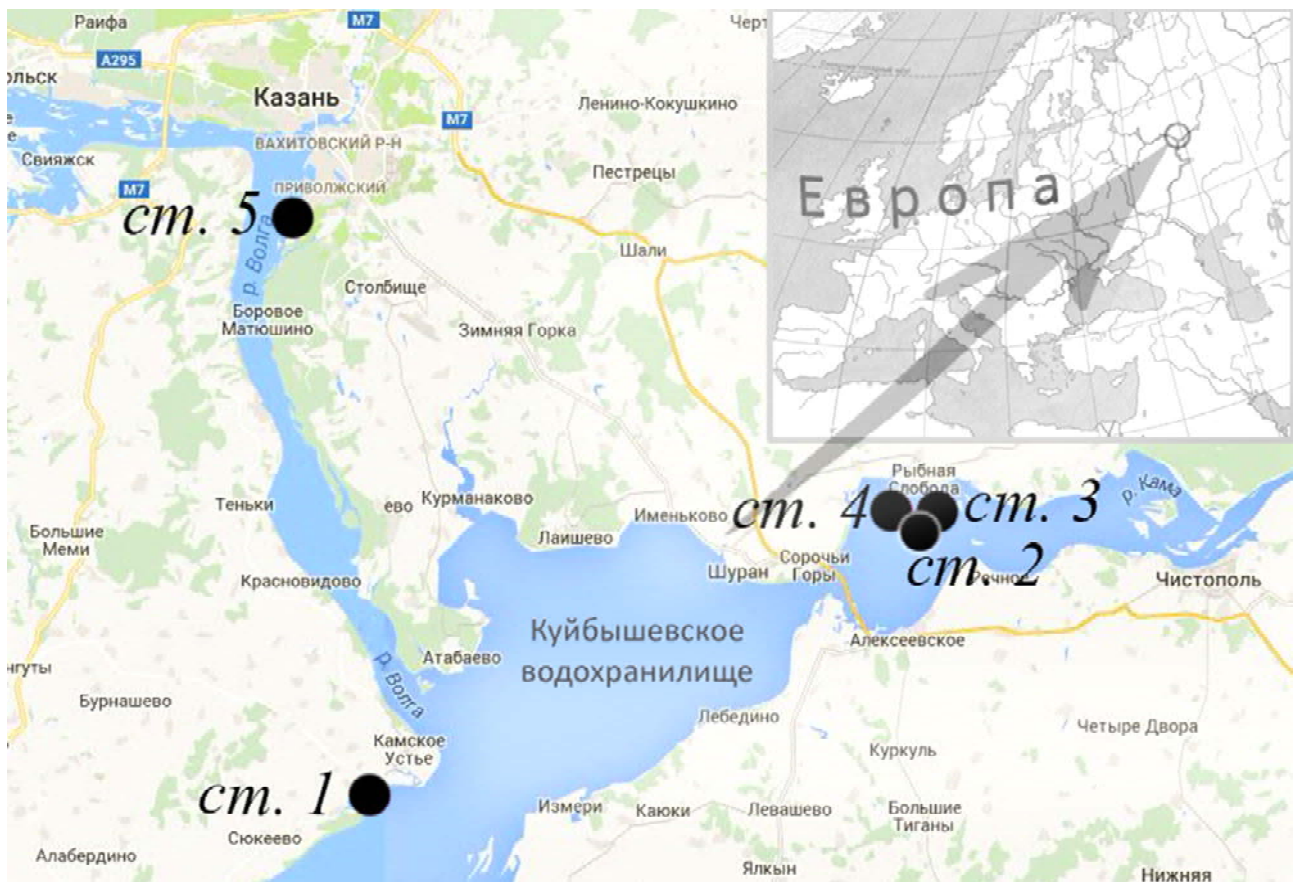


Рис. 1. Верхняя часть Куйбышевского водохранилища с указанием станций отбора проб (ст. 1–5), где обнаружена *A. esmonti* (на врезке карта Европы).

которые постоянно отмечаются в гирудофауне РТ [Токинова, Закирова, 2017]. Пиявка *A. esmonti* является новым видом для фауны Татарстана и её находка пополняет региональный список чужеродных видов гидробионтов. Она обнаружена в бентосных пробах на пяти станциях Куйбышевского вдхр.: в Волго-Камском плёсе – в затоне им. Куйбышева (ст. 1, N55.2414°, E49.2799°) и у пгт. Рыбная Слобода (ст. 2, N55.4519°, E50.1601°; ст. 3, N55.4529°, E50.1438°; ст. 4, N55.4449°, E50.1184°), в Волжском плёсе – у г. Казань (ст. 5, N55.7165°, E49.0723°) (рис. 1). Частота встречаемости *A. esmonti* в верхних плёсах водохранилища составила 11%, что превысило встречаемость других пиявок: *E. nigricollis* – 9%, *H. stagnalis* – 7%, *E. octoculata* – 4% и *Al. heteroclita* – 2%.

Анализ количественного распределения пиявки-вселенца показывает, что её численность и биомасса в верхних плёсах Куйбышевского вдхр. составляют в среднем 20 ± 0.00 экз./м² и 0.14 ± 0.03 г/м², соответственно (табл. 1). В прибрежной мелководной зоне на глубине 0–2 м пиявки отмечены на илисто-песчаных и илисто-песчано-гравийных грунтах в составе пелопсаммофильных биоценозов с доминированием ракообразных *Corophium curvispinum* (ст. 3) или малощетинковых червей семейства Tubificidae (ст. 5). В глубоководной зоне, на русловых участках водохранилища с глубинами от 10 до 15 м (ст. 2 и ст. 4), *A. esmonti* вхо-

дит в состав биоценозов моллюсков дрейссенид, образованных смешанными поселениями двух видов, *Dreissena bugensis* и *Dreissena polymorpha*. На исследованных участках доля *A. esmonti* в биомассе «мягкого бентоса» (без учёта моллюсков) в среднем не превышает 2% от общей биомассы. Лишь в акватории водохранилища у г. Казань, где общие показатели обилия зообентоса сравнительно низки (ст. 5, доминируют Tubificidae), доля пиявки возрастает до 12%.

В имеющемся материале пиявки представлены особями разных размеров, от 7.6 до 16 мм в длину (в среднем 11.2 ± 1.7 мм). Масса тела наиболее крупных экземпляров достигает 11 мг. Внешний вид и основные морфологические признаки пиявки из Куйбышевского вдхр. соответствуют типовому описанию вида: черви белого цвета, с розоватым оттенком, приобретаемым благодаря капиллярно-сосудистой кровеносной сети, просвечивающей сквозь покровы тела; передний конец тела дорсо-вентрально уплощён, под ним с вентральной стороны зияет широкая воронка ротового отверстия; сомиты тела состоят из 5 колец, одно из которых шире других; задний конец тела расплюснут в терминальную пластинку со слегка загибающимися вниз краями; перед пластинкой на дорсальной стороне тела расположено анальное отверстие (рис. 2).

Таблица 1. Распределение количественных характеристик *A. esmonti* в зообентосе Волжского и Волго-Камского плёсов Куйбышевского водохранилища

№ станции, дата	Участок акватории	Глубина, м	Биотопы	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²
Ст. 1, 27.07.2016	затон им. Куйбышева, у пос. Кирельское	3–5	нет данных	20 (1560)*	0.04 (5.81)*
Ст. 2, 17.08.2016	у пгт. Рыбная Слобода, русловая часть	10	<i>Dreissena</i>	20 (41760)	0.08 (11230)
Ст. 3, 17.08.2016	у пгт. Рыбная Слобода, пляжная зона	0–2	ил, песок	20 (5900)	0.14 (8.71)
Ст. 4, 17.08.2016	у пгт. Рыбная Слобода, русловая часть	15	<i>Dreissena</i>	20 (33760)	0.22 (6048)
Ст. 5, 17.10.2016	у н.п. Отары (г. Казань)	0–2	ил, песок, гравий	20 (160)	0.20 (1.72)

Примечание: * – в скобках приведены значения общей численности и биомассы зообентоса.

Обсуждение результатов

Пиявка *A. esmonti* – реликт фауны солоноватоводных бассейнов, существовавших в третичном периоде на юге Восточной Европы. Её нативный ареал ограничен Каспийским и Азовским морями, устьевыми участками впадающих в них рек, а также низовьями рек, впадающих в Чёрное море [Мордухай-Болтовской, 1960; Лукин, 1976; Epshtein, 2004].

При анализе угроз биологического загрязнения речных бассейнов Европы чужеродными видами макрозообентоса, пиявка *A. esmonti* рассматривается в числе видов, обладающих потенциальной возможностью к быстрому расселению и несущих умеренные риски возникновения неблагоприятных последствий [Panov et al., 2009]. Начиная с 1990-х гг. в течение довольно короткого исторического периода (два десятилетия) *A. esmonti* была обнаружена сразу в 6 волжских водохранилищах (Волгоградское, Саратовское, Куйбышевское, Чебоксарское, Горьковское и Рыбинское) [Баканов, 1993, 2005; Зинченко и др., 2008; Перова, 2011]. Данный факт интересен тем, что пиявка, будучи адаптированной к жизни в мягких грунтах и не имея пелагической расселительной стадии, характеризуется слабыми возможностями к распространению на большие расстояния. Проникновение пиявки *A. esmonti* в волжские водохранилища произошло, вероятнее всего, случайным заносом вместе с беспозвоночными, интродуцированными в 1957–1970 гг. для обогащения кормовой базы рыб. Состав гидробионтов для преднамеренной интродукции в Куйбышевское, Рыбинское и Волгоградское водохранилища был сформирован, в основном, из видов каспийского комплекса (мизид, полихет, моллюсков), обитающих в Таганрогском заливе Азовского моря, дельте Дона и др. [Иоффе, 1974; Миловидов, 1980]. Вместе с экологически сходными группами пелофилов и псаммо-пелофилов пиявка *A. esmonti*, вероятно, могла быть занесена сразу в несколько волжских водохранилищ-реципиентов. В некоторых из них она, по-видимому, успешно натурализовалась и, спустя латентный период, достигла того уровня количественного развития, когда стала попадать в

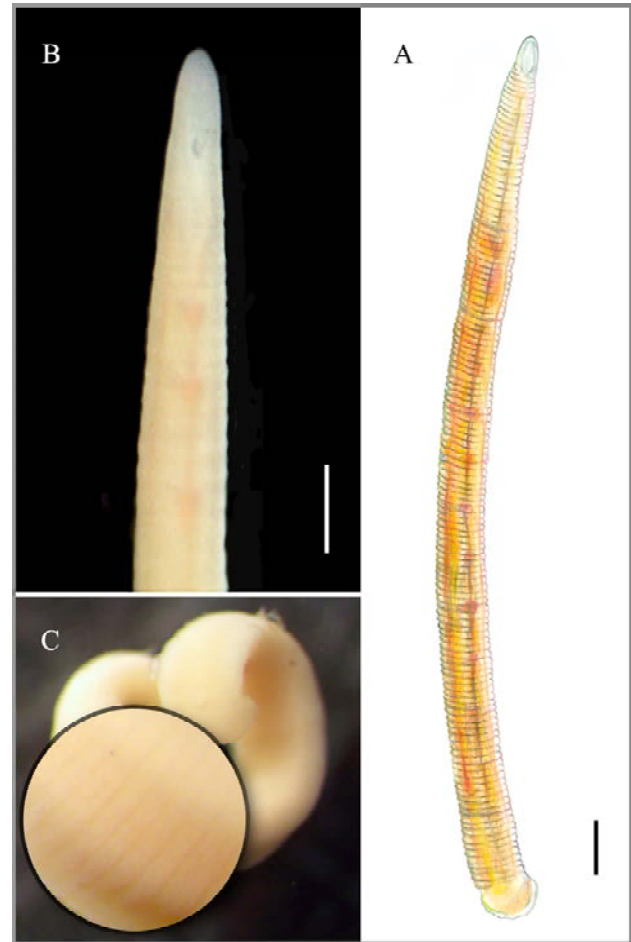


Рис. 2. Внешний вид *A. esmonti* из Волжского (А, В, ст. 5) и Волго-Камского (С, ст. 3) плёсов Куйбышевского водохранилища. А – вид *in vivo* с вентральной стороны (рисунок Э.Р. Сабировой); В – фото переднего конца тела *in vivo* с вентральной стороны (фото С.В. Бердника); С – фото фрагмента дорсальной поверхности тела фиксированного экземпляра (фото автора). Масштаб – 1 мм.

гидробиологические сборы. Не исключено, что, наряду с непреднамеренной интродукцией, некоторые волжские водохранилища пиявка могла колонизировать самостоятельно, постепенно «скатываясь» с освоенных участков вниз по течению.

Первые обнаружения пиявки в верховьях Куйбышевского вдхр. были зафиксированы в начале 2000-х гг. в устье р. Цивиль (Чувашия) [Зинченко и др., 2008]. Также, *A. esmonti*, в числе других инвазивных видов бентоса, указывалась для водохранилища в 2009–2012 гг. [Курина, 2015]. В статье Е.М. Куриной, однако, не уточняется, была ли пиявка встречена в верхней части водохранилища или её находки

ограничивались уже известными местообитаниями в его низовьях. В монографии по чужеродным бентосным беспозвоночным верховьев Куйбышевского вдхр., обобщающей многолетние наблюдения над видами-вселенцами в Волжском, Камском, Волго-Камском и Тетюшинском плёсах, отмечается, что пиявка *A. esmonti* в исследованных плёсах не встречалась [Яковлева, Яковлев, 2014, с. 23]. Как видно, вопрос о распространении пиявки в верховьях водохранилища в научной литературе до последнего времени оставался не вполне ясным.

Анализируя полученные в 2016 г. материалы по *A. esmonti*, можно заключить, что в настоящее время пиявка активно расселяется в верхней части Куйбышевского вдхр., колонизируя новые местообитания в Волжском и Волго-Камском плёсах. Размеры обнаруженных нами пиявок (до 16 мм) оказались значительно меньше максимальных размеров *A. esmonti*, найденных О.А. Гриммом в Каспийском море – до 4 см длиной [Гримм, 1877, с. 39] или С.Н. Перовой в Рыбинском вдхр. – до 4.5 см [Перова, 2011]. Вместе с тем, как отмечается последним автором, размерно-массовые характеристики *A. esmonti* подвержены значительным сезонным различиям. Наиболее крупные экземпляры пиявок (до 35–45 мм) были отмечены в Рыбинском вдхр. в начале июня, тогда как начиная с августа и по декабрь в пробах встречались особи, не превышающие 11–13.5 мм [Перова, 2011].

Количественное обилие *A. esmonti* в зообентосе верхних плёсов Куйбышевского вдхр. (20 ± 0.00 экз./м² и 0.14 ± 0.03 г/м²) также оказалось существенно ниже максимальных показателей для Рыбинского вдхр., отмеченных С.Н. Перовой в начале июня – 220 экз./м² и 10.65 г/м². Однако, с учётом сезонных особенностей, значения численности и биомассы пиявок из Куйбышевского вдхр. оказываются сопоставимы с таковыми пиявок из Рыбинского – 25.5 ± 5.13 экз./м² и 0.23 ± 0.10 г/м² (для сравнения взяты данные за август – октябрь 2009 г.).

Заключение

В результате гидробиологических исследований, проведённых в 2016 г., в Волжском и Волго-Камском плёсах Куйбышевского водохранилища обнаружена пиявка-вселенец *A. esmonti*. На мелководных участках, глубиной 0–2 м, пиявка входит в состав пело-псаммофильных биоценозов; на русловых участках с глубинами 10–15 м – встречается в биоценозе *Dreissena*. Данная находка является первым указанием *A. esmonti* в фауне Республики Татарстан и пополняет региональный список чужеродных видов гидробионтов. Полученные нами данные указывают на продолжающийся процесс расселения пиявки-вселенца *A. esmonti* в Куйбышевском водохранилище и колонизацию ею новых местообитаний на значительной акватории верхней его части.

Благодарности

Автор выражает благодарность за помощь, оказанную в сборе и обработке материала, Д.В. Иванову, И.И. Зиганшину, Д.Е. Шамаеву и Л.Е. Буторовой (все – ИПЭН АН РТ).

Литература

- Баканов А.И. О появлении пиявки *Archaeobdella esmonti* (*Arhynchobdella*, *Herpobdellidae*) в волжских водохранилищах // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 6. С. 135–137.
- Баканов А.И. Бентос Чебоксарского водохранилища: таксономический состав и обилие // Биология внутренних вод. 2005. № 1. С. 69–78.
- Гримм О.А. Каспийское море и его фауна // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 2. Тетр. 1. (Прилож. к “Трудам Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей.”) СПб., 1876. 168 с.
- Гримм О.А. Каспийское море и его фауна // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 2. Тетр. 2. (Прилож. к “Трудам Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей.”) СПб., 1877. 105 с.
- Жадин В.И. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и её возможные изменения // Труды Зоол. института. 1948. Т. 8, вып. 3. С. 413–466.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: Анализ многолетних исследований // Изв. СамНЦ РАН. 2008. Т. 10. № 2. С. 547–558.

- Иоффе Ц.И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах путём акклиматизации беспозвоночных // Известия ГосНИОРХ. 1974. Т. 100. 226 с.
- Курина Е.М. Чужеродные виды донных сообществ Куйбышевского водохранилища и его притоков: структурные показатели и особенности распространения // Изв. Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. №4(5). С. 925–933.
- Лукин Е.И. К познанию фауны пиявок Куйбышевского водохранилища // Бюлл. Института биологии водохранилищ. 1962. №12. С. 30–31.
- Лукин Е.И. Пиявки // Фауна СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 1. 484 с.
- Миловидов В.П. Результаты акклиматизации монодакны в Куйбышевском водохранилище // Рыбное хозяйство. 1980. № 6. С. 46–47.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолыхина. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 457 с.
- Перова С.Н. Структурные характеристики каспийского вселенца – пиявки *Archaeobdella esmonti* в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 135–141.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.
- Токинова Р.П., Закирова А.Р. Состав и распределение пиявок (Clitellata: Hirudinida) в пресноводной фауне Татарстана // Российский журнал прикладной экологии. 2017. № 1. С. 32–37.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Чужеродные бентосные беспозвоночные в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Отечество, 2014. 199 с.
- Epshtein V.M. On the origin of the Hirudinea fauna, especially Piscicolidae, in ancient lakes // Lauterbornia. Zeitschrift für Faunistik und Floristik des Süßwassers. 2004. H. 52. P. 181–193.
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbaciauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S., Nehring S., Paunovič M., Semchenko V., Son M.O. Assessing the Risks of Aquatic Species Invasions via European Inland Waterways: From Concepts to Environmental Indicators // Integr. Environ. Assess. Manag. 2009. Vol. 5, No 1. P.110–126.

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF INVADER LEECH *ARCHAEOBDELLEA ESMONTI* (CLITELLATA: HIRUDINIDA) IN THE KUIBYSHEV RESERVOIR

© 2017 Tokinova R.P.

Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of TAS, 420087 Kazan;
e-mail: r.tokin@rambler.ru

In carrying out of hydrobiological research in 2016 in the Volga and Volga-Kama stretches of the Kuibyshev reservoir, a leech-invader *Archaeobdella esmonti* (Clitellata: Hirudinida) was discovered. The data indicate the continuing process of settling by the invader leech the Kuibyshev reservoir and the colonization of new habitats on a considerable area of the upper part of the reservoir. The article describes the occurrence and quantitative abundance of *A. esmonti* in the studied water area.

Key words: leech, invader, *Archaeobdella esmonti*, Kuibyshev reservoir.

УДК 581.162.3:581.527.7:595.7

НОВЫЕ ДАННЫЕ О КОНСОРТИВНЫХ СВЯЗЯХ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО С АНТОФИЛЬНЫМИ НАСЕКОМЫМИ

© 2016 Устинова Е.Н.*, Савина К.А.**, Лысенков С.Н.***

Биологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва 119234;
e-mail: * Ustinolena@ya.ru; ** ksusha.sava@mail.ru; *** s_lysenkov@mail.ru

Поступила в редакцию 08.08.16

Изучались связи антофильных насекомых с борщевиком Сосновского в Московской области. Было выявлено 69 видов, посещающих соцветия *Heracleum sosnowskyi*. Сравнение насекомых, собранных с борщевика Сосновского в разных районах Московской области, а также указанных в предыдущих исследованиях, показало довольно низкую воспроизводимость видового состава насекомых, посещающих соцветия этого растения. В связи с чем предлагается в подобных исследованиях обращать больше внимания на количественные, а не качественные учёты посещающих борщевик насекомых. Отмечено большее видовое разнообразие насекомых на соцветиях борщевика по сравнению с одновременно проводимыми учётами на другом зонтичном растении – *Seseli libanotis*. Проведена оценка роли различных групп антофильных насекомых в опылении борщевика Сосновского на основе анализа поведения, расположения и объёма конспецифичной пыльцы на теле насекомых-посетителей.

Ключевые слова: опыление, борщевик Сосновского, антофильные насекомые.

Введение

Борщевик Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. – агрессивный инвазионный вид растений семейства Зонтичные (Ariaceae), исследование особенностей биологии и экологии которого представляет большой практический интерес. Изучение эволюции системы консортивных связей инвазионных видов и оценка роли этого фактора в дальнейшей экспансии заносных видов относится к первоочередным задачам инвазионной биологии. В частности, взаимодействие чужеродных видов растений с аборигенными видами насекомых (опылителями и вредителями) позволяет предсказывать и контролировать распространение этих растений.

Известно относительно небольшое число работ, посвящённых изучению консортивных связей борщевика Сосновского с насекомыми-опылителями. Видимо, его токсичность не способствует проведению исследований связанных с ним насекомых.

В исследованиях, проводившихся в течение одного сезона, на борщевике Сосновского было отмечено малое количество насекомых по сравнению с другими зонтичными: 10 видов в Брянской области [Панасенко и др., 2013] и 23 вида в Подмоскowie [Кривошеина, 2009]. Для сравнения в той же работе М.Г. Кривошеиной на видах зонтичных, цветущих одновременно с борщевиком, в частности, на дуднике лесном *Angelica sylvestris* L. упоминается 118 видов насекомых, на других видах – от 28 до 60. Сравнительно небольшое число видов опылителей борщевика можно связать с относительно недавним распространением этого растения по всей России – массовый характер распространения в природных фитоценозах *H. sosnowskyi* приобрело в 1970-х гг. [Виноградова и др., 2009] – и, как следствие, отсутствие у него такого количества консортивных связей с насекомыми-опылителями, как у его сородичей, исконно обитавших на этой территории. Это согласуется с данными

по другим видам-вселенцам. Например, при анализе списка из 456 видов растений, среди которых было 56 видов-вселенцев, показано, что в среднем чужеродные виды посещаются меньшим количеством насекомых [Memmott, Waser, 2002]. Однако многолетние наблюдения, проведённые М.Г. Кривошеиной в Московской области [Кривошеина, 2011; Кривошеина, Рихтер, 2015] позволили выявить на борщевике большее число видов, в целом характерное для представителей семейства зонтичные, являющихся растениями с широким кругом опылителей. Причём в последней работе [Кривошеина, Рихтер, 2015] число видов, отмеченных на борщевике Сосновского, превышает таковое на большинстве иных зонтичных, исследованных на той же территории.

Состав антофильных насекомых, посещающих борщевик, вероятно, зависит не только от длительности исследований, но и от местности. Так, в результате исследований, проведённых в условиях средней тайги Республики Коми в июне-июле 2012–2013 гг., на борщевике Сосновского выявлено 62 вида насекомых-опылителей [Пестов, Филиппов, 2014]. На территории Белоруссии семилетнее изучение сообщества антофильных насекомых выявило 110 видов, посещающих соцветия борщевика Сосновского, что сопоставимо с другими видами зонтичных (189 видов насекомых на сныти обыкновенной *Aegopodium podagraria* L., 140 – на моркови дикой *Daucus carota* L., 79 – на дуднике лекарственном *Angelica archangelica* L., 63 вида на купыре лесном *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. [Хвир, Буга, 2009]. Определённое влияние на результаты могут оказывать различные предпочтения насекомых в разные годы. Для близкого инвазионного вида борщевика Мантегацци *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier, распространённого в Европе, показаны значительные отличия видового состава насекомых, собранных на его соцветиях в разные годы [Nielsen et al., 2008; Zumkier, 2011].

Стоит отметить, что само по себе обнаружение насекомого на цветках растения не говорит о его роли в опылении. Вклад той или иной группы насекомых в опыление опреде-

ляется поведением и морфологией антофильных насекомых [Lindsey, 1984; Длусский и др., 2000]. Именно поэтому большое значение для оценки роли насекомого в опылении имеет анализ моделей поведения насекомых, а также анализ переносимой ими пыльцы. Рассмотрение литературных данных показало, что исследования, позволяющие оценить участие посетителей борщевика в опылении, проводились только В.И. Хвиром в Белоруссии [2006], который наблюдал за поведением и учитывал опушённость насекомых-посетителей. Согласно этой работе, эффективность переноса пыльцы представителями доминантных таксонов антофильных насекомых не связана с их относительным преобладанием в сообществе посетителей соцветий борщевика. Не менее весомым параметром, необходимым для успешного опыления, является объём конспецифичной пыльцы, то есть количество пыльцы того же вида растений в пыльцевом грузе насекомого. В работах по борщевнику Мантегацци было показано, что насекомые, посещающие его соцветия, несут сравнительно большое количество пыльцы с разных растений, и доля конспецифичной пыльцы невелика [Grace, Nelson, 1981; Zumkier, 2011]. Для борщевика Сосновского подобные исследования, насколько нам известно, также проводил только В.И. Хвир [2006]. В результате этих исследований была выявлена достаточно высокая доля конспецифичной пыльцы для представителей всех рассмотренных таксонов насекомых.

Учитывая большое количество разных данных о количественном и качественном составе антофильных насекомых, представляется необходимым сравнение воспроизводимости списков видов в работах разных авторов. Однако изучение системы консортивных связей как показателя степени интродукции растения не должно ограничиваться установлением структуры сообщества антофильных насекомых. Для всестороннего исследования консортов борщевика Сосновского как интродуцента необходимо принимать во внимание следующие аспекты. Во-первых, показателем включённости растения с широким кругом опыли-

телей в сообщества является наличие своего довольно обширного пула насекомых-посетителей. Вторым важнейшим показателем встречаемости (успешности включения) интродуцента является наличие эффективных опылителей, переносящих большое количество конспецифичной пыльцы. Третьим аспектом изучения является сравнение этих показателей в разных географических точках, что даст возможность оценить вклад разных факторов (климатических и биотических) в успешность распространения растений. В-четвёртых, так как зонтичные – неспециализированные энтомофилы, для выявления привлекательности интродуцента необходимо сравнение посещающих его соцветия насекомых с другими зонтичными.

Целью нашего исследования стало изучение связей антофильных насекомых с *H. sosnowskyi*. Решались следующие задачи: определение видового состава насекомых-посетителей соцветий борщевика Сосновского в Московской области; сравнение его с другим зонтичным растением – жабрицей порезниковой (*Seseli libanotis* (L.) W.D.J. Koch), а также с предыдущими исследованиями по борщевiku Сосновского; анализ поведения насекомых на цветках; исследование состава пыльцы на их теле для оценки вклада отдельных групп опылителей в процесс переноса пыльцы.

Материал и методика

Сбор материала проводили в конце периода цветения *H. sosnowskyi*, с 20 по 31 июля 2015 г. в нескольких районах Московской области: близ территории Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (ЗБС МГУ), Одинцовский р-н (20–24, 31 июля); вдоль железнодорожных путей Ногинского р-на и городского округа г. Балашиха (29–30 июля); в пригородной зоне г. Можайск (29 июля). 20–24 июля сборы проводились вблизи территории Звенигородской биологической станции МГУ (ЗБС МГУ) в пойме Москвы-реки (N 55°42'9" E 36°42'2") на популяции борщевика Сосновского, состоящей из нескольких десятков особей, в течение часа 2–

3 раза в сутки при отсутствии дождя. 31 июля был проведён ещё один сбор в этой же местности. 29 июля был произведён маршрутный учёт вдоль железнодорожных путей горьковского направления от платформы Чёрное до платформы 33 км (N55°45'10", E38°3'42" – N55°44'40", E38°9'10"). 30 июля – от платформы Заря до станции Купавна горьковского направления (N55°45'13", E38°5'1" – N54°45'11", E38°7'13"). Также 29 июля были осуществлены сборы в г. Можайск (N55°30'33", E36°0'39").

Для сравнения состава посещающих соцветия насекомых одновременно в пойме р. Москвы около ЗБС МГУ со сбором насекомых с борщевика собирали и посетителей соцветий растущего рядом другого представителя семейства Apiaceae – жабрицы порезниковой (*Seseli libanotis*).

Насекомых с соцветий борщевика и жабрицы отлавливали энтомологическими сачками или собирали вручную. Мелкие насекомые (менее 1 мм) были исключены из исследования. Так как основной целью сборов было установление видового состава посещающих соцветия насекомых, мы часто не брали представителей пойманных ранее видов.

Из сборов составили коллекции антофильных насекомых для *H. sosnowskyi* и *S. libanotis*. Определение проводили до вида или, в случае невозможности определения вида, до таксона наиболее низкого ранга; для сложных групп привлекали специалистов: Т.В. Галинская (каф. энтомологии МГУ) – двукрылые, А.С. Просви́ров (каф. энтомологии МГУ) – жуки, Т.В. Левченко (Государственный Дарвиновский музей) – пчёлы, А.В. Антропов (Зоомузей МГУ) – осы, Ф.В. Константинов (каф. энтомологии СПбГУ) – клопы-слепняки. Из-за отсутствия специалиста и сложности определения большинство пойманных мух-тахинид (Diptera, Tachinidae) не были определены — в этом случае мы сравнивали виды с таковыми из других работ по внешнему сходству, тем самым завышая оценку сходства видового состава, возможно не различая похожие виды.

Сходство видового состава посетителя борщевика Сосновского и жабрицы порезниковой

оценивали, используя индексы Чекановского-Сёренсена и Жаккара [Чернышёв, 1996]. Так как не все особи насекомых были точно определены до вида, в случае спорных ситуаций виды считались одинаковыми, то есть оценка сходства состава посетителей была завышенной.

Характер передвижения насекомых на соцветиях *H. sosnowskyi* и их расположение относительно репродуктивных частей цветка регистрировали с помощью видеокамеры Panasonic HC V-230. Для зонтиков, расположенных на высоте более 1.5 м, использовали штатив. На основе анализа видеозаписей выявляли собственные разным видам насекомых паттерны поведения и на основании этого оценивали их возможную роль в опылении.

Собранных насекомых осматривали под биноклем и отмечали наличие пыльцы на различных частях тела. Оценивали её количество по 4-балльной шкале: отсутствие пыльцы – 0, пылевые зёрна можно посчитать – 1, до 1/6 поверхности тела покрыто пылью – 2, 1/6–1/3 поверхности тела покрыто пылью – 3, более 1/3 поверхности тела покрыто пылью – 4. Вычислили средний балл встречаемости пыльцы на различных частях тела (ноги, голова, тергиты и стерниты груди, брюшко, крылья) насекомых для семейств и отдельных видов, собранных в количестве более пяти особей, и для всех обнаруженных отрядов.

Качественный состав пыльцы изучали у насекомых с наибольшим количеством пыльцы на теле по результатам предварительной оценки, а также наиболее частых посетителей. Пыльцу смывали в пробирки с последующим центрифугированием, осадок просматривали под микроскопом и определяли наличие различных типов пылевых зёрен.

Результаты

Сравнение состава насекомых, посещающих соцветия одновременно цветущих зонтичных на ЗБС МГУ. На соцветиях *H. sosnowskyi* близ территории Звенигородской биологической станции выявили не менее 49 видов насекомых (возможно, их больше, так как некоторые особи были определены не до вида), относящихся к пяти отрядам (табл. 1).

На соцветиях расположенных рядом растений *S. libanotis* обнаружили не менее 29 видов насекомых, принадлежащих к тем же пяти отрядам. Из них 15 видов были обнаружены как на *S. libanotis*, так и на *H. sosnowskyi* (табл. 2). Таким образом, индекс Жаккара для сравнения списков видов насекомых, посещающих эти два вида зонтичных, составил 0.24, а индекс Чекановского-Сёренсена – 0.38.

Посетители борщевика в других районах Московской области. На соцветиях *H. sosnowskyi* было собрано 20 видов насекомых во время маршрутных учётов вдоль железнодорожных путей Ногинского района и городского округа Балашихи и 4 вида в пригородной зоне Можайского района (табл. 1). Стоит отметить, что наиболее массовый посетитель борщевика в окрестностях ЗБС МГУ – *Sciara flavimana* – не был отмечен в этих сборах.

Общими видами для окрестностей ЗБС МГУ и железнодорожных путей Ногинского района и городского округа Балашихи являются *Formica fusca*, *Tenthredo arcuata*, *Orthops campestris* и личинки клопов семейств Miridae и Pentatomidae. Только один вид из собранных в Можайском районе встречался возле ЗБС МГУ на борщевике (*Oxythyrea funesta*) и один вид – на жабрице (*Adalia bipunctata*).

Поведение насекомых на соцветиях борщевика

Самые массовые посетители – мухи *Sciara flavimana* – не покидали соцветие *H. sosnowskyi* длительное время и формировали скопления, такое же поведение было отмечено для этого вида и на *S. libanotis*. При перемещении по соцветию борщевика они проходят между тычинками цветка, не касаясь пыльников.

В течение недолгих посещений соцветий мухи из семейств Syrphidae (*Eriozona syrphoides*, *Eristalis pertinax*, *Leucozona glaucia*) и Tachinidae относительно быстро передвигаются по ним, приподнимая заднюю часть тела над пыльниками (рис. 1). *Sarcophaga carnaria* и *Lucilia sericata* перелетают с места на место в пределах одного растения.

На *H. sosnowskyi* отмечена достаточно высокая активность пчелиных (Apoidea). Переле-

Таблица 1. Насекомые, собранные с соцветий *Heracleum sosnowskyi* в районах исследования

Отряд	Семейство	Вид	Место сбора
Coleoptera	Cantharidae	<i>Rhagonycha fulva</i> (Scop.)+	ЗБС МГУ
	Cerambycidae	<i>Aromia moschata</i> (L.)*	ЗБС МГУ
		<i>Leptura quadrifasciata</i> L.*	ЗБС МГУ
		<i>Pachyta quadrimaculata</i> (L.)	ЗБС МГУ
	Cleridae	<i>Trichodes apiarius</i> L.	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
	Coccinellidae	<i>Adalia bipunctata</i> L.*+	Пригородная зона Можайского р-на
	Dasytidae	<i>Dasytes niger</i> L.*	Пригородная зона Можайского р-на
	Oedemeridae	<i>Oedemera femorata</i> (Scop.)	ЗБС МГУ
	Elateridae	<i>Orithales serraticornis</i> (Payk.)*	ЗБС МГУ
	Lagriidae	<i>Lagria hirta</i> (L.)+	ЗБС МГУ
	Mordellidae	<i>Variimorda villosa</i> (Schrank)*	ЗБС МГУ
		<i>Mordellistena</i> sp.*	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
	Nitidulidae	Gen. sp.*	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
	Scarabaeidae	<i>Cetonia aurata</i> (L.)+	ЗБС МГУ
		<i>Oxythyrea funesta</i> (Poda) +	ЗБС МГУ, пригородная зона Можайского р-на
<i>Trichius fasciatus</i> (L.)		ЗБС МГУ	
Diptera	Bombyliidae	<i>Hemipenthes maura</i> (L.)*	ЗБС МГУ
	Calliphoridae	<i>Lucilia sericata</i> (Meigen)+	ЗБС МГУ
		Gen. sp.*	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
	Pallopteridae	<i>Palloptera</i> sp.*	ЗБС МГУ
	Sarcophagidae	<i>Sarcophaga carnaria</i> (L.)*+	ЗБС МГУ
	Sciaridae	<i>Sciara flavimana</i> (Zett.)*+	ЗБС МГУ
	Syrphidae	<i>Eriozona syrphoides</i> (Fall.)*	ЗБС МГУ
		<i>Eristalis pertinax</i> (Scop.)*+	ЗБС МГУ
		<i>Leucozona glaucia</i> (L.)	ЗБС МГУ
<i>Syrpitta pipiens</i> L.*		Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи	

	Tachinidae	Пять видов, два из которых внешне сходны с упоминаемыми для борщевика Сосновского в предыдущих работах	ЗБС МГУ
		Другой вид, не сходный внешне с упоминаемыми для борщевика Сосновского в предыдущих работах	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
		<i>Tachina</i> sp.*+	ЗБС МГУ
		<i>Gymnosoma rotundatum</i> (L.)*	ЗБС МГУ
	Tephritidae	<i>Orellia scorzonerae</i> (Rob.-Desv.)*	ЗБС МГУ
	Conopidae	<i>Conops flavipes</i> L.	ЗБС МГУ
Hemiptera	Miridae	<i>Orthops campestris</i> (L.)*+	ЗБС МГУ, ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
		<i>Leptopterna dolabrata</i> (L.)*	ЗБС МГУ
		<i>Lygus</i> sp.*	ЗБС МГУ
		Личинка	ЗБС МГУ, ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
	Pentatomidae	Личинка	ЗБС МГУ, ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Caradrina clavipalpis</i> Scop.*+	ЗБС МГУ
	Nymphalidae	<i>Araschnia levana</i> (L.)*	ЗБС МГУ
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena dorsata</i> (Kby.)*+	ЗБС МГУ
		<i>Andrena minutula</i> (Kby.)*	ЗБС МГУ
		<i>Andrena rosae</i> Panz.*	ЗБС МГУ
	Crabronidae	<i>Ectemnius spinipes</i> (A. Mor.)*	ЗБС МГУ
	Eumenidae	<i>Lestica clypeata</i> Schreber* 1776)*+	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи р-на и г.о. Балашихи
	Ichneumonidae	Gen. sp. 1* Gen. sp. 2* Gen. sp. 3*	ЗБС МГУ
	Tenthredinidae	<i>Tenthredo crassa</i> Scop.*+	ЗБС МГУ
		<i>Tenthredo arcuata</i> Forst.	ЗБС МГУ, ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
		<i>Athalia rosae</i> (L.)	ЗБС МГУ
	Apidae	<i>Apis mellifera</i> L.+	ЗБС МГУ
<i>Bombus lucorum</i> (L.)* самка		ЗБС МГУ	
<i>Myrmica rubra</i> (L.)*		ЗБС МГУ	

		<i>Athalia rosae</i> (L.)	ЗБС МГУ
Apidae		<i>Apis mellifera</i> L.+	ЗБС МГУ
		<i>Bombus lucorum</i> (L.)* самка	ЗБС МГУ
Formicidae		<i>Myrmica rubra</i> (L.)*	ЗБС МГУ
		<i>Formica cunicularia</i> Latr.*	Пригородная зона Можайского р-на
		<i>Formica fusca</i> L.	ЗБС МГУ, ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
		<i>Lasius niger</i> (L.)	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
Proctotrupidae		Gen. sp.*	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
Argidae		<i>Arge ustulata</i> (L.)+	ЗБС МГУ
		<i>Arge rustica</i> L.*	
Vespidae		<i>Dolichovespula sylvestris</i> Scop.	ЗБС МГУ
		<i>Polistes dominula</i> Christ.*	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи
Homoptera	Aphrophoridae	Gen. sp.*	Ж/д пути Ногинского р-на и г.о. Балашихи

Примечание: * Виды, впервые отмеченные на борщевике Сосновского на территории Европейской части России [Кривошеина, 2009, 2011; Панасенко и др., 2013; Пестов, Филиппов, 2014; Кривошеина, Рихтер, 2015] и Белоруссии [Хвир, 2006]. + Виды, отмеченные также и на *Seseli libanotis* (сборы с этого вида проводились только близ ЗБС МГУ).

тая с одного соцветия на другое, *Apis mellifera* и *Bombus lucorum* активно роются в цветках, пачкаясь в пыльце и собирая её в обножки.

Представители семейств Scarabaeidae (*Cetonia aurata*, *Oxythorea funesta*) и Cantharidae (*Rhagoxycha fulva*) проводят большое количество времени на соцветиях, при этом тело насекомого контактирует с репродуктивными частями цветков. *Rhagoxycha fulva*, *Oxythorea funesta* и *Pachyta quadrimaculata* используют соцветия в качестве места для спаривания.

Клопы-слепняки (Miridae) – относительно мелкие насекомые, которые сидели на поверхности цветков и не проявляли никакой активности.

Анализ пыльцы на теле насекомых

В целом для посещающих борщевик насекомых характерно неравномерное распределение пыльцы по разным частям тела (табл. 3).

Значительное количество пыльцевых зёрен у многих видов располагается на ногах. Наличие пыльцы на брюшке характерно для большинства насекомых, однако, на тергитах груди она представлена только у нескольких видов (*Dolichovespula sylvestris*, сем. Andrenidae и некоторые представители отряда Diptera).

Наибольшее количество пыльцы переносят виды из семейств Apidae, Vespidae, Syrphidae и Cerambycidae. При этом представители каждого из этих семейств наибольшее количество пыльцы переносят на различных частях тела: сем. Apidae – на ногах, Vespidae – на тергитах груди, Syrphidae – на стернитах груди и ногах, Cerambycidae – на стернитах груди и брюшке. Наименьшие пыльцевые грузы характерны для клопов.

При анализе состава пыльцы на теле насекомых (*Rhagoxycha fulva*, *Apis mellifera*, *Bombus lucorum*, *Dolichovespula sylvestris*,

Таблица 2. Сравнение видового состава насекомых на *Heracleum sosnowskyi* и *Seseli libanotis*

Отряд	Уникальные для <i>H. sosnowskyi</i>	Отмеченные и на <i>H. sosnowskyi</i> и на <i>S. libanotis</i>	Уникальные для <i>S. libanotis</i>
Diptera	<i>Hemipenthes mauru</i> , <i>Eriozona syrphoides</i> , <i>Leucozona syrphoides</i> , <i>Orellia scorzonerae</i> , <i>Conops flavipes</i> , <i>Palloptera sp.</i>	<i>Sciara flavimana</i> , <i>Lucillia sericata</i> , <i>Sarcophaga carnaria</i> , <i>Eristalis pertinax</i> , <i>Tachina sp.</i>	<i>Empis tessellata</i> (F.) (Empididae), неопределённый вид семейства Muscidae, другой вид семейства Tachinidae
Hymenoptera	<i>Bombus lucorum</i> , <i>Andrena minutula</i> , <i>Andrena rosae</i> , <i>Myrmica rubra</i> , <i>Formica fusca</i> , <i>Dolichovespula sylvestris</i> , <i>Ectemnius spinipes</i> , <i>Tenthredo arcuata</i> , <i>Athalia rosae</i>	<i>Apis mellifera</i> , <i>Andrena dorsata</i> , <i>Tenthredo crassa</i> , <i>Arge ustulata</i>	<i>Dolichovespula media</i> Retz., другой вид Ichneumonidae, другой вид Braconidae, <i>Arge nigripes</i> Retz. (Argidae)
Coleoptera	<i>Aromia moschata</i> , <i>Leptura quadrifasciata</i> , <i>Variimorda villosa</i> , <i>Oedemera femorata</i> , <i>Trichius fasciatus</i> , <i>Orithales serraticornis</i>	<i>Cetonia aurata</i> , <i>Oxythyrea funesta</i> , <i>Rhagonycha fulva</i> , <i>Lagria hirta</i>	<i>Hoplia parvula</i> Krynicky (Scarabaeidae), <i>Adalia bipunctata</i> (Coccinellidae)
Hemiptera	<i>Leptopterna dolabrata</i>	<i>Orthops campestris</i> , <i>Lygus sp.</i>	<i>Graphosoma lineatum</i> L. (Pentatomidae), нимфы других видов Pentatomidae
Lepidoptera	<i>Araschnia levana</i> (Nymphalidae)	<i>Caradrina clavipalpis</i> (Noctuidae)	

Примечание: наибольшим разнообразием в пределах консортивного комплекса *H. sosnowskyi* обладает отряд Diptera, включающий 17 видов. Хотя мы не проводили точных количественных учётов, очевидно, самым массовым видом была *Sciara flavimana* (Sciariidae), образующая большие скопления. На жабрице эти мухи также являлись доминирующим видом.

Oxythyrea funesta) выявили пыльцу, принадлежащую растениям различных семейств. Пыльцевые зёрна *H. sosnowskyi* отличаются от других представителей семейства Ариáceае более крупными размерами, что позволило нам после предварительных сравнений отличать их от других зонтичных

Отряд Hymenoptera. В пыльце, смытой с *Bombus lucorum*, преобладает *Hypericum sp.*, а также отмечено сем. Ариáceае, в том числе *H. sosnowskyi*. В пыльце с тела *Dolichovespula sylvestris* преобладает *H. sosnowskyi*. Пыльца на теле *Apis mellifera* представлена практически единственным сем. Ариáceае, включая бор-

щевик; единично встречались пыльцевые зёрна других семейств.

Отряд Coleoptera. На *Rhagonycha fulva* встречаются пыльцевые зёрна разных растений, включая сем. Ариáceае. Среди пыльцы, смытой с *Oxythyrea funesta*, доминирует *H. sosnowskyi*, также встречается пыльца других представителей сем. Ариáceае и сем. Asteraceae.

Обсуждение

Видовой состав насекомых, посещающих соцветия борщевика Сосновского. Несмотря на короткие сроки выполнения нашей работы (сбор насекомых проводился всего в течение



Рис. 1. Приподнимание задней части тела мухи-журчалки (Diptera: Syrphidae) над пыльниками.

Таблица 3. Средний балл встречаемости пыльцы на различных частях тела насекомых, собранных с *Heracleum sosnowskyi* в окрестностях ЗБС МГУ

Таксон	Ноги	Голова	Стерниты груди	Брюшко	Крылья	Тергиты груди	Среднее	Объём выборки
Отр. Coleoptera	1.000	0.357	0.607	1.036	0.464	0	0.577	28
Сем. Scarabaeidae	1.714	0.714	0.286	1.714	0	0	0.738	7
Сем. Cerambycidae	2.333	2	3	3	2	0	2.056	4
<i>Rhagonycha fulva</i> (сем. Cantharidae)	0.615	0.154	0.231	0.385	0.385	0	0.295	13
Отр. Diptera	0.952	0.355	0.500	0.726	0.226	0.210	0.495	61
Сем. Syrphidae	1.625	0.750	1.875	0.625	0.500	0.750	1.021	8
Сем. Tachinidae	0.857	0.429	0.857	1.000	0	0.286	0.572	7
<i>Sciara flavimana</i> (сем. Sciaridae)	0.914	0.143	0.057	0.829	0.086	0	0.338	34
Отр. Hemiptera								
Miridae Gen. sp.	0	0	0	0.333	0.333	0	0.111	6
Отр. Hymenoptera								
Сем. Apidae	1.583	0.500	0.958	0.875	0.667	0.833	0.903	23
<i>Dolichovespula sylvestris</i> (сем. Vespidae)	3.000	0.200	1.400	1.600	1.200	0	1.233	5
<i>Dolichovespula sylvestris</i> (сем. Vespidae)	1.400	0.800	0.600	1.000	1.400	3.200	1.400	5
Сем. Andrenidae	3.333	1	3	1	0	2	1.722	3
<i>Myrmica rubra</i> (сем. Formicidae)	0.500	0.667	0.667	1.000	0	0	0.472	6
Отр. Lepidoptera								
	0.5	0.5	0	1	0.5	0	0.417	2

восьми дней), было выявлено 69 видов, посещающих соцветия *H. sosnowskyi*, что сравнимо с данными других работ, проводившихся более длительное время, в том числе в течение нескольких сезонов. В число обнаруженных нами посетителей борщевика входят как минимум 42 вида, не упомянутых в предыдущих исследованиях. Важно отметить, что все выявленные нами виды имеют широкое распространение, и их отсутствие в других работах невозможно объяснить различной географией сборов. Мы полагаем, что причина в том, что многие виды встречаются на борщевике лишь эпизодически, и потому легко могут не попасть в сборы.

При сборе насекомых с соцветий *H. sosnowskyi* близ территории ЗБС МГУ в нашей работе, как и в предыдущих исследованиях [Хвир, 2006; Кривошеина, 2009; Пестов, Филиппов, 2014], наибольшее разнообразие видов (17 видов) отмечено для отряда Diptera (и ещё три вида из этого отряда в ходе маршрутных учётов вдоль ж/д путей Ногинского района). Также достаточно разнообразно был представлен отряд Hymenoptera (16 видов на ЗБС МГУ и ещё 10 видов в дальнейших сборах), однако из-за кратковременности наблюдений невозможно сделать вывод о преобладании того или иного отряда в консорции *H. sosnowskyi*.

Из 20 представителей двукрылых, обнаруженных нами, в цитированных выше работах указаны только *Lucilia sericata* (Calliphoridae), *Leucozona glaucia* (Syrphidae), *Conops flavipes* (Conopidae), а также два вида Tachinidae, которые внешне сходны с упомянутыми ранее (табл. 1).

Наибольшей воспроизводимостью при сравнении с другими работами [Хвир, 2006; Кривошеина, 2009; Панасенко и др., 2013; Пестов, Филиппов, 2014] отличается отряд Coleoptera – из 16 видов, выявленных нами на соцветиях *H. sosnowskyi*, 8 видов отмечены предыдущими исследователями: *Oxythyrea funesta*, *Cetonia aurata*, *Trichius fasciatus* (Scarabaeidae), *Rhagoxycha fulva* (Cantharidae), *Oedemera femorata* (Oedemeridae), *Lagriia hirta* (Lagriidae), *Pachyta quadrimaculata* (Cerambycidae),

Trichodes apiarius (Cleridae). Отряд Hymenoptera в пределах исследованного нами консортивного комплекса борщевика Сосновского включает 26 видов, из которых в предыдущих исследованиях встречаются семь видов: *Apis mellifera* (Apidae), *Tenthredo arcuata*, *Athalia rosae* (Tenthredinidae), *Arge ustulata* (Argidae), *Dolichovespula sylvestris* (Vespidae), *Formica fusca* и *Lasius niger* (Formicidae). Среди представителей отряда Hemiptera нами не обнаружено насекомых, встречающихся у других авторов. Представители отрядов Lepidoptera и Homoptera в качестве посетителей соцветий борщевика в предыдущих работах не указаны.

Ещё меньшее количество видов описано сразу в трёх и более работах по антофильным насекомым *H. sosnowskyi*. Так, только *Oxythyrea funesta* встречается одновременно в нашем и трёх других исследованиях [Хвир, 2006; Кривошеина, 2009; Пестов, Филиппов, 2014]. *Rhagoxycha fulva* – единственный общий вид для нашей работы и работ Хвира [2006], Кривошеиной [2009] и Панасенко и др. [2013]. В то же время отмеченный нами самый массовый посетитель – *Sciara flavimana* (Sciaridae) не был упомянут ни в одной из предыдущих работ, что также говорит о неустойчивости состава насекомых, посещающих борщевик Сосновского.

Для окрестностей Звенигородской биологической станции и железнодорожных путей Ногинского р-на и городского округа Балашихи нами было выявлено всего пять общих видов. При этом *S. flavimana* также не была обнаружена за пределами ЗБС МГУ. Таким образом, сравнение насекомых, собранных нами с борщевика Сосновского в разных районах Московской области, а также указанных в других работах, сделанных в этом же и других сопредельных регионах, показало довольно низкую воспроизводимость состава насекомых, посещающих соцветия этого растения.

Большинство видов насекомых, отмеченных на борщевике, не является специализированными антофилами и посещает соцветия, даже питаясь на них, лишь от случая к случаю, что может объяснять низкую воспроизводимость как в нашей работе, так и между ранее опублико-

ванными результатами. Специализированные антофилы, к которым можно отнести пчёл, мух-журчалок и ряд видов жуков (бронзовок, лептур и мягкотелок), составляют лишь 13 видов из 65 обнаруженных на борщевике. Многие виды были отмечены нами (а, возможно, и иными авторами – из опубликованных данных это нельзя установить) лишь единично и записывать их в консорцию этого вида преждевременно: например, пенница (Aphrophoridae) вообще не является антофилом. Из найденных нами клопов-слепняков (Hemiptera: Miridae), по данным Интернет-каталога клопов-слепняков [Online Systematic Catalog..., 2002–2013], к зонтичным приурочены только *Orthops campestris*, а остальные два вида, скорее всего, были случайными посетителями, кормящимися на соседних растениях. И, стоит отметить, даже являясь фитофагами, клопы-слепняки не относятся к антофилам.

Само по себе нахождение большого количества неспециализированных антофилов на соцветиях борщевика Сосновского (к таковым можно отнести 42 из 65 обнаруженных видов) и рост их накопленного числа с увеличением количества сделанных работ неудивительно, так как зонтичные – хрестоматийный пример растений с широким кругом опылителей [Olesen et al., 2007]. Учитывая колебания состава посетителей у таких растений от региона к региону и от года к году, представляется существенным и интересным делать сравнения с одновременно проводимыми учётами на других зонтичных.

Состав антофильных насекомых, посещающих соцветия *H. sosnowskyi* и *S. libanotis*, существенно различался, что наглядно демонстрируют индексы Жаккара и Чекановского-Сёренсена (0.24 и 0.38, соответственно). Важно отметить, что из 15 видов насекомых, посещающих оба вида растений, 14 переносят много пыльцы или являются массовыми посетителями, то есть относятся к специализированным антофилам. Среди различающихся кормовым растением насекомых, наоборот, многие виды были отмечены единично и могут на самом деле не входить в консорцию соответствующего вида или быть характерными и для дру-

гого, но не быть отмеченными на нем в связи с кратковременностью наблюдений и низкой встречаемостью. При этом видовое разнообразие насекомых на соцветиях борщевика значительно превышало таковое на жабрице, несмотря на присутствие большего количества *S. libanotis* на исследуемой территории, что делает сравнимыми общие площади изучаемых соцветий *H. sosnowskyi* и *S. libanotis*. Можно выдвинуть несколько гипотез, объясняющих этот факт.

Во-первых, большое значение может иметь частичное несовпадение сроков цветения исследуемых растений. Борщевик, участвовавший в исследовании, находился в фазе активного цветения, тогда как жабрица в это же время уже отцветала. Можно предположить, что пыльца и нектар отцветающей *S. libanotis* представляли меньшую питательную ценность для насекомых-опылителей и присутствовали в меньшем количестве, вследствие чего соцветия борщевика привлекали большее число насекомых, в том числе и разных видов. На меньшее количество нектара на жабрице может указывать и отсутствие на ней муравьёв, часто потребляющих этот ресурс на зонтичных, в том числе и на жабрице на территории ЗБС МГУ (С. Лысенков, личное наблюдение).

Во-вторых, *H. sosnowskyi* является более ценным медоносом [Виноградова и др., 2009], чем *S. libanotis*, о чём косвенно свидетельствует высокая встречаемость пчёл, что может говорить о его большей привлекательности как пищевого ресурса для насекомых.

В-третьих, различие в размерах зонтиков может оказывать влияние на встречаемость крупных насекомых. Возможно, такие крупные насекомые, как *Bombus lucorum* и *Aromia moschata*, предпочитают более мощные соцветия борщевика по сравнению с жабрицей, хотя они также могут быть встречены на этом растении.

В-четвёртых, являясь инвазионным видом, *H. sosnowskyi* может предоставлять насекомым защиту от естественных хищников, неспособных ассоциировать наличие жертвы с новым для себя растением. Такая гипотеза о предпочтении аборигенными видами насекомых инва-

зионных растений в связи с отсутствием на последних естественных врагов была высказана Санни и др. [Sunny et al., 2015], основываясь на данных о переходе бабочки *Euphydryas phaeton* на инвазионный вид *Plantago lanceolata*, который служит для них убежищем от паразитических видов ос [Bowers et al., 1992]. Однако значение этого фактора может значительно снизиться вследствие высокой степени натурализации: борщевик относится к категории агриофитов – растений, внедрившихся в естественные ценозы [Виноградова и др., 2009]. В частности, на листьях и соцветиях борщевика нами были отмечены пауки.

В-пятых, можно допустить, что специфический запах растений борщевика, обусловленный высокой концентрацией фурукумаринов и эфирных масел в его соке, способен не только не отпугивать, но и привлекать насекомых. С другой стороны, возможно, что некоторые виды растительноядных насекомых могли приспособиться к запаху и также использовать его как защиту от хищников.

Ни в нашей, ни в иных работах не проводились количественные учёты посещающих соцветия борщевика насекомых. В дальнейшем подобные исследования представляются необходимыми для точного выявления степени взаимосвязи этого инвазионного вида растений с окружающей энтомофауной, а сравнение его антофильного комплекса с таковыми местных зонтичных потребует применения индексов сходства, учитывающих обилие разных видов насекомых, а не только их общее число.

Роль отдельных групп насекомых в опылении борщевика Сосновского. Эффективность опыления борщевика определённой группой насекомых зависит от особенностей их поведения и морфологии. При этом стоит отметить, что данные по эффективности насекомых как опылителей зонтичных не стоит переносить с других видов этого семейства на борщевик Сосновского, так как его цветки существенно крупнее, так что даже относительно крупные насекомые могут не соприкоснуться с пыльниками и рыльцем.

Пчелы и осы являются эффективными опылителями *H. sosnowskyi*, о чём говорит нали-

чие обильно покрытых пыльцой частей тела насекомого. Перенос большого объёма пыльцевого груза обусловлен морфологией этих насекомых и напрямую связан со степенью опушения тела насекомого [Хвир, 2006]. Благодаря морфологическим (опушённость, наличие обножек) и поведенческим особенностям (активные перелёты, тесные контакты с репродуктивными частями цветков), выявленным при анализе видеозаписей, медоносным пчёлам принадлежит ведущая роль в опылении. Интересно отметить, что все обнаруженные нами шмели являются самками, хотя в работе Пестова и Филиппова [2014] отмечено, что более частыми посетителями являются самцы.

Жуки подолгу не покидают соцветие, постоянно перемещаясь по нему от одного цветка к другому, и могут оставлять только что собранную пыльцу на том же растении. Такое поведение может приводить к самоопылению, невыгодному для производства семян. Большинство представителей семейств Scarabaeidae и Cerambycidae растительноядны и питаются частями цветка, что, вероятно, ведёт к снижению пыльцевой продуктивности *H. sosnowskyi* [Пестов, Филиппов, 2014].

В работе В.И. Хвира [2006] было показано, что борщевик Сосновского относится к мийофильному субкомплексу. Среди посетителей борщевика отряд Diptera действительно представлен большим количеством видов (20 видов из 65). Необходимо, однако, отметить, что, по нашим данным, представители этого отряда редко соприкасаются с репродуктивными частями цветков борщевика и переносят относительно небольшой объём пыльцы. Только специализированные антофилы из семейства Syrphidae обладают высокими показателями количества пыльцы на теле и могут вносить значительный вклад в опыление. Следует отметить, что *Sciara flavimana* – самый многочисленный вид на соцветиях, но пыльцевые зёрна на поверхности их тела встречаются единично. Таким образом, эти насекомые, как муравьи и бабочки, являются нектарными ворами, потребляя нектар, но не перенося при этом пыльцу. Потребление нектара такими насекомыми снижает привлекательность цвет-

ков для эффективных опылителей [Хвир, Буга, 2009].

Все обнаруженные клопы (Hemiptera) питаются растительными соками и, по-видимому, не принимают участия в опылении. Демьянова и др. [2007] указывали, что клопы семейства Pentatomidae могут быть пыльцевыми ворами, так как отмечались только на мужских цветках, и тем самым оказывать негативное влияние на пыльцевую продуктивность. Однако нами на борщевике в основном были отмечены представители более мелкого семейства Miridae, которые практически не несли пыльцы, так что, скорее всего, они не оказывают такого эффекта.

Для того чтобы сделать вывод об участии насекомого в опылении, недостаточно анализа количества пыльцы, поскольку часть её может быть принесена с растений других видов. Анализ состава пыльцы в этом случае позволяет точнее определить роль насекомого в опылении. Так, в нашей работе было показано, что пыльцевой спектр представителей отряда Hymenoptera в основном состоит из пыльцы зонтичных, что может быть вызвано цветочным постоянством, описанным для медоносных пчёл [Бутов, 2005] и шмелей [Гринфельд, 1978]. Однако, по нашим данным, наиболее чистой пыльцой обладает *Dolichovespula sylvestris*, хотя в литературе её относят к непостоянным опылителям. Это можно объяснить тем, что данные насекомые являются плотоядными и довольно редко посещают цветки, добывая на них нектар, необходимый только для поддержания собственного метаболизма [Фегри, Пэйл, 1982]. Борщевик, с большим количеством открыто расположенного нектара, вероятно, может являться единственным видом, посещаемым *Dolichovespula sylvestris* в период наших наблюдений.

У насекомых из отряда Coleoptera обнаружены пыльцевые зёрна различных семейств, что говорит об их меньшей приуроченности к цветкам определённого типа. Особенно разнообразно представлена пыльца у *Rhagonycha fulva*, что противоречит данным Лысенкова [2014], согласно которым эти жуки несут на теле только пыльцу зонтичных. Однако цити-

руемая работа проводилась в период активного цветения жабрицы порезниковой, и эти насекомые питались только на ней, не посещая растения других семейств. Наше исследование проводилось в конце цветения жабрицы, что, возможно, заставляло мягкотелок питаться и на других растениях. Возможно и иное объяснение, связанное с различиями в биологии этих видов. Было показано [Grace, Nelson, 1981], что в Великобритании *R. fulva*, пойманные на аборигенном борщевике *Heracleum sphondylium*, несли пыльцу только этого растения, в то же время *R. fulva* с инвазионного гигантского борщевика *Heracleum mantegazzianum* являлись переносчиками пыльцы разных видов. Наличие неоднородной пыльцы на мягкотелках, собранных с *H. sosnowskyi* и *H. mantegazzianum*, может быть связано с тем, что для посетителей инвазионных видов не характерно цветочное постоянство. Так, при анализе сети, включающей 15 296 взаимодействий между 1429 видами насекомых и 456 видами растений, 56 из которых чужеродные, было выявлено только несколько видов насекомых, посещающих инвазионные растения, и все эти насекомые являлись генералистами [Memmott, Waser, 2002].

Заключение

В ходе проведённых исследований выявлен видовой состав антофильных насекомых, связанных с инвазионным видом *H. sosnowskyi* в Московской области, представленный 69 видами, большинство из которых являются неспециализированными антофилами и нерегулярно посещают соцветия этого растения. Сравнение списков видов, обнаруженных нами в разных точках Московской области, а также сравнение с работами других авторов показало низкую воспроизводимость состава насекомых, посещающих соцветия борщевика Сосновского на территории Европейской части России и Белоруссии. Такая сильная пространственная и временная изменчивость в целом характерна для растений с широким кругом опылителей, к которым относится борщевик, как и остальные виды этого семейства в этом регионе. В связи с этим нам представляется

не имеющим большого научного значения обсуждение видового состава без последующего анализа эффективности опыления посещающими его насекомыми.

При сравнении видового состава антофильных насекомых борщевика Сосновского с видовым составом на другом зонтичном растении *Sesseli libanotis* было отмечено большее видовое разнообразие насекомых на соцветиях борщевика. Это говорит о том, что борщевик Сосновского, за последние десятилетия активно внедрившийся в естественные сообщества Центральной России, способен эффективно конкурировать с местными видами зонтичных за привлечение насекомых-опылителей.

Анализ поведения насекомых на цветках, а также исследование пыльцы на их теле позволили определить роль различных видов насекомых в процессе опыления. Хотя аборигенные зонтичные преимущественно опыляются двукрылыми мускоидного комплекса [Длусский и др., 2002], для борщевика Сосновского наиболее продуктивной оказалась деятельность перепончатокрылых, переносящих наибольшее количество пыльцы. Причиной этого, по-видимому, служит более крупный размер цветков борщевика Сосновского по сравнению с другими зонтичными (в Центральной России нет сопоставимых по данному признаку представителей этого семейства). По этой же причине *Heracleum sosnowskyi* может чаще сталкиваться с воровством нектара, то есть его потреблением без сопутствующего опыления.

В дальнейших исследованиях связей борщевика Сосновского с антофильными насекомыми представляется целесообразным уделять количественным учётным посетителям, выявлению их непосредственной роли в опылении, а также конкуренции этого вида с аборигенными представителями зонтичных.

Благодарности

Мы благодарим студентов биологического факультета МГУ Э.А. Алиеву, Т.Ф. Анциферова, А.В. Комову и М.С. Панявину за помощь в сборе материала, Е.Э. Северову (кафедра высших растений МГУ) за помощь в анализе

пыльцы, К.С. Перфильеву (кафедра биологической эволюции МГУ) за ценные советы при работе с рукописью.

Работа выполнена в рамках госзадания Ч. 2 № ЦИТИС АААА-А16-116021660031-5.

Литература

- Бутов А.Г. Энциклопедия: Пчела медоносная *Apis mellifera* L. М.: Московские учебники и Картолитография, 2005. 478 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Гринфельд Э.К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Л.: Ленинградский ун-т, 1978. 203 с.
- Демьянова Е.И., Квиткина А.К., Лыков В.А. Особенности опыления *Heracleum sosnowskyi* L. и *Sesseli libanotis* (L.) Koch (Apiaceae) в Приуралье // Вестник Пермского ун-та. Сер. Биология. 2007. № 5. С. 6–14.
- Длусский Г.М., Лаврова Н.В., Ерофеева Е.А. Механизмы ограничения круга опылителей у иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*) и двух видов герани (*Geranium palustre* и *G. pratense*) // Журнал общей биологии. 2000. Т. 61. С. 181–197.
- Длусский Г.М., Лаврова Н.В., Глазунова К.П. Структура коадаптивного комплекса лесных энтомофильных растений с широким кругом опылителей // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 2. С. 122–136.
- Кривошеина М.Г. Насекомые (Insecta), связанные с борщевиком Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Московской области, и их роль в биоценозах // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 2009. Т. 114, вып. 1. С. 26–29.
- Кривошеина М.Г. Насекомые-вредители борщевика Сосновского в Московском регионе и перспективы их использования в биологической борьбе // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 1. С. 44–51.
- Кривошеина М.Г., Рихтер В.А. Мухи-тахины (Diptera: Tachinidae) – опылители аборигенных и чужеродных видов зонтичных растений в Московской области (Россия) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2015. Т. 11, вып. 1. С. 215–221.
- Лысенков С.Н. Оценка полного количества и состава пыльцы, переносимой на теле насекомых, посещающих растения с широким кругом опылителей // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 2014. Т. 119, вып. 1. С. 17–24.
- 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. Сер. Точные и естественные науки. 2013. № 4. С. 140–143.
- Пестов С.В., Филиппов Н.И. Антофильные насекомые борщевика Сосновского // Материалы докладов XVI

- Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2014. С. 131–134.
- Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с.
- Хвир В.И. Сообщества антофильных насекомых и их взаимоотношения с сорно-рудеральными растениями: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2006. 22 с.
- Хвир В.И., Буга С.В. Опыление цветковых растений насекомыми – слагаемые успеха (Электронный документ) // Статьи биологического факультета БГУ. 2009 // (<http://elib.bsu.by/handle/123456789/45877>). Проверено 13.11.15.
- Чернышёв В.Б. Экология насекомых: Учебник. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Bowers M.D., Stamp N.E., Collinge S.K. Early stage of host range expansion by a specialist herbivore, *Euphydryas phaeton* // Ecology. 1992. T. 73. P. 526–536.
- Grace J., Nelson M. Insects and their pollen loads at a hybrid *Heracleum* site // New Phytol. 1981. T. 87. No 2. P. 413–423.
- Lindsey A.H. Reproductive Biology of Apiaceae. I. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination // Am. J. Bot. 1984. 71. No 3. P. 375–387.
- Memmott J., Waser N.M. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2002. 269. No 1508. P. 2395–2399.
- Nielsen C., Heimes C., Kollmann J. Little evidence for negative effects of an invasive alien plant on pollinator services // Biological Invasions. 2008. 10. No 8. P. 1353–1363.
- Olesen, Jens M.; Dupont, Yoko L.; Ehlers, Bodil K.; Hansen, Dennis. The openness of a flower and its number of flower-visitor species // Taxon. 2007. 56. No 3. P. 729–736.
- On-line Systematic Catalog of Plant Bugs. Schuh, RT 2002–2013. (Электронный документ) // (<http://research.amnh.org/pbi/catalog/>). Проверено 20.06.2017.
- Sunny A., Diwakar S., Sharma G.P. Native insects and invasive plants encounters // Arthropod-Plant Interactions. 2015. 9 (4). P. 323–331.
- Zumkier U. Impacts of the invasive alien *Heracleum mantegazzianum* on native plant-pollinator interactions // Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades (Doctor rerum naturalium). Bielefeld, Bielefeld University, 2011.

NEW DATA ON CONSORTIVE ASSOCIATIONS OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* WITH ANTHOPHILOUS INSECTS

© 2016 Ustinova E.N.*, Savina K.A.** , Lysenkov S.N.***

Biological faculty of Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234
e-mail: *Ustinolena@ya.ru; **ksusha.sava@mail.ru; ***s_lysenkov@mail.ru

Interactions of anthophilous insects with Sosnowsky hogweed were analyzed. Sixty-five species visiting inflorescences of *Heracleum sosnowskyi* were revealed. Comparison of insects collected from Sosnowsky hogweed in different areas of Moscow region, as well as indicated in previous studies showed a rather low reproducibility of the species composition of insects visiting the inflorescences of this plant. Due to this fact we propose to pay more attention in such studies to quantitative rather than qualitative visitation data. A greater diversity of insects in the inflorescences of hogweed in comparison with simultaneous observations on the other umbelliferous plant – *Seseli libanotis* was noted. The role of various groups of anthophilous insects in the pollination is evaluated by analyzing behavior patterns, location and number of conspecific pollen on the body of insect-visitors.

Key words: pollination, giant hogweed, anthophilous insects.

УДК: 574.625

ИЗУЧЕНИЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ УФ ОБЛУЧЕНИЯ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ, ПЕРЕНОСИМЫХ С БАЛЛАСТНЫМИ ВОДАМИ СУДОВ

© 2017 Фоканов В.П.^{a*}, Гаврилова О.В.^{b**}, Шалларь А.В.^a^a ООО «НПО ЭНТ», г. Санкт-Петербург, 199106;^b Биологический факультет СПбГУ, г. Санкт-Петербург, 199177;e-mail: * fokanov@mail.ru; ** avanti1958@inbox.ru

Поступила в редакцию 01.02.17

Для предотвращения внесения чужеродных организмов в местные водные экосистемы с балластными водами (БВ) судов исследовали технологию обезвреживания морской воды от одноклеточных организмов с помощью ультрафиолетового излучения (УФ). Проведены эксперименты по воздействию излучений ртутных дуговых ламп низкого давления (ЛНД) и среднего давления (ЛСД) на одноклеточные зелёные водоросли: галофильную водоросль *Dunaliella terricola* и эвригалинную водоросль *Asteromonas gracilis*, а также на солеустойчивую бактерию *Nocardia* sp. Определены дозы УФ облучения для десятикратного снижения количества подвижных клеток водорослей и колониеобразующих единиц бактерии. На примере изученных представителей фитопланктона впервые обнаружены различия в характере поражений облучением ЛНД и ЛСД. Установлено, что при облучении ЛСД, в отличие от ЛНД, в инактивации микроорганизмов участвуют, кроме поперечных сшивок азотистых оснований ДНК, и другие механизмы.

Ключевые слова: обезвреживание балластной воды, УФ облучение, ртутные дуговые лампы низкого и среднего давления, *Dunaliella terricola*, *Asteromonas gracilis*, *Nocardia* sp.

Введение

Слив балластных вод (БВ) судов, не обезвреженных от морских организмов, представляет экологическую угрозу внесения чужеродных видов, которые могут серьёзно нарушить местные экосистемы [Звягинцев, Селифонова; 2008, Звягинцев, 2009; Хорошев и др., 2016]. Основным документом, регламентирующим сброс водяного балласта, является Международная конвенция (МК) по контролю и управлению судовыми БВ и осадками, принятая Международной морской организацией в 2004 г. [Международная конвенция..., 2005]. Россия присоединилась к МК, что предполагает обязательное внедрение на судах систем обезвреживания БВ. Согласно требованиям МК, препятствовать распространению чужеродных микроорганизмов с судовыми БВ методом замены балласта вдали от берега.

Российский морской регистр судоходства предъявляет определённые требования к обеззараживанию балластных вод и к испытательным установкам. Обеззараживание воды УФ излучением в настоящее время – одна из наиболее распространённых технологий, получившая широкое промышленное внедрение во всём мире. Под воздействием УФ облучения происходит прекращение деления клеток вследствие блокирования считывания информации в результате образования поперечных сшивок азотистых оснований ДНК.

При применении технологии обезвреживания БВ УФ излучением (оборудование Hyde Marine Inc., Optimarin As, Ecoballast) заполнение балластных танков судов производится через фильтры с размером пор не более 50 мкм, которые задерживают многоклеточные морские организмы, обезвреживание БВ от одноклеточных организмов, бактерий, вирусов,

микроводорослей – УФ излучением. При де-балластировке – только УФ излучением.

Для УФ обезвреживания БВ применяется излучение бактерицидных ультрафиолетовых (УФ) дуговых ламп низкого давления (ЛНД) и среднего давления (ЛСД) [Конев, Волоатовский, 1979; Kalisvaart, 2001; Schalk et al., 2006; Кармазинов и др., 2012].

В работах [Kalisvaart, 2001; Guo et al., 2009] обсуждаются достоинства и недостатки применения ЛНД и ЛСД для дезинфекции воды различного назначения: сточной, плавательных бассейнов и др., на примере санитарно-показательных бактерий, таких как кишечная палочка *Escherichia coli*. На рисунке 1 представлены в относительных единицах спектры излучения этих ламп. Бактерицидный спектр ЛНД представлен резонансной линией ртути 253.8 нм. Представляет интерес возможность выяснить, как влияют различия в спектрах излучения ЛНД и ЛСД на эффективность обезвреживания БВ от некоторых морских одноклеточных организмов.

Цель настоящей работы – изучить эффективность обезвреживания БВ от морских одноклеточных организмов методом УФ облучения.

Материалы и методы

Определение величины D_{90} , дозы УФ облучения для 90% эффективной элиминации организмов, проводилось по стандартной модели [Конев, Волоатовский, 1979]:

$$N = N_0 \cdot 10^{-k \cdot D}; \lg\left(\frac{N_0}{N}\right) = k \cdot D;$$

где: N_0 – начальная концентрация живых клеток, N – концентрация живых клеток после облучения, k – постоянная для данного микроорганизма, D – доза бактерицидного облучения, мДж/см².

При $k = \frac{1}{D_{90}}$ получаем формулу для определения дозы по результатам эксперимента:

$$D_{90} = \frac{D}{\lg\left(\frac{N_0}{N}\right)}.$$

Эксперимент состоял в облучении излучением ЛНД или ЛСД чашек Петри с суспензией, содержащей тест-объекты – живые клетки микроорганизмов, и оценке уменьшения числа живых клеток в зависимости от дозы УФ облучения D .

Доза УФ облучения D – это произведение облучённости в единицах мВт/см² и времени облучения в секундах. При одинаковой облу-

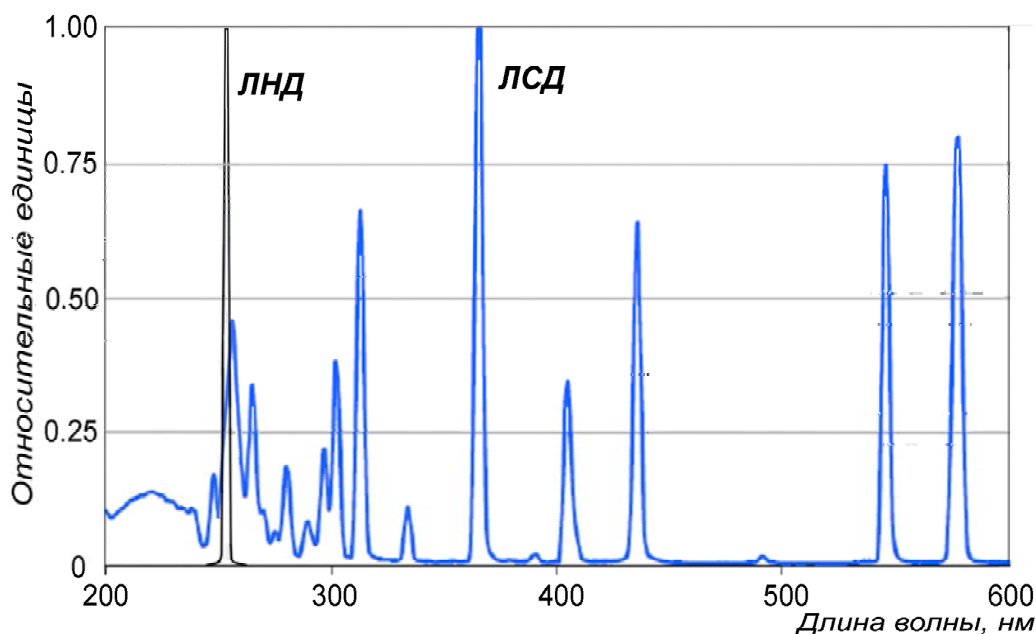


Рис. 1. Спектры излучения ЛНД (чёрная линия) и ЛСД (синяя линия).

ченности доза УФ облучения пропорциональна времени облучения.

В эксперименте участвовали пластиковые чашки Петри диаметром 50 мм и 90 мм с суспензией тест-объектов в искусственной морской воде: «контроль» (без облучения) и чашки с суспензией, облучаемые в течение разного интервала времени, то есть получившие различную дозу УФ облучения D.

УФ мощность ламп измерялась радиометром ТКА (далее, радиометр), в спектральном диапазоне УФ-С радиометра, с последующим расчётом по формуле Кейтца [Bolton, Linden, 2003].

В ЛНД эксперименте лампой LTC 55W/2G11 (LightTech, Венгрия) облучали пять чашек Петри с суспензией тест-объектов, в ЛСД эксперименте лампа DQ3024 (Heraeus, Германия) облучала две чашки Петри с суспензией тест-объектов, облучённость которых также измерялась и контролировалась радиометром в режиме УФ-С.

Для определения значения величины D использовалось среднее значение УФ облучённости чашек Петри. Расчёт значения УФ облучённости чашек Петри на диаметре чашки, параллельном оси лампы, в соответствии с

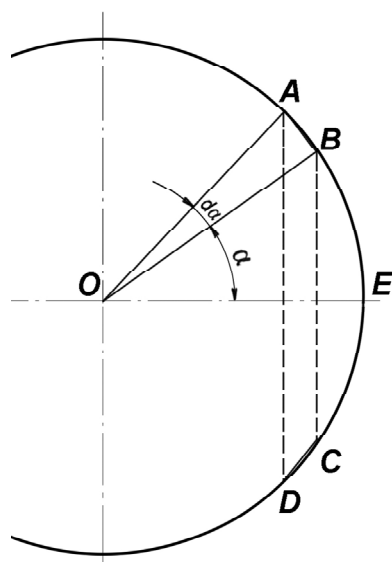


Рис. 2. Фрагмент чашки Петри для пояснения формулы весовой функции.

рекомендациями [Bolton, Linden, 2003], проводился с учётом четырёх поправок: на коэффициент поглощения воды, на отражение излучения от границы воздуха с суспензией, на расходимость падающего на суспензию излучения. Четвёртая поправка, «коэффициент Петри» – отношение средней по площади чашки Петри облучённости к облучённости в центре чашки. Результат расчёта УФ облучённости вдоль диаметра чашки Петри, параллельного оси лампы (рис. 5Б), представляет собой функцию.

Среднее по площади чашки Петри значение УФ облучённости рассчитано с применением весовой функции, учитывающей относительный вклад УФ облучённости элементов чашки Петри.

На рисунке 2 представлен фрагмент поверхности чашки Петри, отрезок диаметра OE – параллелен оси лампы. Для вывода формулы весовой функции площадь чашки Петри поделена на элементы dS, имеющие форму трапеции ABCD, основания которой AD, BC ориентированы перпендикулярно оси лампы.

Весовая функция определяется формулой:

$$\frac{dS}{\pi \cdot r^2} = \left(\frac{2}{\pi}\right) \cdot \sin^2 \alpha d\alpha,$$

где r – диаметр чашки Петри, α – половина центрального угла чашки Петри, опирающегося на хорду BC.

В качестве тест-объектов использовались солеустойчивые микроорганизмы: эукариотическая галофильная водоросль *Dunaliella terricola* Massyuk 1973 (Chlorophyceae; Chlamydomonadales) штамм CALU1006 (рис. 3А); эукариотическая эвригалинная водоросль *Asteromonas gracilis* Artari 1913 (Chlorophyceae; Chlamydomonadales) штамм CALU1373 (рис. 3Б); солеустойчивая коринеформная бактерия *Nocardia* sp. (Actinobacteria; Actinomycetales) (рис. 3В).

Тест-объекты выращивали в течение двух недель в колбах объёмом 250 мл в искусственно приготовленной морской воде. Для эксперимента содержимое колб десятикратно разводили в морской воде и разливали в стерильные чашки Петри с толщиной слоя, равной 1 мм.

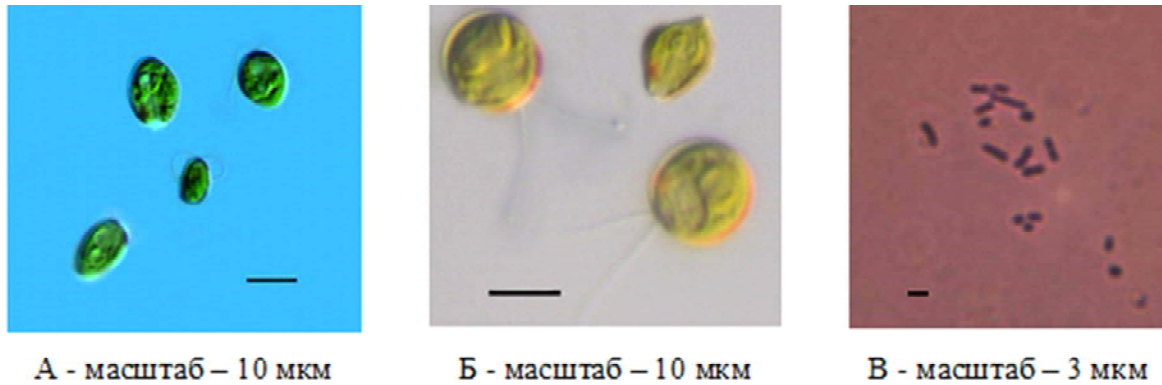


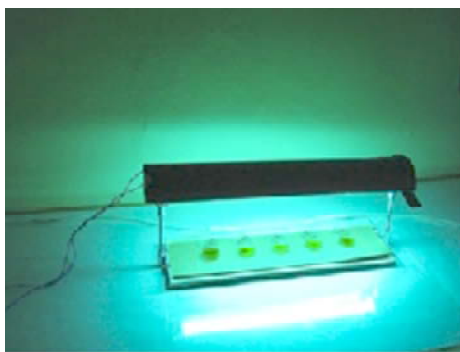
Рис. 3. Тест-объекты: А – *Dunaliella terricola* CALU1006, прижизненный препарат, дифференциционно-интерференционный контраст, масштабная линейка 10 мкм; Б – *Asteromonas gracilis* CALU1373, прижизненный препарат, дифференциционно-интерференционный контраст, масштабная линейка 10 мкм; В – *Nocardia* sp., окраска генциан-виолетом, масштабная линейка 3 мкм.

Результат для каждого времени УФ облучения получали по пяти чашкам Петри. После УФ облучения содержимое пяти чашек Петри помещали в одну ёмкость, которую инкубировали в темноте при комнатной температуре двое суток. Оценка состояния фитопланктона проводилась прямым подсчётом клеток, подвижных и неподвижных, в камерах Горяева – надёжным методом определения степени воздействия внешних факторов на представителей фитопланктона [Балаян, Стом, 1988; Масюк и др., 2007]. Для *Nocardia* sp. было сделано по три эксперимента для каждого времени облучения с пятью чашками. Оценку состояния бактерий проводили после высева суспензии на поверхность плотной (1.5% агара) среды подсчётом числа колониеобразующих единиц (КОЕ). Число КОЕ определялось на пятые сутки инкубации чашек в темноте, при 36 °С.

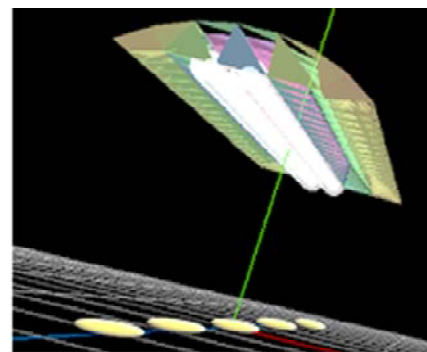
Результаты и обсуждение

ЛНД эксперимент. Экспериментальная установка показана на рисунке 4А. Однородность облучения обеспечивалась U-образной формой лампы с цилиндрическим отражателем. Пять чашек Петри диаметром 5 см с суспензией тест-объекта (рис. 4А), сначала были закрыты пластиной. Облучение начинали после выхода лампы на стационарный режим работы. Начало облучения – удаление экрана вручную, конец облучения – выключение лампы. Время облучения измеряли секундомером.

Были проведены измерения радиометром облучённости в месте расположения центра каждой чашки Петри. Среднее значение УФ облучённости чашек Петри от ЛНД было рассчитано с помощью 3D модели (рис. 4Б). Для учёта отражённой от поверхности отражателя составляющей, его поверхность была раз-



А



Б

Рис. 4. ЛНД эксперимент: А – установка; Б – 3D модель для расчёта средней облучённости на чашках Петри.

Таблица 1. Значения УФ облученности чашек Петри в ЛНД эксперименте

Положение чашки Петри	УФ облученность, Вт/м ²		
	результат измерения радиометром	результат расчёта в центре чашки	результат усреднения по площади чашки
Центральная	55.0	65.7	65.6
Средняя (две)	51.5	62.8	61.3
Крайняя (две)	48.0	54.2	48.9
Среднее значение	50.7	59.9	57.2

бита на 100 000 треугольников и значение УФ облучённости от центра каждого треугольника рассчитывалась с использованием MSSS (multiple segment source summation) приближения [Liu D., 2004]. Результаты измерений и расчётов приведены в таблице 1.

С учётом малой величины угла поля зрения радиометра (20°), для определения дозы D₉₀ были выбраны расчётные значение УФ-С облучённости чашек Петри. Среднее значение облучённости чашек Петри от ЛНД, с учётом четырёх поправок, равно $5.72 \times 0.97 \times 0.975 \times 0.955 = 5.06$ мВт/см².

Отношения концентрации живых (подвижных) клеток после ЛНД облучения к концентрации клеток «без облучения» *A. gracilis* и *D. terricola*, полученные в эксперименте, приведены в таблице 2. Результаты эксперимента с

ЛНД облучением бактерии приведены в таблице 3.

Представленное в таблице 3 значение дозы D₉₀=(15±4) мДж/см² совпало со значением (15÷20) мДж/см² [Masschelein, Rice, 2002], измеренным для той же бактерии в соответствии с рекомендациями [Bolton, Linden, 2003].

ЛСД эксперимент

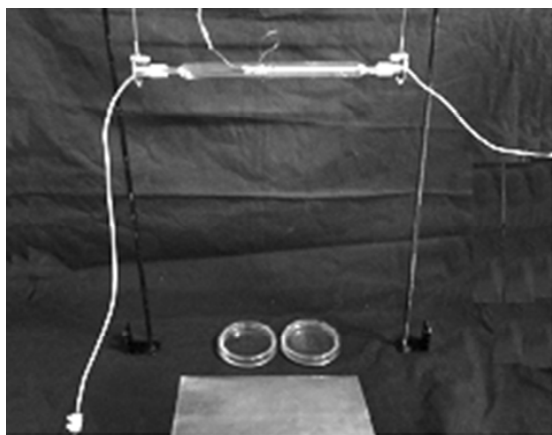
Экспериментальная установка показана на рисунке 5А. Две чашки Петри диаметром 9 см с суспензией тест-объекта, сначала были закрыты пластиной. Облучение начинали после выхода лампы на стационарный режим работы. Начало облучения – удаление пластины вручную, конец облучения – выключение лампы. Время облучения измеряли секундомером.

Таблица 2. Результаты ЛНД эксперимента для микроводорослей

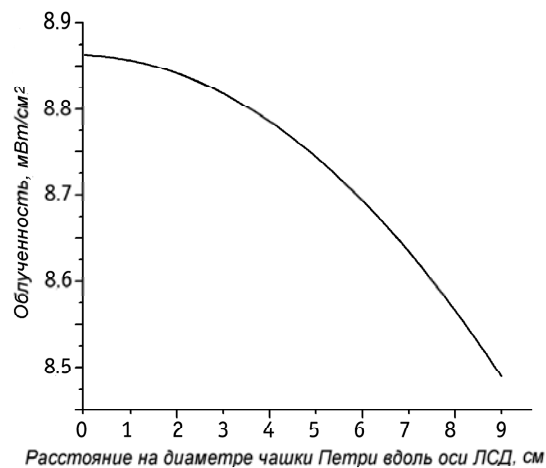
Фито-планктон	Параметр	Время УФ облучения, с / доза D, мДж/см ²			
		20/100	40/200	80/400	160/800
<i>Dunaliella terricola</i> CALU1006	N/N ₀	0.133	0.005	0.0016	–
	D ₉₀ , мДж/см ²	114	87	143	–
	D ₉₀ среднее, мДж/см ²	115 ± 28			
<i>Asteromonas gracilis</i> CALU1373	N/N ₀	–	0.218	0.025	0.012
	D ₉₀ , мДж/см ²	–	303	250	416
	D ₉₀ среднее, мДж/см ²	323 ± 68			

Таблица 3. Результаты ЛНД эксперимента для бактерии *Nocardia* sp.

<i>Nocardia</i> sp.	Время УФ облучения, с / доза D, мДж/см ²				
	0/0 безУФ	10/50	20/100	40/200	80/400
Среднее, КОЕ×10 ³ /мл	199 ± 47	10 ± 7	3 ± 3	0	0
D ₉₀ , мДж/см ²	–	11.6	17.2	–	–
D ₉₀ среднее, мДж/см ²	15 ± 4				



А



Б

Рис. 5. ЛСД эксперимент: А – установка; Б – результат расчёта распределения облучённости на чашках Петри вдоль оси ЛСД.

Мощность излучения ЛСД DQ3024 измерена радиометром с последующим расчётом по формуле Кейтца [Bolton, Linden, 2003].

По результатам наших измерений радиометром в спектральном диапазоне (230–280) нм мощность излучения лампы ЛСД равна 247 Вт, а измеренное фирмой Heraeus значение мощности ЛСД в диапазоне (200–280) нм равнялось 370 Вт.

Для согласования результатов этих измерений, спектр ЛСД (Strahler DQ302) был оцифрован и проинтегрирован в спектральном диапазоне (200–280) нм, в шкале см^{-1} . Отношение измеренных мощностей $370/247 = 1.50$ сопоставимо с отношением площадей соответствующих участков спектра ЛСД, равным 1.52. Следовательно, измерение мощности ЛСД в спектральном диапазоне (230–280) нм радиометром нами выполнено корректно и его можно использовать для расчёта облучённости чашек Петри.

Расчёты облучённости чашек Петри [Ke, Bolton, 2011] показали, что значение облучён-

ности в центре чашек Петри равно 8.8 мВт/см^2 . Поле облучения чашек Петри диаметром 9 см неоднородно (рис. 5Б). Поправки на поглощение излучения суспензией и на отражение от её поверхности равны 0.97 и 0.975, соответственно. Поправка, учитывающая расходимость падающего излучения ЛСД, как и для ЛНД, составляет 0.98. Рассчитанное среднее значение облучённости в области спектра (230–280) нм от ЛСД на поверхности каждой из двух чашек Петри равно 8.9 мВт/см^2 . Следовательно, «коэффициент Петри» для эксперимента ЛСД составляет 0.99. Среднее значение облучённости чашек Петри от ЛСД в области спектра (230–280) нм, с учётом поправок, равно $8.9 \times 0.97 \times 0.98 \times 0.975 \times 0.99 = 8.17 \text{ мВт/см}^2$.

Доза D_{90} для микроводорослей в эксперименте с ЛСД является произведением 8.17 мВт/см^2 и времени облучения в секундах. Результаты эксперимента по облучению ЛСД тест-объектов представлены в таблице 4. В таблице 5 представлены результаты определения дозы D_{90} в ЛНД и ЛСД экспериментах.

Таблица 4. Результаты ЛСД эксперимента

Фитопланктон	Параметр	Время УФ облучения, с / доза D, мДж/см ²			
		5/41	10/82	20/164	40/328
<i>Dunaliella terricola</i> CALU1006	N/N ₀	0.47	0.28	0	0
	D ₉₀ , мДж/см ²	125	148	–	–
	D ₉₀ среднее, мДж/см ²	135 ± 12			
<i>Asteromonas gracilis</i> CALU1373	N/N ₀	0.78	0.55	0	0
	D ₉₀ , мДж/см ²	379	315	–	–
	D ₉₀ среднее, мДж/см ²	347 ± 32			

Таблица 5. Результаты определения дозы бактерицидного излучения D_{90}

Тест-объекты	D_{90} , мДж/см ²	
	при облучении ЛНД	при облучении ЛСД
<i>Dunaliella terricola</i> CALU1006	115 ± 28	135 ± 12
<i>Asteromonas gracilis</i> CALU1373	323 ± 68	347 ± 32
<i>Nocardia</i> sp.	15±4	–

Полученные результаты (табл. 5) показывают одинаковую, в пределах погрешности измерений, эффективность D_{90} поражения одноклеточных водорослей *A. gracilis* и *D. terricola* излучением ламп ЛНД и ЛСД, несмотря на различие их спектральных характеристик (рис. 1). Такой же результат опубликован [Masschelein, Rice, 2002] и для других видов микроорганизмов.

Напрашивается вывод, что оба типа облучателей обеспечивают одинаковый механизм поражения [Конев, Волотовский, 1979], а именно – блокировку считывания информации в результате поперечных сшивок спиралей ДНК.

Рассмотрим зависимость эффекта повреждения ДНК от спектра облучения. На рисунке 6 показаны спектр поглощения ДНК (1) [McCarty et al., 2003] и спектр излучения ЛСД (2) в спектральной области (230–280) нм. Излучение ЛНД в спектральном интервале (230–280) нм полностью (100%) поглощается ДНК,

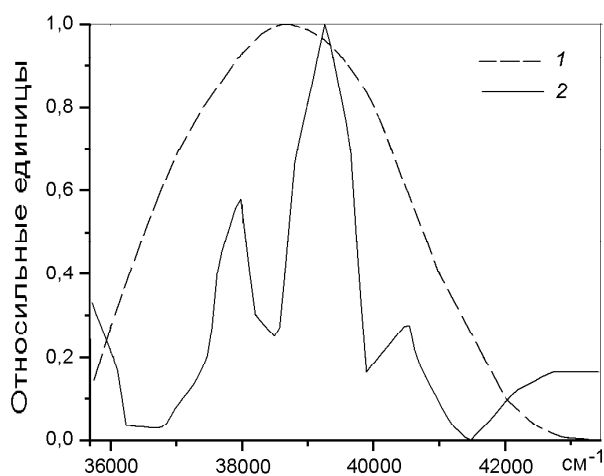


Рис. 6. Нормализованные спектры ДНК и ЛСД в спектральной области (230–280) нм: 1 – спектр поглощения ДНК, 2 – спектр излучения ЛСД.

поскольку спектр её излучения представляет собой линию 253.7 нм. Доля поглощённого ДНК излучения ЛСД составляет 70% (отношение интеграла от произведения функций на рисунке 6 к интегралу от спектра ЛСД).

Только часть спектра ЛСД в области спектра поглощения ДНК ответственна за D_{90} , вызывающую десятикратное снижение подвижности живых клеток. Поэтому равенство, в пределах погрешности измерений, значений D_{90} при облучении ЛСД и ЛНД для фитопланктона можно связать с гибелью клеток из-за деструкции белков при длинах волн больше 280 нм и с повреждениями клеточных мембран при длинах волн меньше 220 нм, то есть излучением ЛСД вне спектра поглощения ДНК [Конев, Волотовский, 1979].

Выводы

Впервые показано влияние спектрального состава излучений ЛНД и ЛСД на эффективность элиминации морских одноклеточных организмов – микроводорослей *Dunaliella terricola* и *Asteromonas gracilis*.

Представленные результаты измерения доз D_{90} при облучении ЛНД и ЛСД для эффективности поражения организмов равной 90% (для снижения концентрации указанных тест-объектов в 10 раз) находятся в пределах диапазона опубликованных данных для фитопланктона [Chevrefils, Caron, 2006]. Величина дозы $D_{90} = (15 \pm 4)$ мДж/см² для солеустойчивой бактерии *Nocardia* sp. при облучении ЛНД близка к значениям $(15 \div 20)$ мДж/см² [Masschelein, Rice, 2002], измеренным для той же бактерии в соответствии с рекомендациями [Bolton, Linden, 2003]. Эта бактерия относится к наиболее устойчивым к УФ облучению представителям бактерий. По данным [Chevrefils,

Caron, 2006] ещё только два вида *Halobacterium salinarum* и *Klebsiella pneumonia* имеют сравнимую устойчивость к облучению ЛНД, $D_{90} = 12$ мДж/см².

Эксперимент показал, что эффективность элиминации организмов морского фитопланктона излучением ЛНД и ЛСД примерно одинакова. При обработке излучением ЛСД около 70% излучения ЛСД в диапазоне (230–280) нм ответственно за поперечные сшивки оснований ДНК. Оставшиеся 30% излучения, вероятно, определяют белковые механизмы поражения, которые не подвержены механизму фоторепарации поперечных сшивок ДНК.

Понятие «доза» облучения ЛСД, с учётом всего спектра излучения (200–600) нм, вызывающего тот или иной эффект для разных микроорганизмов, не годится как критерий для сравнения эффективности дезактивации облучением ЛСД и ЛНД. Для этой цели, как вариант, можно использовать количество затрачиваемой электрической энергии для одинаковой бактерицидной эффективности.

Благодарности

Авторы благодарят А.В. Фоканова и Л.В. Зябрикову за помощь в выполнении эксперимента и оформлении результатов, М.В. Фоканова за модельные расчёты. Тест-объекты получены из коллекции живых культур микроорганизмов ресурсного центра «Культивирование микроорганизмов» научного парка Санкт-Петербургского государственного университета.

Литература

- Балаян А.Э., Стом Д.И. Метод биотестирования по бездвижению клеток водоросли дюналиеллы // Методы биотестирования вод. Черноголовка, 1988. С. 21–23.
- Звягинцев А.Ю. Организация мониторинга балластных вод и морских биоинвазий в дальневосточных морях России // Вестник ДВО РАН. 2009. № 3. С. 32–39.
- Звягинцев А.Ю., Селифонова Ж.П. Исследования балластных вод коммерческих судов в морских портах России // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 2. С. 22–33.
- Кармазинов Ф.В., Костюченко С.В. и др. Ультрафиолетовые технологии в современном мире: Коллективная монография / Под ред. Ф.В. Кармазинова, С.В. Костюченко, Н.Н. Кудрявцева, С.В. Храменкова. Долгопрудный: Издательский Дом «Интеллект», 2012. 392 с.
- Конев С.В., Волотовский И.Д. Фотобиология. 2-е изд. Минск: Издательство БГУ, 1979. 385 с.
- Масюк Н.П., Посудин Ю.И., Лилицкая Г.Г. Фотодвижение клеток *Dunaliella* Teod. (Dunaliellales, Chlorophyceae, Viridiplantae). Киев; Пушино: Электронное изд-во «Аналитическая микроскопия», 2007. 264 с.
- Международная конвенция о контроле судовых балластных вод и осадков и управлении ими 2004 года. СПб.: ЦНИИМФ, 2005. 120 с.
- Хорошев В.Г., Герасимов А.В. и др. Создание опытного образца системы управления балластными водами // Научно-технический сборник РМРС. 2016. № 44/45. С. 8–13.
- Bolton J.R., Linden K.G. Standardization of Methods for Fluency UV Dose Determination in Bench-Scale UV Experiments // J. Environmental Engineering. 2003. 129(3). P. 209–216.
- Chevrefils G., Caron É. UV Dose Required to Achieve Incremental Log Inactivation of Bacteria, Protozoa and Viruses // IUVA News. 2006. 8(1). P. 38–45.
- Guo M., Hu H., Bolton J.R., Gamal El-Din M. Comparison of low- and medium pressure ultraviolet lamps: Photoreactivation of *Escherichia coli* and total coliforms in secondary effluents of municipal wastewater treatment plants // Water Res. M., 2009. 43(3). P. 815–821.
- Kalisvaart B.F. Photobiological effects of polychromatic medium pressure UV lamps // Water Science & Technology. 2001. 43(4). P. 191–197.
- Ke Q.S., Bolton J.R. Ultraviolet Lamp Efficiencies: Modern Derivation of the Keitz Formula and Other Efficiency Issues // 2-nd North American Conference on Ozone, Ultraviolet and Advanced Oxidation Technologies. 2011. Session 12. P. 624–627
- Liu D. Numerical simulation of UV disinfection reactors: impact of fluency rate distribution and turbulence modeling // Master's Thesis. North Carolina State University, 2004.
- Masschelein W.J., Rice R.G. Ultraviolet Light in Water and Wastewater Sanitation. CRC Press Company Boca Raton London New York Washington: LEWIS PUBLISHERS, D.C., ISBN 1-56670-603-3. 2002.
- McCratyR., and others. Modulation of DNA conformation by heart-focused intention. HeartMath Research Center, Institute of HeartMath, 2003, Publication No. 03-008. Boulder Creek, CA.
- Schalk S., Volker A., Erich A., Brieden K., Voronov A., Witzke H. UV-Lamps for Disinfection and Advanced Oxidation – Lamp Types Technologies and Applications // IUVA News. 2006. Vol. 8(1). P. 32–37.

STUDY OF EFFECTIVENESS OF UV IRRADIATION OF SINGLE-CELLULAR ORGANISMS TRANSPORTED WITH BALLAST WATERS OF SHIPS

© 2017 Fokanov V.P.^a*, Gavrilova O.V.^b** , Shallar A.V.^a

^aООО “NPO ENT”, Saint-Petersburg, 199106;

^bBiological Faculty, Saint- Petersburg State University, Saint-Petersburg

e-mail: * fokanov@mail.ru; ** avanti1958@inbox.ru

To prevent the introduction of alien organisms into local ecosystems with ships' ballast water, the technology of decontamination sea water from unicellular organisms with the help of ultraviolet radiation (UV) was investigated. Experiments were carried out on the effects of irradiation of low-pressure (LP) and medium pressure (MP) mercury arc lamps on green unicellular algae: the halophytic alga *Dunaliella terricola*, the euryhaline alga *Asteromonas gracilis* and the salt tolerant bacterium *Nocardia* sp. Doses of UV irradiation have been determined for a tenfold decrease in the number of mobile algal cells and colonies of the forming units of the bacterium. By the example of the phytoplankton studied, differences in the character of lesions with irradiation of LP and MP were found for the first time. It was established that in MP irradiation, in contrast to LP, besides cross-linking of DNA bases, other effects are involved in the inactivation of microorganisms.

Keywords: decontamination of ballast water, mercury arc lamps of low and medium pressure, phytoplankton, UV dosage, CFU, *Dunaliella terricola*, *Asteromonas gracilis*, *Nocardia* sp.

УДК 595.18(28:47)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОЛОВРАТКИ *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В ВОДОЁМАХ И ВОДОТОКАХ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2017 Шурганова Г.В.^{a*}, Гаврилко Д.Е.^{a**}, Ильин М.Ю.^{b***},
Кудрин И.А.^{a****}, Макеев И.С.^{a*****}, Золотарёва Т.В.^{a*****},
Жихарев В.С.^{a*****}, Голубева Д.О.^{a*****}, Горьков А.С.^{a*****}

^a Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского», Нижний Новгород 603950;

^b ГКУ НО «Центр охраны животного мира и водных биологических ресурсов», Нижний Новгород 603011;

e-mail: * galina.nngu@mail.ru; ** dima.gavrillko@mail.ru; *** maxim.ilin@list.ru; **** kudriniv@mail.ru;
***** jgmakeyev@mail.ru; ***** tanjuklina.nn@yandex.ru; ***** slava.zhiharev@ro.ru;
***** dasha-g2011@mail.ru; ***** aleksej.gorkov.94@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.17

В связи с участвовавшими находками чужеродного вида – североамериканской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) – в водоёмах и водотоках России актуальной является задача обобщения сведений о её местонахождениях и экологических потребностях в отдельных регионах. Коловратка *K. bostoniensis* была обнаружена в 32 водных объектах (19 водотоках, 13 водоёмах) Нижегородской области от 55° до 56° с. ш. и от 42° до 43° в. д. В большинстве водных объектов *K. bostoniensis* обнаружена авторами впервые. Вид-вселенец широко распространён в водоёмах и водотоках, различающихся морфометрией, скоростью течения, прозрачностью и цветностью, уровнем pH воды, электропроводностью, трофическим статусом, а также уровнем антропогенного воздействия. *K. bostoniensis* обитает в широком диапазоне загрязнения вод: от II до VI класса качества («чистые – экстремально грязные») воды. Наибольшая частота встречаемости и наибольшие значения плотности коловратки отмечены, преимущественно, в июле, в прудовых расширениях эвтрофированных водотоков с замедленным течением, большим содержанием биогенов и развитой высшей водной растительностью. В ряде водных объектов наблюдалось совместное обитание вселенца и аборигенного вида *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879). В ряде малых водотоков г. Нижний Новгород встречалась только *K. bostoniensis*. Широкое распространение *K. bostoniensis* в Нижегородской области и способность к обитанию в различающихся по комплексу природных факторов и уровню антропогенного воздействия водных объектах могут свидетельствовать о высокой экологической пластичности вида и возможности его дальнейшего расселения.

Ключевые слова: зоопланктон, виды-вселенцы, *Kellicottia bostoniensis*, распространение, водоёмы, водотоки, Нижегородская область.

Введение

В связи с участвовавшими в первые 15 лет XXI века находками североамериканской коловратки *K. bostoniensis* (Rousselet, 1908) в водоёмах и водотоках России интерес исследователей к её распространению и экологическим потребностям не ослабевает. Собран зна-

чительный материал по распространению и возможным путям расселения *K. bostoniensis* в водоёмах и водотоках, расположенных на обширной территории России [Иванова, Телеш, 2004], в Онежском оз. и водоёмах его бассейна, в Ладожском оз. [Лобуничева и др., 2011; Макарецва, Родионова, 2011; Алешина

и др., 2014; Фомина, Сярки, 2015], в озёрах и реках бассейна Верхней и Средней Волги [Жданова, Добрынин, 2011; Лобуничева и др., 2011; Вауанов, 2014], в водохранилищах бассейна Верхней Волги: Ивановском, Угличском и Шекснинском [Лазарева, Жданова, 2014]. К 2015 г. *K. bostoniensis* в бассейне Волги распространилась на юг до 55° с. ш. (озёра бассейнов рек Ока и Пра) и на восток почти до 45° в. д. (р. Керженец, бассейн Чебоксарского водохранилища) [Жданова и др., 2016]. Коловратка обнаружена более чем в 40 водоёмах и водотоках следующих областей: Вологодской, Ленинградской, Новгородской, Тверской, Владимирской, Нижегородской и Рязанской. В Нижегородской обл. находки *K. bostoniensis* приурочены к озёрам Еловое, Рой, Родионово, Свято, Святое Дедовское, Большое, Комсомольское, а также р. Керженец [Вауанов, 2014; Ильин и др., 2014; Шурганова и др., 2015а; Ильин и др., 2016]. Сведения об отдельных находках коловратки в реках, озёрах, водохранилищах области опубликованы авторами статьи в ряде работ [Макеев, Гаврилко, 2013; Ильин и др., 2015; Шурганова и др., 2015а, б; Золотарёва и др., 2016; и др.].

Цель работы – обобщение сведений о местонахождениях *K. bostoniensis* в водоёмах и водотоках Нижегородской обл., а также анализ его экологических потребностей.

Материал и методы

В работе использовались материалы гидробиологических исследований крупных водохранилищ р. Волги: Чебоксарского, Горьковского; рек – притоков первого порядка Чебоксарского водохранилища: Ока, Кудьма, Керженец; малых рек – притоков р. Керженец (Вишня, Чёрная, Пугай, Рустайчик, Макариха, Большая Чёрная, Малая Чёрная, Ухмантей, Чернушка, Бугровка), находящихся в пределах государственного природного биосферного заповедника «Керженский» (далее ГПБЗ, заповедник «Керженский»). Были исследованы р. Серёжа, озёра Великое, Глубокое, Паровое, Долгое, Свято и Протока (водоток между оз. Великое и Свято) в пределах государственного природного заказника «Пустынский» и на

прилегающих территориях; р. Чара и оз. Чарское в пределах памятника природы областного значения «Озеро Чарское и прилегающий лесной массив». Кроме того, использовались материалы, собранные на малых водотоках, протекающих по территории г. Нижний Новгород: реки Чёрная, Левинка, Параша, Ржавка, Вьюница, Гниличка, Старка, Кова, Рахма и Шуваловский канал. Сбор материала проходил на протяжении 2013–2016 гг., преимущественно летом (июль). На отдельных водных объектах (р. Серёжа и озёра Пустынского заказника, городские малые водотоки, Чебоксарское водохранилище с его притоками – реки Ока, Кудьма) исследования проводили с мая по сентябрь.

Пробы зоопланктона отбирали путём тотальных ловов от дна до поверхности сетью Джели (нейлоновое сито с ячейей 70 мкм) или процеживанием 200 л воды через сеть Апштейна (нейлоновое сито с ячейей 70 мкм) в медиальной зоне рек и пелагиали озёр и водохранилищ. Собранные пробы были зафиксированы 40%-м водным раствором формалина, доведённого до 4%-й концентрации, и хранились в гидробиологических склянках. Обработка материала проводилась в соответствии с общепринятыми в практике гидробиологических исследований методами [Методические рекомендации..., 1982]. При определении вида *K. bostoniensis* руководствовались информацией, содержащейся в ряде работ [De Paggi, 2002; Жданова, Добрынин, 2011; Лазарева, Жданова, 2014].

Результаты исследований

Местонахождение вида. Анализ имеющихся в распоряжении авторов данных (рис. 1) и литературных сведений [Вауанов, 2014] показал, что *K. bostoniensis* обитает в 32 водных объектах (19 водотоков, 13 водоёмов) Нижегородской обл. от 55° до 56° с. ш. и от 42° до 43° в. д.

В ряде озёр Нижегородской обл. (Еловое, Рой, Родионово, Святое Дедовское, Комсомольское, Большое) *K. bostoniensis* была обнаружена Н.Г. Баяновым [Вауанов, 2014]. Во всех обследованных водных объектах, рас-

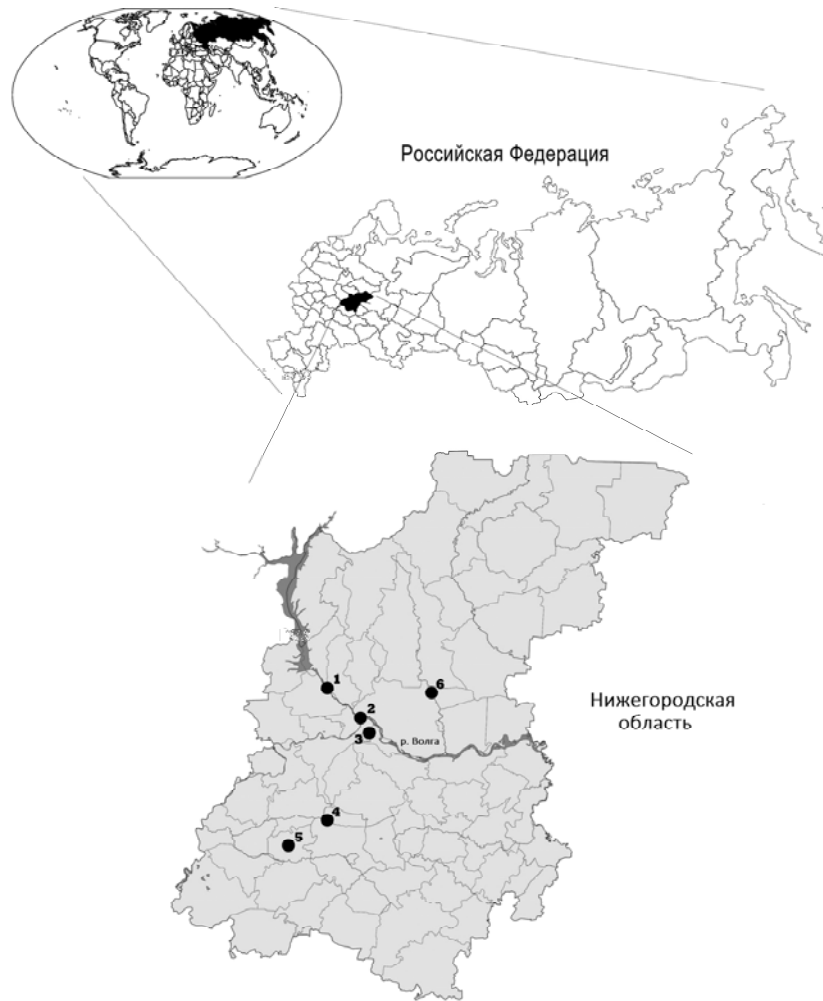


Рис. 1. Карта-схема Нижегородской области с местами находок *K. bostoniensis*. 1 – Верхняя речная часть Чебоксарского водохранилища; 2 – водотоки г. Нижний Новгород; 3 – р. Кудьма; 4 – водные объекты заказника «Пустынский»; 5 – водные объекты памятника природы «Озеро Чарское и прилегающий лесной массив»; 6 – водотоки ГПБЗ «Керженский».

смаатриваемых в настоящей статье, *K. bostoniensis* обнаружена авторами впервые. Исключение составляет оз. Свято, где вселенец был впервые отмечен Н.Г. Баяновым [Вауанов, 2014]. Все водные объекты Нижегородской обл. относятся к бассейну Средней Волги.

Территория водосбора Чебоксарского водохранилища в пределах Нижегородской обл. включает ландшафты лесного Заволжья и лесостепного Правобережья, значительно различающиеся по геологическому строению, рельефу, климату, почвенному и растительному покрову, а также по гидрографии и степени хозяйственного использования. Различия и

особенности водосбора лево- и правобережных притоков водохранилища в значительной степени определяют различия их гидрологического, гидрохимического режимов и т. д. [Харитонычев, 1978; География ..., 1991; Шурганова, 2007; и др.]. Исследованные водные объекты, согласно экологическому зонированию Нижегородской обл. [Брагазин и др., 2014], находятся в районах с разной степенью антропогенной нагрузки.

Обследованные водные объекты различаются происхождением, морфометрией, прозрачностью, уровнем рН воды, электропроводностью, трофическим статусом (табл. 1). Чебоксарское водохранилище характеризуется вы-

Таблица 1. Характеристика водных объектов, в которых обнаружена *Kellicottia bostoniensis*

№ п/п	Водный объект/ координаты	Показатели*					
		1	2	3	4	5	6
1	Чебоксарское водохранилище (верхняя речная часть)	–	6.0	2.2	7.07–8.46	135.3–487.0	Эвтрофный
2	Река Ока 56°19' с. ш. 43°58' в. д.	–	9.0	0.9	8.05–8.78	409.0–524.0	Эвтрофный
3	Река Кудьма 56°9' с. ш. 43°54' в. д.	144.0	8.0	2.1	–	–	Мезотрофно-эвтрофный
Водотоки ГПБЗ «Керженский»							
4	Река Керженец 56°30' с. ш. 44°48' в. д.	290.0	14.8	1.3	6.60–7.70	66.8–100.9	Олиготрофно-мезотрофный
5	Река Рустайчик 56°30' с. ш. 44°47' в. д.	8.5	0.5	0.5	5.50	64.0–82.0	Олиготрофно-мезотрофный
6	Река Чёрная 56°26' с. ш. 44°52' в. д.	16.6	1.5	0.9	5.80	78.0–90.0	Олиготрофно-мезотрофный
7	Река Пугай 56°24' с. ш. 44°57' в. д.	23.0	0.8	0.5	6.30	55.0–78.0	Олиготрофно-мезотрофный
Водные объекты памятника природы «Озеро Чарское и прилегающий лесной массив»							
8	Река Чара 55°31' с. ш. 43°10' в. д.	34.0	1.0	1.0	6.20	93.0	Олиготрофно-мезотрофный
9	Озеро Чарское 55°31' с. ш. 43°11' в. д.	0.31	16.0	1.3	6.10	55.0	Олиготрофно-мезотрофный
Водные объекты заказника «Пустынский» и прилегающих территорий							
10	Река Сережа 55°39' с. ш. 43°36' в. д.	196.0	15.0	1.8	7.46–8.80	221.0	Мезотрофно-эвтрофный
11	Озеро Великое 55°39' с. ш. 43°35' в. д.	0.91	11.0	1.1	8.89–7.65	219.0	Мезотрофно-эвтрофный
12	Протока между озёрами Великое и Свято 55°40' с. ш. 43°34' в. д.	1.7	3.5	1.6	7.10	159.0	Мезотрофно-эвтрофный
13	Озеро Свято 55°43' с. ш. 43°09' в. д.	0.27	14.5	1.6	7.10	69.0	Олиготрофно-мезотрофный
14	Озеро Глубокое 55°40' с. ш. 43°33' в. д.	0.61	10.9	0.9	8.7	220.0	Мезотрофный
15	Озеро Паровое 55°40' с. ш. 43°32' в. д.	0.41	5.2	1.0	7.87–8.45	211.0	Мезотрофный
16	Озеро Долгое 55°40' с. ш. 43°30' в. д.	0.47	4.0	0.9	8.17–8.84	269.0	Мезотрофный

Водотоки г. Нижний Новгород							
17	Шуваловский канал 56°18' с. ш. 43°55' в. д.	6.65	7.0	2.3	6.70–7.70	542.0–659.0	Эвтрофный
18	Река Вьюница 56°13' с. ш. 43°43' в. д.	10.9	3.0	1.0	–	–	Эвтрофный
19	Река Ржавка 56°18' с. ш. 43°57' в. д.	3.5	0.4	0.3	6.65–7.36	–	–
20	Река Параша 56°20' с. ш. 43°50' в. д.	9.0	2.0	0.8	6.54–7.23	267.0–552.0	Эвтрофный
21	Река Левинка 56°20' с. ш. 43°52' в. д.	6.1	2.5	1.0	6.83–7.33	171.0–606.0	Эвтрофный
22	Река Гниличка 56°13' с. ш. 43°44' в. д.	5.6	11.7	1.4	7.35–7.91	–	Эвтрофный
23	Река Чёрная 56°23' с. ш. 43°50' в. д.	19.0	2.0	1.2	6.69–7.30	396.0	–
24	Река Рахма 56°14' с. ш. 44°5' в. д.	18.0	1.5	1.5	8.21–8.45	–	–
25	Река Кова 56°18' с. ш. 44°3' в. д.	11.0	1.5	1.0	7.72–8.27	–	–
26	Река Старка 56°18' с. ш. 44°2' в. д.	4.6	0.5	0.5	7.76–8.42	–	–

* *Примечание:* 1 – Площадь водоёма, км²/ длина рек, км; 2 – глубина, м; 3 – прозрачность, м; 4 – рН; 5 – электропроводность, мкСм/см; 6 – трофический статус; «–» – данные отсутствуют.

сокой проточностью (коэффициент водообмена 20.9) и средней глубиной 4.2 м. Особенность этого водохранилища состоит в формировании его за счёт двух разнородных по комплексу гидрофизических и гидрохимических характеристик водных потоков, поступающих из Горьковского водохранилища и р. Оки [Шурганова, 2007]. Устьевой участок Оки в значительной степени подвержен влиянию промышленно-бытовых сточных вод городов Нижнего Новгорода и Дзержинска [Кривдина, Логинов, 2015]. Таким образом, загрязнённая река даёт значительную биогенную нагрузку на средний речной участок Чебоксарского водохранилища [Бикбулатов и др., 2002].

Все исследованные озёра являются небольшими (< 1 км²), карстового происхождения, трофический статус озёр оценивается в пре-

делах от олиготрофно-мезотрофного до мезотрофно-эвтрофного типа. Большинство озёр имеют преимущественно нейтральную и слабощелочную реакцию среды, за исключением оз. Чарского с гумифицированной водой и кислой реакцией среды (табл. 1).

Для водотоков Нижегородского Заволжья (р. Керженец и её притоки) характерны значительные скорости течения, повышенная гумификация (93–410° Pt-Co шкалы), нейтральная и слабокислая реакция среды (5.5–7.6), низкие значения электропроводности (69.0–269.0 мкСм/см) и, по заключению альгологов [Воденеева и др., 2014], характеризуются олиго-мезотрофией. В отличие от них, реки Нижегородского Предволжья (р. Серёжа, р. Кудьма), медленно текущие, характеризуются более низкой цветностью (10.2–143.0° Pt-Co шкалы),

более высокой электропроводностью воды (55.0–1913.5 мкСм/см), нейтральной и слабощелочной реакцией среды (6.1–8.9), большим содержанием биогенов и их большей доступностью и, соответственно, мезоэвтрофией – эвтрофией [Воденеева и др., 2014].

Водотоки Нижнего Новгорода протекают по двум ландшафтными зонам – Балахнинский низинный полесский край (заречная часть города) и Приокско-Волжский правобережный край (нагорная часть города) [Харитонычев, 1974] и подвержены значительному многоплановому антропогенному воздействию. По классу качества вод, оценённому на основе гидрохимических показателей, водотоки относятся к «грязным» – «экстремально грязным» [Кудрин, 2016]. Большинство водотоков заречной части города эвтрофированы (табл. 1).

В озёрной части Горьковского водохранилища (от г. Юрьево до плотины Нижегородской ГЭС) (2015–2016 гг.), в верхнем, среднем и нижнем течении рек – притоков р. Керженец: Вишня, Макариха, Большая Чёрная, Малая Чёрная, Ухмантей, Чернушка, Бугровка, протекающих по территории заповедника «Керженский» (2013–2015 гг.), *K. bostoniensis* не обнаружена. Встречаемость вида в регионе составляет 80%.

Численность вида. Результаты сезонных исследований (с мая по сентябрь) показали следующее. В Чебоксарском водохранилище коловратка была отмечена в июне, июле и сентябре, в устьевом участке р. Ока – в июне и сентябре разных лет (табл. 2.), в р. Кудьма – в июле.

В водных объектах заказника «Пустынский» *K. bostoniensis* зарегистрирована в мае, июле, сентябре разных лет. В водотоках г. Нижний Новгород коловратка была обнаружена в мае, июне, июле, августе и сентябре разных лет (табл. 2.). В водотоках заповедника «Керженский» (р. Керженец, устьевые участки рек Рустайчик, Чёрная, Пугай), а также в р. Чара и оз. Чарском *K. bostoniensis* отмечена в июле разных лет. Наиболее частое обнаружение коловратки *K. bostoniensis* в абсолютном большинстве водных объектов отмечалось в лет-

ний период, преимущественно, в июле (табл. 2).

Плотность коловратки в разных исследованных водных объектах существенно изменялась (табл. 2). В Чебоксарском водохранилище, в р. Керженец и её притоках, в оз. Чарском и р. Чаре численность коловратки была, преимущественно, низкой (не более 18.2 тыс. экз./м³). Вклад численности *K. bostoniensis* в общую численность зоопланктона не превышал 45.6% для р. Кудьма и 18.2% для оз. Чарское (табл. 2).

Для р. Серёжа (заказник «Пустынский») в отдельные периоды наблюдений доля чужеродной коловратки в общей численности зоопланктона достигала 60.7% (сентябрь 2014 г.) и 63.9% (июль 2013 г.). В оз. Великое вклад коловратки *K. bostoniensis* в общую численность зоопланктона был существенно ниже (табл. 2). В озёрах заказника «Пустынский» и Протоке между озерами Великим и Свято доля коловратки *K. bostoniensis* достигала 45.5–47.9% от общей численности зоопланктона. При этом наиболее высокие показатели плотности коловратки были зарегистрированы в эвтрофированной Протоке между оз. Великое и оз. Свято, в олиго-мезотрофном оз. Свято и мезотрофном оз. Паровое.

Водотоки г. Нижний Новгород характеризовались преимущественно, низкими показателями плотности *K. bostoniensis* (табл. 2). Исключения составили прудовые расширения р. Левинка (июль 2013 г.) и р. Гниличка (июль 2014 г.). При этом общая численность коловратки в р. Гниличка составила 17.7% от общей численности зоопланктона, а в р. Левинка достигала 97.9% от суммарной численности зоопланктона и 98.8% от численности коловраток.

В целом в состав доминантных видов (> 10% общей плотности зоопланктона) *K. bostoniensis* входила в разные периоды наблюдений в 14 обследованных разнотипных водных объектах Нижегородской обл. (табл. 2).

Обсуждение результатов

K. bostoniensis была выявлена авторами в разнотипных водоёмах и водотоках Нижегородской обл., расположенных на территориях, различающихся по геологическому строению,

Таблица 2. Численность (тыс. экз./м³) *Kellicottia bostoniensis* в исследованных водных объектах

Водоём/водоток	Период исследований	N, тыс. экз./м ³	N / N _{tot} , %	N / N _{tot} , %
Чебоксарское водохранилище	07.2015	0.02–0.39	0.1–1.0	0.1–1.8
	09.2015	0.02	0.1	0.2
	06.2016	0.02–0.28	0.2–3.1	0.5–4.7
	07.2016	0.01	0.2	1.3
Река Ока	09.2015	0.39	0.4	0.4
	06.2016	0.79	15.2	18.7
Река Кудьма	07.2013	0.07–3.28	1.0–45.6	1.1–49.9
	07.2013	0.01–0.21	0.5–4.5	1.16–4.8
Водотоки ГПБЗ «Керженский»				
Река Керженец	07.2013	0.005	1.0–9.1	1.1–33.3
	07.2014	0.005–0.067	1.2–3.3	2.0–4.8
	07.2015	0.013–0.026	1.1–2.5	2.2–4.3
Река Рустайчик	07.2013	0.01	0.9	1.7
Река Чёрная	07.2014	0.025	4.2	7.04
Река Пугай	07.2014	0.005	1.5	2.6
Водные объекты памятника природы «Озеро Чарское и прилегающий лесной массив»				
Река Чара	07.2014	0.01–0.33	0.01–0.03	0.02–0.07
Озеро Чарское	07.2014	0.07–18.22	0.1–18.2	0.2–41.6
Водные объекты заказника «Пустынский» и прилегающих территорий				
Река Серёжа	07.2013	1.9–179.3	0.4–63.9	0.6–81.5
	05.2014	0.26–7.8	0.65–2.6	1.2–3.3
	07.2014	1.0–23.1	0.4–3.2	0.5–4.6
	09.2014	0.04–345.9	0.01–60.7	0.1–66.8
	07.2015	0.39–0.02	0.07–1.1	0.8–7.8
	07.2016	0.4–9.6	0.3–1.1	0.6–1.8
Озеро Великое	07.2013	3.1–14.3	0.4–4.7	0.7–7.1
	05.2014	0.01–40.9	0.001–3.7	0.001–4.4
	07.2014	1.8–11.8	0.4–3.6	0.6–7.2
	09.2014	0.01–0.6	0.001–0.07	0.002–0.1
	07.2015	0.88	0.23	0.44
Протока между оз. Великое и оз. Свято	07.2013	12.6–305.4	5.6–34.1	7.8–55.4
	07.2014	0.32–10.04	0.03–47.9	0.1–60.6
Озеро Свято	07.2013	46.3–214.6	14.9–45.5	31.8–64.5
	07.2014	18.3–90.7	26.6–40.9	53.9–57.5
	07.2015	0.098–0.39	1.0–4.4	2.1–12.0
Озеро Глубокое	07.2014	4.2–142.1	0.6–18.5	2.4–32.1
Озеро Паровое	07.2014	0.39–286.5	0.1–35.8	0.2–60.8
Озеро Долгое	07.2014	1.6–80.5	0.2–9.5	0.7–29.8
Водотоки г. Нижний Новгород				
Шуваловский канал	07.2013	0.01–9.36	0.2–82.5	0.45–92.7
	08.2013	0.01–0.20	0.01–3.1	0.02–12.3
	09.2013	0.01	0.005	0.01
	05.2014	0.01–0.16	0.004–0.06	0.005–0.06
	07.2014	0.02–7.13	0.8–1.6	1.8–3.6
	09.2014	0.01–1.77	0.06–1.3	0.09–1.5
	06.2015	0.07–0.01	0.003–0.01	0.004–0.13
	07.2015	0.07	0.02	0.1
Река Вьюница	07.2013	0.89	0.39	10.1
Река Ржавка	07.2014	0.01–0.06	1.2–1.4	1.9–4.7
Река Параша	07.2014	0.01–0.17	1.3–27.4	12.5–49.3
	08.2015	0.09–0.16	0.9–1.8	1.4–3.3

Река Левинка	07.2013	7.8–566.2	67.8–97.9	94.9–98.8
	07.2014	0.03–0.82	0.39–4.9	11.6–22.6
	06.2015	0.013–0.09	0.01–0.03	0.3–2.8
	07.2015	0.007–0.013	0.09–0.11	0.3–2.1
	08.2015	0.007–0.02	0.3–0.8	1.0–2.3
Река Гниличка	06.2014	0.003–0.70	0.002–0.33	0.01–0.5
	07.2014	13.1–134.5	12.5–17.7	28.2–38.2
Река Чёрная	07.2014	0.3	4.5	8.9
Река Рахма	07.2014	0.007	0.3	0.7
Река Кова	07.2014	0.013	7.2	65.0
	05.2015	0.005	14.29	50.0
	09.2015	0.005	5.3–33.3	50.0–100.0
Река Старка	05.2015	0.005	7.69–50.0	16.67–50.0

Примечание. N/N_{tot} – отношение численности *K. bostoniensis* к общей численности зоопланктона; N/N_{rot} – отношение численности *K. bostoniensis* к численности коловраток.

рельефу, климату, почвенному и растительному покрову, гидрографии, а также степени антропогенной нагрузки. Водные объекты, в которых обнаружен чужеродный вид, различаются происхождением, морфометрией, скоростью течения, прозрачностью, уровнем pH воды, электропроводностью, трофическим статусом, уровнем загрязнения.

Коловратка распространена как в озёрах с глубинами до 14.5 м (оз. Свято), так и в мелководных малых реках, глубины которых не превышают 0.5 м (реки Ржавка, Старка).

Диапазон активной реакции среды водных объектов Нижегородской обл., в которых обитает *K. bostoniensis* от кислой (pH 5.5) (р. Рустайчик, приток р. Керженец в пределах заповедника «Керженский») до нейтральной и слабощелочной (pH 8.89) (карстовое оз. Великое в пределах заказника «Пустынский»). Нахождение вида-вселенца в сравнительно широком диапазоне условий среды (pH 4.8–8.5) было отмечено для водоёмов Швеции, находящихся под влиянием стоков целлюлозно-бумажной промышленности [Arnemo et al., 1968]. Диапазон обитания *K. bostoniensis* в водоёмах Европейской России широк и составляет от pH 4.5 (оз. Трестино) до 9.5 (Ладожское оз.) [Жданова и др., 2016].

Вид-вселенец был зарегистрирован авторами в условиях повышенной гумификации (93–410° Pt-Co шкалы) и низких значений электропроводности (66.8–101.0 мкСм/см) (р. Керженец) и условиях низкой цветности (10.2–

143.0° Pt-Co шкалы) и более высокой электропроводности воды (до 659 мкСм/см) (Шуваловский канал). В России *K. bostoniensis* встречается в диапазоне цветности 30–680° Pt-Co шкалы [Жданова и др., 2016]. Полученные для Нижегородской обл. результаты входят в этот интервал.

Проведённые исследования показали, что в разные годы наблюдений *K. bostoniensis* регистрировалась в ряде водных объектов в разные периоды исследования: с мая по сентябрь. При этом наибольшая частота встречаемости коловратки во всех обследованных водных объектах отмечена, преимущественно, в июле (табл. 2). В июле также зарегистрированы наибольшие значения плотности *K. bostoniensis* (табл. 2). Следует отметить, что максимальные значения плотности (566.2 тыс. экз./м³) отмечены в июле 2013 г. при достаточно высокой температуре воды (24–25 °С) в прудовом расширении эвтрофной р. Левинка (табл. 2), где доля *K. bostoniensis* достигала 97.9% от общей численности зоопланктона.

Максимальные значения плотности вида-вселенца отмечены в карстовых озёрах Пустынской озёрно-речной системы (олиготрофно-мезотрофного полигуозного с нейтральным значением pH оз. Свято; до 45.5% от общей численности зоопланктона) и медиали мезогуозных слабощелочных водотоков с замедленным течением и развитой высшей водной растительностью – р. Серёжа и Протоке, соединяющей оз. Великое и оз. Свято

(табл. 2). Следует отметить, что численность *K. bostoniensis* достигала 63.9% и 60.7% от общей численности зоопланктона в июле и сентябре в р. Серёжа, 45.5% и 47.9% от общей численности зоопланктона в июле разных лет в оз. Свято и Протоке.

В целом значения плотности *K. bostoniensis* в водных объектах Нижегородской обл. не велики, часто они не превышали 0.1 тыс. экз./м³ (табл. 2). Наибольшие значения плотности коловратки отмечены в июле, при температуре воды 24.8 °С, преимущественно, в прудовых расширениях эвтрофированных водотоков с замедленным течением, большим содержанием биогенов и их большей доступностью, и развитой высшей водной растительностью.

Кроме комплекса природных факторов, по которым различаются обследованные водные объекты Нижегородской обл., они испытывают разную степень антропогенного воздействия, включающего как загрязнение органическими веществами, так и комплексное загрязнение, составляющей которого являются токсические вещества. Согласно экологическому зонированию Нижегородской обл. [Брагазин и др., 2014], большинство водных объектов расположены на территориях, характеризующихся слабой и умеренной антропогенной нагрузкой. Водные объекты, в которых была найдена *K. bostoniensis*, находятся в широком диапазоне антропогенной нагрузки: от минимальной, фоновой (р. Керженец и её притоки – реки, протекающие по территории заповедника «Керженский») до сильной нагрузки, которую испытывают городские малые водотоки. Воды р. Керженец по гидрохимическим показателям относятся к II классу качества («чистые» воды), городские водотоки характеризуются IV–VI классом качества вод («грязные – экстремально грязные»). Следует отметить, что плотность коловратки в чистой р. Керженец и устьевых участках её притоков, также как и в загрязнённых городских малых водотоках, была низкой (не более 0.1 тыс. экз./м³). Существенное повышение плотности коловратки отмечено в эвтрофных водотоках с замедленным течением и развитой высшей водной растительностью.

В обследованных нами водных объектах *K. bostoniensis* была зарегистрирована как отдельно от аборигенного вида *K. longispina*, так и вместе с ним. В ряде водных объектов встречалась исключительно *K. bostoniensis* (малые водотоки Нижнего Новгорода: реки Вьюница, Ржавка, Кова, Старка, Гниличка). В озёрной части Горьковского водохранилища обитает *K. longispina*, при этом *K. bostoniensis* зарегистрирована не была. По литературным данным [Жданова и др., 2016], в крупных водохранилищах Верхней Волги на большинстве участков зарегистрирована исключительно *K. longispina*. Следовательно, чужеродный вид наиболее широко распространён в Чебоксарском водохранилище, относящемся к водохранилищам Средней Волги по сравнению с Верхневолжскими водохранилищами.

Заключение

В Нижегородской обл. к 2017 г. американская коловратка *K. bostoniensis* зарегистрирована нами и Н.Г. Баяновым [Баянов, 2014] в 32 водных объектах (19 водотоков и 13 водоёмов), от 55° до 56° с. ш. и от 42° до 43° в. д. Среди обследованных водных объектов во всех водотоках и большинстве водоёмов авторами статьи вид-вселенец *K. bostoniensis* обнаружен впервые.

Коловратка обитает в разнотипных водоёмах и водотоках Нижегородской обл., расположенных на территориях, различающихся по геологическому строению, рельефу, климату, почвенному и растительному покрову, гидрографии и степени хозяйственного использования. Обследованные водоёмы и водотоки различаются по морфометрии, скорости течения, прозрачности и цветности воды, уровню pH, электропроводности. Различен трофический статус водных объектов (от олиготрофно-мезотрофного до эвтрофного), а также класс качества воды по гидрохимическим показателям (от II – чистые воды до VI – экстремально грязные воды).

K. bostoniensis обитает в водоёмах со значительным диапазоном активной реакции среды: от кислой 5.5 (р. Рустайчик, приток р. Керженец в пределах заповедника «Керженский») до

нейтральной и слабощелочной 8.89 (карстовое оз. Великое в пределах заказника «Пустынский»). Коловратка не требовательна к изменениям гумификации и электропроводности.

В целом значения плотности *K. bostoniensis* в водных объектах Нижегородской обл. не велико (< 0.1 тыс. экз./м³). Максимальное значение плотности (566.2 тыс. экз./м³) отмечено в июле 2013 г. в прудовом расширении р. Левинка, где *K. bostoniensis* достигала 97.9% от общей численности зоопланктона. Наибольшие показатели плотности чужеродного вида были зарегистрированы в эвтрофированных водотоках с замедленным течением и хорошо развитой высшей водной растительностью в условиях высоких (до 25 °С) температур воды.

В водных объектах Нижегородской обл. *K. bostoniensis* зарегистрирована как отдельно от аборигенного вида *K. longispina*, так и совместно с ним. В малых водотоках г. Нижний Новгород (реки Вьюница, Ржавка, Кова, Старка, Гниличка) встречалась исключительно *K. bostoniensis*, напротив, в озёрной части Горьковского водохранилища была отмечена исключительно *K. longispina*.

Результаты наших исследований соответствуют результатам, полученным группой авторов, исследовавших разнотипные водоёмы Европейской России [Жданова и др., 2016], а также различающиеся по морфометрии, абиотическим и биотическим условиям среды водоёмы Западной Европы [Eloranta, 1988; Balvay, 1994; Jarvinen et al., 1995; и др.].

Широкое распространение *K. bostoniensis* в Нижегородской обл. и способность к обитанию в различающихся по комплексу природных факторов и уровню антропогенного воздействия водоёмах и водотоках может свидетельствовать о высокой экологической пластичности вида и возможности его расселения.

Литература

- Алешина Д.Г., Курашов Е.А., Родионова Н.В., Гусева М.А. Современное состояние весеннего зоопланктона притоков Ладожского озера // Вода: химия и экология. 2014. № 4. С. 64–71.
- Бикбулатов Э.С., Степанова И.Э., Бикбулатова Е.М. Биогенные элементы и органическое вещество в Чебоксарском водохранилище в летнюю межень 2001 г. // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. всерос. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья. Ярославль: ЯГТУ, 2002. С. 34–35.
- Брагазин А.А., Маркелов И.Н., Нижегородцев А.А., Басуров В.А. Экологическое зонирование Нижегородской области // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2014. № 1. С. 157–161.
- Воденеева Е.Л., Охапкин А.Г., Старцева Н.А. Структурные особенности речного фитопланктона Средневолжского бореально-неморального экотона // XI съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук: Тезисы докладов. Красноярск, 22–26 сентября 2014 г. Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2014. С. 33?34.
- География Нижегородской области. Нижний Новгород: Волго-Вятское кн. изд-во, 1991. 207 с.
- Жданова С.М., Добрынин А.Э. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 45–52.
- Жданова С.М., Лазарева В.И., Баянов Н.Г., Лобуничева Е.В., Родионова Н.В., Шурганова Г.В., Кулаков Д.В., Ильин М.Ю. Распространение и пути расселения американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 8–22.
- Золотарёва Т.В., Жихарев В.С., Ильин М.Ю., Шурганова Г.В. Показатели количественного развития вида-вселенца *Kellicottia bostoniensis* и аборигенного вида *Kellicottia longispina* в пелагиали двух разнотипных карстовых озёр Нижегородской области // Материалы Всероссийской молодежной гидробиологической конференции «Перспективы и проблемы современной гидробиологии», пос. Борок, Ярославская область, 10?13 ноября 2016 г. Ярославль: Филигрань, 2016. С. 81–83.
- Иванова М.Б., Телеш И.В. Сезонная и межгодовая динамика планктонных коловраток и ракообразных // Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа / Под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой. М: Научный мир, 2004. С. 71–83.
- Ильин М.Ю., Кудрин И.А., Шурганова Г.В. Видовая структура зоопланктона малых рек ГПБЗ «Керженский» Нижегородской области // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Материалы II Всероссийской школы-конференции, 18–22 ноября 2014 г.: В 2 т. Ярославль: Филигрань, 2014. Т. 2. С. 168–172.
- Ильин М.Ю., Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Кудрин И.А. Роль вида-вселенца *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) в видовой структуре зоопланктонных сообществ озера Чарское и реки Чара Нижегородской области // Актуальные проблемы планктонологии: Материалы II Международной конференции с таксономическим тренингом для молодых учё-

- ных, 14-18 сентября 2015 г. Калининградский гос. технический ун-т. Светлогорск: КГТУ, 2015. С. 98.
- Ильин М.Ю., Кудрин И.А., Золотарёва (Куклина) Т.В., Шурганова Г.В. Биоиндикация водных объектов особо охраняемых территорий Нижегородской области на основе анализа видовой структуры зоопланктона // *Вода: химия и экология*. 2016. № 3. С. 60–66.
- Кривдина Т.В., Логинов В.В. Многолетняя динамика гидрохимического режима Чебоксарского водохранилища за период с 1980 по 2014 г. // *Эколого-биологические особенности Чебоксарского водохранилища и водоёмов его бассейна: Сборник научных трудов ФГБНУ «ГосНИОРХ»* / Под ред. А.А. Дерман. СПб.: Прозвет, 2015. С. 62–76.
- Кудрин И.А. Видовая структура и пространственное размещение зоопланктонных сообществ в условиях антропогенного воздействия (на примере Чебоксарского водохранилища и его притоков): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Н. Новгород, 2016. 25 с.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водохранилищах Верхней Волги // *Биология внутренних вод*. 2014. № 3. С. 63–68.
- Лобуничева Е.В., Ивичева К.Н., Макаренкова Н.Н. Результаты первых гидробиологических исследований водоёмов района Атлеки // *Краеведческие (природоведческие) исследования на Европейском Севере: Матер. Вологодской науч.-практической конф. Череповец, 29–30 ноября 2011*. Череповец: Череповецкое музейное объединение, 2011. С. 25–31.
- Макарцева Е.С., Родионова Н.В. Первые находки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet 1908) (Rotifera, Brachionidae) в озёрах Ладожском и Охотничьем // *Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. Минск: Издат. центр Белорусского гос. ун-та, 2011*. С. 222.
- Макеев И.С., Гаврилко Д.Е. Видовое разнообразие зоопланктона как показатель экологического состояния малых водотоков Нижнего Новгорода // *Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы V Междунар. науч. конференции: В 2 ч. / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола, 2013. Ч. 1. С. 131–134*.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах // *Зоопланктон и его продукция*. Л.: Гос. НИИ озёр. и реч. рыб. хоз-ва, 1982. 33 с.
- Фомина Ю.Ю., Сярки М.Т. Зоопланктон Онежского озера, биоразнообразие и продуктивность // *Биоразнообразии наземных и водных животных. Зооресурсы: III Всероссийская научная Интернет-конференция с междунар. участием*. Казань: ИП Синяев Д.Н., 2015. С. 71–74.
- Харитонычев А.Т. Природные зоны и ландшафты // *Природа Горьковской области*. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. С. 11–50.
- Харитонычев А.Т. Природа Нижегородского Поволжья: История, использование, охрана. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1978. 175 с.
- Шурганова Г.В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Н. Новгород, 2007. 48 с.
- Шурганова Г.В., Ильин М.Ю., Кудрин И.А., Гаврилко Д.Е. Планктонные виды – вселенцы водотоков Нижегородской области // *Актуальные проблемы планктонологии: Материалы II Междунар. конф. с таксономическим тренингом для молодых учёных, 14–18 сентября 2015 г. Калининградский гос. технический ун-т. Светлогорск: КГТУ, 2015а*. С. 135–136.
- Шурганова Г.В., Кудрин И.А., Гаврилко Д.Е., Макеев И.С., Ильин М.Ю., Горьков А.С. Зоопланктон малых водотоков урбанизированных территорий (на примере г. Нижний Новгород) // *Вода: химия и экология*. 2015б. № 12. С. 48–55.
- Arnemo R., Berzins B., Gronberg B., Mellgren I. The Dispersal in Swedish Waters of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) (Rotatoria) // *Oikos*. 1968. Vol. 19. No 2. P. 351–358.
- Balvay G. First Record of the Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in France // *J. Plankton Res.* 1994. Vol. 16. No 8. P. 1071–1074.
- Bayanov N.G. Occurrence and abundance level of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in lakes of the Nizhniy Novgorod region // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2014. Vol. 5. No 2. P. 111–114.
- De Paggi J. New Data on the Distribution of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae): Its Presence in Argentina // *Zool. Anzeiger*. 2002. 241. P. 363–368
- Eloranta P. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), a Plankton Rotifer Species New to Finland // *Ann. Zool. Fennici*. 1988. 25. P. 249–252.
- Jarvinen M., Kuoppamäki K., Rask M. Responses of phyto- and zooplankton to liming in a small acidified humic lake // *Water, Air and Pollution*. 1995. Vol. 85. P. 943–948.

DISTRIBUTION OF ROTIFER *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) IN RESERVOIRS AND STREAMS OF NIZHNI NOVGOROD REGION

© 2017 Shurganova G.V.^{a,*}, Gavrilko D.E.^{a,**}, Il'in M.Iu.^{b,***},
Kudrin I.A.^{a,****}, Makeev I.S.^{a,*****}, Zolotareva T.V.^{a,*****},
Zhikharev V.S.^{a,*****}, Golubeva D.O.^{a,*****}, Gorkov A.S.^{a,*****}

^aLobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Nizhni Novgorod, 603950, Russia;

^bGKU NO "Center for Protection of Fauna and Water Biological Resources",
Nizhni Novgorod, 603011, Russia.

E-mail: *galina.nngu@mail.ru; ** dima.gavrilko@mail.ru; *** maxim.ilin@list.ru; **** kudriniv@mail.ru;
***** igmakeyev@mail.ru; ***** tanyakuklina.nn@yandex.ru; ***** slava.zhikharev@ro.ru;
***** dasha-g2011@mail.ru; ***** aleksej.gorkov.94@mail.ru

In connection with the findings of the invasive North American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in the ponds and streams of Russia it is urgent to summarize information about its locations and environmental needs in certain regions. Rotifer *K. bostoniensis* lives in 32 waterbodies (19 streams, 13 reservoirs) of Nizhni Novgorod region from 55° N to 56° N and from 42° E up to 43° E. Authors found *K. bostoniensis* in the majority of waterbodies for the first time. Species-invader spreads widely in lakes and rivers with different morphometry, flow rate, clarity and chromaticity, pH, conductivity, trophic status, and level of human impact. *K. bostoniensis* lives in a wide range of water pollution: from II to VI quality class ("clean - extremely dirty" water). The highest frequency of occurrence and the greatest values of the rotifer density are observed mainly in July, in ponds of eutrophic streams with slow current, high content of nutrients and macrophytes. In a number of observed waterbodies the invader and native species *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) are living together. In a number of small streams of Nizhni Novgorod only *K. bostoniensis* was met. Wide spreading of the *K. bostoniensis* in the Nizhni Novgorod region and its ability of living in different complex of natural factors and level of human impact on waterbodies indicates, perhaps, a high ecological plasticity of the species and ability to further expansion.

Keywords: zooplankton, invasive species, *Kellicottia bostoniensis*, distribution, reservoirs, streams, Nizhni Novgorod region.