

ISSN 1996–1499

2018 №1



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>Бурда Р.И., Конякин С.Н.</i> СПОНТАННОЕ РАССЕЛЕНИЕ ВИДОВ РОДА <i>JUGLANS</i> L. В ЛЕСАХ И ПАРКАХ КИЕВА	2
<i>Веселкин Д.В., Киселева О.А., Екишбаров Е.Д., Рафикова О.С., Коржиневская А.А.</i> БОГАТСТВО И ЧИСЛЕННОСТЬ ПРОРОСТКОВ ИЗ ПОЧВЕННОГО БАНКА СЕМЯН В КУРТИНАХ ИНВАЗИВНОГО ВИДА <i>ACER NEGUNDO</i> L.	18
<i>Ворошилова И.С., Ежова Е.Е., Павлова В.В.</i> ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЕРВОЙ БАЛТИЙСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ <i>RANGIA</i> <i>CUNEATA</i> (BIVALVIA: MACTRIDAE)	26
<i>Емец В.М.</i> НАХОДКИ КОРОВКИ <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) В ВОРОНЕЖСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ РФ)	33
<i>Кассал Б.Ю.</i> ИНВАЗИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ НОРКИ В ОМСКОЙ ОБЛАСТИ	38
<i>Куклина А.Г., Кузнецова О.И., Шанцер И.А.</i> МОЛЕКУЛЯНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ ИРГИ (<i>Amelanchier</i> Medik.)	51
<i>Мунтян Е.М., Батко М.Г., Тодираш Н.А., Язловецкий И.Г.</i> ОБНАРУЖЕНИЕ <i>ECHINOTHRIPS AMERICANUS</i> MORGAN (THYSANOPTERA: THRIPIDAE) В РЕСПУБЛИКЕ МОЛДОВА	62
<i>Науменко Е.Н.</i> СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ВСЕЛЕНЦА <i>SERCOPAGIS PENGOL</i> (OSTROUMOV, 1891) В ВИСЛИНСКОМ (КАЛИНИНГРАДСКОМ) ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ	68
<i>Озерова Н.А., Кривошеина М.Г.</i> ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ВТОРИЧНЫХ АРЕАЛОВ БОРЩЕВИКОВ СОСНОВСКОГО И МАНТЕГАЦЦИ (<i>HERACLEUM SOSNOWSKYI</i> , <i>H. MANTEGAZZIANUM</i>) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ	78
<i>Письмаркина Е. В., Силаева Т.Б.</i> ОСОБЕННОСТИ НАТУРАЛИЗАЦИИ ЧУЖЕРОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ	88
<i>Семенова А.С., Чугунов Вл.К.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ <i>MOINA MICRURA</i> KURZ, 1875 (CRUSTACEA: MOINIDAE) В РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ	103
<i>Силкин В.А., Паутова Л.А., Федоров А.В., Шитиков Е.И., В.В. Дроздов, Лукашева Т.А., Засько Д.А.</i> ФОРМИРОВАНИЕ ИСКУССТВЕННЫХ СООБЩЕСТВ ДЛЯ ТЕСТИРОВАНИЯ СИСТЕМ УПРАВЛЕНИЯ БАЛЛАСТНЫМИ ВОДАМИ В СООТВЕТСТВИИ С ТРЕБОВАНИЯМИ МЕЖДУНАРОДНОЙ МОРСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ	114
<i>Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоев С.Х.</i> МОНИТОРИНГ РАСПРОСТРАНЕНИЯ <i>AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA</i> L. В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ) ...	130

УДК 581.5:581.9:574.9:911.5:004.9

СПОНТАННОЕ РАССЕЛЕНИЕ ВИДОВ РОДА *JUGLANS* L. В ЛЕСАХ И ПАРКАХ КИЕВА

© 2017 Бурда Р.И.*, Конякин С.Н.**

Государственное учреждение «Институт эволюционной экологии Национальной академии наук Украины»,
ул. Академика Лебедева, 37, Киев, Украина, 03143;
e-mail: * riburda@ukr.net; ** ser681@ukr.net

Поступила в редакцию 15.11.2017

В 2016–2017 гг. в городских лесах и парках Киева обнаружено 22 спонтанных очага самосева 6 видов *Juglans* L.: *J. ailantifolia* Carrière, *J. cinerea* L., *J. mandshurica* Maxim., *J. nigra* L., *J. regia* L. и *J. subcordiformis* Dode (Juglandaceae DC. ex Perleb). Они приурочены к 8 локалитетам. В очагах поселения были изучены 919 особей самосева и 45 предполагаемых материнских деревьев. Совокупность особей самосева отдельного вида рассматривается на стадии создания самовоспроизводящихся популяций.

Составлены карты-схемы распространения 18 популяций. Определена численность, размерный и онтогенетический состав особей в очагах самосева. В большинстве случаев локальные популяции неполночленные, левосторонние, имеют разнотипные пространственные и онтогенетические структуры, некоторые содержат молодые генеративные особи. Влияние видов-вселенцев рода *Juglans* на начальном этапе инвазии оценено как незначительное, отмечаются скрытые риски, которые несут формирующиеся самовоспроизводящиеся популяции.

Приведённые результаты расширяют представления об одичании в городских насаждениях видов *Juglans*, а собранная фактическая информация и составленные карты-схемы могут служить основой стратегии мониторинга инвазий древесных экзотов.

Ключевые слова: *Juglans* L., самосев, натурализация, самовоспроизводящаяся популяция, инвазионный чужеродный вид, древесное растение, Украина.

Введение

Для культурных древесных насаждений Киева указывались 7 культивируемых видов из рода *Juglans* L. (Juglandaceae DC. ex Perleb), довольно широко выращиваемых в Восточной Европе и в Украине, в частности [Соколов, 1951; Лыпа, 1952; Гришко-Богменко, 1974; Щепотьев та ін., 1987; Жигалова, 2007]. Согласно морфологическим и молекулярным исследованиям, они принадлежат к трём секциям [Конечная, 2012; Mu et al., 2017]. Секция 1. *Juglans*: *J. regia* L. Секция 2. *Cardiocaryon* Dode: *J. ailantifolia* Carrière (*J. sieboldiana* Maxim., *J. allardiana* Dode), *J. subcordiformis* Dode (*J. coarctata* Dode, *J. lavellei* Dode, *J. cordiformis* Maxim.), *J. mandshurica* Maxim. (*J. cathaiensis* Dode, *J. draconis* Dode, *J. callosa* Dode, *J. stenocarpa* Maxim.), *J. cinerea* L. (*J. oblonga* Mill., *J. cathartica* Michx.). Секция 3.

Rhysocaryon Dode: *J. nigra* L. (*J. pitteursii* Morr., *J. rugosa* Dode, *J. costata* Dode), *J. microcarpa* Berland. (*J. rupestris* Endelm. ex Torr., *J. subrupestris* Dode, *J. neomexicana* Dode). Некоторые авторы на основе морфологических и молекулярных характеристик *J. cinerea* выделяют в отдельную секцию *Trachycaryon* Dode [Aradhya et al., 2007; Stone et al., 2009; Wenpan Dong et al., 2017]. Исключительно для ботанических садов и лишь некоторых лесничеств Украины упоминаются *J. californica* S. Watson, *J. hindsii* Jeps. ex R.E. Sm., *J. major* (Torr.) A. Heller [Гришко-Богменко, 1974; Щепотьев та ін., 1987; Жигалова, 2007].

Все названные виды рода *Juglans* голарктического происхождения. *J. regia* имеет три генетических центра: китайский, среднеазиатский и переднеазиатский. Первичные ареалы видов *J. ailantifolia*, *J. subcordiformis*, *J.*

mandshurica принадлежат к китайско-японскому, а *J. cinerea*, *J. nigra* и *J. microcarpa* – североамериканскому генетическому центру [Лыпа, 1952; Жуковский, 1970; Aradhya et al., 2007].

Склонность видов *Juglans* к одичанию отмечалась в Украине неоднократно. По свидетельству А.Л. Лыпы [1952], в то время в нескольких дендропарках (Бантышевский, с. Прелестное, Славянский р-н, Донецкая обл.; Тростянецкий Черниговская обл.) *J. cinerea* под пологом насаждений легко возобновлялся естественным путём. На гербарных этикетках летних сборов 1999 г. в Киеве С.Л. Жигалова отметила массовый самосев в «Сырецкой роще» *J. mandshurica* (KW сбор 063566) и в «Феофании» *J. nigra* (KW сбор 063528). Сообщалось о спонтанном распространении *J. regia*, *J. mandshurica* в Киеве [Mosyakin, Yavorska, 2002], приводились оба последних вида в биотопах сельских поселений [Burda, 2003]. Чаще всего речь шла о расселении этих же видов на особо охраняемых территориях в Полесье и Лесостепи, включая особо охраняемые объекты Киева [Бурда та ін., 2015]. В коллекциях Национального дендропарка «Софиевка» НАН Украины (Умань, Черкасская обл.) растут *J. cinerea*, *J. mandshurica*, *J. nigra*, *J. regia* и гибрид *J. nigra* × *J. regia* (*J. × intermedia* Carr.); они плодоносят, включая гибрид, однако о самосеве не упоминалось [Каталог..., 2000]. В октябре 2017 г. нам удалось наблюдать в урочище «Грекова балка» «Софиевки» обильный тщательно скошенный самосев *J. cinerea*, *J. nigra* и *J. regia* вблизи деревьев посадок 1950-х гг. Самосев *J. regia* и *J. mandshurica* присутствует на территории Донецкого ботанического сада НАН Украины [Бурда та ін., 1998]. В дендропарке «Александрия» НАН Украины (Белая Церковь, Киевская обл.) массово распространяются самосевом в пределах экспозиции *J. nigra* и *J. regia* [Дойко та ін., 2014]. По нашим наблюдениям, на широте Киева повсеместно активно расселяясь, натурализуется *J. regia*. Невзирая на обильное плодоношение *J. nigra*, в 10–12- и 73–75-летних чистых и смешанных насаждениях в Моивском лесничестве Винницкой обл.,

его самосев отсутствовал [Ищук, Шлапак, 2007]. К сожалению, в упомянутых публикациях пространственная структура, численность самосева, его размерный, возрастной, онтогенетический состав не анализировались.

В ботанических садах Москвы *J. mandshurica* массово и настолько агрессивно расселяется, что предлагается к включению в Чёрную книгу флоры Средней России в статусе потенциально инвазионного [Виноградова и др., 2010], а среди видов, натурализующихся в ботанических садах Москвы, он приводится в статусе «инвазионный вид» [Майоров и др., 2013]. Из трёх, имеющихся в коллекциях и экспозициях видов рода *Juglans*, в пределах Главного ботанического сада РАН за последние 65 лет спонтанно расселились все три [Виноградова и др., 2015]. Среди древесных экзотов, дающих самосев в Санкт-Петербурге, Г.А. Фирсов и В.В. Бялт [2015] упоминают: *J. ailantifolia*, *J. × byxbyi* Rehd. (*J. ailantifolia* × *J. cinerea*), *J. cinerea*, *J. cordiformis* Maxim., *J. × hybrida* hort. (*J. mandshurica* × *J. cinerea*), *J. mandshurica*. Самосев большинства из них уже достиг репродуктивного возраста. В Западной Европе известны очаги дичания *J. ailantifolia*, *J. cinerea*, *J. mandshurica*, *J. nigra* и *J. regia* [DAISIE, 2009].

Цель настоящей статьи – определить степень экологических рисков спонтанного расселения видов родового комплекса *Juglans* L. в городских лесных и парковых насаждениях Киева. В рамках исследования решалось несколько последовательных задач. Следовало найти очаги спонтанного распространения ранее введённых в культуру представителей рода; установить видовой состав, численность, размерную и онтогенетическую структуру формирующегося самосева в каждом из них; определить объёмы захвата и продолжительность удерживания территории; а также выяснить, по возможности, сложившиеся связи с местным биотическим разнообразием.

Материал и методика

Состав видов рода *Juglans*, культивируемых в Украине, их поведение во вторичном ареале установлены по литературным данным [Лыпа,

1952; Щепотьев та ін., 1987; DAISIE, 2009; Майоров и др., 2013]. Для предварительного выявления насаждений *Juglans* в Киеве и уточнения наших представлений о визуальных видовых различиях культивируемых экзотов в молодом возрасте были изучены гербарные сборы рода (более 200 листов) в Гербарии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (KW). Оригинальным материалом для написания данной статьи послужили результаты полевых обследований городских лесов и парков Киева в 2016–2017 гг.

Дичающие виды рода *Juglans* в первичных ареалах являются лесными растениями, хотя чистых насаждений не образуют. Они предпочитают светлые изреженные лесные сообщества; требовательны к плодородию почв; часто приурочены к берегам рек, поймам с аллювиальными почвами. Именно в таких или близких условиях Киевских городских древесных насаждений следовало ожидать одичания этих привлечённых в культуру древесных растений.

Обнаруженные совокупности спонтанно поселившихся особей видов *Juglans* от различных источников диаспор были объединены в локалитеты: целостные участки, глазомерно выделяемые на местности по естественным или антропогенным границам в рамках однотипного растительного сообщества. В локалитете фиксировали абсолютные отметки рельефа, уклон поверхности, географические координаты каждой особи устанавливали с помощью GPS мар76CSx (погрешность 3–4 м). Учитывая присущую видам *Juglans* светолюбивость в условиях первичных ареалов, в очагах самосева с помощью Solar Power Meter SEM DT – 1307 специально определялась освещённость. Параметром освещённости избрана мощность потока падающего солнечного света в полдень (период измерений 12.00 – 13.00 астрономического времени). Она выражалась в процентных долях от максимального значения показателя, фиксированного при одновременных измерениях на открытой местности, а не в абсолютных единицах. В растительном покрове отмечался состав древостоя и доминанты травяного яруса по флорцено-

типам, включая характер первоначальных насаждений видов *Juglans* (групповое, рядовое насаждение или одиночное дерево).

Из-за высокой морфологической вариабельности и склонности видов *Juglans* к гибридизации, отмечаемых многими авторами [Соколов, 1951; Лыпа, 1952; Щепотьев та ін., 1987], иногда не удавалось достоверно определить видовую принадлежность особей самосева, характеризующихся смешанными признаками. Такие растения фиксировались отдельно и здесь не рассматриваются.

Далее термином «популяция» обозначаем совокупность особей одного вида, занимающую пространство и функционирующую как часть биотического сообщества [Одум, 1986]. Совокупность спонтанно поселившихся особей отдельного вида в очаге самосева локалитета рассматриваем в качестве локальной популяции. Изучали собственно популяционные признаки: популяционное поле, размещение особей, абсолютную плотность популяции, онтогенетический состав, пространственную структуру и проводили популяционный анализ каждой спонтанной локальной популяции. При обмерах различали «особи самосева» и «предполагаемые материнские деревья». Последние привнесены изначально в насаждения человеком. Они определялись по признаку регулярного размещения (одиночные деревья, их декоративные группы или рядовые насаждения) и по совпадающему возрасту с основным древостоем насаждения в локалитете (редко превышающим его), и всегда были заметно старше особей самосева. Оставалось сомнение относительно материнских деревьев из-за близкого расположения их одновозрастных насаждений. В частности, при одновидовых рядовых посадках за материнские принимались несколько случайно выбранных деревьев. При смешанных культурах нескольких видов *Juglans* и, соответственно, совместном произрастании, при расселении самосев локалитета оказывался смешанным (локалитеты I, II, V, VI). В таких случаях особи самосева объединялись в локальные популяции исключительно по визуальным видовым признакам. Особи самосева визуально без труда

отличались по размерам и возрасту, как и случайному размещению.

Общая численность обследованных особей – 964, среди них особей самосева – 919, материнских деревьев – 45. Последующий популяционный анализ выполнен на 18 локальных популяциях с численностью особей выше 10 (табл. 1, 2). Из группы признаков, характеризующих состояние особей, измеряли высоту и окружность ствола каждой особи самосева на уровне 1.3 м или же у более низких – на 10 см над поверхностью почвы. Полевые и камеральные исследования размерной и онтогенетической структуры локальных популяций выполнены ранее опубликованными методами [Методика..., 2011]. К ювенильным относили особи с «детскими» структурами, с не ветвящимися стволами, находящиеся в травянисто-кустарничковом ярусе; к имматурным – деревья, имеющие боковые ветви первого, иногда второго порядка, с диаметром ствола не более, чем в 2 раза превышающим диаметр боковых ветвей; к виргинильным – деревья, с характерной для взрослых деревьев морфологической структурой, но в фазу цветения и плодоношения ещё не вступившие; к молодым генеративным особям относили деревья с характерной морфологической структурой взрослых деревьев, приступившие к цветению и плодоношению и поддерживающие генеративные функции на протяжении минимум нескольких лет. Для анализа пространственной структуры

локальных популяций рассчитаны абсолютная плотность особей (численность особей на 1 м² на площади популяционного поля); удельная плотность – численность особей на 1 м², 10 м² и 100 м²; а также максимальное расстояние между материнским деревом и особями самосева. Границы популяционного поля, его конфигурация и абсолютная плотность особей установлены методом точечного картирования с использованием компьютерной навигационной программы SAS Planet Portable 14 Final в онлайн сервисе. Для формирования исходных данных и обработки результатов использованы компьютерные технологии Quntum GIS Essen (2,14), Coral Draw 15.

Полученные результаты

Локалитеты дичания видов рода *Juglans* в лесах и парках Киева. В обследованных 8 локалитетах достоверно дифференцированы 6 видов рода *Juglans* (*J. ailantifolia*, *J. cinerea*, *J. mandshurica*, *J. nigra*, *J. regia* и *J. subcordiformis*); самосев представлен различными по возрасту особями, а его 22 очага отличаются численностью, занимаемыми площадями, размерностью и онтогенетическими состояниями (табл. 1, 2). Не исключено, что локальную популяцию образовали спонтанные сеянцы от разных материнских деревьев, как и нельзя не учитывать постоянное привнесение чужой пыльцы. Очевидно, что генетический фонд локальной популяции самобытным не остаёт-

Таблица 1. Реестр изученных особей видов рода *Juglans*, спонтанно расселившихся в лесах и парках г. Киев

Вид рода <i>Juglans</i>	Численность обследованных особей*									Число	
	общая	локалитет								**	***
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII		
<i>J. ailantifolia</i>	145	–	16	6	6	24	37	45	11	5	12
<i>J. cinerea</i>	29	–	1	–	–	–	28	–	–	1	3
<i>J. mandshurica</i>	208	3	103	–	–	–	43	–	59	3	6
<i>J. nigra</i>	158	–	142	–	–	–	16	–	–	2	10
<i>J. regia</i>	157	26	19	7	–	–	105	–	–	3	8
<i>J. subcordiformis</i>	267	42	–	96	6	89	29	–	5	4	6
Общее	964	71	281	109	12	113	258	45	75	18	45

Примечание. * Полу жирным шрифтом выделены изучавшиеся локальные популяции; ** – общее число популяций; *** – число материнских деревьев.

Таблица 2. Реестр очагов самосева видов рода *Juglans* в лесах и парках г. Киев

Вид рода <i>Juglans</i>	Номер популя- ции	Численность особей			Размеры материнских особей	
		общая	самосева	материн- ских	высота, м	окружность ствола, см
<i>Локалитет I</i>						
<i>J. subcordiformis</i>	1	42	41	1	14	101
<i>J. regia</i>	2	26	23	3	12–14	82; 110
<i>Локалитет II</i>						
<i>J. mandshurica</i>	3	103	99	4	5.5–12; 14	12–19; 44
<i>J. regia</i>	4	19	18	1	6.5	44
<i>J. ailantifolia</i>	5	16	13	3	6.5; 18	28; 116; 157
<i>J. nigra</i>	6	142	134	8	17.5; 19	70; 149
<i>Локалитет III</i>						
<i>J. subcordiformis</i>	7	96	95	1	18	245
<i>J. ailantifolia</i>	8	7	6	1	7.5	48
<i>J. regia</i>	9	7	7	–	–	–
<i>Локалитет IV</i>						
<i>J. subcordiformis</i>	10	6	5	1	16.5	125
<i>J. ailantifolia</i>	11	6	5	1	18	157
<i>Локалитет V</i>						
<i>J. subcordiformis</i>	12	89	87	2	19; 20	141; 265
<i>J. ailantifolia</i>	13	24	23	1	18	125
<i>Локалитет VI</i>						
<i>J. regia</i>	14	105	101	4	19.5; 21	135–156
<i>J. ailantifolia</i>	15	37	36	1	23	162
<i>J. mandshurica</i>	16	43	42	1	12	61
<i>J. cinerea</i>	17	28	26	2	14.5; 15	88.93
<i>J. nigra</i>	18	16	14	2	22	160; 175
<i>J. subcordiformis</i>	19	29	28	1	17.5	151
<i>Локалитет VII</i>						
<i>J. ailantifolia</i>	20	45	44	1	17	126
<i>Локалитет VIII</i>						
<i>J. ailantifolia</i>	21	11	7	4	16–17	104; 130
<i>J. mandshurica</i>	22	59	58	1	16	104

ся. Локальные популяции крайне малочисленные, численность особей превышает 100 в трёх из них – 103, 105 и 142.

Все 8 локалитетов расположены в старой части Киева, на правом берегу р. Днепр, в пределах Киевской возвышенности, для которой характерно развитие расчленённого рельефа. С овражно-балочными системами связаны ключи, питающие ручьи и истоки малых рек с более или менее выраженным круглогодичным водотоком. Почвенный покров составляют серые лесные почвы, развивающиеся на лёссовидных суглинках, иногда – на флювиогляциальных супесчаных отложениях, склоновом и балочном делювии. С целью возобновления и

обогащения лесные массивы многократно пополнялись, вводились, кроме местных пород, древесные экзоты, включая представителей *Juglans*. В некоторых локалитетах (I, II, VI, VIII) в очагах самосева видов *Juglans* присутствуют иматурные и виргинильные особи *Aesculus hippocastanum* L. или полночленные популяции семенного и вегетативного происхождения *Robinia pseudoacacia* L.

Заметных различий между экологическими условиями, в которых обнаружены очаги самосева, не наблюдали. Однако освещённость в локальных популяциях сильно варьирует (табл. 3). Как видно из изложенного ниже, локальная популяция 1 *J. subcordiformis*, превы-

Таблица 3. Ландшафтная характеристика локалитетов с обнаруженным самосевом видов *Juglans*

Локалитет	Высота над ур. моря, м		Уклон, градусы		Освещённость, %	
	от	до	от	до	от	до
I Парк «Феофания», квартал 1, 2	150	174	4	8	10.6	12.9
II то же, граница квартала 6 и с. Хотов	140	156	4	8	23.8	25.7
II ₂ то же, опушка квартала 6	140	149	2	4	39.6	89.1
II ₃ то же, квартал 6	145	157	4	8	12.2	13.4
III Киев, ул. Метрологическая, 12-б	184	188	2	4	21.5	23.8
IV Киев, ул. Академика Лебедева, 1	188	188	2	4	21.5	23.8
V Киев, просп. Академика Заболотного, 156	180	190	2	4	23.9	30.6
VI Правый берег ручья Ореховатский	151	201	8	15	4.0	25.0
VII Парк «Сырецкий»	167	170	1	2	–	–
VIII Урочище «Сырецкая роща»	173	177	3	4	–	–
Среднее	161.8	175.0	3.2	6.1	17.3	27.6

шает темпы расселения остальных, но формируется при низкой освещённости, то есть, вопрос оптимума по отношению к отдельному фактору – освещённости – остается открытым.

Локалитеты I и II приурочены к истокам ручья Вита в центральной части урочища «Феофания» (рис. 1). Начиная с 1944 г. оно находится в режиме особой охраны. Здесь длительное время было учебно-опытное лесничество АН УССР; теперь большую часть его занимает парк-памятник садово-паркового искусства «Феофания» (далее парк «Феофания»).

Локалитет I – это левый, правый склоны и тальвег балки в верховьях урочища, вблизи Пантелеймоновского истока ручья Вита в кварталах 1, 2 парка «Феофания» (табл. 3, рис. 1). В составе древостоя грабовой дубравы из *Quercus robur* L., *Carpinus betulus* L. присутствуют сопутствующие виды *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L., *Fraxinus excelsior* L., изредка *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., кустарники *Sambucus nigra* L., *Euonymus verrucosa* Scop. Часто встречаются чужеродные виды (*Acer negundo* L., *Morus alba* L., *Parthenocissus inserta* (A. Kern.) Fritsch., *P. quinquefolia* (L.) Plach.). В травяном покрове, кроме типичных лесных трав (*Asarum europaeum* L., *Stellaria holostea* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Lamium galeobdolon* (L.) L.), заметны сорные лесные растения (*Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande) и чужеродные виды (*Erigeron annuus* (L.) Pers., *Impatiens parviflora* DC., *Solidago gigantea* Aiton). В материалах лесоустройства

за 1979 г. для этих кварталов упоминались культуры *J. regia* и *J. cinerea*, посадок 1941–1942 гг. и 1960 г. на площади 0.6 га.

Локалитет II – это квартал 6 парка «Феофания» с прилегающей территорией с. Хотов, расположен на правом склоне балки. Самосев орехов размещён на трёх несколько различных по экологическим условиям участках, наиболее низко расположенных над уровнем моря из всех локалитетов (табл. 2, 3). Первый из них, прилегает к парку, обращён в сторону с. Хотов и наиболее засорён. Древесные растения одиночны: *Q. robur*, *C. betulus*, *A. negundo*, *Gleditsia triacanthos* L. Травянистые растения образуют изреженный амфиценоз с участием лесных, степных и, большей частью, сорных растений: *Elymus repens* (L.) Gould, *Dactylis glomerata* L., а также *Ambrosia artemisiifolia* L., *Conium maculatum* L., *Galium aparine* L., *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier, *Xanthium albinum* (Widder) Scholz et Sukopp. Второй участок объединяет опушку и прилегающую часть лесной поляны (табл. 2, 3, рис. 1). Опушка занята плотно поселившимся самосевом *J. ailantifolia*, *J. mandshurica*, *J. nigra* и *J. regia*, под которым травяной покров фактически отсутствует. На поляне обычны злаки (*D. glomerata*, *Poa pratensis* L.), из видов красочного разнотравья преобладают *Ranunculus polyanthemos* L. и *Silene flos-cuculi* (L.) Greuter & Burdet. Изредка, всего 9 особей, расселяется *J. nigra* в возрасте до 4–5 лет. Третий участок – это целостный массив рядовых посадок экзо-

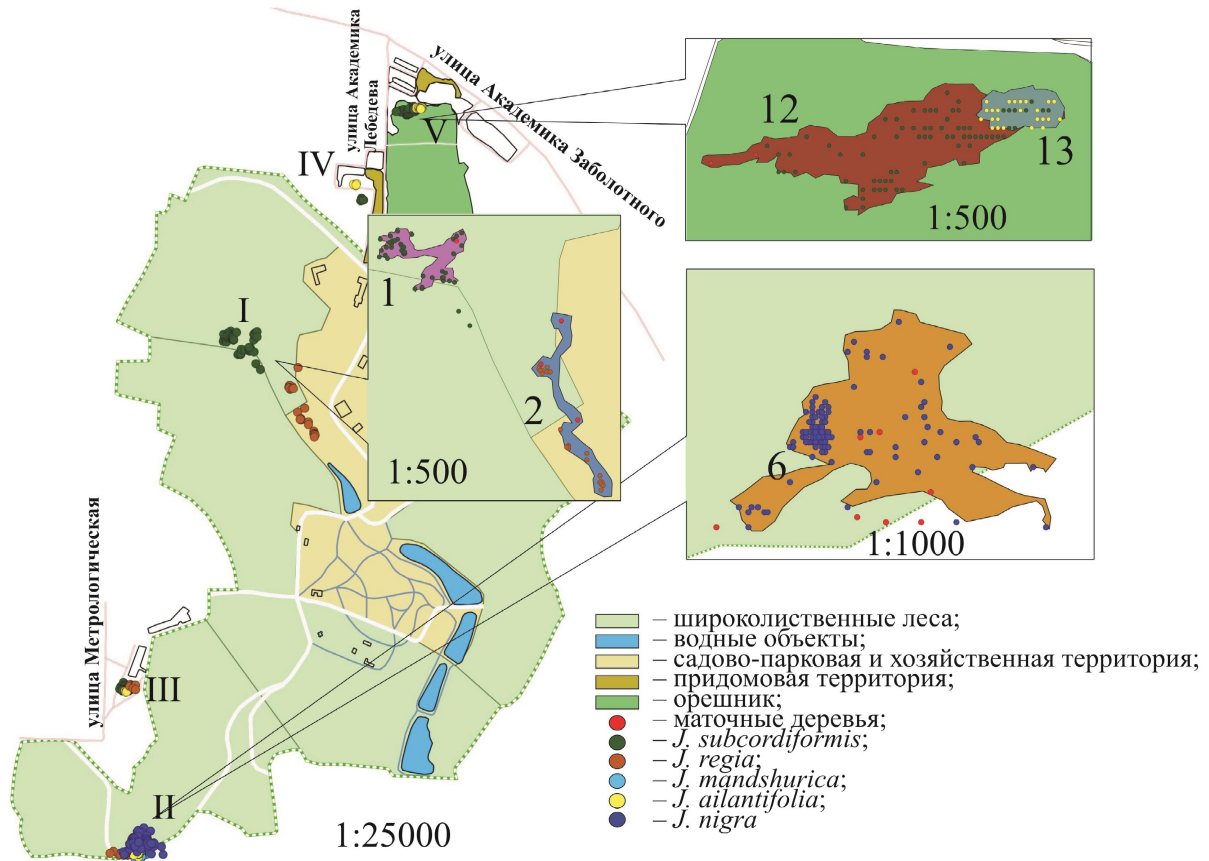


Рис. 1. Карта-схема распределения локальных популяций видов *Juglans*, сформировавшихся путём самосева в локалитетах I–V; на выносах выделены контуры популяций, обозначенных арабскими цифрами: 1, 12 – *J. subcordiformis*; 2 – *J. regia*; 6 – *J. nigra*; 13 – *J. ailantifolia*.

тов *J. ailantifolia*, *J. mandshurica*, *J. nigra*, *J. regia* и изредка *J. cinerea*. Деревья возрастом свыше 60 лет образуют довольно плотный полог. О создании здесь в 1950–1952 гг. на площади 1 га лесных культур *J. regia* и *J. cinerea* упоминается в материалах лесоустройства 1979 г. Теперь отдельные деревья разных видов выпали, некоторые суховершинят. Из-за высокой сомкнутости древесного яруса, травяной покров изрежен. В его составе ценотически верные лесные растения (*Poa nemoralis* L., *Adoxa moschatellina* L., *Aegopodium podagraria* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Asarum europaeum*, *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz, *Pulmonaria obscura* Dumort., *Scrophularia nodosa* L.), реже луговые (*Lysimachia nummularia* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv.) и сорные лесные травы (*Geum urbanum* L., *Lapsana communis* L.). Самосев представителей *Juglans* чаще сосредоточен на освещённых прогалинах.

Локалитет III. Киев, ул. Метрологическая, 12-б, прилегающая к парку «Феофания» с западной стороны. В 30 м от жилого дома растёт одиночное дерево *J. subcordiformis*. Его окружают засорённая, изредка скашиваемая поляна и парковые посадки (табл. 3, рис. 1). Под кроной *J. subcordiformis* травяной покров не скашивается. Он образован *D. glomerata*, *P. pratensis*, *Lactuca serriola* L., присутствует самосев *J. subcordiformis*, *J. ailantifolia*, *Tilia* sp., *A. platanoides*, *Ulmus* sp., *Vitis vinifera* L., опущенный вид – *Agrimonia eupatoria* L., луговой – *Glechoma hirsuta* Waldst. & Kit., сорные – *Arctium lappa* L., *Erigeron annuus*, *I. parviflora*.

Локалитет IV. Киев, ул. Академика Лебедева, 1, территория научной опытной базы Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, севернее урочища «Феофания» (табл. 3, рис. 1). Травяной покров регулярно скашивается, и самосев наблюдается под кро-

ной или на иных недоступных для скашивания участках.

Локалитет V, угол проспекта Академика Заболотного и улицы Академика Лебедева. Расположен на склоне водораздела между ручьями Вита и Голосеевский, обращённом в сторону ручья Вита (табл. 3, рис. 1). Оставшиеся фрагменты сада орехов представляют две различные части культур. Примыкающая к парку «Феофания» часть, состояла из рядовых насаждений различных форм и сортов *J. regia*. Вторая часть – это бывшие рядовые посадки нескольких видов (*J. ailantifolia*, *J. cinerea*, *J. nigra*, *J. mandshurica* и *J. subcordiformis*, а также *J. regia*).

Локалитет VI занимает территорию между национальным природным парком «Голосеевский» и парком культуры и отдыха имени М.Т. Рылского. В нём наибольший перепад высот. Это расчленённый оврагами и водоемами правый берег ручья Ореховатский (правый приток р. Лыбидь). В старых рядовых культу-

рах преобладает *J. nigra*, участвуют ещё несколько видов, дающие самосев. В результате расселения, по меньшей мере, 6 видов (*J. ailantifolia*, *J. cinerea*, *J. mandshurica*, *J. nigra*, *J. regia* и *J. subcordiformis*) формируются спонтанное многовидовое насаждение разновозрастных особей (табл. 1, 3, рис. 2). Видовое разнообразие самосева обусловлено смешанным составом первичных лесных культур и благоприятными локальными условиями среды. Как и в локалитетах I и II в парке «Феофания», здесь изначально был дубовый лес, многократно вырубавшийся и восстанавливаемый. Кроме доминантных *Q. robur*, *C. betulus* растут также *T. cordata*, *A. platanoides*, *F. excelsior*, в подлеске *Viburnum opulus* L., *Ligustrum vulgare* L., *S. nigra*, встречается самосев чужеродных видов *A. negundo*, *M. alba*, *R. pseudoacacia*. В травяном покрове, наряду с видами неморальных лесов (*A. europeum*, *S. holostea*), сорные травы (*A. petiolata*, *Urtica dioica* L., *Turritis glabra* L.), случайные (*Berteroa incana* (L.) DC.,

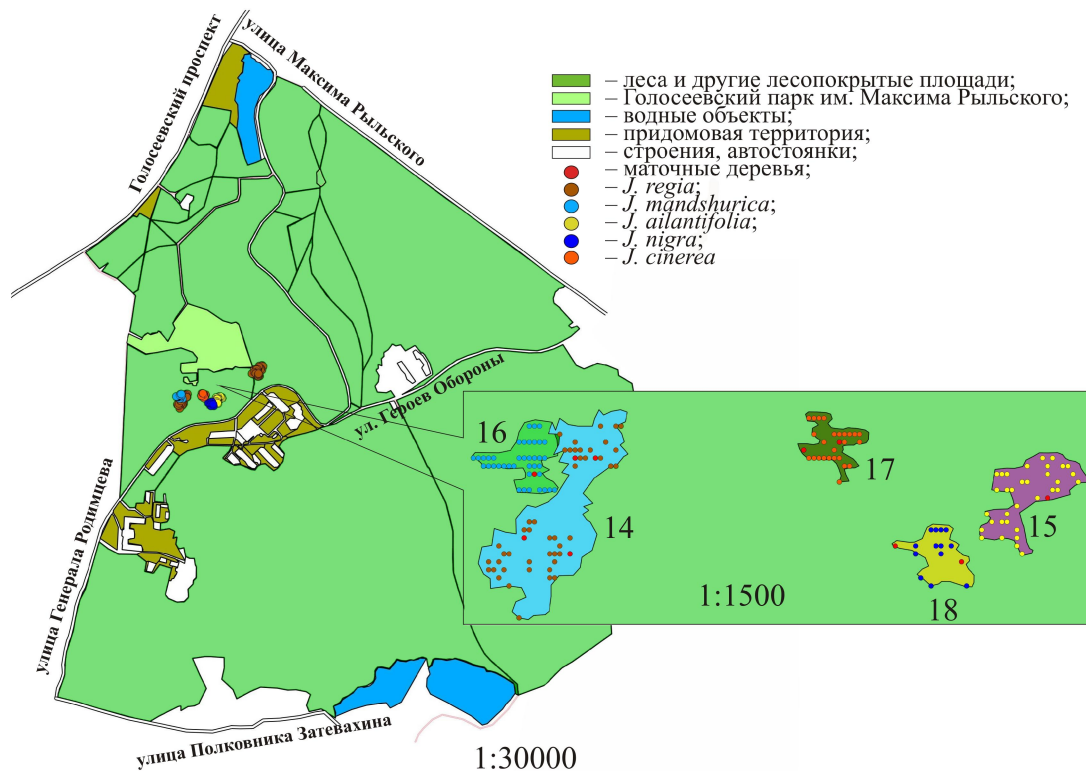


Рис. 2. Карта-схема распределения локальных популяций видов *Juglans*, сформировавшихся самосевом в локалитете VI; на выноске выделены контуры популяций, обозначенных арабскими цифрами: 14 – *J. regia*; 15 – *J. ailantifolia*; 16 – *J. mandshurica*; 17 – *J. cinerea*; 18 – *J. nigra*.

Euphorbia cyparissias L.) и чужеродные растения (*H. mantegazzianum*, *I. parviflora*, *G. parviflora*, *S. gigantea*).

Локалитет VII. Парк-памятник садово-паркового искусства государственного значения «Сырецкий»; г. Киев, ул. Тираспольская, 43, расположен в западной части Киева, площадь 6.5 га. До сих пор сохранились древесные экзоты бывшего демонстрационного парка декоративных культур при цветочном хозяйстве Мейера, посадок 1875–1900 гг. Насаждения парка отличаются богатством, мощным ростом и развитием старых деревьев *J. ailantifolia*, *J. cinerea*, *J. mandshurica*, *J. nigra*, *J. regia*. Самосев, как правило, не наблюдается из-за регулярного ухода и прогулок посетителей, однако, в отдалённых уголках он сохраняется (табл. 3).

Локалитет VIII – это лесопарк «Урочище Сырецкая роща», южнее парка «Сырецкий», вблизи улицы Стеценко, г. Киев (табл. 3). Этот останец лиственных лесов с вековыми деревьями *Q. robur*, площадью 180 га с 1950-х гг. используется киевлянами как зона отдыха. По урочищу в сыром овраге вьётся речушка Сырец, впадающая в соединённое с р. Днепр Кирилловское озеро.

Таким образом, несмотря на значительную разбросанность спонтанных очагов расселения видов рода *Juglans* в границах Киева, описанные локальные популяции формируются в сходных условиях среды. Преимущественно это нижние части склонов или тальвеги балок и оврагов, занятые дубово-грабовыми лесами, местами – лесные рядовые культуры различного видового состава. Впрочем, фитоценотическая активность дичающих видов *Juglans* достаточно высокая. Локальные популяции образуются преимущественно в группировках лесного, а также лугового и синантропного типов растительности. Большинство популяций локализованы в грабово-дубовых лесах различной степени деградации. Места расселения совпадают с рядовыми насаждениями *Juglans* в лесных ценозах того же типа: локалитеты I, II, VI и VIII. Таким образом, в фитоценотическом размещении самовоспроизводящихся популяций проявляется определённое

предпочтение, однако обусловлено оно первичным вселением материнских деревьев.

Пространственная характеристика спонтанного расселения видов *Juglans* в городских лесах и парках Киева. Границы популяционного поля на первых этапах формирования популяций совпадают с проекцией кроны материнского дерева, близки к ней или же удалены от неё на небольшое расстояние (табл. 4, выноски на рис. 1, 2). Конфигурация популяционного поля случайной формы (популяции 1, 17), возле отдельно растущих деревьев близка к кругообразной (популяция 18); при расположении материнских деревьев в рядовых посадках – напоминает ленточную форму (популяция 2). Эта особенность популяционного поля, в большинстве своём, не зависит от фитоценоза, часто определяется способом первоначальной посадки материнских деревьев, поскольку локальные популяции размещаются преимущественно вблизи них. Внутри контура популяционного поля при размещении особи отдаёт предпочтение микропонижениям на поверхности почвы, вследствие скатывания орехов, часто группы особей тяготеют к просветам в древесном пологом. Территориальное размещение самосева на региональном уровне выражено контагиозное и связано с тенденцией опадания плодов, прорастания семян и образования самосева вблизи материнских деревьев.

Возрастание численности популяции зависит от привнесения диаспор извне, поскольку плодоношение видов *Juglans* не стабильно, годовая динамика численности популяции неизбежна. Поэтому приводимые здесь сведения подлежат уточнению в последующие годы. Как известно, механизмом саморегуляции популяционной плотности является отмирание части особей при высокой плотности. Специально этот вопрос нами не изучался, однако, выпадение растений в ювенильном состоянии отмечалось часто. Среди особей старше ювенильных наблюдались усыхания вследствие обмерзания, механического повреждения или из-за не установленных причин. Материнские деревья, особенно в рудеральных группировках, кроме полного отмирания до 0.5% особей,

Таблица 4. Пространственная характеристика локальных популяций видов *Juglans*

Вид рода <i>Juglans</i>	Популяция	Численность особей			Популяционное поле*					
		общая	особи самосева	материнские	площадь, м ²	D**	***	численность особей		
								1 м ²	10 м ²	100 м ²
<i>J. ailantifolia</i>	5	16	13	3	136	0.11	14.4	1	12	16
	13	24	23	1	101	0.24	14.6	1	15	23
	15	37	36	1	263	0.14	14.3	2	10	37
	20	45	44	1	99	0.45	16.7	4	44	44
	21	11	7	4	87	0.12	21.6	1	4	11
Значение для вида	5	133	123	10	686	0.21	21.6	1.8	17	26.2
<i>J. cinerea</i>	17	28	26	2	91	0.31	13.4	1	13	26
<i>J. mandshurica</i>	3	103	99	4	1311	0.07	76.2	2	34	103
	16	43	42	1	126	0.34	11.3	2	19	43
	22	59	58	1	250	0.23	26.7	2	31	58
Значение для вида	3	205	199	6	1687	0.21	76.2	2	28	68
<i>J. nigra</i>	6	142	134	8	1829	0.07	82.2	3	40	135
	18	16	14	2	116	0.13	18.9	1	10	16
Значение для вида	2	158	148	10	1945	0.10	82.2	2	25	75.5
<i>J. regia</i>	2	26	23	3	535	0.04	92.1	1	9	15
	4	19	18	1	376	0.05	28.9	1	11	19
	14	105	101	4	1655	0.06	11.8	2	15	105
Значение для вида	3	150	142	8	2566	0.05	92.1	1.3	11.6	46.3
<i>J. subcordiformis</i>	1	42	41	1	1434	0.03	112	1	6	39
	7	96	95	1	434	0.22	15.7	3	30	96
	12	89	87	2	1341	0.06	74.3	2	23	89
	19	29	28	1	105	0.28	12.3	3	29	29
Значение для вида	4	256	251	5	3314	0.15	112	2.3	22	63.2

Примечания. * Все значения признаков популяционного поля определены картографическим методом по навигационной программе SAS Planet Portable 14 Final; ** абсолютная плотность особей на 1 м²; *** максимальное расстояние между материнским деревом и особями самосева, м.

имели усыхающие главные ветви. Абсолютная плотность популяций – показатель достаточно динамичный. Его значение варьирует от 0.03 у *J. subcordiformis* и 0.04 у *J. regia* до 0.34 у *J. mandshurica* и 0.45 у *J. ailantifolia*. Среднее значение показателя абсолютной плотности популяций на уровне вида колеблется от 0.05 *J. regia* до 0.31 у *J. cinerea* (табл. 4).

Полученные характеристики дают основание предположить, что наиболее активно в настоящее время расселяется *J. subcordiformis*, численность особей самосева которого оказалась самой высокой, он занял и удерживает самую большую по площади территорию; отдельная группа его особей отстоит на самом дальнем расстоянии от материнского дерева.

Значительно уступают *J. subcordiformis*, но превышают темпы расселения остальных – 3 вида: *J. regia*, *J. nigra* и *J. mandshurica*. Все пять локальных популяций *J. ailantifolia*, как правило, имели более низкие показатели. Для *J. cinerea* время активного расселения в Киеве, очевидно, не наступило (табл. 4, рис. 1, 2).

По различным оценкам скорость пространственного распространения инвазионных растений сильно варьирует: усреднённые цифры от 2 до 370 м за год на локальном уровне и максимум 167 км в год на больших расстояниях [Руšek, Hulme, 2005]. То есть, в условиях Киева *J. subcordiformis* и *J. regia* приближаются к средней скорости расселения на локальном уровне; *J. nigra* и *J. mandshurica* по мак-

симальному расстоянию самосева от материнской особи достигли четвёртой части среднего европейского значения (табл. 4).

В локальных популяциях наблюдались два типа вертикальной структуры надземного полога: в большинстве популяций – равномерное заполнение листьями, а в популяциях с преобладанием размерных групп особей крупного подроста и жердняка (англ. young high forest) – поднятый полог. Например, поднятый тип полога наблюдали в популяции 1 – *J. subcordiformis*, в которой из 42 особей на площади 1434 м², почти 81% составляет жердняк.

Онтогенетическая структура локальных популяций при спонтанном расселении видов рода *Juglans* L. Соотношение особей, находящихся в различных состояниях индивидуального развития, составляет онтогенетическую структуру локальной популяции. В изучаемых популяциях удалось выделить четыре онтогенетические состояния (ювенильные, имматурные, виргинильные и молодые генеративные) двух периодов – прегенеративного и генеративного (рис. 3). По этому при-

знаку преимущественное большинство спонтанных локальных популяций всех видов *Juglans* левосторонние, с преобладанием особей прегенеративного периода. Как уже упоминалось, для популяции 1 – *J. subcordiformis* характерно высокое участие молодых генеративных особей. Близки к ней по структуре популяция 2 – *J. regia* и популяция 21 – *J. ailantifolia*, в них третью часть составляют генеративные особи. В трёх популяциях 5, 13 и 15 – *J. ailantifolia* и популяции 12 – *J. subcordiformis* доля молодых генеративных особей около четверти. У двух левосторонних: популяция 3 – *J. mandshurica* и популяция 4 – *J. regia*, господствуют виргинильные особи, доля молодых генеративных особей не превышает пятой части. Яркие выраженные левосторонние популяции с преобладанием ювенильных и имматурных особей имели *J. cinerea* (популяция 17), *J. mandshurica* (популяция 16), *J. regia* (популяция 14) и *J. subcordiformis* (популяция 7, рис. 3).

Таким образом, локальные популяции 6 видов рода *Juglans*, как свидетельствует состав особей по состоянию индивидуального разви-

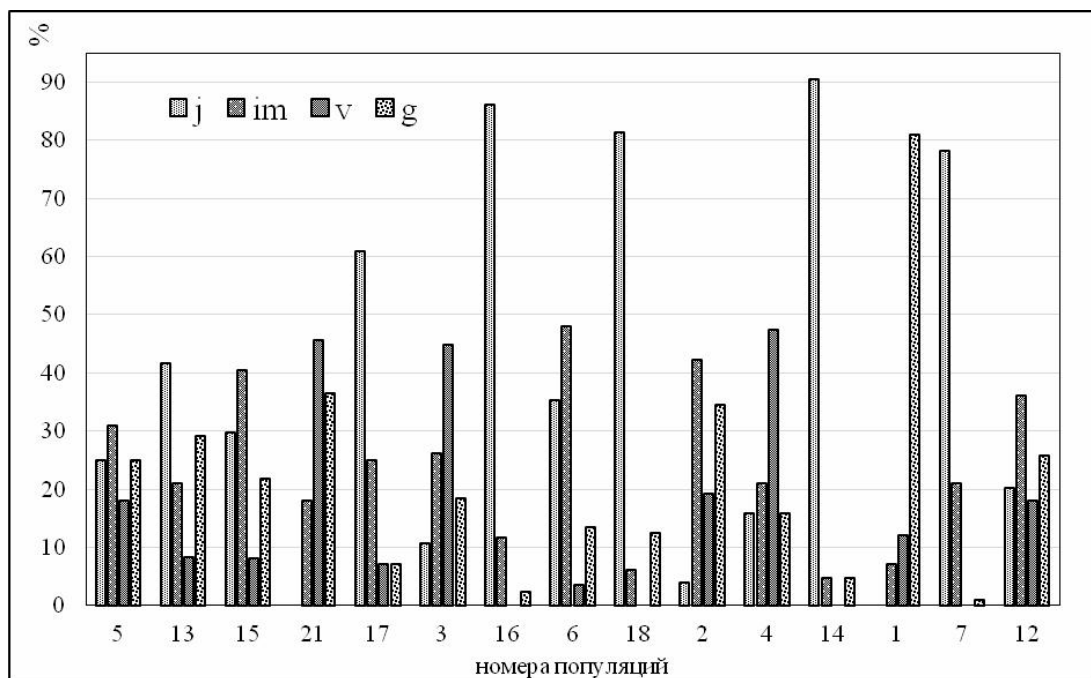


Рис. 3. Онтогенетические спектры локальных популяций видов рода *Juglans* при спонтанном расселении в лесах и парках Киева. *J. ailantifolia* – популяции 5, 13, 15, 21; *J. cinerea* – популяция 17; *J. mandshurica* – популяции 3, 16; *J. nigra* – популяции 6, 18; *J. regia* – популяции 2, 4, 14; *J. subcordiformis* – популяции 1, 7, 12; онтогенетические состояния растений: *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g_j* – молодые генеративные.

тия, находятся на первых стадиях формирования. Самовоспроизводящиеся локальные популяции неполночленны, их онтогенетические спектры левосторонние при незначительном участии молодых генеративных особей. Впрочем, спектры отдельных популяций приближаются к полночленным нормальным модальным структурам.

Обсуждение результатов

Как и в других случаях [Фирсов, Бялт, 2015], долгое время потенциальным инвазионным качествам культивируемых в Украине видов *Juglans* особого внимания не уделялось. Подобно иным древесным экзотам, они вводились в культуру в качестве ценных, декоративных, мелиоративных, средообразующих, а также древесинных, пищевых, технических растений. Самосев оценивался как высшая степень удачи интродукционного эксперимента – натурализация. Критическая оценка полученных результатов спонтанного расселения видов *Juglans* в лесах и парках Киева (табл. 4, рис. 3) подтверждает следующее предположение: дичающие виды рода *Juglans* находятся на стадии создания самовоспроизводящихся популяций.

Первичная интродукция представителей этого рода в Украину состоялась не ранее 200–100 лет назад. Исключение составляет *J. regia*, разводимый на нынешней территории Украины, по предположению Ф.Л. Щепотьева [Щепотьев та ін., 1987], ещё с X в. Допустимо очертить следующие временные рамки расселения представителей *Juglans* в лесах и парках Киева. Самые старые городские посадки, очевидно, принадлежат *J. regia*. Однако продолжительное время этот вид ради съедобных плодов выращивался в садах, усадьбах, парках, при монастырях с хорошим уходом. Самосев, если и возникал, то бережно пересаживался. Остальные виды завезены в Украину давно, но их культивирование велось преимущественно ботаническими садами, дендропарками, в частных усадьбах, одиночных посадках и сопровождалось своевременным качественным уходом. В большинстве источников [Соколов, 1951; Лыпа, 1952; Гришко-Богменко, 1974; Щепотьев та ін., 1987] указания о времени

интродукции видов *Juglans* в Украину совпадают. Так, *J. nigra* известен с 1809 г., когда он был ввезён акклиматизационным садом И.Н. и И.И. Каразиных в Основьянцах (теперь парк-памятник садово-паркового искусства «Краснокутский», Харьковская обл.). *J. cinerea* упоминается не раньше 1816 г., его первичную интродукцию связывают с Кременецким ботаническим садом. Два вида – *J. ailantifolia* и *J. subcordiformis* в Украине с 1905–1910 гг., а *J. mandshurica* – после 1925–1930 гг. Начало культивирования орехов в лесах и парках Киева за редкими исключениями (балка Ореховатского ручья, парк «Сырецкий») приходится в большинстве своём на конец 1940-х – начало 1950-х гг. За период более 70 лет, в изученных популяциях образовалась 161 репродуктивная особь (17% от общего числа в самосеве). Численность в стадии молодых генеративных особей популяций суммарно по видам составила: *J. regia* – 17, *J. cinerea* – 2, *J. nigra* – 21, *J. ailantifolia* – 24, *J. subcordiformis* – 76, *J. mandshurica* – 21. Возраст деревьев, послуживших материнскими для образующихся популяций, более 70 лет. Очаги спонтанного расселения, очевидно, формировались исключительно путём естественного распространения плодов. Первоначально главным вектором, несомненно, была антропохория, а в дальнейшем также автохория, предположительно, зоохория. Нам часто приходилось видеть белок, распространяющих «орехи», иногда крупные птицы (грачи, вороны) разносили «орехи», роняя их на лету. Ранее Г.А. Фирсов и В.В. Бялт [2015] отмечали, что в парках Санкт-Петербурга «орехи» за пределы кроны деревьев разносятся воронами.

Самосев является первым поколением потомков чужеродных видов в новых условиях. На первых этапах расселения виды могут продолжительно существовать и даже давать диаспоры на новой территории, но не образуют полночленных самоподдерживающихся популяций, а пополняются привнесением диаспор извне. Для формирования полночленных популяций с нормальным распределением разных размерных и онтогенетических состояний необходим некоторый временной период.

В биоме европейских неморальных широколиственных лесов дичающие представители рода *Juglans* на первый взгляд являются «непостоянными растениями-вселенцами» (*casual alien plants*) в понимании авторов концепции преодоления миграционных барьеров [Richardson et al., 2000], развиваемой в Российской Федерации [Гельтман, 2003] и Украине [Бурда та ін., 2015]. С другой точки зрения, виды *Juglans* в данном случае «не случайные», они внедрены человеком преднамеренно, в декоративных (парковые насаждения) или фитомелиоративных (лесные культуры) целях. Полагаем, что есть основание рассматривать население разновозрастных особей в отдельных очагах расселения в качестве формирующихся самовоспроизводящихся популяций, в которые не исключено стабильное привнесение диаспор извне.

Влияние на окружающую среду популяций видов *Juglans* в древесных насаждениях Киева в современном состоянии формирования по 5-балльной шкале [Blackburn et al., 2014] относим к «классу несущественных воздействий» (*minimal impacts*). Как известно, в этом классе объединяются чужеродные виды, присутствие которых приводит к минимальным последствиям, и маловероятно, что они оказывают пагубные влияния на абиотическое или биотическое окружение. Однако самовоспроизводящиеся популяции чужеродных древесных растений, в частности представителей рода *Juglans*, таят скрытые экологические риски, которые в состоянии со временем проявиться.

После определённого времени, вероятность формирования локальной популяции видами *Juglans* возрастёт. При переходе большинства особей к плодоношению и достаточном временном отрезке самовоспроизводящаяся популяция естественным путём способна трансформироваться в полноценную локальную популяцию вида-вселенца. В подтверждение нашего предположения культивируемые виды рода *Juglans* в Киеве уже хорошо акклиматизировались, проходят полный цикл вегетативного роста и развития и выработали фенологические адаптации, соответственно местному кли-

мату. Как отмечают дендрологи, они в различной степени морозостойки, фенологические адаптации представителей рода *Juglans* состоялись [Лыпа, 1952; Гришко-Богменко, 1974; Щепотьев та ін., 1987; Жигалова, 2007]. Нарастающая численность, встречаемость и обилие, локальные популяции накапливают реальный риск для местного биотического разнообразия. Инвазионными чужеродными видами, то есть видами, способными наносить существенный ущерб местным видам, их группировкам и экосистемам, они могут стать, выработав пути распространения на большие расстояния и способность внедряться в местные сообщества, удерживая территорию.

Важную роль в этих процессах играют функциональные связи с местными видами, принадлежащими к различным таксонам и звеньям пищевых цепей. Уже сейчас в некоторых локальных популяциях *Juglans* такие связи намечаются. Они способны не только входить в консорции с местными видами, но как древесные растения, стать детерминантами, формировать индивидуальные или популяционные консорции. Примерами функциональных связей является то, что отдельные виды *Juglans* становятся объектами поселения *Viscum album* L., имеющего полупаразитный способ питания. На ослабленных усыхающих материнских деревьях *J. nigra* и *J. ailantifolia* в рудеральных группировках отмечались трутовые грибы *Fomes fomentarius* (L.) Fr. и *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr.

Г.А. Фирсов и В.В. Бялт [2015] спонтанное расселение древесных экзотов (включительно с видами и гибридами *Juglans*) с конца 1980-х гг. в Санкт-Петербурге связывают с потеплением климата. Не отрицая важности климатического влияния среды, все же отметим, что пространственно-временная динамика растений-вселенцев обусловлена также многими иными факторами. Кроме абиотических и биотических условий, она определяется адапционными свойствами самого вида-вселенца, его генетической структурой.

Явление постепенного накопления адаптаций считается обычным в процессе миграции чужеродных видов. В литературе, касающейся

ся биологических инвазий, оно известно как «ecological long-term effects of cultigens» [Sukopp, Sukopp, 1993] или «lag-phase» [Pyšek, Hulme, 2005].

Продолжительность временного периода адаптации зависит, видимо, от широты местности, в которой формируется вторичный ареал чужеродного вида. Например, для умеренных широт Германии I. Kowarik [1995] определил продолжительность периода времени между первичной интродукцией и проявлением инвазионного распространения растений в 131 год – для кустарников и 170 лет – для деревьев. Длительность того же адаптационного периода в Австралии установлена в 30 лет для однолетних, 50 – многолетних трав и 85 – древесных растений [Caley et al., 2008]. Напротив, для 105 видов сорных растений в Новой Зеландии наблюдалась средняя продолжительность латентного периода около 20–30 лет, и лишь для 4% среди изученных в тех условиях видов он оказался длительнее 40 лет [Aikió et al., 2010]. По исследованиям С.С. Daehler, [2009] на Гавайских островах период адаптации ещё короче – 14 лет для деревьев, 5 – для травянистых растений. Исходя из приведённых примеров, временной период адаптации видов *Juglans* в условиях лесов и парков Киева ближе к среднеевропейскому значению показателя.

Прямая конкуренция между аборигенными лесными и чужеродными видами *Juglans* в настоящее время может и не играть существенной роли в лесных экосистемах Киева, однако распространение экзотов на большие площади с течением времени, несомненно, будет иметь негативные последствия. Заселение деградированных городских лесов чужеродными древесными видами может стать решающим условием для исключения возобновления местной лесной растительности. Положительная корреляция между богатством природных и чужеродных видов сохраняется в течение относительно короткого периода; постепенное вытеснение экзотами местных видов в результате приведёт к обеднению природной флоры.

Заключение

Обнаружены формирующиеся самовоспроизводящиеся популяции шести интродуцированных видов *Juglans*, вместе с тем способные поддерживать численность за счёт поступления диаспор извне. Первичная интродукция видов *Juglans* совершена исключительно человеком. Расселившиеся экзотические виды рода *Juglans* представляют определённую степень угрозы для местного разнообразия в нескольких аспектах.

Во-первых, наличие в некоторых из формирующихся самовоспроизводящихся популяций репродуктивных особей позволяет сделать предположение о начале формирования чужеродными видами полночленных местных популяций нормального типа. При дальнейшем развитии событий не исключено образование вторичных ареалов видами *Juglans*, культивируемых более сотни лет.

Во-вторых, учитывая несомненную склонность представителей *Juglans* к внутривидовой гибридизации и образованию отдалённых межвидовых гибридов географически отдалённых видов, потомство самосева смешанных многовидовых лесных культур *Juglans* способно проявить новые свойства, а одичание гетерозисных гибридов может иметь неожиданные последствия.

В-третьих, формирующиеся самовоспроизводящиеся популяции с несущественным влиянием на местное биотическое разнообразие несут скрытые угрозы. Как уже отмечалось многими, сущность риска спонтанного расселения древесных растений в том, что их массовое проникновение вызывает деградацию местных растительных группировок с необратимыми последствиями для экосистем. Поэтому особое внимание необходимо уделить предотвращению спонтанного распространения при создании лесных культур, а также групповых посадок в парках.

В процессе исследования использована компьютерная картография (ГИС, векторные модели UNM), посредством которой создана база данных и карты-схемы 18 спонтанных локальных популяций видов рода *Juglans* в лесах

Киева. Эти электронные документы – первая достоверная фактическая основа длительного мониторинга расселения видов рода *Juglans* в г. Киев.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность оставшимся анонимными рецензентам за корректно изложенные существенные замечания и полезные советы при подготовке текста статьи.

Литература

- Бурда Р.І., Муленкова О.Г., Шпильова Н.В. Спонтанне поширення інтродукованих рослин на території Донецького ботанічного саду. Донецьк: Донецький ботанічний сад, 1998. 34 с.
- Бурда Р.І., Пашкевич Н.А., Бойко Г.В., Фіцайло Т.В. Чужорідні види охоронних флор Лісостепу України. Київ: Наукова думка, 2015. 117 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Бочкин В.Д. Влияние чужеродных видов на динамику флоры территории Главного ботанического сада РАН (Электронный журнал) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 6. № 4. С. 22–41. // (<http://www.sevin.ru/invasjour/>). Проверено 24.07.2017.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун О.В. Чёрная книга флоры Средней России: Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гельтман Д.В. Понятие «инвазивный вид» и необходимость изучения этого явления // В сб.: Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Мат. науч. конф. М.; Тула: Ботанический сад МГУ – Гриф и К°, 2003. С. 35–36.
- Гришко-Богменко Б.Ю. Семейство Ореховые – Juglandaceae Lindl. // В кн.: Деревья и кустарники. Покрытосеменные: Справочник. Киев: Наукова думка. 1974. С. 27–39.
- Дойко Н.М., Калашникова Л.В., Дорошенко Ю.В. Инвазивно активні деревні інтродуценти в дендропарку «Олександрія» // У зб.: Відновлення порушених природних екосистем: Мат. V міжн. наук. конф. Донецьк. 2014. С. 274–275.
- Жигалова С.Л. Рід *Juglans* L. (Juglandaceae) в Україні (морфолого-біологічні та географічні особливості, систематичне положення та народногосподарське значення): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2007. 23 с.
- Жуковский П.М. Мировой генофонд растений для селекции (Мегагенцентры и эндемичные микрогенцентры). М.: Наука, 1970. 86 с.
- Ищук Г.П., Шлапак В.П. Горіх чорний (*J. nigra* L.) у лісових культурах Моївського лісництва на Вінниччині // Науковий вісник Національного лісотехнічного університету України. 2007. Вип. 17.7. С. 20–25.
- Каталог рослин дендрологічного парку «Софіївка». Довідковий посібник / За ред. І.С. Косенка. Умань, 2000. 160 с.
- Конечная Г.Ю. Сем. 58. Juglandaceae A. Rich. ex Kunth – Ореховые // В кн.: Конспект флоры Восточной Европы. Т. 1. / Под ред. Н.Н. Цвеллва, ред. тома Д.В. Гельтман. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 190–192.
- Лыпа А.Л. Дендрологические богатства Украинской ССР и их использование // В кн.: Озеленение населённых мест. Киев: Изд-во академии архитектуры УССР, 1952. С. 333–345.
- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы / Под ред. А.С. Демидова. М.: Фитон XXI, 2013. 159 с.
- Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі / Р.І. Бурда, О.А. Ігнатюк. Київ: Віпол, 2011. 112 с.
- Одум Ю. Экология: В 2 т. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Соколов С.Я. Сем. 7. Juglandaceae Lindl. – Ореховые // В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 221–255.
- Фирсов Г.А., Бялт В.В. Обзор древесных экзотов, дающих самосев в г. Санкт-Петербурге (Россия) (Электронный журнал) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 6. № 4. С. 129–152. // (<http://www.sevin.ru/invasjour/>). Проверено 24.07.2017.
- Щепотьєв Ф.Л., Павленко Ф.А., Ріхтер О.А. Горіхи. Київ: Урожай, 1987. 184 с.
- Aikio S., Duncan R.P., Hulme P.E. Lag-phases in alien plant invasions: separating the facts from the artefacts // Oikos. 2010. Vol. 119. 2. P. 370–378. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17963.x
- Aradhya, M. K., D. Potter, F. Gao, C. J. Simon Molecular phylogeny of *Juglans* (Juglandaceae): a biogeographic perspective // Tree Genetics & Genomes. 2007. Vol. 3. P. 363–378.
- Blackburn T.M., Essl F., Evans T., Hulme P.E., Jeschke J.M., Kuhn I., Kumschick S., Markova Z., Mrugaia A., Nentwig W., Pergl J., Pyšek P., Rabitsch W., Ricciardi A., D.M. Richardson, Sendek A., Vila M., Wilson J.R.U., Winter M., Genovesi P., Bacher S. A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts // PLOS Biology. 2014. Vol. 12. Iss. 5. e1001850. P. 1–11. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001850.g001.
- Burda R. Alien trees and shrubs in the Ukrainian agricultural landscape // In: Phytogeographical problems of synanthropic plants / Eds. A. Zajac, M. Zajac, B. Zamanek. Cracow: In-t botany Jagiellonian un-t, 2003. P. 11–16.
- Caley P., Groves R. H., Barker R. Estimating the invasion success of introduced plants // Diversity and distributions.

2008. Vol. 14. 2. P. 196–203. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2007.00440.x
- Daehler C.C. Short Lag Times for Invasive Tropical Plants: Evidence from Experimental Plantings in Hawai'i // PLoS ONE. 2009. 4. 2. P. e4462.
- DAISIE [Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe] Handbook of Alien Species in Europe / Eds. Pyšek P., Lambdon P. W., Arianoutsou M., Kuhn I., Pino J., Winter M. Alien Vascular Plants of Europe. Springer. 2009. XXXVIII. 400 p.
- Kowarik I. Time lags in biological invasion with regard to the success and failure of alien species // In: Plant invasion, general aspects and special problems. SPB Academic Publishers, 1995. P. 15–38.
- Mosyakin S.L., Yavorska O.G. The Nonnative Flora of the Kiev (Kyiv) Urban Area, Ukraine: A Checklist and Brief Analysis (Электронный документ) // Published Online December 24, 2002. // (www.urbanhabitats.org/v01n01/nonnativekiev_full.html). Проверено 24.07.2017.
- Mu X-Y, Sun M, Yang P-F, Lin Q-W Unveiling the Identity of Wenwan Walnuts and Phylogenetic Relationships of Asian *Juglans* Species Using Restriction Site-Associated DNA-Sequencing // Front. Plant Sci. 2017. 8:1708. DOI: 10.3389/fpls.2017.01708.
- Pyšek P., Hulme P.E. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process // Ecoscience. 2005. Vol. 12. 3. P. 302–315.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and distributions. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
- Stone D., Oh S., Tripp E., Luis. Gios, Manos P. Natural history, distribution, phylogenetic relationships, and conservation of Central American black walnuts (*Juglans* sect. *Rhysocaryon*) // Journal of the Torrey Botanical Society. 2009. Vol. 136. 1. P. 1–25.
- Sukopp H., Sukopp U. Ecological long-term effects of cultigens becoming feral and naturalization of non-native species // Experientia. 1993. Vol. 49. P. 210–218. DOI: 10.1007/BF01923528.
- Wenpan Dong, Chao Xu, Wenqing Li, Xiaoman Xie, Yizeng Lu, Yanlei Liu, Xiaobai Jin and Zhili Suo Phylogenetic Resolution in *Juglans* Based on Complete Chloroplast Genomes and Nuclear DNA Sequences // Front. Plant Sci. 2017. DOI.org/10.3389/fpls.2017.01148.

SPONTANEOUS DISPERSION OF SPECIES OF THE GENUS *JUGLANS* L. IN THE FORESTS AND PARKS OF KIEV

© 2017 Burda R.I.*, Koniakin S.N.**

Institute for Evolutionary Ecology of the National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 03143;
e-mail: * riburda@ukr.net; ** ser681@ukr.net

In 2016–2017 in the forests and parks of Kiev 22 points of spontaneous spread of self-sown plants of six species of *Juglans* L., namely, *J. ailantifolia* Carrrière, *J. cinerea* L., *J. mandshurica* Maxim., *J. nigra* L., *J. regia* L. and *J. subcordiformis* Dode (Juglandaceae DC. ex Perleb) were found. In eight locations 919 self-sown individuals and 45 maternal trees of these species were examined. Local populations are left-side in most cases, they have different spatial and ontogenetic structures and some of them contain young reproductive individuals. According to our data (abundance, size and ontogenetic composition), the points of self-seeding spread are spontaneous self-reproduction populations. Schematic maps of distribution of *Juglans* species have been created.

These results expand the concept of naturalization of representatives of the genus *Juglans* in urban forests and parks. The collected factual information and maps can serve as the basis for a strategy of exotic trees invasions monitoring.

Key words: *Juglans*, self-seeding, naturalization, self-reproducing population, invasive alien species, woody plants, Ukraine.

УДК 58.072

БОГАТСТВО И ЧИСЛЕННОСТЬ ПРОРОСТКОВ ИЗ ПОЧВЕННОГО БАНКА СЕМЯН В КУРТИНАХ ИНВАЗИВНОГО ВИДА *ACER NEGUNDO* L.

© Веселкин Д.В.^{a, b, *}, Киселёва О.А.^{c, **}, Екшибаров Е.Д.^{b, ***},
Рафикова О.С.^{a, b, ****}, Коржиневская А.А.^{a, *****}

^a Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144, 8 Марта, 202;

^b Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина,
Екатеринбург, 620002, ул. Мира, 19;

^c Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620144, ул. 8 Марта, 202А;

e-mail: * denis_v@ipae.uran.ru; ** kiselevaolga@inbox.ru; *** spartak-nt@mail.ru; **** zhmuska@mail.ru;
***** melnikowa.anastasia@mail.ru

Поступила в редакцию 08.11.2017

Проверяли предположение о трансформации почвенных банков семян под влиянием инвазивных растений. С этой целью оценили таксономическое богатство и численность проростков из почвенного банка семян в зарослях инвазивного клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.). В вегетационном эксперименте учитывали проростки, появившиеся из семян на почвах, отобранных в двух типах местообитаний в г. Екатеринбурге: в густых зарослях *A. negundo* и в геоморфологически и эдафически сходных местообитаниях, но без *A. negundo*. Дополнительно анализировали проростки на дерново-подзолистой почве с загородного луга. Установлено небольшое негативное влияние *A. negundo* на обилие проростков из почвенного банка семян. В варианте с клёном ясенелистным число проростков было в 1.5–2.5 раза меньше, чем в городских местообитаниях без него. Богатство таксонов проростков различалось только между загородным и городскими местообитаниями, независимо от того, были ли городские местообитания трансформированы вследствие разрастания инвазивного клёна.

Ключевые слова: *Acer negundo* L., клён ясенелистный, биологические инвазии, инвазивные растения, почвенный банк семян.

Введение

Из 3.9% видов флоры Земли, натурализовавшихся в новых для них регионах [Kleunen et al., 2015], наибольшая угроза разнообразию аборигенных сообществ связана с растениями-трансформерами, которые могут блокировать нормальное протекание сукцессий [Виноградова и др., 2010; Richardson, Pyšek, 2012; Gioria, Osborne, 2014; Kumschick et al., 2015; Гусев и др., 2017]. Значительные усилия прилагаются для того, чтобы понять, насколько специфичны эффекты со стороны инвазивных растений на местные виды и сообщества и могут ли они быть удовлетворительно объяснены обычными фитоценоотическими механизмами, такими как конкуренция за простран-

ство и ресурсы, доминирование, эдификаторная сила [Gioria, Osborne, 2014].

Банки семян неоднократно изучались в связи с проблемой инвазий растений [Vila, Gimeno, 2007; Gooden, French, 2014]. В мета-анализе 2014 г. на эту тему [Gioria et al., 2014] использована 31 публикация. Сравнение банков семян под пологом 18 инвазивных видов и в контрольных сообществах показало, что в целом под влиянием чужеродных видов разнообразие и численность банков семян значительно снижаются, но существует большая дисперсия эффектов, оказываемых разными видами инвазивных растений и наблюдающихся в разных типах сообществ. В этом обзоре [Gioria et al., 2014] не процитировано ни одного случая

исследования банков семян под влиянием *Acer negundo* L. (клёна ясенелистного), а из древесных растений исследованы последствия инвазий только трёх видов – *Acacia dealbata* Link, *Acacia saligna* (Labill.) H.L. Wendl. и *Eucalyptus cladocalyx* F. Muell.

Наши усилия направлены на заполнение пробела в представлении о влиянии на банки семян со стороны важного в Евразии, занесённого в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010] вида-трансформера *A. negundo*, отрицательно влияющего на разнообразие аборигенных фитоценозов [Рябинина, Никитина, 2009; Костина и др., 2015; Гусев, 2016]. Цель работы – оценить таксономическое богатство и численность проростков растений, появляющихся из банка семян почвы, отобранной в зарослях *A. negundo*. Опираясь на результаты цитированного мета-анализа [Giorgia et al., 2014], мы предположили, что в зарослях этого инвазивного вида должно быть меньше способных к прорастанию семян растений и их состав должен быть менее разнообразным, чем в сходных по топографическим и эдафическим условиям сообществах без инвазии клёна ясенелистного.

Материал и методика

Модельные виды. Настоящее исследование выполнено как дополнительное к эксперименту, в котором проверяли предположение о непосредственном аллелопатическом влиянии инвазивного *Acer negundo* на развитие двух аборигенных видов травянистых растений: *Festuca rubra* L. (овсяница красная) и *Trifolium repens* L. (клевер ползучий). Это типичные многолетние травянистые местные рудерально-луговые виды, произрастающие на природных лугах и в антропогенно нарушенных местообитаниях [Третьякова, 2011].

Схема эксперимента. В вегетационном эксперименте *F. rubra* и *T. repens* выращивали в почве, отобранной с трёх (А, В и С) участков на территории г. Екатеринбурга. Почву верхних 20 см минеральной части профиля отбирали в первой декаде июля в двух местообитаниях на каждом участке. В местообитании экспериментального варианта (*A.n.*+) каждо-

го участка почву отбирали из куртин, то есть густых зарослей инвазивного *A. negundo*. В контрольном варианте (*A.n.*-) каждого участка почву отбирали вне таких куртин. Геоморфологически и эдафически опытный и контрольный варианты на каждом участке были идентичны (табл. 1) и расположены не далее 20 м друг от друга. Все городские участки были приурочены к средним частям и подошвам склонов; почвы на них – агро- и урбано-зёмы с разной степенью нарушенности верхних горизонтов. Во всех вариантах *A.n.*+ древесный ярус представлен *A. negundo*, варианты *A.n.*- были как с древесным ярусом, так и без него. Дополнительно использован отрицательный контроль – дерново-подзолистая почва с загородного вторичного, ранее распаханного суходольного луга, расположенного в нижней части склона.

Таким образом, всего оценивалось прорастание модельных растений в 7 вариантах почв: три участка в городе по два местообитания (с *A. negundo* и без него) плюс дополнительно один участок с одним местообитанием без *A. negundo* за городом. В каждом варианте почв было 6 вегетационных контейнеров, в три из которых были высеяны семена *F. rubra*, а в другие три – *T. repens*. Общее число контейнеров – 42 (7 вариантов почв × 2 модельных вида × 3 повторности). На этапе анализа данных все 42 повторности группировали в три варианта опыта: 1) «*A.n.*+» – 18 контейнеров с почвой из внутригородских куртин *A. negundo*; 2) «*A.n.*-» – 18 контейнеров с почвой с городских участков, но вне куртин *A. negundo*; 3) «луг» – 6 контейнеров с почвой с загородного луга.

Размер контейнера – 25×40×10 см. Объём почвы в контейнере – 7–8 л. Перед наполнением контейнеров почву просеивали через сито 0.5×0.8 см. Семена *F. rubra* и *T. repens* высевали по 100 шт. в каждый контейнер. Растения выращивали в теплице с поликарбонатным покрытием в течение 50 суток с 20 июля по 8 сентября 2016 г. Контейнеры поливали с расчётом поддержания влажности в большинстве вариантов на уровне 60% от полной полевой влагоёмкости.

Таблица 1. Характеристики участков и местообитаний

Характеристика	Городские участки						Загородный луг
	А		В		С		
	<i>A.n.+</i>	<i>A.n.-</i>	<i>A.n.+</i>	<i>A.n.-</i>	<i>A.n.+</i>	<i>A.n.-</i>	
Положение							
с. ш.	56°52'58"		56°45'44"		56°48'16"		56°40'18"
в. д.	60°42'13"		60°36'46"		60°38'50"		60°28'12"
высота над уровнем моря, м	275		267		238		306
Виды деревьев	<i>Acer negundo</i>	–	<i>Acer negundo</i>	<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Populus × sibirica</i> G.V.Krylov & G.V.Grig. ex A.K. Skvortsov	<i>Acer negundo</i>	<i>Populus × sibirica</i> G.V.Krylov & G.V.Grig. ex A.K. Skvortsov	–
Высота крон, м	10–12	–	8–10	20–25	5–7	20–22	–
Проективное покрытие							
крон деревьев	90–100	–	70–90	20–30	100	40–50	–
травяно-кустарничкового яруса	10–20	70–100	1–5	80–90	1–5	30–70	100
антропогенного мусора	10–20	10–20	20–30	5–10	20–30	5–10	0
Число видов травяно-кустарничкового яруса на площади 10×10 м	6	15	8	14	2	10	29

Учёт проростков из почвенного банка семян. Учёты выполнены в два тура – на 24-е сутки после посева (тур I) и на 50-е сутки, в момент окончания опыта (тур II). В каждый тур все растения (проростки и растения старших возрастных состояний), развившиеся из семян, изначально присутствовавших в почве, полностью выпалывали и гербаризировали. Их определение вели по [Голубинцева, Лебедев, 1959; Виноградова, 1984; Васильченко, 2012]. Часть особей определены только до рода. При анализе их учитывали как отдельный таксон.

Анализ данных. На этапе анализа данных использовали ANOVA с последующей оценкой попарных различий с помощью критерия Тьюки (STATISTICA 10.0; StatSoft, USA). Значения чисел проростков предварительно логарифмировали; учётная единица в ANOVA – среднее значение признака в повторности (кон-

тейнере). Связь между переменными оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Кривые разрежения при оценке общего флористического богатства таксонов строили в программе EstimateS 9.0.1 [Colwell, 2013]. Использовали интерполированные оценки числа накопленных таксонов для вариантов *A.n.+* и *A.n.-* и экстраполированные для варианта «луг».

Результаты

Всего в I-м туре учёта зарегистрированы растения 26 таксонов, во II-м туре – 37 таксонов. Основное число проростков в оба тура учёта составили обычные виды и роды травянистых рудеральных растений. В половине и более контейнеров присутствовали: в I-м туре – *Carum carvi* L., *Chenopodium album* L., *Plantago* spp., *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., *Urtica* spp.; во II-м туре – *Chenopodium glaucum*

Таблица 2. Результаты трёхфакторного ANOVA числа таксонов и особей проростков в контейнере (F – F -критерий; P – значимость различий; dF – число степеней свободы)

Источник изменчивости	dF	Таксонов в контейнере		Индекс Маргалефа		Особей в контейнере	
		F	P	F	P	F	P
Вариант опыта [1]	2	28.22	<0.0001	29.34	<0.0001	3.92	0.0242
Модельный вид [2]	1	0.42	0.5200	0.27	0.6062	0.17	0.6801
Тур учёта [3]	1	0.03	0.8540	4.16	0.0451	8.09	0.0058
[1] × [2]	2	0.09	0.9183	0.13	0.8788	0.29	0.7463
[1] × [3]	2	3.34	0.0410	2.31	0.1069	0.48	0.6199
[2] × [3]	1	0.85	0.3588	1.07	0.3038	0.00	0.9844
[1] × [2] × [3]	2	1.88	0.1605	1.36	0.2635	0.04	0.9602

Примечание. Полужирным шрифтом выделены случаи значимого влияния факторов.

L., *Epilobium* spp., *Plantago* spp., *Poa annua* L., *Potentilla supina* L., *Urtica* spp. Поскольку многие особи не удалось определить до уровня вида, таксономическую и иные структуры сообществ банка семян мы не рассматривали и ограничились анализом признаков богатства и численности проростков.

Богатство таксонов. В разных контейнерах абсолютное число таксонов проростков изменялось от 2 до 10 в I-м туре и от 2 до 12 – во II-м. Среднее число таксонов в контейнере значимо варьировало только в зависи-

мости от варианта опыта и не различалось ни в связи с видом модельного травянистого растения (*F. rubra* или *T. repens*), ни в связи с туром учёта (табл. 2). Наибольшее богатство в оба тура – в среднем 8–9 таксонов в контейнере – зарегистрировано на почве загородного луга (рис. 1 а). Наименьшее число – в среднем 4–6 таксонов в контейнере – в почве с городских участков, независимо от того, была ли отобрана почва под куртинами клёна ясенелистного или вне них. Различия богатства проростков между разными вариан-

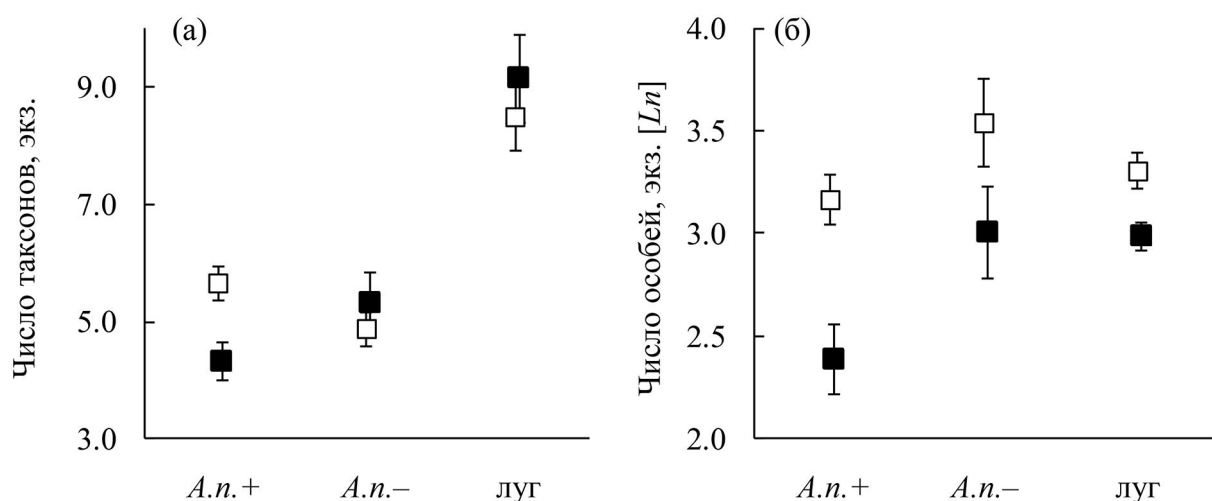


Рис. 1. Число таксонов (а) и особей (б) проростков в вариантах с почвой из внутригородских куртин *A. negundo* (A.n.+), с городских участков вне куртин *A. negundo* (A.n.-) и с загородного луга (луг) в первом (□) и втором (■) турах учёта ($m \pm SE$).

тами значимы только между лугом и обоими городскими вариантами на уровне $P = 0.0001$ по критерию Тьюки.

Значения индекса видового богатства Маргалефа, корректирующие оценки числа таксонов на число учтённых особей, варьировали так же, как и числа видов в контейнере. Богатство проростков зависело только от варианта опыта и не зависело ни от вида модельного растения, ни от тура учёта. Значения индекса Маргалефа ожидаемо высоки в варианте загородного луга (2.30–2.79) и низкие на городских участках (1.12–1.58). По критерию Тьюки на уровне $P = 0.0001$ значимы различия между лугом и обоими городскими вариантами.

Численность. В разных контейнерах абсолютное число проростков варьировало от 5 до 99 в I-м туре, и от 3 до 96 – во II-м. Среднее число особей в контейнере значимо варьировало в зависимости от варианта опыта и в разные туры учёта, но не различалось в связи с видом модельного травянистого растения. Заметно большая численность проростков наблюдалась во время первого учёта, по сравне-

нию со вторым, но в оба тура наибольшее число особей зарегистрировано на почве урбанизированных участков без *A. negundo*, а наименьшее – в варианте из зарослей *A. negundo* (рис. 1 б). По критерию Тьюки численности проростков значимо различались между вариантами *A.n.+* и *A.n.–* ($P = 0.0203$).

Согласованность оценок богатства и численности проростков в разные туры. О неслучайном характере изменчивости богатства и численности растений из почвенного банка семян свидетельствует согласованность их изменчивости в два тура учётов. Коэффициент корреляции между числами таксонов в контейнере, наблюдавшимися в I-м и II-м турах, составил $r = 0.46$ ($P = 0.0021$) (рис. 2 а). Коэффициент корреляции между логарифмированными оценками числа особей в контейнере, наблюдавшимися в I-м и II-м турах, составил $r = 0.47$ ($P = 0.0015$) (рис. 2 б). Наличие таких зависимостей означает, что в тех контейнерах или вариантах опыта, в которых богатство или число особей были низкими или высокими в первый учётный тур, они такими в среднем и остались ко второму туру.

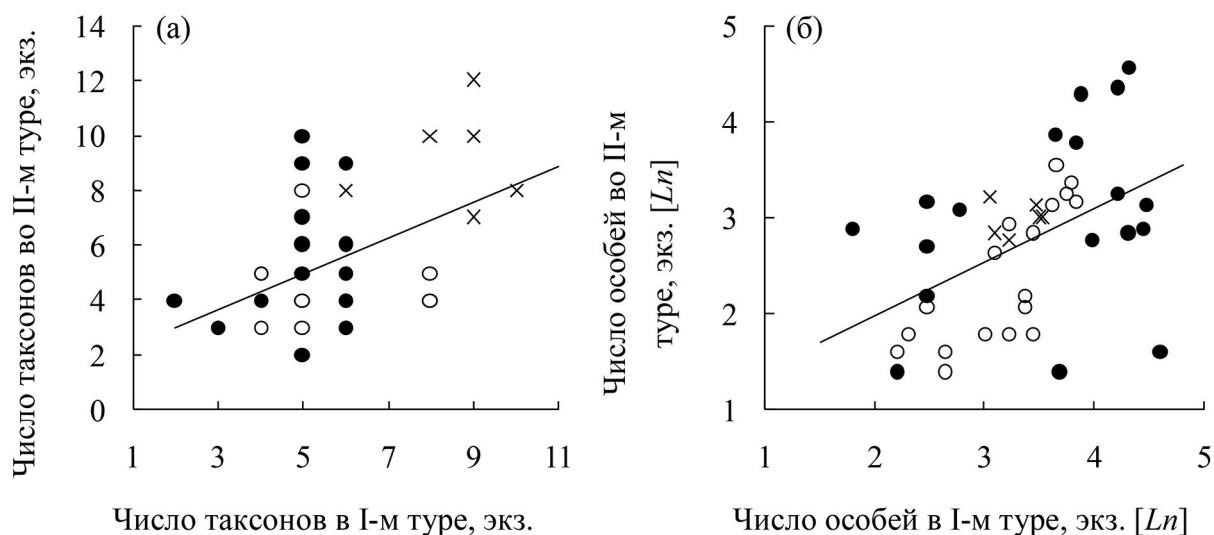


Рис. 2. Связь между числом таксонов (а) и особей (б) проростков в I-м и II-м турах учёта в вариантах с почвой из внутригородских куртин *A. negundo* (●), с городских участков вне куртин *A. negundo* (○) и с загородного луга (x) ($m \pm SE$).

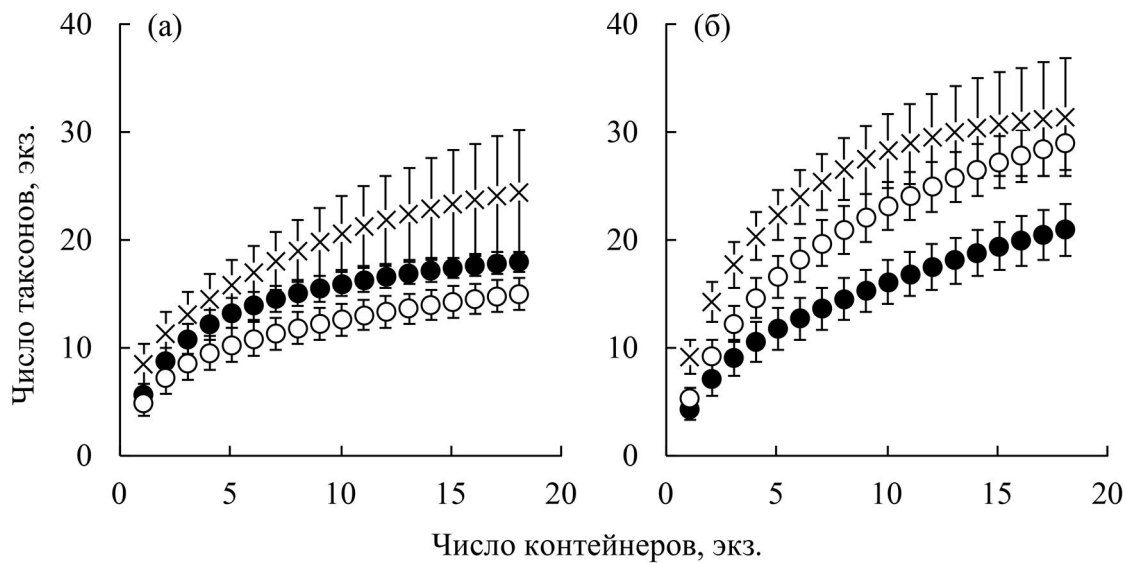


Рис. 3. Накопленное число таксонов проростков в I-м (а) и во II-м (б) турах учёта в вариантах с почвой из внутригородских куртин *A. negundo* (●; интерполированные оценки), с городских участков вне куртин *A. negundo* (○; интерполированные оценки) и с загородного луга (х; экстраполированные после $n = 6$ оценки) (\pm SD).

Общее число таксонов в варианте опыта.

Анализ кривых накопления таксонов в зависимости от объёма наблюдений показал, что в оба тура учётов самое высокое флористическое богатство проростков было на почве с загородного луга (рис. 3). Здесь в 6 контейнерах было обнаружено 17 таксонов в I-м туре и 24 во II-м, при этом экстраполированные до $n = 18$ значения ещё выше, соответственно, 24 и 31 вид. Различия между вариантами *A.n.+* и *A.n.-* незначительны и неустойчивы. В I-м туре несколько более высокое богатство таксонов наблюдалось в варианте на почве из зарослей *A. negundo*, во II-м – на почве из контрольных вариантов.

Обсуждение

Разнообразие растений живого напочвенного покрова в фитоценозах, в которых присутствует *A. negundo*, исследовали неоднократно [Рябинина, Никитина, 2009; Емельянов, Фролова, 2011; Костина и др., 2015; Гусев, 2016; Гусев и др., 2017], и установлено, что в целом в результате инвазии клёна ясенелистного разнообразие других растений заметно снижается. Негативное влияние этого инвазивного вида на травянистую растительность хорошо видно на примере сообществ, в которых мы

отбирали почву: в вариантах *A.n.+* число видов травяно-кустарничкового яруса составляло 2–8 в описании, а в вариантах *A.n.-* таких видов было от 10 до 15 (см. табл. 1). При этом обилие растений травяно-кустарничкового яруса в зарослях *A. negundo* также очень сильно снижалось, в 5–10 раз и более.

На фоне такого хорошо заметного эффекта для растений, непосредственно вегетирующих под пологом *Acer negundo*, его влияние на богатство и обилие проростков из почвенного банка семян, хотя в целом и негативное, выражено не сильно. По богатству таксонов, выявляемому как в одном контейнере, так и в целом в варианте опыта, влияние *A. negundo*, фактически, не проявилось. Между вариантами *A.n.+* и *A.n.-* среднее число таксонов в контейнере (см. рис. 1 а) и суммарное число таксонов (см. рис. 3) в вариантах не различались, а различались только характеристики богатства между всеми городскими (*A.n.+* и *A.n.-*) и загородными (луг) вариантами. Заметнее, чем для параметров таксономического богатства проростков, эффект *A. negundo* выражается в уменьшении численности проростков. По этому признаку преимущественно дифференцируются друг от друга городские местообитания – на почве из зарослей этого клёна

проростков в 1.5–2.5 раза меньше, чем в рудеральных городских местообитаниях без него (см. рис. 1 б).

Установленное слабое влияние *A. negundo* на богатство и обилие проростков отчасти согласуется с другими опубликованными эффектами, оказываемыми инвазивными видами на почвенные банки семян. Известно, что древесные инвазивные растения – деревья и кустарники – меньше преобразуют почвенный банк семян, чем травянистые чужеродные виды [Gioria, Osborne, 2014]. Также согласуется с опубликованными сведениями наш вывод о меньшей чувствительности почвенных банков семян к эффектам со стороны инвазивных растений, по сравнению с вегетирующей растительностью [Gooden, French, 2014].

По причинам методического характера мы не оценивали и не обсуждаем особенности таксономической структуры сообществ проростков. Мы не изолировали поверхность почвы в контейнерах от возможного потока диаспор из воздуха, как это требуется при изучении почвенного банка семян методом их проращивания в почве [Методы..., 2002]. Поэтому нельзя исключить, что какие-то семена могли попасть в контейнеры уже после отбора почвы, её просеивания и набивки контейнеров. Однако, следует отметить, что опыт проведён в теплице, которая была изолирована от окружающей среды. Это снижает вероятность случайного попадания семян с потоками воздуха. В целом, дополнительная контаминация потенциально может быть ответственна за какое-то искажение оценок истинного богатства и обилия семенных банков. Но, по нашему мнению, к значительным искажениям она привести не могла, так как интенсификация случайного попадания зачатков в экспериментальные контейнеры привела бы к отсутствию наблюдающейся корреляции между параметрами богатства и обилия проростков в разные сроки учёта.

Заключение

Представленные результаты – это, вероятно, первая попытка анализа характеристик почвенного банка семян в сообществах, сильно трансформированных *Acer negundo*. Установлено, что

по богатству таксонов проростков из почвенного банка семян изученные урбанизированные рудеральные местообитания близки, независимо от того, трансформированы ли они вследствие разрастания инвазивного клёна ясенелистного или не трансформированы. Влияние *A. negundo* преимущественно выражается в снижении в почве в его зарослях числа способных к прорастанию семян травянистых растений. В целом, в урбанизированных местообитаниях в г. Екатеринбурге влияние этого вида на почвенный банк семян не является сильным, несмотря на абсолютное доминирование его в древесном ярусе и значительное сокращение разнообразия вегетирующих растений живого напочвенного покрова.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных Уро РАН и темы программы ФНИ № АААА-А17-117072810010-4, а также при поддержке РФФИ (проект № 16-54-00105) и Программы повышения конкурентоспособности УрФУ (постановление Правительства РФ № 211, контракт № 02.А03.21.0006).

Литература

- Васильченко И.Т. Определитель всходов сорных растений. М.: Книга по Требованию, 2012. 431 с.
- Виноградова Т.А. Определитель луговых злаковых трав Нечернозёмной зоны. Л.: Колос. Ленингр. отд-ние, 1984. 112 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Голубинцева В.П., Лебедев П.В. Определитель кормовых злаков и бобовых в цветущем состоянии. М.: Учпедгиз, 1959. 93 с.
- Гусев А.П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 3 (7). С. 10–14.
- Гусев А.П., Шпилевская Н.С., Веселкин Д.В. Воздействие *Acer negundo* L. на восстановительную сукцессию в ландшафтах Беларуси // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2017. № 1 (94). С. 47–53.
- Емельянов А.В., Фролова С.В. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.) в прибрежных фитоценозах р. Ворона // РЖБИ. 2011. Т. 4. № 2. С. 40–43.

- Костина М.В., Ясинская О.И., Барабанщикова Н.С., Орлюк Ф.А. К вопросу о вторжении клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в подмосковные леса // РЖБИ. 2015. Т. 8. № 4. С. 72–80.
- Методы изучения лесных сообществ / Под ред В.Т. Ярмишко, И.В. Лянгузова. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Рябина З.Н., Никитина Н.В. Сукцессии пойменных лесов р. Урал в пределах Оренбургского градопромышленного комплекса // Вестник ОГУ. 2009. № 6 (112). С. 319–321.
- Третьякова А.С. Флора Екатеринбурга. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2011. 200 с.
- Colwell R.K. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2013. Version 9. // (<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>). Проверено 05.10.2017.
- Gioria M., Jarosik V., Pyšek P. Impact of invasions by alien plants on soil seed bank communities: emerging patterns // Perspect. Plant Ecol. 2014. Vol. 16. No. 3. P. 132–142.
- Gioria M., Osborne B.A. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs // Front. Plant Sci. 2014. Vol. 5. P. 501.
- Gooden B., French K. Impacts of alien grass invasion in coastal seed banks vary amongst native growth forms and dispersal strategies // Biol. Conserv. 2014. Vol. 171. P. 114–126.
- Kumschick S., Gaertner M., Vila M., Essl F. et al. Ecological impacts of alien species: quantification, scope, caveats and recommendations // BioScience. 2015. Vol. 65. No. 1. P. 55–63.
- Kleunen van M., Dawson W., Essl F., Pergl J. et al. Global exchange and accumulation of non-native plants // Nature. 2015. Vol. 525. No. 7567. P. 100–103.
- Richardson D.M., Pyšek P. Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns // New Phytol. 2012. Vol. 196. No. 2. P. 383–396.
- Vila M., Gimeno I. Does invasion by an alien plant species affect the soil seed bank? // J. Veg. Sci. 2007. Vol. 18. No. 3. P. 423–430.

RICHNESS AND NUMBER OF SEEDLINGS FROM THE SOIL SEED BANK IN THE CURTAINS OF THE INVASIVE SPECIES *ACER NEGUNDO* L.

© Veselkin D.V.^{a, b, *}, Kiseleva O.A.^{c, **}, Ekshibarov E.D.^{b, ***},
Rafikova O.S.^{a, b, ****}, Korzhinevskaya A.A.^{a, *****}

^a Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences,
Ekaterinburg, 620144, March 8, 202;

^b B.N. Yeltsin Ural Federal University,
Ekaterinburg, 620002, Mira, 19;

^c Botanical gardens of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Ekaterinburg, 620144, March 8, 202A;

e-mail: * denis_V@ipae.uran.ru; ** kiselevaolga@inbox.ru; *** spartak-nt@mail.ru; **** zhmuska@mail.ru; ***** melnikowa.anastasia@mail.ru

The assumption of transformation of soil seed banks under the influence of invasive plants was verified. For this purpose, the taxonomic richness and the number of seedlings from the soil seed bank in the thickets of the invasive maple tree (*Acer negundo* L.) were estimated. In the vegetation experiment seedlings emerged from seeds on soils selected in two types of habitats in Ekaterinburg (in dense thickets of *A. negundo* and in geomorphologically and edaphically similar habitats, but without *A. negundo*) were used. In addition, seedlings on sod-podzolic soil were analyzed from suburban meadow. A slight negative influence of *A. negundo* on the abundance of seedlings from the soil seed bank was established. In the version with an ash-leaved maple, the number of shoots was 1.5–2.5 times lesser than in urban habitats without *A. negundo*. The taxa richness of seedlings differed only between suburban and urban habitats, regardless of whether the urban habitats were transformed due to the growth of invasive ash-leaved maple.

Keywords: *Acer negundo* L., ash-leaved maple, biological invasions, invasive plants, soil seed bank.

УДК 574.625:575.174:594

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЕРВОЙ БАЛТИЙСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ *RANGIA CUNEATA* (*BIVALVIA*: *MASTRIDAE*)

© 2017 Ворошилова И.С.^{а,*}, Ежова Е.Е.^{б,**}, Павлова В.В.^{а,***}^а Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок 152472;^б Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва 117997, г. Москва, Нахимовский проспект, д. 36;e-mail: * issergeeva@yandex.ru; ** igelinez@gmail.com; *** verasmi@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2017

Изучено генетическое разнообразие первой балтийской популяции чужеродного двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) путём секвенирования фрагмента митохондриального гена цитохром с-оксидазы, первой субъединицы (COI). Установлено, что Вислинский залив населяет единая популяция вселенца, обладающая высоким уровнем генетического разнообразия. Предполагается, что рангия вселилась в Вислинский залив с балластными водами судов на стадии личинки. В качестве наиболее вероятного донора рассматривается первая европейская популяция *R. cuneata* из Северного моря. Сведения о генетическом разнообразии могут быть полезны для прогнозирования дальнейших путей расселения моллюска.

Ключевые слова: *Rangia cuneata*, чужеродный вид, мтДНК, Балтийское море.

Введение

Глобализация морской торговли и межконтинентальных транспортных перевозок играет ключевую роль в увеличении скорости биологических инвазий в морских экосистемах. Одним из важнейших способов (векторов) интродукции гидробионтов в географически удалённые регионы стал случайный перенос чужеродных видов с балластными водами судов [Ruiz et al., 1997]. Особенно успешно транспортируются эстуарные и морские эвригалльные организмы, имеющие в жизненном цикле планктонную стадию. Некоторые из них успешно натурализуются в новых местообитаниях, иногда приводя к существенным изменениям экосистем-реципиентов [Биологические инвазии..., 2004].

В последние десятилетия одним из активно расселяющихся видов стал эстуарный двустворчатый моллюск *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831). Нативным ареалом рангии считается Мексиканский залив [Hopkins, Andrews, 1970]. В литературе первые упоминания о находках живых экземпляров *R. cuneata*

за пределами Мексиканского залива, в Северной Каролине, датируются 1955 г. [Hopkins, Andrews, 1970]. В 1960–1988 гг. *R. cuneata* найдена на атлантическом побережье США от восточного побережья Флориды до Чесапикского залива и реки Гудзон [Carlton, 1992].

Существует две гипотезы о происхождении американских популяций рангии за пределами Мексиканского залива. Согласно первой, *R. cuneata* обитала здесь ранее. Створки представителей этого вида находили в плейстоценовых отложениях восточного побережья США до Нью-Джерси [Richards, 1938]. Предполагается, что небольшие поселения сохранились здесь до настоящего времени и дали вспышку численности в результате изменений условий обитания. Другим, наиболее вероятным, путём происхождения популяций на севере США исследователи считают случайную интродукцию рангии с марикультурой устриц [Pfitzenmeyer, Drobeck, 1964; Hopkins, Andrews, 1970].

В Европе *R. cuneata* впервые зарегистрирована в бассейне Северного моря (август 2005 г.) в эстуарии западной Шельды, в гава-

нях порта Антверпен, Бельгия, куда, предположительно, была преднамеренно интродуцирована с судовыми балластными водами [Verween et al., 2006]. В настоящее время инвазия происходит быстрыми темпами. Спустя три года после первой регистрации в бассейне Северного моря *R. cuneata* была обнаружена в каналах Амстердама, Нидерланды [Moolenbeek, 2009], а через пять лет, в 2010 г., вид впервые зарегистрирован в Балтийском море [Ежова, 2012; Рудинская, Гусев, 2012]. Первая интродукция в Балтике была широкомасштабной, практически одновременно была заселена вся акватория Вислинского залива, от солоноватоводной российской части до более опреснённой польской [Ежова, 2012; Рудинская, Гусев, 2012; Drgas, перс. сообщ.; Warzocha, Drgas, 2013]. Названные поселения моллюска являются наиболее крупными в бассейнах Северного и Балтийского морей.

К 2012 г. популяция рангии в Вислинском заливе Балтийского моря была представлена особями разных размерных групп, достигла высокой численности и могла считаться полностью натурализовавшейся [Ежова, 2012; Рудинская, Гусев, 2012]. Позднее, после натурализации рангии в Вислинском заливе, немногочисленные живые особи моллюска были обнаружены в других районах Южной и Восточной Балтики: вблизи Ниды (Литва, 2013), в районе Любека (Германия, 2013), в заливе Пярну (Эстония, 2014). В 2016 г. единичная особь *R. cuneata* была найдена в Западном Готландском бассейне, в районе Норчёппинга (Швеция, 2016) [AquaNIS..., 2017]. В 2015 г. ранее неизвестное, достаточно плотное поселение моллюска было обнаружено в Северном море, в Восточной Англии [Willing, 2015].

Порт Калининград связан контейнерными линиями с портами Нидерландов, Великобритании, Германии, Литвы, Финляндии и Швеции. Следовательно, популяция рангии в Вислинском заливе наряду с популяциями из бассейна Северного моря могла стать одним из источников дальнейшего расселения вида за пределами нативного ареала. Цель данной работы – изучение генетического разнообразия

и происхождения первой инвазивной популяции *R. cuneata* в Балтийском море.

Материалы и методы

В работе проанализированы две выборки *R. cuneata*, собранные в 2015–2016 гг. в российской (23 экз.) и польской (22 экз.) акваториях Вислинского залива (рис. 1). Мышечные ткани фиксировали 96%-м этанолом, тотальную ДНК выделяли коммерческим набором Diatom™ DNA Prep 200 («Изоген») согласно инструкции производителя. Фрагмент митохондриального гена цитохром с-оксидазы, первой субъединицы (COI) длиной 703 пары нуклеотидов (пн) был амплифицирован с использованием следующей пары праймеров: LCO1490 5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3' [Folmer et al., 1994] и COI-H 5'-TCAGGGTGACCAAAAATCA-3' [Machordom et al., 2003]. Финальный объём смеси ПЦР 25 µL содержал 2.5 µL 10 х буфера для ПЦР (СибЭнзим) с 20 mM MgCl₂, 1 µL каждого из олигонуклеотидных праймеров (10 pM), 2.5 µL смеси каждого из четырёх дезоксирибонуклеотидов (0.2 µM каждого), 1–1.5 µL тотальной ДНК, 0.7 U Taq ДНК полимеразы (СибЭнзим) и бидистиллированную воду. Амплификацию проводили в программируемом термостате «Терцик» (ДНК-Технология). Программа амплификации включала следующие стадии: денатурация – 95 °C (4 мин), 32 цикла по 94 °C (1 мин), 58 °C (45 с), 72 °C (1 мин), и заключительный этап – 72 °C (7 мин). Продукт ПЦР после электрофореза в 1.5%-м агарозном геле, окрашенном бромистым этидием (0.5 мкг/мл), визуализировали в ультрафиолете (λ= 312 нм). Двустороннее секвенирование проводили с использованием амплификационных праймеров. Секвенировали в ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems) на базе ИБВВ РАН согласно инструкции производителя. Нуклеотидные последовательности всех гаплотипов депонированы в NCBI (MG267050-MG267055) [National Center..., 2017].

Нуклеотидное (п) и гаплотипическое (Hd) разнообразие подсчитано с использованием пакета программ DnaSP version 5.10 [Librado, Rozas, 2009]. Сравнение нуклеотидных последо-

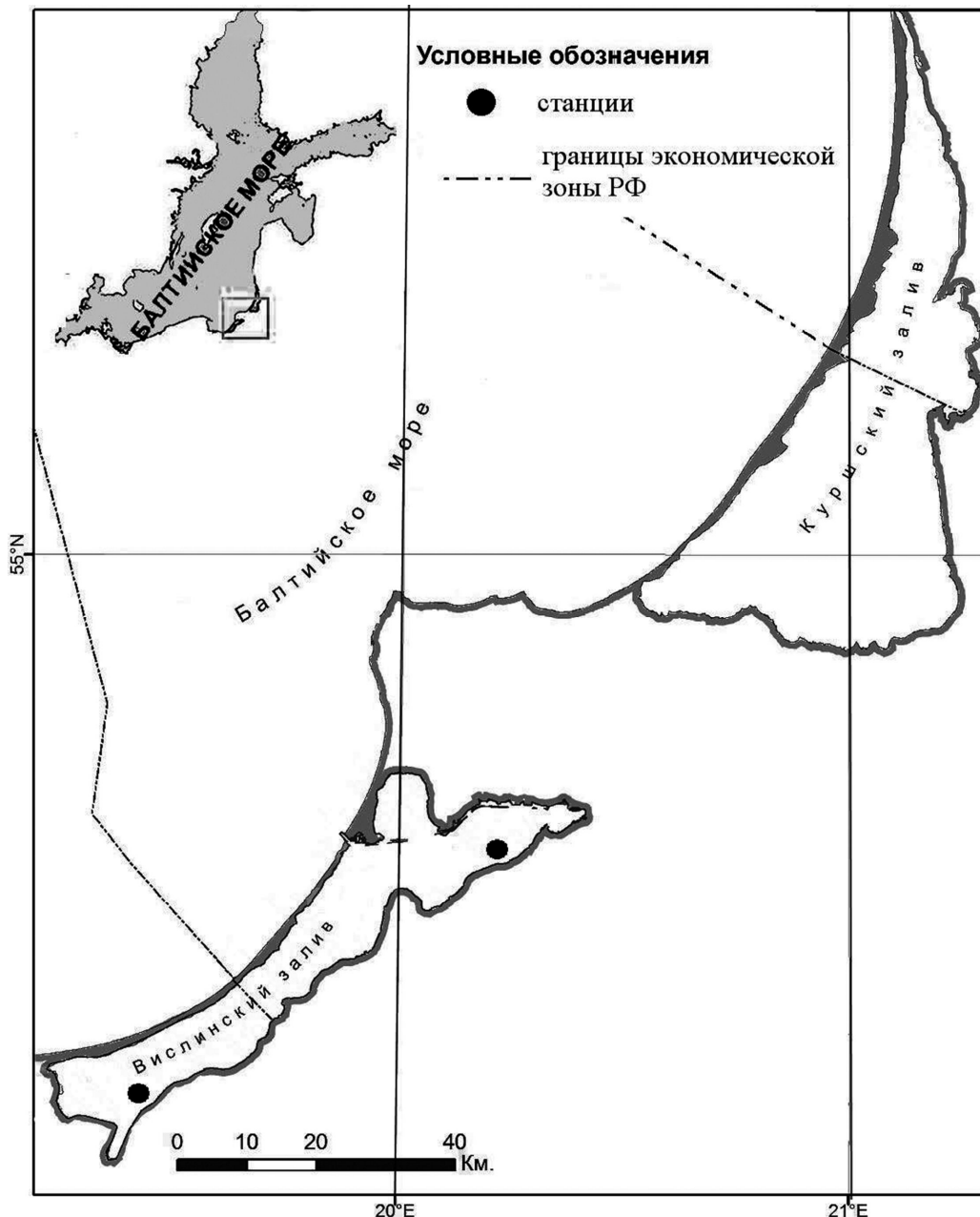


Рис. 1. Станции сбора проб *Rangia cuneata* в Вислинском заливе Балтийского моря.

довательностей COI, полученных нами, с депонированными ранее в международные базы данных проводили с помощью BLAST (NCBI) [National Center..., 2017]. Взаимосвязи между гаплотипами анализировали методом MJN (Median Joining Network) в NETWORK 5.0.0.1 [Bandelt et al., 1999]. Генетическую гетерогенность между выборками оценивали с помощью попарных сравнений F_{ST} (AMOVA) в пакете программ ARLEQUIN version 3.5.2.1 [Excoffier, Lischer, 2010].

Результаты

При анализе 45 нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI рангии Вислинского залива, длиной 658 пн, обнаружено шесть гаплотипов, которые различаются заменами нуклеотидов в одном или нескольких сайтах (рис. 2; таблица). Взаимосвязи между вариантами нуклеотидных последовательностей показаны на рисунке 2.

В выборках преобладают Н1-Н4 гаплотипы, единично встречаются Н5 и Н6 варианты нук-

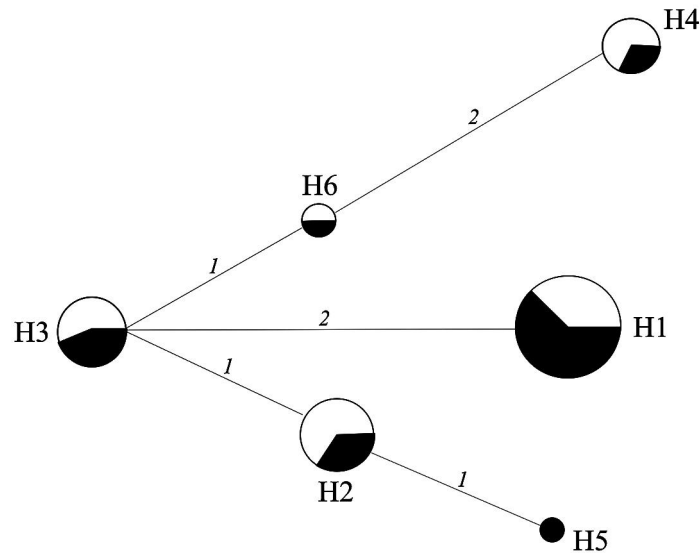


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов фрагмента гена COI мтДНК (658 пн) *R. cuneata*. Цифрами обозначено число мутационных шагов. Чёрным цветом показана частота встречаемости каждого из гаплотипов в польской акватории, а белым – в российской.

Таблица. Полиморфизм фрагмента гена цитохром с-оксидазы (COI) *R. cuneata*

Выборки	N	N _г	N _{пс}	Гаплотипическое разнообразие Hd (SD)	Нуклеотидное разнообразие π (SD)
Российская акватория	23	5	6	0.787 (0.043)	0.004 (0.000)
Польская акватория	22	6	7	0.684 (0.096)	0.003 (0.001)

Примечание. N – объём выборки, N_г – число гаплотипов, N_{пс} – число полиморфных сайтов.

леотидных последовательностей. Гаплотип H6 идентичен следующим нуклеотидным последовательностям из Чесапикского залива США: KT959440, KT959412, KT959383 [National Center..., 2017]. Значения показателей нуклеотидного и гаплотипического разнообразия указаны в таблице. Различия между выборками недостоверны ($F_{ST} = 0.000$, $P = 0.39$).

Обсуждение

Залив отделён от открытой Балтики Вислинской косой и сообщается с морем только узким судоходным проливом, шириной 400 м и глубиной 10–12 м (рис. 1). Все суда, заходящие в Вислинский залив в настоящее время могут двигаться лишь одним путём – через Балтийский пролив в российскую часть аква-

тории. Если рассматривать гипотезу интродукции путём сброса балластных вод, содержащих личинок, рангия могла попасть в залив исключительно с судами, зашедшими в российскую акваторию, а распространиться в польские воды – только переносом личинок с течениями. Очень быстрое, в течение всего нескольких месяцев, распространение моллюска по всей акватории Вислинского залива, количественные характеристики распределения взрослых моллюсков на начальной стадии инвазии и размерно-возрастная структура популяции в различных участках залива [Ежова, 2012; Рудинская, Гусев, 2012; Warzocha, Drgas, 2013] свидетельствуют в пользу инокуляции личинками, а не взрослыми особями. Таким образом, рангия в российских и польских во-

дах имеет общее происхождение, что подтверждается и отсутствием значимых генетических различий между этими двумя выборками.

Наиболее вероятным ресурсом для интродукции рангии в Вислинский залив могли быть популяции моллюска из бассейна Северного моря, где расположены крупнейшие европейские порты Антверпен и Роттердам, имеющие транспортные связи как с Мексиканским заливом, так и с портами в Северо-Западной Атлантике (атлантическое побережье США). В Балтийское море личинки рангии могли проникнуть с балластными водами контейнеровозов или дреджинговых судов. Известно, что для поддержания состояния судоходного фарватера 43-километрового Калининградского морского канала регулярно привлекаются дреджинговые суда, в том числе европейские.

Происходило ли расселение рангии в Европу и далее в Балтийское море непосредственно из Мексиканского залива или источником инвазии могли быть популяции, обитающие на севере США, предварительно адаптированные к северным условиям? Из нативного ареала рангии в международной базе данных и литературе [Foltz et al., 1995] представлено восемь вариантов нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI, длиной 230 пн, полученных при анализе 18 особей моллюсков. Сравнение этих данных с нашими результатами оказалось малоинформативным, поскольку одному такому гаплотипу соответствовало несколько вариантов нуклеотидных последовательностей, полученных нами. Наши последовательности были значительно длиннее и содержали варьирующие нуклеотиды за пределами области, секвенированной авторами работы [Foltz et al., 1995]. Более показательными в этом плане стали результаты рестриктового анализа, который авторы указанной выше публикации применяли в дополнение к секвенированию нуклеотидных последовательностей COI, длина анализируемого ими фрагмента составляла приблизительно 680 пн. В выборках рангии из Мексиканского залива (7 выборок, 170 экз.) обнаружены гаплотипы, у которых отсутствует один из сайтов рестрикции *MboII*, возникающий в результате нукле-

отидной замены Т на С в 610 позиции анализируемого нами фрагмента гена COI. Однако такие гаплотипы не найдены в пробах с побережья п-ова Флорида и с севера атлантического побережья США (5 выборок, 120 экз.). В наших выборках по частоте преобладал вариант нуклеотидной последовательности H1, который, подобно мексиканским гаплотипам, не имел полиморфного рестриктового сайта *MboII*.

В то же время, в Вислинском заливе обнаружен вариант H6, известный из Чесапикского залива, по данным международной базы NCBI [National Center..., 2017]. Поскольку в балтийской популяции рангии имеется ещё и вариант нуклеотидной последовательности с полиморфным рестриктовым сайтом, отсутствующий в Чесапикском заливе, расселение рангии в Европу, а далее и в Вислинский залив, не могло происходить только из популяций севера атлантического побережья США.

Обычно высокие значения показателей внутривидового полиморфизма у инвазивных популяций объясняют большим числом живых особей, основавших поселение (прессом пропагул) или множественной интродукцией [Roman, Darling, 2007; Dlugosch, Parker, 2008; Handley et al., 2011; Estoup et al., 2016]. При транспортировке балластных вод на небольшие расстояния, как это происходит в случае транспортных сообщений между Калининградом и ближайшими крупными европейскими портами, путь занимает не более нескольких дней и вероятность сохранения личинок в жизнеспособном состоянии очень велика, что и обеспечило высокое генетическое разнообразие первой популяции рангии в Балтийском море.

Заключение

Мелководность Вислинского залива и, следовательно, быстрый прогрев воды обеспечивают благоприятные температурные условия для размножения и развития личинок, что позволило рангии образовать здесь самовоспроизводящуюся популяцию [Ежова, 2012; Рудинская, Гусев, 2012], для которой характерен высокий уровень генетического разнообразия.

Наряду с североморскими, популяция *R. cuneata* из Вислинского залива может стать, и вероятно – уже стала, одним из основных источников для дальнейшего расселения вида в Балтике. В связи с проектом создания канала через Балтийскую (Вислинскую) косу и открытия судоходства через него, реализация которого начинается в 2018 г. [Polish Press..., 2017], инвазионный потенциал рассматриваемой популяции *R. cuneata* возрастёт, и мы прогнозируем ускорение темпов колонизации прибрежных вод Балтийского моря.

Благодарности

Авторы признательны польским коллегам из института Морского Рыболовства (Гдыня, Польша) А. Дргасу (Aleksander Drgas) и Р. Корнийову (Ryszard Kornijow) за материал, собранный в польской части Вислинского залива. Исследование выполнено в рамках гранта РФФИ 17-05-00782, осзадания № 0149-2018-0035 института океанологии РАН. Сбор материала выполнен с поддержкой темы госзадания ИОРАН № 0149-2018-0035, генетический анализ – гранта РФФИ 17-05-00782.

Литература

- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Ежова Е.Е. Новый вселенец в Балтийское море моллюск *Rangia cuneata* (Bivalvia: Mactridae) // Морський екологічний журнал. 2012. Т. 11. № 1. С. 29–32.
- Рудинская Л.В., Гусев А.А. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 2. С. 115–127.
- AquaNIS Information system on aquatic non-indigenous and cryptogenic species // <http://www.corpi.ku.lt/data-bases/index.php/aquanis/>. Проверено 24.10.2017.
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16. No. 1. P. 37–48.
- Carlton J.T. Introduced marine and estuarine mollusks of North America: an end-of-the-20th-century perspective // Journal of Shellfish Research. 1992. Vol. 11. No. 2. P. 489–505.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17. P. 431–449.
- Estoup A., Ravnigné V., Hufbauer R., Vitalis R., Gautier M., Facon B. Is there a genetic paradox of biological invasion? // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2016. Vol. 47. P. 51–72.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. 2010. Vol. 10. P. 564–567.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. 1994. Vol. 3. P. 294–299.
- Foltz D.W., Sarver S.K., Hrinkevich A.W. Genetic Structure of Brackish Water Clams (*Rangia* spp.) // Biochemical Systematics and Ecology. 1995. Vol. 23. No. 3. P. 223–233.
- Handley L.J.L., Estoup A., Evans D.M., Thomas C.E., Lombaert E., Facon B., Aebi A., Roy H.E. Ecological genetics of invasive alien species // BioControl. 2011. Vol. 56. No. 4. P. 409–428.
- Hopkins S.H., Andrews J.D. *Rangia cuneata* on the east coast: thousand-mile range extension, or resurgence? // Science. 1970. Vol. 167. P. 868–869.
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25. P. 1451–1452.
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea) // Biological Journal of the Linnean Society. 2003. Vol. 78. P. 235–252.
- Moolenbeek R.G. Aanvullende vondsten van *Rangia cuneata* in het IJ (Noordzeekanaal) // De Kreukel. 2009. Vol. 45. No. 1. P. 6.
- National Center for Biotechnology Information // (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Проверено 25.10.2017.
- Pfitzenmeyer H.T., Drobeck K.G. The Occurrence of the Brackish Water Clam, *Rangia cuneata*, in the Potomac River, Maryland // Chesapeake Science. 1964. Vol. 5. No. 4. P. 209–215.
- Polish Press Agency (PAP, 2017) // (<http://www.pap.pl/en/news/news,863183,vistula-spit-canal-strategic-and-profitable-for-poland-minister.html>.) Проверено 24.10.2017.
- Richards H.G. Animals of the Seashore. Boston: B. Humphries press, 1938. P. 29.
- Roman J., Darling J.A. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions // Trends in Ecology & Evolution. 2007. Vol. 22. P. 454–464.
- Ruiz G.M., Carlton J.T., Grosholz E.D., Hines A.H. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: Mechanisms, extent, and consequences // American Zoologist. 1997. Vol. 37. No. 6. P. 621–632.
- Verween A., Kerckhof F., Vincx M., Degraer S. First European record of the invasive brackish water clam *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Mollusca: Bivalvia) // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1. No. 4. P. 198–203.

Warzocha J., Drgas A. The alien gulf wedge clam (*Rangia cuneata* G.B. Sowerby I, 1831) (Mollusca: Bivalvia: Mactridae) in the Polish part of the Vistula Lagoon (SE Baltic) // *Folia Malacologia*. 2013. Vol. 21. No. 4. P. 291–292.

Willing M.J. Two invasive bivalves, *Rangia cuneata* (g.b. Sowerby I, 1831) and *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831), living in freshwater in Lincolnshire, Eastern England // *Journal of Conchology*. 2015. Vol. 42. No. 2. P. 189–192.

GENETIC DIVERSITY OF THE FIRST BALTIC POPULATION OF *RANGIA CUNEATA* (BIVALVIA: MACTRIDAE)

© 2017 Voroshilova I.S.^{a,*}, Ezhova E.E.^{b,**}, Pavlova V.V.^{a,***}

^aPapanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok 152472;

^bThe Atlantic Branch of the P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Kaliningrad 236022;

e-mail: * issergeeva@yandex.ru; ** igelinez@gmail.com; *** verasmi@mail.ru

The genetic diversity of the first Baltic population of the bivalve mollusk *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) was studied based on mtDNA COI gene sequences. It is shown the whole Vistula Lagoon is inhabited by a single population of alien species with a high level of genetic diversity. It is assumed, common *rangia* penetrated to the Vistula Lagoon at a larval stage with the ballast water. The first European *R. cuneata* population, from the North Sea, is regarded as the most probable source of introduction. Information on the introduced species population genetic diversity can be useful for forecasting of further ways of dispersal of the species.

Key words: *Rangia cuneata*, alien species, mtDNA, Baltic Sea.

УДК: 595.763.79(574.32)

НАХОДКИ КОРОВКИ *HARMONIA AXYRIDIS* (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) В ВОРОНЕЖСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ РФ)

© 2018 Емец В.М.

Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В.М. Пескова, Воронеж, 394080;
e-mail: emets.victor@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.12.2017

Приведены сведения о находках (два экземпляра) в 2015 и 2017 гг. в Воронежском заповеднике (Воронежская область РФ) инвазивного вида жука – азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis*. Предполагается проникновение вида из восточных районов Украины в результате самостоятельной экспансии или непреднамеренного завоза.

Ключевые слова: *Harmonia axyridis*, азиатская божья коровка, инвазивный вид, Воронежский заповедник, Воронежская область Российской Федерации, первое указание.

Harmonia axyridis (Pallas, 1773) – азиатская божья коровка, коровка арлекин, гармония изменчивая, 19-пятнистая коровка – считается в Европе опасным инвазивным видом божьих коровок, который при проникновении в местные экосистемы может размножаться в большом количестве и вытеснять аборигенные виды божьих коровок [Roy et al., 2012, 2016; Roy, Brown, 2015]. Естественный ареал вида включает юго-восток Западной Сибири, юг Восточной Сибири и Дальнего Востока, северо-восток Казахстана, Монголию, Китай, п-ов Корея, Японию и Северный Вьетнам [Orlova-Bienkowskaja et al., 2015]. С 1916 г. *H. axyridis* разводили в лабораторных условиях и выпускали в разных районах Европы и Северной Америки для биологической борьбы с тлями на посевах сельскохозяйственных культур, однако сразу после интродукции устойчивые популяции в природе не возникали [Ижевский, 1990].

В Западной Европе первые устойчивые популяции *H. axyridis* были зарегистрированы во Франции и Германии в конце 1990-х гг. и с этого времени зафиксировано быстрое расширение европейского субареала вида на восток: к

2010 г. вид образовал самовоспроизводящиеся популяции в 12 странах Восточной Европы [Brown et al., 2008, 2011].

В СССР интродукция *H. axyridis* осуществлялась в южных районах Украины и на Черноморском побережье Кавказа с 1927 г.; результаты этой интродукции были признаны неудачными, и считалось, что *H. axyridis* в европейской части СССР вымерла [Воронин, 1971]. Однако в 2003 г. она была впервые найдена в Украине в окрестностях Киева и в настоящее время стала многочисленным видом почти на всей территории Украины [Титар, Некрасова, 2012; Верижникова, Шилова, 2013; Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014].

В последние пятнадцать лет азиатская божья коровка интенсивно расселялась по югу России и на Кавказе, проникла и в ООПТ на Черноморском побережье Кавказа (в Сочинский национальный парк) [Орлова-Беньковская, Могилович, 2016; Orlova-Bienkowskaja, Bieckowski, 2017]. Процесс расселения и акклиматизации её в Центральном федеральном округе (ЦФО) России изучен крайне недостаточно. В последнее пятилетие найдены отдельные особи лишь в 4 субъектах ЦФО: 2012 г. – Борисовский р-н

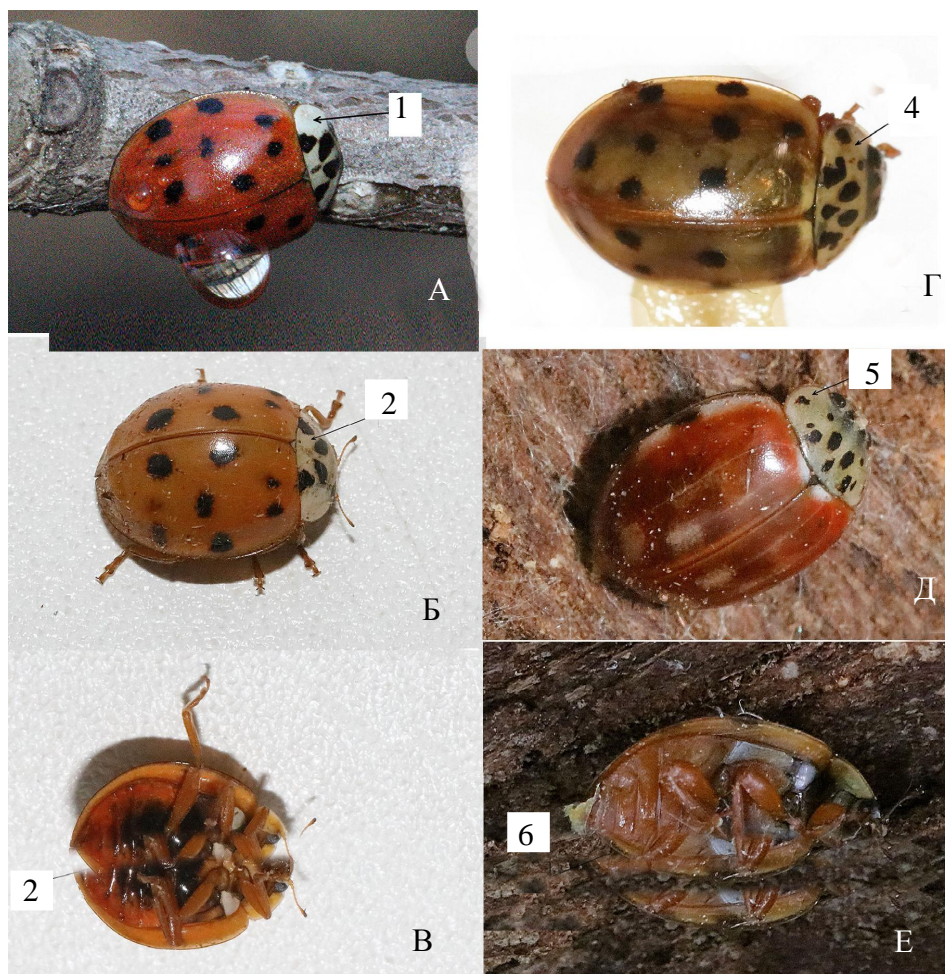


Рис. 1. Божьи коровки *Harmonia* в Воронежском заповеднике. А–В – *H. axyridis*: А – жук, сфотографированный 14.XI.2015 (кв. 508), Б и В – жук, обнаруженный 10.XII.2017 (кв. 541); 1 – переднеспинка с 5 чёрными пятнами, 2 – переднеспинка с 4 чёрными пятнами, 3 – двуцветное брюшко (в срединной части чёрное, по бокам жёлто-коричневое). Г–Е – *H. quadripunctata*: Г – жук, собранный 10.IX.1986 (кв. 491), Д и Е – жук, сфотографированный 25.X.2017 (кв.19); 4 – переднеспинка с 9 чёрными пятнами, 5 – переднеспинка с 11 чёрными пятнами, 6 – одноцветное (жёлто-коричневое) брюшко.

Белгородской обл. [Орлова-Беньковская, 2013], Лески, Краснинский район Липецкой обл. [Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014]; 2013 г. – Москва [Захаров, 2015]; 2015 г. – Брянская обл. [Круглова и др., 2015]. В данном сообщении приводятся сведения о новых находках имаго *H. axyridis* в северной части Воронежской обл. (на территории Воронежского заповедника) в 2015 и 2017 гг. Это – не только новый вид для фауны Воронежской обл., но и первый случай обнаружения (вероятной натурализации) *H. axyridis* на заповедной территории в пределах ЦФО России.

В 2015 г. (14 ноября) на юго-восточной окраине Воронежского заповедника вблизи цен-

тральной усадьбы (квартал 508) в осиннике автором был сфотографирован жук *H. axyridis* (рис. 1 А). Этот экземпляр не был помещён в коллекцию.

В 2017 г. (10 декабря) внутри кабинета энтомологии, расположенного на первом этаже главного административного здания (центральная усадьба Воронежского заповедника – квартал 541) на подоконнике окна, которое ежедневно открывается для проветривания кабинета, был обнаружен жук *H. axyridis* (рис. 1 Б и В). Жук, несомненно, залетел в отапливаемый кабинет из природы и, вероятно, пытался устроиться на зимовку. Автор после фотографирования отловил жука и поместил его в фон-

довую коллекцию насекомых Воронежского заповедника для постоянного хранения.

Коллекционный экземпляр жука *H. axyridis* 2017 г. поимки и экземпляр божьей коровки на фотографии 2015 г. были идентифицированы по «Определителю насекомых Дальнего Востока СССР...» [1992] и статье А.В. Блехман [2007]. У обнаруженных жуков присутствовало на надкрыльях предвершинное вдавление с поперечной складкой (*ключевой диагностический признак вида!*) и специфический рисунок на переднеспинке из 4–5 пятен с тенденцией формирования М-образной фигуры (фенотипы 13 и 14 по классификации А.В. Блехман [2007], которая подробно изучила внутривидовую изменчивость рисунка на переднеспинке у *H. axyridis*) (рис. 1 А и Б). Интересно, что два экземпляра 2015 и 2017 гг. обнаружены недалеко друг от друга: расстояние между местами регистрации жуков в кварталах 508 и 541 – около 1 км.

А.С. Украинский [2013] жёстко ставит вопрос об ошибочных указаниях *H. axyridis*, о значительной вероятности ошибочного определения этого вида, о возможности смешивания *H. axyridis* с *Harmonia quadripunctata* (Pontoppidan, 1763). На территории биосферного резервата «Воронежский» (в Воронежском заповеднике и заказнике «Воронежский») *H. quadripunctata* встречается как редкий вид (он включён в Красную книгу Воронежской области [2011]). Для сравнения в сообщении на фотографиях (рис. 1 Г, Д, Е) представлены 2 жука *H. quadripunctata* из Воронежского заповедника: 1) пойманный 10.IX.1986 в сосняке квартала 491; 2) отмеченный 25.X.2017 в смешанном сосняке квартала 19 под корой валежного дуба. Два имаго резко отличаются по рисунку на надкрыльях (это – вероятно, представители разных популяций *H. quadripunctata*; расстояние по прямой между точками регистрации жуков – около 15 км), но жуки очень сходны по рисунку (многочисленным пятнам) на переднеспинке (рис. 1 Г и Д). В условиях Усманского бора *H. quadripunctata* легко отличается от *H. axyridis* по комплексу признаков верха: прежде всего по отсутствию предвершинного вдавления на надкрыльях и

многочисленным пятнам на переднеспинке, а также по признакам, заметным на нижней стороне тела: прежде всего по одноцветному брюшку (*сравни* рис. 1 Е и В!).

Важно отметить, что зарегистрированные в 2015 и 2017 гг. жуки *H. axyridis* относятся к наиболее распространённой цветовой форме *succinea*, которая является доминирующей в естественных популяциях вида и наиболее хорошо адаптированной к жизни в бореальных лесах [Koch et al., 2006]. Осенью жуки *H. axyridis* ищут укрытия для зимовки и очень часто выбирают дома и другие неестественные объекты [Koch, 2003], так что обнаружение жука в начале декабря в служебном кабинете вполне объяснимо. Находка двух жуков данного вида на юго-восточной окраине Воронежского заповедника – примечательный факт; скорее всего вид только начинает проникать в лесные экосистемы заповедника.

Наиболее вероятен северо-западный источник инвазии *H. axyridis* на территорию Воронежского заповедника: завоз (занос) жуков из восточных районов Украины, где этот вид многочислен, через северные районы Белгородской обл. в северную часть Воронежской обл. на границе с Липецкой обл. В пользу северо-западного направления инвазии свидетельствует обнаружение жука *H. axyridis* на северо-востоке Белгородской обл. (Борисовский район) вблизи границы с Украиной в 2012 г. [Орлова-Беньковская, 2013]. Скорость распространения *H. axyridis* в Европе считается очень высокой: по расчётам она составляет примерно 200 км в год [Захаров, 2013]. Наиболее вероятен занос автотранспортом: азиатские божьи коровки в поисках укрытий для зимовки в массе проникают в автомобили и таким образом могут перемещаться на значительное расстояние [Коротяев, 2013]. Непреднамеренная интродукция *H. axyridis* автомобилями и поездами считается обычным механизмом распространения этого жука [Brown et al., 2011].

Литература

Блехман А.В. Изменчивость рисунка пронотума у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) // Экологическая генетика. 2007. Т. 5. № 2. С. 25–36.

- Верижникова И.В., Шилова Е.А. Последствия интродукции энтомофага *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) и прогнозируемый ареал его акклиматизации на Украине // Актуальные проблемы экологии и природопользования: Сб. науч. тр. / Отв. ред. Н.А. Черных. М.: РУДН, 2013. Вып. 15. С. 65–68.
- Воронин К.Е. О предпосылках акклиматизации *Leis axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) // Тр. XIII Междунар. энтомол. конгр. (Москва, 2–9 августа 1968 г.). Л.: Наука, 1971. Т. 2. С. 199–200.
- Захаров И.А. Новый завоеватель мира из Азии // Природа. 2013. № 7. С. 66–69.
- Захаров И.А. Гармония в Москве // Природа. 2015. № 11. С. 92–93.
- Ижевский С.С. Интродукция и применение энтомофагов. М.: Агропромиздат, 1990. 223 с.
- Коротяев Б.А. О массовом размножении азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae) в равнинной части Северо-Западного Кавказа // Энтомологическое обозрение. 2013. Т. 92. № 4. С. 856–858.
- Красная книга Воронежской области: В 2 т. / Правительство Воронежской обл.; Упр. по экол. и природопользованию Воронеж. обл.; Воронеж. гос. ун-т.; науч. ред. О.П. Негрбов. Т. 2: Животные. Воронеж: МОДЭК, 2011. 424 с.
- Круглова О.Ю., Рогинский А.С., Синчук О.В. Регистрация инвазивного вида кокциnellид *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) в Брянской области // Труды Белорусского государственного университета. 2015. Т. 10. № 1. С. 389–392.
- Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч.2. / Под общ. ред. П.А. Лера. Л.: Наука, 1992. 704 с.
- Орлова-Беньковская М.Я. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) в европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 75–82. [Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 3. P. 190–193.]
- 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. 2016. Т. 12. № 1. С. 93–98.
- Титар В.М., Некрасова О.Д. Эколого-эволюционное становление адвентивного вида (на примере *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae)) // XXVI чтения памяти А.А. Любищева: Мат. конференции (г. Ульяновск, 5–7 апреля 2012 г.). Ульяновск: УлГПУ, 2012. С. 308–313.
- Украинский А.С. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) на Северном Кавказе // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12. Вып. 1. С. 35–38.
- Brown P.M.J., Adriaens T., Bathon H., Cuppen J., Goldarazena A., Hägg T., Kenis M., Klausnitzer B.E.M., Kovář., 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 nonnative coccinellid // Biocontrol. 2008. Vol. 53. No. 1. P. 5–21.
- Brown P.M.J., Thomas C., Lombaert E., Jeffries D.L., Estoup A., Lawson Handley L.J. The global spread of *Harmonia axyridis*: distribution, dispersal and routes of invasion // BioControl. 2011. Vol. 56. No. 4. P. 623–641.
- Koch R. I. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts // Journal of Insect Science. 2003. Vol. 3. No. 1. P. 32–47.
- Koch R.L., Venette R.C., Hutchison W.D. Invasions by *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in the Western Hemisphere: Implications for South America // Neotropical Entomology. 2006. Vol. 35. No. 4. P. 421–434.
- Orlova-Bienkowskaja M.Ja., Bieckowski A.O. Alien Coccinellidae in Sochi National Park and its vicinity // Nature Conservation Research. 2017. Vol. 2. No. 4. P. 96–101. DOI: 10.24189/ncr.2017.044.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Ukrainsky A.S., Brown P.M.J. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a re-examination of the native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan // Biological Invasions. 2015. Vol. 17. No. 7. P. 1941–1948.
- Roy H.E., Adriaens T., Isaac N.J.B., Kenis M., Onkelinx T., Martin G.S., Brown P.M.J., Hautier L., Poland R., Roy D.B., Comont R., Eschen R., Frost R., Zindel R., Vlaenderen J.V., Nedvĕd O., Ravn H.P., Gregoire J.-C., de Biseau J.-Ch., Maes D. Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds // Diversity and Distributions. 2012. Vol. 18. No. 7. P. 717–725.
- Roy H.E., Brown P.M.J. Ten years of invasion: *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Britain // Ecological Entomology. 2015. Vol. 40. No. 3. P. 336–348.
- Roy H.E., Brown P.M.J., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S., Comont R.F., De Clercq P., Eschen R., Estoup A., Evans E.W., Facon B., Gardiner M.M., Gil A., Grez A., Guillemaud T., Haelewaters D., Herz A., Honek A., Howe A.G., Hui C., Hutchison W.D., Kenis M., Koch R.L., Kulfan J., Handley L.L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A.O., Maes D., Magro A., Murray K.M., Martin G.S., Martinkova Z., Minnaar I.A., Nedved O., Orlova-Bienkowskaja M.J., Osava N., Rabitsch W., Ravn H.P., Rondoni G., Rorke S.L., Ryndevich S.K., Saethre M.-G., Slogget J.J., Soares A.O., Stals R., Tinsley M.C., Vandereycken A., van Wielink P., Viglašova S., Zach P., Zakharov I.A., Zaviero T., Zhao Z. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology // Biological Invasions. 2016. Vol. 18. No. 4. P. 997–1044.
- Ukrainsky A.S., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions // Biological Invasions. 2014. Vol. 16. No. 5. P. 1003–1008.

**FINDS OF LADYBIRD *HARMONIA AXYRIDIS*
(COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)
IN VORONEZHISKY RESERVE
(VORONEZHSKAYA OBLAST OF RUSSIA)**

© 2018 Emets V.M.

V.M. Peskov Voronezhsky State Natural Biosphere Reserve, Voronezh, 394080,
e-mail: emets.victor@yandex.ru

The data on the finds of Asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) imago in 2015 and 2017 in Voronezhsky Reserve (Voronezhskaya oblast of Russia) are presented. Penetration of the species from the eastern regions of Ukraine due to independent expansion or unintentional delivery is suggested.

Key words: *Harmonia axyridis*, Asian lady beetle, invasive species, Voronezhsky Reserve, Voronezhskaya oblast of Russia, first record.

УДК 599.742.4

ИНВАЗИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ НОРКИ В ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2015 Кассал Б.Ю.

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

Поступила в редакцию 08.08.2016

Инвазия европейской норки *Mustela lutreola* в Омской области продолжалась около 100 лет (вселение впервые зафиксировано в 1886 г., последняя регистрация – в 1984 г.). Изменения численности европейской норки на территории Омской области происходили в прямой слабой связи с абиотическими факторами: показателями солнечной активности (W, числа Вольфа), условиями различной увлажнённости территории и уровнем воды в водоёмах. Изменения площади распространения и плотности населения находились в слабой связи со сроками наступления весны и осени, количеством атмосферных осадков и степени снежности в зимний период. Роль охотничьего промысла определялась среднесреднегодным объёмом изъятия ~25% обитающих на территории особей.

Ключевые слова: Омская область, европейская норка, население, абиотические и биотические отношения.

Введение

Чужеродные виды организмов осваивают не только европейскую часть России, где живёт 78% населения страны и где проходят основные транспортные пути и наблюдается самый высокий уровень нарушенности природных экосистем, но и другие регионы России [Хляп и др., 2011; Дгебуадзе, 2014]. Западная Сибирь во многом остаётся недостаточно изученной относительно чужеродных видов, и территория Омской обл. – в том числе [Кассал, 2010, 2014а; Красная книга Омской..., 2015]. Имеющийся информационный дефект лишь отчасти закрывается нашими работами, представляющими серию исследований формирующегося на территории Омской обл. населения зверей разных видов [Кассал, 2014б, 2015а, 2015б, 2017; и др.].

Европейская норка *Mustela lutreola* (Linnaeus, 1761) очень редко рассматривается как чужеродный вид [Гинеев, 1982; Хляп и др., 2008], но в экосистемах Зауралья и Западной Сибири до 2-й половины XIX в. этот вид не регистрировали [Туманов, 1996, 2009а]. Вид на территории Западной Сибири не встречался, его упоминаний в трудах исследователей

до того времени нет [Georgi, 1775; Паллас, 1786; Эверсманн, 1850; Брандт, 1856; Миддендорф, 1869]. Расселение европейской норки с территории европейской части России за Уральский хребет началось в 1870-х гг.: «...Европейская норка встречалась ... в значительном количестве только в горных речках Южного Урала. ... Более всего её по речкам западного склона..., на восточном склоне она встречается только в самом Урале и верховьях Течи и Синары, а далее на восток в реках и многочисленных озёрах Шадринского уезда её нет вовсе» [Сабанеев, 1988, с. 412].

До середины XX в. европейская норка была обычна на территории многих европейских государств, заселяла большую часть территории европейской части бывшего СССР, кроме тундры и калмыцких степей [Гептнер и др., 1967; Терновский, Терновская, 1994]. К началу XXI в. европейская норка полностью исчезла на территории большинства европейских государств, общая численность в сохранившихся популяциях на территории Франции, Испании и Румынии не превышает 3.5 тыс. особей, а в России занимаемая ею площадь и численность катастрофически умень-

шились [Туманов, 2009б]. После временного обитания на территории Омской обл. европейская норка исчезла и здесь [Кассал, 2014а], но осталась в региональной Красной книге в категории «Вид, исчезнувший с территории Омской обл., нахождение которого в природе не подтверждено больше 30 лет» [Красная книга Омской..., 2015]. Рекомендуемое клеточное разведение европейской норки для последующего выпуска в природную среду как метода сохранения [Мошонкин, 1984; Терновская, 1997], без понимания причин её исчезновения, нам представляется неперспективным.

Целью исследования стало выявление сроков и динамики процесса инвазии европейской норки в Омской обл.

Материалы и методы

Материал для настоящей статьи получен в результате полевых исследований и анализа архивных и литературных данных. Полевые исследования в Омской обл. проводили в ходе комплексных экологических экспедиций Омского областного клуба натуралистов «Птичья Гавань» (1987–2002, 2011–2015 гг.), Омского отделения Русского географического общества, Омского отделения РосГео и ФГУ ТФИ ПриООС МПР России по Омской обл. (2003–2006 гг.). Были использованы кадастровые данные учётов численности млекопитающих сотрудниками Управления охотничьего хозяйства Омской обл. по методике В.П. Теплова [1952], результаты осмотра шкурок норок, дифференцируемых по наличию характерного носогубно-горлового пятна, тушек, черепов добытых норок, а также содержимого желудочно-кишечного тракта с установлением доли отдельных объектов питания по видам (первичные данные были получены В.Г. Телепнёвым, В.С. Крючковым, Г.Н. Сидоровым и др.) [Кадастр..., 2001; Сидоров и др., 2007, 2009; Кассал, 2010]. Дополнительно были использованы ведомственные материалы и данные по заготовкам шкур промысловых животных Омского областного Управления охотничьего хозяйства (Федеральная служба по ветеринарному и фитосанитарному контролю), Омско-

го областного общества охотников и рыболовов и Омского облпотребсоюза за 1949–2015 гг. Картографический материал оформлен по методике Н.В. Тупиковой и Л.В. Комаровой [1979]. Ландшафтное районирование Омской обл. принято по Г.И. Зайкову [1977].

Статистическая обработка материала выполнена по общепринятым методикам [Kruskal, Wallis, 1952; Лакин, 1980; Елисеева, Юзбашев, 2002]. При построении количественных моделей использованы среднеарифметические и средневзвешенные величины, рассчитанные для определённых временных периодов, с восстановлением недостающих промежуточных данных методом скользящей средней.

Для оценки многолетних циклических климатических изменений использовали показатель солнечной активности (W , числа Вольфа), по данным Пулковской обсерватории [Витинский и др., 1986; Главная астрономическая обсерватория..., 2015]. Для характеристики изменений увлажнённости территории по методике Е.А. Вручкер [1890] условно выделено 4 фазы: повышение, высокая, снижение, низкая. На рассматриваемой территории оценивалась доля водной поверхности озёр, прудов, рек и болот; высота снежного покрова и продолжительность залегания снега.

Исследовались также биотические отношения животных разных видов: совмещение экологических ниш зверей по топическому (общая территория обитания, использование одних и тех же биотопов) и трофическому (совмещение спектров питания по основным компонентам). Результаты анализа питания зверей опубликованы нами ранее [Сидоров и др., 2007, 2009]. Расчёт совмещения спектра кормов у европейской норки с другими обитающими на этой же территории Омской обл. хищными зверями выполнен на основании обобщённых данных о трофической составляющей экологической ниши каждого из 17 видов хищных зверей [Сидоров и др., 2007, 2009] по 29 компонентам питания, с учётом количественной доли компонентов каждой группы кормов.

Сопряжённые фазные изменения численности при отрицательной корреляции оценены как свидетельство наличия антагонистических

отношений видов, когда один организм ограничивает возможности другого; при положительной корреляции – как отношений, когда оба партнёра или только один извлекает ту или иную пользу из другого [Быков, 1988; Дедю, 1989]. Отрицательная корреляция численности хищника с численностью жертвы расценена как косвенное свидетельство того, что объект питания относится к перечню основных кормовых объектов; положительная корреляция – как косвенное свидетельство того, что жертва относится к замещающему корму.

Район исследований

В современных административных границах Омская обл. была сформирована 7 декабря 1934 г. Она простирается с севера на юг почти на 600 км (53–58°N) и с запада на восток – более чем на 300 км (70–76°E), при площади 141.14 тыс. км² и наличии трёх природно-климатических зон: лесной (подзона южной тайги, северных смешанных лесов, южных смешанных лесов, лиственных лесов); лесостепной (подзона северной, центральной, южной лесостепи); степной (подзоны северной степи) [Атлас Омской области, 1996].

Основные результаты

Первые случаи проникновения отдельных особей европейской норки в пойму р. Иртыш при впадении в него р. Тобол [Словцов, 1892] и в Тарский округ [Степанов, 1886] были отмечены в конце XIX в. И хотя в заготовках европейская норка здесь не встречалась [Шрейбер, 1916; Шухов, 1949], и её нахождение в это время в Омской обл. ставилось под сомнение [Лаптев, 1958], мы приняли дату опубликования первого упоминания о встрече европейской норки в Омской обл. П.В. Степановым [1886] за начало инвазии вида на эту территорию.

Вселение европейской норки на территорию Омской обл. происходило в той её части, которая характеризуется ранним образованием устойчивого снежного покрова (1–5 ноября) с высотой 35 см, и длительностью залегания 145–150 дней, при благоприятствующем по-

зднем наступлении весны, раннем наступлении осени, многоснежной зиме.

В середине XX в. северные и северо-западные административные районы Омской обл. (Усть-Ишимский, Тевризский, Знаменский, часть Тарского, Большеуковский и Крутинский) уже указывались как территории, на которых европейская норка встречалась, но численность её была низкой [Лаптев, 1958]. К 1960-м гг. инвазионная часть ареала вида охватывала бассейн р. Демьянки и окрестности г. Тара в левобережье р. Иртыш [Гептнер и др., 1967]. Некоторые исследователи считали, что норка не проникала в правобережную часть р. Иртыш [Шубин, Шубин, 1979], но такое утверждение представляется сомнительным, поскольку ранее отдельные встречи особей на этой территории происходили [Степанов, 1886]. При этом вид продолжал оставаться очень редким и по-прежнему не указывался среди промысловых животных Омской обл. [Корш и др., 1970]. Однако уже в середине 1960-х – начале 1980-х гг. шкурки особей этого вида поступали в заготовки с территорий северных административных районов Омской обл. (Усть-Ишимского, Тарского, Седельниковского, Знаменского, Крутинского, Тюкалинского) [Сидоров, 1999].

Места и годы первых и последующих регистраций особей европейской норки в административных районах Омской обл. свидетельствуют об относительно равномерном поступательном распространении вида на юг из подзоны северных смешанных лесов последовательно в подзону лиственных лесов лесной зоны, затем – в северную, центральную и южную подзоны лесостепной зоны; с использованием притоков 1-го и более порядков р. Иртыш в качестве путей распространения (рис. 1).

Особенности расселения европейской норки по территории Омской обл. и её распределение в разные периоды показаны на рисунке 2.

В начале второй половины XX в. европейская норка заселила южную часть лесной зоны Омской обл., северную и, отчасти, центральную подзоны левобережной лесостепи, а в 1960-х гг. заселила всю территорию лесной зоны с общей площадью 55 тыс. км². К концу 1960-х гг.

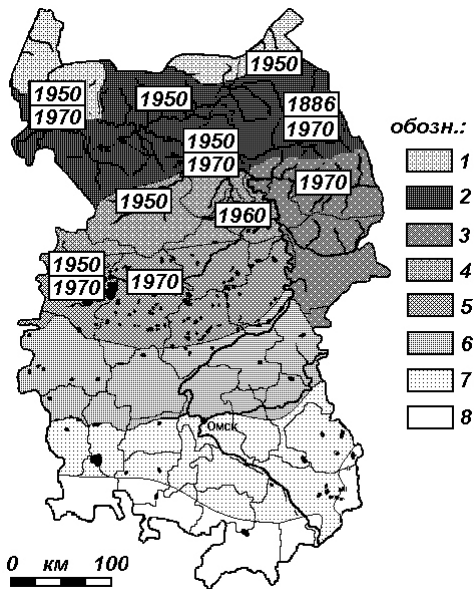
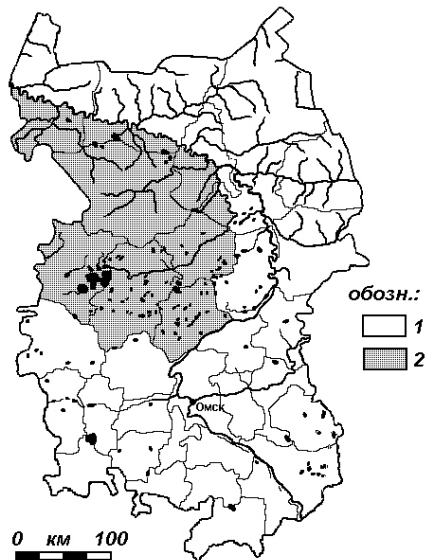
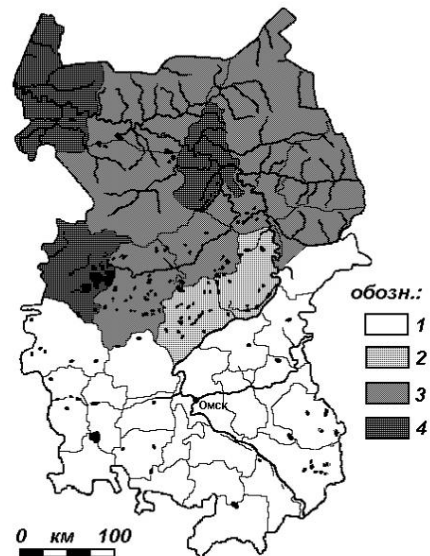


Рис. 1. Места и годы (указаны цифрами) первых регистраций особей европейской норки по мере ее расселения в Омской обл.: лесная зона (подзоны: 1 – южная тайга; 2 – северные смешанные леса; 3 – южные смешанные леса; 4 – лиственные леса); лесостепная зона (подзоны: 5 – северная лесостепь; 6 – центральная лесостепь; 7 – южная лесостепь); степная зона (8 – подзона северной степи).



1958–1960 гг.



1964–1966 гг.

Рис. 2. Распределение европейской норки на территории Омской обл. в 1958–1960 гг. (по: [Лаптев, 1958; Гептнер и др., 1967] с дополнениями) и в 1964–1966 гг. (среднеголетние данные заготовок при объёме изъятия ~25% обитающих особей; по: [Кадастр, 2001; Сидоров и др., 2007, 2009]): 1 – отсутствие вида; 2 – низкая плотность (менее 0.040 особей/10 км²); 3 – средняя плотность (0.041–0.080 особей/10 км²); 4 – высокая плотность (более 0.080 особей/10 км²).

произошла депрессия численности вида, и с середины 1980-х гг. представителей вида в Омской обл. не регистрировали [Сидоров, 1999]. Стало общепринятым, что на территории Омской обл. норка европейская больше не встречается [Красная книга Омской..., 2015].

Современную историю инвазии европейской норки в Омской обл., составляющую около 100 лет, можно разделить на 3 этапа (рис. 3).

Первый из этапов инвазии европейской норки (вселение) начинался наблюдениями единичных особей и заканчивался достижением численности ~240 особей. Он длился 72 года (1886–1957 гг.), в течение которых численность населения европейской норки постепенно увеличивалась за счёт естественного прироста и расселения преимущественно в северной части Омской обл. Изменение численнос-

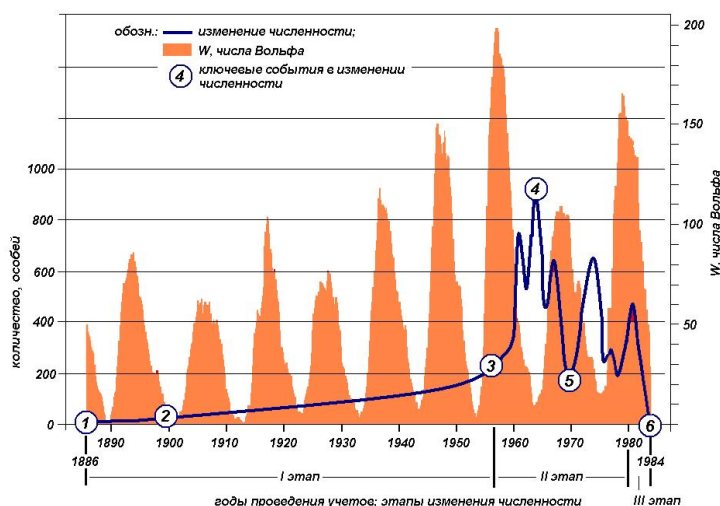


Рис. 3. Этапы инвазии европейской норки в Омской обл. (1886–1984 гг.) и сопоставление изменения её численности с показателями солнечной активности (W , числа Вольфа): до 1949 г. – данные, восстановленные методом скользящей средней; 1 – вселение вида на территорию; 2 – обнаружение на севере области; 3 – начало расселения в южную часть лесной зоны и в северную лесостепь; 4 – расселение по всей лесной зоне на территории области; 5 – депрессия численности; 6 – последняя депрессия численности, приведшая к исчезновению вида на территории области.

ти происходило в условиях различной увлажнённости территории в прямой слабой связи с этим фактором ($p < 0.05$, $r = 0.19$), с уровнем воды в водоёмах – в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.23$), с показателями солнечной активности – в прямой средней связи ($p < 0.05$, $r = 0.37$). При среднегодовой численности 150 особей, темп изменения численности составлял 2 особи/год (увеличение в среднем на 1.5% в год).

Второй этап (стабилизация) длился 23 года (1958–1980 гг.). Расширение ареала европейской норки продолжалось. Рост численности был более интенсивным и сопровождался спадами. Изменения численности происходили в условиях снижения и низкой увлажнённости территории в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.14$), с уровнем воды в водоёмах – в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.20$), с показателями солнечной активности – в обратной слабой связи ($p < 0.05$, $r = -0.13$). При среднегодовой численности 437 особей, темп увеличения численности составил 19 особей/год (увеличение в среднем на 4.3% в год).

Третий этап (угасание) длился 4 года (1981–1984 гг.). Происходило резкое сокращение численности и возникала мозаичность распределения европейской норки, которые, вероятно, усложнили поиск брачного партнёра своего вида [Мошонкин, 1983; Зудова, 2002]. Падение численности происходило в условиях низкой увлажнённости территории в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.17$), с уровнем воды в

водоёмах – в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.22$), с показателями солнечной активности – в обратной средней связи ($p < 0.05$, $r = -0.37$). При среднегодовой численности 115 особей, темп уменьшения численности составил –29 особей/год (уменьшение в среднем на 25% в год).

В целом за ~100 лет формирования и развития населения европейской норки на территории Омской обл. среднемноголетний показатель численности составил 219 особей. Изменение численности происходило в условиях различной увлажнённости территории, от которой рост численности вида находился в обратной слабой связи ($p < 0.05$, $r = -0.07$), с уровнем воды в водоёмах – в обратной слабой связи ($p < 0.05$, $r = -0.03$), от показателей солнечной активности – в прямой слабой связи ($p < 0.05$, $r = 0.16$).

Сопоставление изменений площади обитания и плотности населения европейской норки за период её инвазии в Омскую обл. с рядом погодно-климатических показателей показало, что определяющими условиями были сроки наступления весны ($p < 0.05$, $r = 0.22$ и $r = 0.19$, соответственно), количество атмосферных осадков ($p < 0.05$, $r = 0.03$ и $r = 0.04$, соответственно), сроки наступления осени ($p < 0.05$, $r = 0.19$ и $r = 0.17$, соответственно) и степень снежности в зимний период ($p < 0.05$, $r = 0.09$ и $r = 0.11$, соответственно). При слабости этих связей наиболее вероятно, что они определяли наличие и доступность её кормов.

В структуре биоценозов европейская норка играла роль консумента II-го порядка. В её рационе полёвки составляли более трети объёма; затем, по уменьшению значимости, следовали рыба, лягушки, водные насекомые и моллюски. Значение определённого вида корма менялось в зависимости от времени года и участка ареала. Весной в рационе отмечалось преобладание наземных животных, в основном мелких грызунов, насекомых и птиц; летом разнообразие кормов увеличивалось [Сидоров и др., 2007, 2009], что совпадает с известным для других территорий [Новиков, 1956; Гептнер и др., 1967; Стерлягов, 1991; Скуматов, 2005].

Ранее было показано ведущее значение водяной полёвки как основного корма европейской норки, тогда как обыкновенная белка, азиатский бурундук, ондатра и обыкновенный хомяк служили для неё замещающим кормом [Сидоров и др., 2007, 2009]. В 1970–1983 гг. отмечено совпадение изменений численности европейской норки и водяной полёвки ($r=0.35$;

$p<0.05$): за увеличением численности этого грызуна следовало увеличение численности европейской норки, а исчезновению норки предшествовало падение численности водяной полёвки в начале 1980-х гг. Подобного совпадения с изменениями численности ондатры не установлено ($r=-0.08$; $p<0.05$) (рис. 4).

Расчитанное сопряжение численности европейской норки с другими хищниками убывало в ряду: с лисицей ($r=0.32$; $p<0.05$), горностаем ($r=0.26$; $p<0.05$), корсаком ($r=0.18$; $p<0.05$), бурым медведем ($r=0.13$; $p<0.05$), барсуком ($r=0.11$; $p<0.05$), светлым хорьком ($r=0.01$; $p<0.05$), лаской ($r=0.00$; $p<0.05$). В период заселения европейской норки лесостепи в 1974–1980 гг. изменения её численности находились в противофазе с численностью лисицы (для периода $r=-0.88$; $p<0.05$), что, на наш взгляд, позволяет предположить, что лисица, преследуя европейскую норку, могла ограничивать проникновение последней из северной лесостепи на юг.

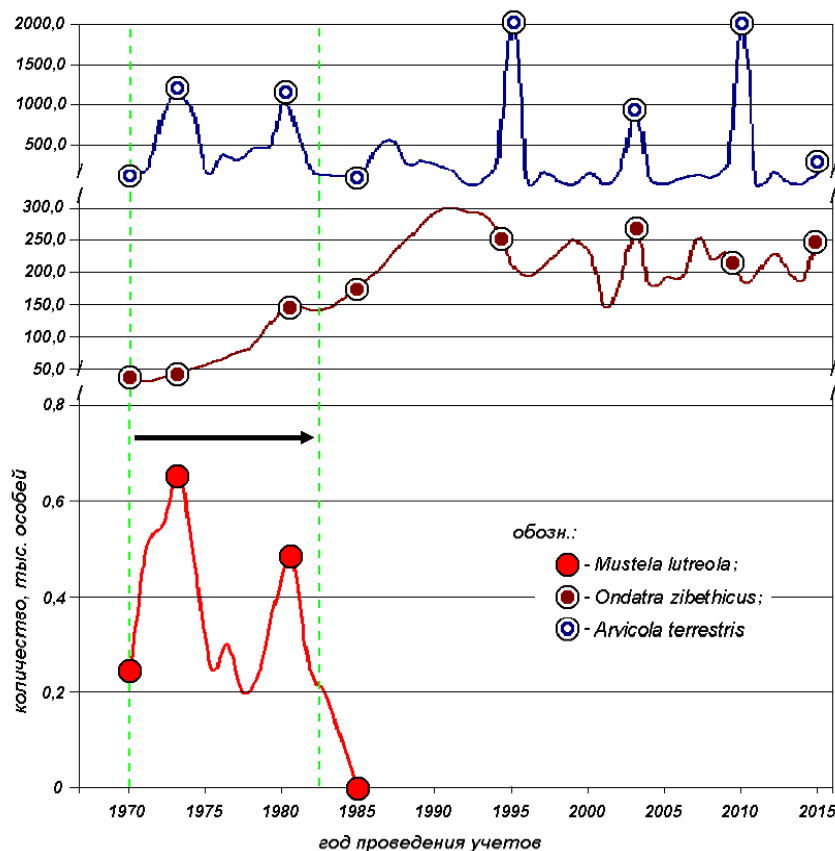


Рис. 4. Изменения численности европейской норки, ондатры и водяной полёвки на территории Омской обл., 1970–2015 гг. Временной отрезок 1970–1983 гг. отмечен пунктирными линиями.

Речная выдра преследует и изгоняет со своего участка обитания более слабую европейскую норку [Гептнер и др., 1967]. Однако в Омской обл. речная выдра была и остаётся очень редким видом, распространённым преимущественно в северо-восточной части территории и занесённым в Красную книгу Омской обл. [2015]. В силу этого влияние выдры на европейскую норку проявлялось лишь локально, но отчасти могло послужить ограничивающим фактором в распространении европейской норки по лесной зоне в восточном направлении.

Американская норка появилась на территории Омской обл. в 1930–1960-х гг. в результате целенаправленных выпусков особей, завезённых из Свердловской и Тюменской областей, а также массовых побегов содержавшихся в зверосовхозах Омской обл. особей. Последовавшее за этим расселение американской норки на территории происходило с 1960-х гг., и к началу 1980-х гг. она заселила прииртышскую часть лесной и лесостепной зон, а затем – и всю лесную зону, проникнув в лесостепь с

тенденцией к расширению ареала в южном направлении. Плотность её населения составляла 1.0 особи/10 км² и более. К этому времени эта же территория уже была заселена европейской норкой, но с десятикратно меньшей плотностью: от 0.05 до 0.10 особи/10 км². В соответствии с результатами сопряжения численности, норка европейская оказалась в отношениях межвидовой конкуренции с норкой американской ($r=-0.05$; $p<0.05$). Анализ сопряжённого изменения численности этих видов в Омской обл. показывает, что падение численности европейской норки, закончившееся её полным исчезновением, во времени точно совпадает с ростом численности американской норки, и на временном отрезке 1980–1985 гг. этот процесс характеризуется очень сильной обратной связью ($r=-0.94$; $p<0.05$) (рис. 5).

При 182-летней длительности существования вселившегося на территорию Омской обл. колонка, ко времени вселения на территорию европейской норки этот вид достиг численности, сопоставимой с численностью аборигенных кунных и псовых [Кассал, 2013]. Это выз-

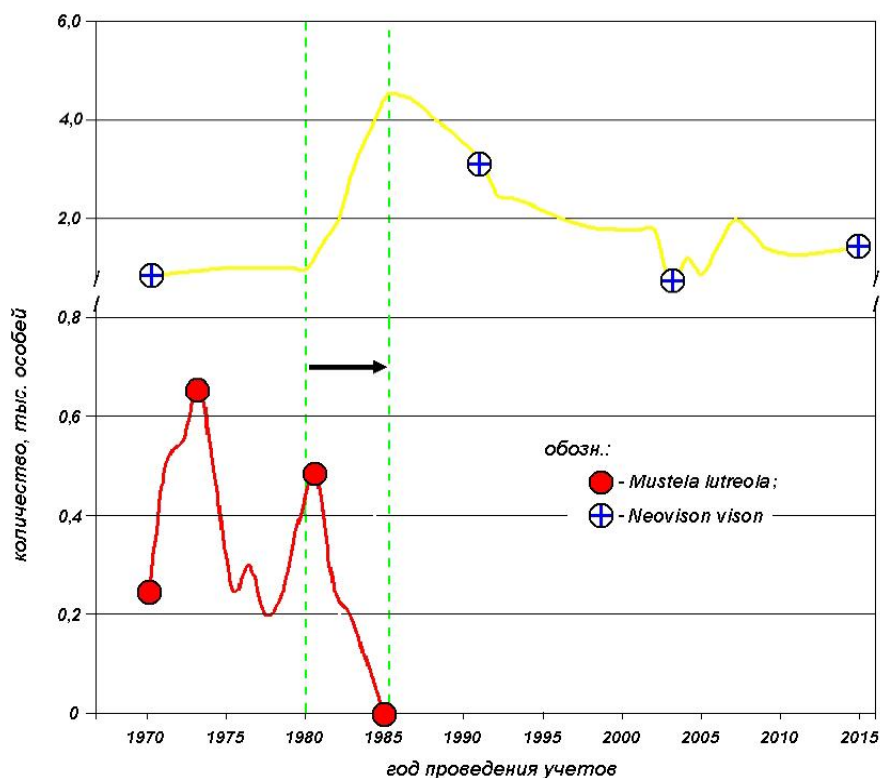


Рис. 5. Изменения численности европейской и американской норок в Омской обл., 1970–2015 гг. Временной отрезок 1980–1985 гг. отмечен пунктирными линиями.

вало перестройку сложившихся до того биотических отношений и оказало существенное влияние на последующий процесс формирования в Омской обл. населения европейской норки. Получены обратные зависимости хода численности европейской норки и колонка ($r=-0.55$; $p<0.05$), лесной куницы ($r=-0.60$; $p<0.05$), соболя ($r=-0.18$; $p<0.05$), речной выдры ($r=-0.05$; $p<0.05$), что отражает конкурентные отношения этих видов. Катастрофическое снижение численности, приведшее к исчезновению европейской норки в Омской обл., совпадает с увеличением численности колонка в период 1981–1985 гг. ($r=-0.98$; $p<0.05$) и с увеличением численности лесной куницы ($r=-0.89$; $p<0.05$) (рис. 6).

Врагами европейской норки были обитающие в Омской обл. хищные звери и птицы, способные её добыть: волк, росомаха, рысь, лисица, орлан белохвост, ястреб тетеревятник и др. В соответствии с сопряжениями численности, европейская норка находилась в отношениях хищничества с волком ($r=-0.17$; $p<0.05$), росомахой ($r=0.38$; $p<0.05$) и рысью ($r=0.43$; $p<0.05$), будучи объектом их охоты. С этими же хищниками она находилась ещё и в отношениях слабо выраженной межвидовой трофической конкуренции.

По мере изменения численности европейской норки менялся и уровень её добычи охотниками-промысловиками. Максимальный уровень заготовок шкурок европейской норки

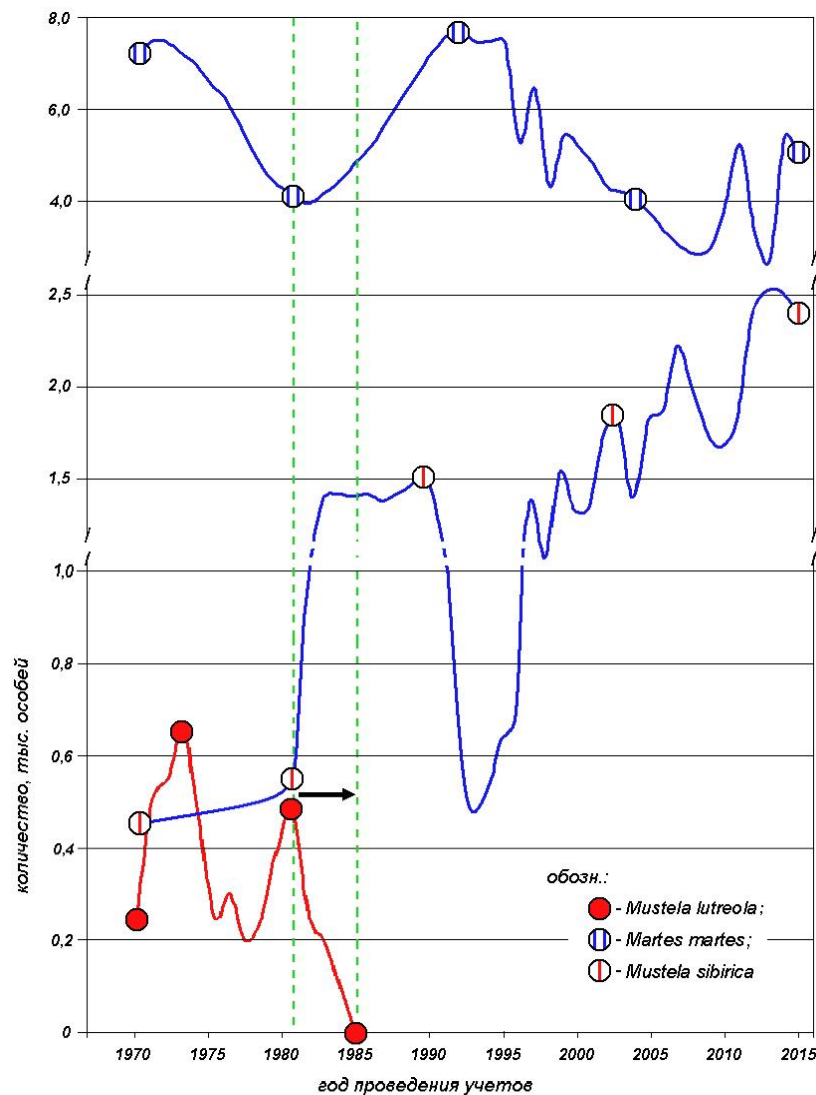


Рис. 6. Изменение численности европейской норки, лесной куницы, колонка в Омской обл., 1970–2015 гг. Временной отрезок 1981–1985 гг. отмечен пунктирными линиями.

приходился на первую половину 1960-х гг. (рис. 7). Среднемноголетнее количество шкурок европейской норки в 1964–1966 гг., поступивших из административных районов с высокой, средней и низкой плотностью европейской норки (рис. 2), по нашим оценкам, составляло соответственно: более 0.02 экз./10 км², 0.01–0.02 экз./10 км² и менее 0.01 экз./10 км². В середине 1960-х – начале 1980-х гг. шкурки европейской норки поступали в заготовки с территорий северных административных районов Омской обл. (Усть-Ишимского, Тарского, Седельниковского, Знаменского, Крутинского, Тюкалинского). Однако, в силу редкости и малочисленности европейской норки, количество её шкурок, поступающих в заготовку, никогда не было значительным, а с середины 1960-х гг. и до её исчезновения в Омской обл. исчислялось несколькими десятками в год. Роль охотничьего промысла определялась среднемноголетним объёмом изъятия ~25% обитающих на территории особей. При этом о характере и размерах браконьерства, доле оседания пушнины европейской норки у населения на территории Омской обл. данных нет, и причиной этого является несовершенство существующих методик дифференциации её пушнины от пушнины американской норки в готовых изделиях.

В период 1980–1997 гг. шкурки европейской норки составляли 2% в заготовках шкурок норки, остальное (98%) приходилось на шкурки американской норки; как утверждается, последняя особь европейской норки была

добыта в 1984 г. в Крутинском районе на северном берегу оз. Сингуль [Кадастр..., 2001].

Обсуждение

Причины расселения европейской норки с Урала в Зауралье и Западную Сибирь до настоящего времени остаются не исследованными. Однако последующее изменение условий обитания, в том числе охотничьего промысла, который имел определённое значение в регуляции численности этого вида, предположительно привело к исчезновению вида на обширных территориях, и в первую очередь – в восточной части сформировавшегося ареала [Туманов, Зверев, 1986]. О современном состоянии европейской норки на территории Зауралья известно немногое [Киселёва, Потапкин, 2003]; в Западной Сибири – ещё меньше, либо ничего [Туманов, 2009а, 2009б; Кассал, 2014а; Красная книга Омской..., 2015].

Картина исчезновения европейской норки в Омской обл. представляется следующей. Заселившийся ранее в Омскую обл. с востока и в полной мере натурализовавшийся здесь колонок [Кассал, 2013], будучи с европейской норкой в отношениях межвидовой конкуренции, подавлял её распространение. Появление в середине 1950-х гг. в Омской обл. лесной куницы [Кассал, Сидоров, 2013] по времени совпало с окончанием этапа вселения европейской норки и повлияло на расширение её ареала из лесной зоны в лесостепную. Одновременно американская норка, увеличивающая свою численность за счёт побегов со зверо-

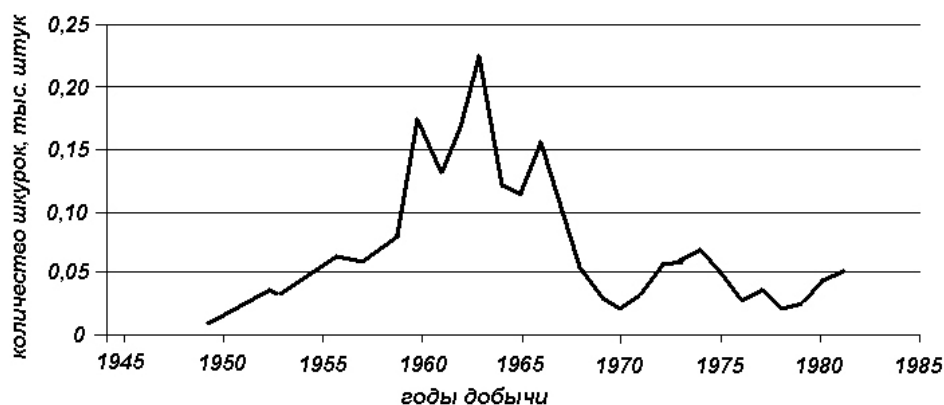


Рис. 7. Добыча европейской норки на территории Омской обл. в 1949–1982 гг.

ферм и естественного размножения особей, выпущенных на территории Омской обл. в 1930–1950-х гг., расселялась в лесостепной зоне и вступала с европейской норкой в конкурентные отношения.

Анализ рационов норок двух видов выявляет имеющиеся различия. Как отмечено выше, основной корм европейской норки – водяная полёвка, ондатра – в числе замещающих кормов, а обыкновенная белка – случайных. Для более крупной американской норки водяная полёвка служит одним из замещающих кормов, как и зайчата беляка, тогда как ондатра и обыкновенная белка – относятся к основным [Сидоров и др., 2007, 2009]. Имеются различия и в отношениях с хищными зверями: европейская норка находится в отношениях межвидовой трофической конкуренции с соболем, лесной куницей, светлым хорём, лаской и речной выдрой, тогда как американская норка со зверями этих видов находится в отношениях сотрапезничества, но конкурирует с более крупными зверями – корсаком, лисицей и даже с бурым медведем, при освоении той же добычи [Сидоров и др., 2007, 2009]. Европейская норка в период её инвазии могла становиться одним из замещающих кормовых объектов волка, тогда как американская норка – одним из основных кормовых объектов, в том числе и в силу широкого распространения и большей многочисленности на территории Омской обл. Менее крупная добыча и большее количество трофических конкурентов с момента заселения европейской норки на территорию Омской обл. существенно затрудняли её существование, тогда как несколько более крупная добыча и отсутствие конкуренции за неё со стороны большинства видов куньих обеспечили полноценное формирование населения американской норки.

Анализ спектров питания хищных зверей [Сидоров и др., 2007, 2009] показал, что в наибольшей степени питание совпадает у европейской норки с колонком ($r=0.82$; $p<0.05$), соболем ($r=0.78$; $p<0.05$), лесной куницей ($r=0.62$; $p<0.05$) и американской норкой ($r=0.60$; $p<0.05$) за счёт совместного освоения ресурсов мышевидных грызунов разных ви-

дов, включая водяную полёвку, а также ондатру и птиц разных видов, преимущественно мелких воробьинообразных. Совмещение спектра кормов у европейской норки с другими хищными зверями незначительно ($0.06 \leq r \leq -0.24$; $p<0.05$). При отсутствии однозначной оценки степени конкурентности европейской норки с другими куньими, можно предположить, что исчезновение европейской норки в Омской обл. к середине 1980-х гг. произошло вследствие малой конкурентоспособности этого вида относительно более крупных и сильных трофических конкурентов, с которыми не произошло разделения экологических ниш по трофическому компоненту.

В процессе расселения европейской норки из лесной в лесостепную зону ограничения для её распространения на юг могли усугубляться отношениями хищничества со стороны лисы. При этом нельзя исключать, что, как и в других регионах [Корш и др., 1970], европейские норки возможно погибали от новых для этого вида болезней (в частности, Алеутской болезни, потенциальным источником возбудителя которой были убегающие из зверосовхозов американские норки, а также других болезней, носителями возбудителей которых являются аборигенные куньи). В совокупности эти биотические факторы определили исчезновение на территории Омской обл. физически более слабого вида – европейской норки. Этот процесс происходил на фоне влияния антропогенных факторов (нарушений технологических циклов сельскохозяйственного производства, в частности, средств химической защиты растений, применения химической дефолиации лесов и охоты), которые указываются в числе предполагаемых повсеместных причин исчезновения европейской норки [Терновский, 1980; Туманов, 1996; 2009а; Lode et al., 2001].

Выводы

1. Инвазия европейской норки в Омской обл. продолжалась около 100 лет (1886–1984 гг.) и может быть разделена на 3 этапа различной длительности, из которых наибольшего расцвета население европейской норки достигло

в 1958–1980 гг.; завершилась инвазия полным исчезновением вида с территории области в начале 1980-х гг.

2. Изменение численности европейской норки на территории Омской обл. происходило в прямой слабой связи с абиотическими факторами: прежде всего, показателями солнечной активности (W , числа Вольфа) и в меньшей степени – с условиями увлажнения территории и уровнем воды в водоёмах. Изменения площади распространения и плотности населения европейской норки находились в слабой связи со сроками наступления весны и осени, количеством атмосферных осадков и степени снежности в зимний период.

3. Роль охотничьего промысла определялась среднемноголетним объёмом изъятия ~25% обитающих на территории особей.

4. Изменения численности европейской норки в период 1974–1980 гг. были в очень сильной обратной связи с численностью лисицы ($r=-0.88$; $p<0.05$); в период 1980–1985 гг. – в очень сильных обратных связях с численностью колонка ($r=-0.98$; $p<0.05$), американской норки ($r=-0.94$; $p<0.05$) и лесной куницы ($r=-0.89$; $p<0.05$). Это, на наш взгляд, может говорить о слабой устойчивости европейской норки к трофической конкуренции со стороны других хищных зверей, что может служить основной биотической причиной исчезновения европейской норки на территории Омской обл.

Литература

- Атлас Омской области / Под ред. Н.А. Калиненко. М., 1996. С. 11, 23.
- Брандт И.Ф. Позвоночные животные североазиатской России, и в особенности Северного Урала // Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой / Ред. Э. Гофман. СПб., 1856. Т. 2. С. 1–76.
- Быков Б.А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1988. 212 с.
- Витинский Ю.И., Копецкий М.В., Куклин Г.В. Статистика пятнообразовательной деятельности Солнца. М.: Наука, 1986. 201 с.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Г., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2: Морские коровы и хищные. Ч. 1. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
- Гинеев А.М. Акклиматизация, реакклиматизация и расселение местных видов охотничьих животных // Ресурсы живой фауны. Ч. 2: Позвоночные животные суши. Ростов-на-Дону: РостовГУ, 1982. С. 252–272.
- Главная астрономическая обсерватория РАН (Электронный документ) // (<http://www.gao.spb.ru>). Проверено 30.12.2015.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; МАИК Наука / Интерпериодика, 2014. № 1. С. 37. [Перевод. Dgebuadze Yu. Yu. Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations // Russian Journal of Biological Invasions; Pleiades Publishing, Ltd. 2014. Vol. 5. No. 2. P. 61–64.]
- Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Главная редакция Молдавской советской энциклопедии, 1989. 260 с.
- Елисеева И.И., Юзбашев М.М. Общая теория статистики: Учебник / Под ред. И.И. Елисеевой. М.: Финансы и Статистика, 2002. 480 с.
- Зайков Г.И. Ботанико-географическое районирование, классификация и типология лесов с участием ели сибирской Омской области // Природное районирование Омского Прииртышья. Омск: ОмГПИ, 1977. С. 73–82.
- Зудова Г.А. О поведении европейских норок / Второе рабочее совещание по европейской норке *Mustela lutreola* L., 1761. (5–9 сентября 2001 г.). Тез. докл. Нелидово, 2002. С. 25–26.
- Кадастр охотничье-промысловых видов животных Омской области / Составители Крючков В.С., Сидоров Г.Н., Кузнецов Э.В., Дубинина Н.Г. Новосибирск: Западно-Сибирский филиал ВНИИОЗ, 2001. 195 с.
- Кассал Б.Ю. Животные Омской области: биологическое многообразие: Монография. Омск: Амфора, 2010. 574 с.
- Кассал Б.Ю. Колонок *Mustela sibirica* в Среднем Прииртышье // Российский журнал биологических инвазий: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; МАИК Наука / Интерпериодика, 2013. № 3. С. 38–59. [Перевод. Kassal B. Yu. *Mustela sibirica* in the Middle Irtysh Zone // Russian Journal of Biological Invasions; Pleiades Publishing, Ltd. 2013. Vol. 4. No. 4. P. 234–248.]
- Кассал Б.Ю. Природоохранный статус млекопитающих Омской области // Омский научный вестник. Серия Ресурсы Земли. Человек. 2014а. № 1(128). С. 155–159.
- Кассал Б.Ю. Биogeографические последствия интродукции телеутки *Sciurus vulgaris exalbidus* (Pallas, 1778) на территорию Омской области // Российский журнал биологических инвазий: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; МАИК Наука / Интерпериодика, 2014б. № 3. С. 46–58. [Перевод: Kassal B. Yu. Consequences of the introduction of the Russian red tree squirrel *Sciurus vulgaris exalbidus* (Pallas, 1778) to the Omsk oblast // Russian Journal of Biological Invasions; Pleiades Publishing, Ltd. 2014. Vol. 5. No. 4. P. 255–264.]

- Кассал Б.Ю. Восстановление среднеиртышской популяции речного бобра // Российский журнал биологических инвазий: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; МАИК Наука / Интерпериодика, 2015а. № 4. С. 53–71. [Перевод: Kassal B.Yu. Restoration of Middle-Irtysh population of European beaver // Russian Journal of Biological Invasions; Pleiades Publishing, Ltd. 2016. Vol. 7. No. 1. P. 33–46.]
- Кассал Б.Ю. Восстановление среднеиртышской популяции кабана *Sus scrofa* // Омский научный вестник. Серия Ресурсы Земли. Человек. 2015б. № 2 (144). С. 215–224.
- Кассал Б.Ю. Инвазия ондатры в Омской области // Российский журнал биологических инвазий: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; МАИК Наука / Интерпериодика, 2017. № 2. С. 46–60. [Перевод: Kassal B.Yu. Invasion of the muskrat in the Omsk region // Russian Journal of Biological Invasions; Pleiades Publishing, Ltd. 2017. Vol. 8. No. 3. P. 232–243.]
- Кассал Б.Ю., Сидоров Г.Н. Расселение соболя (*Martes zibellina*) и куницы лесной (*Martes martes*) в Омской области и биогеографические последствия их гибридизации // Российский журнал биологических инвазий: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; МАИК Наука / Интерпериодика, 2013. № 1. С. 51–65. [Перевод: Kassal B.Yu., Sidorov G.N. Distribution of the Sable (*Martes zibellina*) and the Pine Marten (*Martes martes*) in Omsk Oblast and Biogeographic Effects of Their Hybridization // Russian Journal of Biological Invasions; Pleiades Publishing, Ltd. 2013. Vol. 4. No. 2. P. 105–115.]
- Киселёва Н.В., Потапкин А.Б. Современное распространение европейской норки на Урале // VII съезд Териологического общества. М., 2003. С. 160.
- Корш П.В., Равдоникас О.В., Мальков Г.Б. и др. О носительстве и контакте с возбудителями вирусных и бактериальных инфекций среди диких животных в Омской области // Вопросы инфекционной патологии. Омск, 1970. Вып. 2. С. 75–78.
- Красная книга Омской области. 2-е изд., испр. и доп. / Б.Ю. Кассал [и др.]; Отв. ред. Г.Н. Сидоров, Н.В. Пликина. Правительство Омской области, ОмГПУ. Омск: ОмГПУ, 2015. 680 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Лаптев И.П. Европейская норка // Млекопитающие таёжной зоны Западной Сибири. Томск: ТомГУ, 1958. С. 55–57.
- Миддендорф А.Ф. Путешествие на Север и Восток Сибири: Север и Восток Сибири в естественно-историческом отношении. Ч. 2. Отд. 5: Сибирская фауна. СПб.: Типография Императорской Академии наук, 1869. 280 с.
- Мошонкин Н.Н. Репродуктивный цикл европейской норки (*Lutreola lutreola* L.) // Зоологический журнал. 1983. Т. 62, вып. 12. С. 1879–1883.
- Мошонкин Н.Н. Биологические основы клеточного разведения европейской норки (*Lutreola lutreola* L.) как метода её сохранения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 23 с.
- Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.;Л.: АН СССР, 1956. 398 с.
- Паллас П.-С. Путешествие по разным местам Российского государства / Перевод с нем. Ф. Томанского. СПб., 1786. Ч. 2. Кн. 2. 476 с.
- Сабанеев Л.П. Охотничьи звери. М.: Физкультура и спорт, 1988. 480 с.
- Сидоров Г.Н. Европейская норка в Омской области // VI съезд Териологического общества. М., 1999. С. 230.
- Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Фролов К.В. Териофауна Омской области. Хищные: Монография / СО РАСХН, ОмГПУ, ОРО РГО. Омск: ОмГПУ, 2007. 428 с.
- Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Фролов К.В., Гончарова О.В. Пушные звери Среднего Прииртышья (Териофауна Омской области): Монография. Омск: Наука: ПЦ КАН, 2009. 808 с.
- Скуматов Д.В. Европейская норка в России: современное состояние и перспективы сохранения в условиях охотничьего промысла: Дис. ... канд. биолог. наук. Киров: ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова РАСХН, 2005. 159 с.
- Словцов И.Я. Позвоночные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоологии. М., 1892. Вып. 1. С. 187–272.
- Степанов П.В. Путевые заметки, веденные во время поездки летом 1885 года в верховьях рек Тартаса и Тары и зоогеографический очерк лесисто-болотистой полосы, лежащей между реками Омью, Тарой и Иртышом // Записки Западно-Сибирского отделения Императорского Российского географического общества. Омск, 1886. Кн. 8. Вып. 1. С. 138.
- Стерлягов А.В. Особенности экологии, охраны и использования американской и европейской норки в Камско-Вятском междуречье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВСХИЗО, 1991. 20 с.
- Теплов В.П. Количественный учёт выдры, соболя, куницы и мелких представителей семейства куньих // Методы учёта численности и географического распределения наземных позвоночных животных. М.: Наука, 1952. С. 165–172.
- Терновская Ю.Г. Сохранение европейской норки (*Lutreola lutreola*) // Научные исследования в зоопарках. Новосибирск, 1997. № 8. С. 68–70.
- Терновский Д.В. Европейская норка – исчезающий вид // Влияние хозяйственной деятельности человека на охотничьих животных и среду их обитания. Матер. науч. конф. 14–16 мая 1980 г. Киров, 1980. С. 182–183.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология куницеобразных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1994. 223 с.

- Туманов И.Л. Проблема европейской норки (*Mustela lutreola* L.): причины исчезновения и стратегия охраны // Зоологический журнал. 1996. Т. 75, вып. 9. С. 1394–1403.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: Бранко, 2009а. 448 с.
- Туманов И.Л. Проблема европейской норки (*Mustela lutreola* L.): состояние ресурсов, причины исчезновения и стратегия охраны // Вестник охотоведения, 2009б. Т. 6. № 2. С. 162–166.
- Туманов И.Л., Зверев Е.Л. Современное распространение и численность (*Mustela lutreola* L.) в СССР // Зоологический журнал. 1986. Т. 65. № 3. С. 426–435.
- Тупикова Н.В., Комарова Л.В. Принципы и методы зоологического картографирования. М.: МГУ, 1979. 189 с.
- Хляп Л.А., Бобров В.В., Варшавский А.А. Биологические инвазии на территории России: млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; МАИК Наука / Интерпериодика, 2008. № 2. С. 78–94. [Перевод. Khlyar L.A., Bobrov V.V., Warshavskiy A.A. Biological invasions on Russian territory: mammals // Russian Journal of Biological Invasions; Pleiades Publishing, Ltd. 2010. Vol. 1. No. 2. P. 127–140.]
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Российский журнал биологических инвазий: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; МАИК Наука / Интерпериодика, 2011. № 3. С. 79–87. [Перевод. Khlyar L.A., Warshavskiy A.A., Bobrov V.V. Diversity of alien mammalian species in different regions of Russia // Russian Journal of Biological Invasions; Pleiades Publishing, Ltd. 2011. Vol. 2. No. 4. P. 293–299.]
- Шрейбер А.Ф. Снижение пушных заготовок в Сибири, причины и меры повышения. Иркутск: ИРИС, 1916. 23 с.
- Шубин И.Г., Шубин Н.Г. Численность хищных зверей в Васюганье // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Матер. Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979. С. 252–353.
- Шухов И.Н. Каталог фауны Омской области (Среднее Прииртышье). Позвоночные. Выпуск 2: Млекопитающие / Отв. ред. А.Ф. Палашенков. Омск: Омский областной краеведческий музей: Омский железнодорожник, 1949. 14 с.
- Эверсманн Э.А. Естественная история млекопитающих животных Оренбургского края, их образ жизни, способы ловли и отношение к промышленности. Оренбург; Казань, 1850. 294 с.
- Bruckner El. Klimaschwankungen seit 1700 nebst bemerkungen uber die klimaschwankungen der diluvialzeit / Georg. Abhandl. Von A. Penck. Wien, 1890. Bd. 4. HF. 2. S. 43–58.
- Georgi J.G. Bemerkungen einer Reise im Ruischen Reich 1772 1774. St. Petersburg: Kaiserl. Academie der Wissenschaften, 1775. Vol. 2. 440 s.
- Kruskal W.H., Wallis W.A. Use of ranks in onecriterion variance analysis // Journal of the American Statistical Association. 1952. Vol. 47. No. 260. P. 583–621.
- Lode T., Cormier J.P., Le Jacques D. Decline in endangered species as an indication an thropic pressures: the case of European mink *Mustela lutreola* western population // Environm. Manage. 2001. No. 28. P. 221–227.

INVASION OF THE EUROPEAN MINK IN THE OMSK OBLAST

© 2015 Kassal B. Yu.

F.M. Dostoevsky Omsk State University, Russia;
e-mail: BY.Kassal@mail.ru

The invasion of the European mink *Mustela lutreola* in the Omsk oblast lasted about 100 years (the first registration referred to 1886, and the last - to 1984). The changes in the number of European mink in the Omsk oblast took place in a direct weak connection with abiotic factors: indicators of solar activity (W, Wolf numbers), conditions of different humidity of the territory and water level in reservoirs. Changes in the area of distribution and population density were in weak connection with the timing of spring and autumn onsets, the amount of precipitation and snow quantity in the winter. The role of hunting was determined by the average annual volume of seizures of ~25% of living on the territory individuals.

Keywords: Omsk oblast, European mink, population, abiotic and biotic relationships.

УДК: 582.711.714:577.21

МОЛЕКУЛЯНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ ИРГИ (*Amelanchier* Medik.)

© 2017 Куклина А.Г.*, Кузнецова О.И.**, Шанцер И.А.***

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад
им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, 127276;
e-mail: * alla_gbsad@mail.ru; ** oikuznets@gmail.com; *** ischanzer@gmail.com

Поступила в редакцию 10.11.2017

При обследовании популяций инвазионных видов *Amelanchier spicata* и *A. alnifolia* в Европейской части России, кроме типичных морфотипов, обнаружены трудно определяемые варианты, характеризующиеся промежуточными признаками. Молекулярно-генетический анализ ядерных участков ITS1-2 выявил внутригеномный полиморфизм, вероятно, свидетельствующий о гибридогенном происхождении *A. spicata*. Прослежены генеалогические отношения гаплотипов ITS1-2 инвазионного вида *A. spicata*, позволяющие связать его образование с гибридизацией при участии *A. humilis* и *A. alnifolia* и установить гипотетическую область происхождения исходных форм в Северной Америке.

Ключевые слова: *Amelanchier*, инвазионные виды, гибридизация, сети гаплотипов, ITS, *trnL-trnF*.

Введение

В Средней России в последние десятилетия усиливается экспансия чужеродных видов. Ведущее положение в инвазионном компоненте региона занимают эргазиофиты североамериканского происхождения (более 50%): [Виноградова и др., 2010], в том числе представители рода *Amelanchier* Medik. (Rosaceae, Maloideae), систематика которых сложна и нуждается в ревизии. Из 18 видов ирги, естественно обитающих в Северной Америке [Campbell et al., 2014], у *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt., *A. canadensis* (L.) Medik., *A. arborea* (Michx. f.) Fern. и ряда других видов выявлены агамные комплексы [Cruise, 1964; Robinson, 1982; Campbell et al., 1987, 1997], полиплоидия и межвидовая гибридизация [Weir et al., 1996; De Barba et al., 2014; Burgess et al., 2014, 2015; Sheltra, 2015]. Среди них диплоиды, размножающиеся половым путём, достаточно хорошо отличаются друг от друга и могут рассматриваться как виды с точки зрения различных концепций вида, в то время как апомиктически размножающиеся полиплоиды обычно рассматриваются, как микровиды [Majeski et al., 2017].

Распространённые в Европе чужеродные *A. lamarckii* Schroeder и *A. confusa* Nylander не

встречаются в Северной Америке; согласно европейским исследователям [Schroeder, 1970, 1972], первый вид возник в результате естественной гибридизации североамериканских интродуцированных видов *A. canadensis* и *A. arborea*, а второй, скорее всего, – от *A. laevis* Wieg. и *A. alnifolia* в Европе. В отличие от *A. lamarckii* и *A. confusa*, популяции или клоны которых в качестве натурализовавшихся во вторичном ареале весьма ограничены, *A. spicata* (Lam.) S.Koch не только широко распространена по всему востоку Северной Америки [Campbell et al., 2014], но и натурализовалась в большом числе стран Европы и в России [Schroeder, 1970; Куклина, 2006а; Kabuse, 2007]. Впрочем, американскими ботаниками высказывалось и иное мнение, что *A. spicata*, представляет собой таксон, возникший при гибридизации интродуцированных видов в Европе, а в Северной Америке не встречается вообще [Fernald, 1946], так же, как *A. lamarckii* и *A. confusa*. Известно мнение о конспецифичности *A. spicata* и распространённой на востоке Северной Америки *A. humilis* Wieg. (syn. *A. stolonifera* Wieg) [Jones, 1946; Campbell et al., 2014], которые сходны между собой по тенденции к активному вегетативному размноже-

нию за счёт образования разветвлённой системы подземных корневищ, а также низкорослостью (до 1.5 м высотой). Это противоречит представлениям об *A. spicata*, сложившимся в Европе и России, где к этому виду относят вполне высокорослые кустарники до 8 м высотой [Schroeder, 1970]. Таким образом, проблема идентификации *A. spicata* до сих пор остаётся нерешённой. Этот вид в 1783 г. Ж.-Б. Ламарк [Lamarck, 1783] описал как *Crataegus spicata* Lam. по культивируемым в Королевском ботаническом саду в Париже образцам, указав, что он считается широко распространённым в Канаде и выращивается в Королевском саду и садах экзотических растений: «On prétend que cet arbrisseau se trouve au Canada. On le cultive au Jardin du Roi & dans les jardins des Curieux, ainsi que le suivant...» [Т. 1, р. 84]. Однако происхождение его, североамериканское или европейское, до настоящего времени остаётся неясным. Для большинства изученных североамериканских образцов *A. spicata* известно только тетраплоидное число хромосом $2n=68$ [Burgess et al., 2014]. Данные о последовательностях ITS *A. spicata* в GenBank отсутствуют.

Согласно изданию «Флора Восточной Европы», *A. spicata* встречается во всех районах, за исключением Крыма и Арктики [Цвелёв, 2001]. Во многих местонахождениях, она ведёт себя не просто как натурализовавшийся, но как инвазионный вид, внедряющийся под полог естественных лесных сообществ, поэтому внесена в «чёрный список» (black-list) видов Средней России [Виноградова и др. 2010], а в таких регионах, как Тверская [Виноградова и др., 2011], Ярославская и Брянская области, *A. spicata* стала видом-трансформером [Kuklina, 2011].

Кроме *A. spicata*, в России натурализовалась *A. alnifolia*, хотя её роль в инвазионном процессе менее заметна, но известны локальные, устойчивые в северных районах (до 59° с. ш.), популяции [Цвелёв, 2001; Куклина, 2008]. В экспериментах, проведённых в ГБС РАН, у *A. spicata* и *A. alnifolia* отмечена склонность к индуцированному апомиксису [Куклина, Асбаганов, 2012].

В настоящее время нами накоплен фактический материал, подтверждающий наличие трудно идентифицируемых образцов, имеющих промежуточные признаки между *A. spicata* и *A. alnifolia*. Впервые в России о такой находке, сделанной в 1995 г. в Ленинградской обл. близ пос. Громово (Цвелёв, № 689, LE), сообщил Н.Н. Цвелёв, но растения, морфологически промежуточные между *A. spicata* и *A. alnifolia*, находили и ранее, например, в 1984 г. в Швеции [Thögersen, 1988]. Н.Н. Цвелёв первоначально определял такие растения, как *A. alnifolia*, но позже предположил, что их следует относить к *A. confusa* [Цвелёв, 2011]. Тот факт, что у них не наблюдалось развития генеративных органов, может указывать на их возможное гибридное происхождение.

Многолетний мониторинг инвазионных популяций *A. spicata* в Средней России [Куклина, 2006б, 2014] позволил обнаружить в 2012 г. в Воскресенском р-не Московской обл. в природном заказнике «Сосновые леса на песчаных дюнах» более 50 взрослых, трудно идентифицируемых особей *Amelanchier* (гербарные образцы находятся в МНА). По габитусу они были сходны с типичной *A. spicata* – многочисленными параллельными стволами высотой около 6–7 м, но отличались ослабленным цветением и яйцевидной формой листа с крупными и редкими зубцами по краю, особенно заметными на ростовых побегах. За 6 лет наблюдений (2012–2017 гг.) у растений в возрасте 25 лет и старше лишь в 2016 и 2017 гг. наблюдалось формирование одиночных цветков и плодов. Несмотря на отклонения в генеративной сфере, инвазионная активность особей *Amelanchier* sp. сохраняется за счёт формирования длинной и разветвлённой системы ксилоризомов. Листовая пластинка московских образцов не похожа на *A. spicata* и *A. alnifolia*, но сходна с растениями из Швеции [Thögersen, 1988] и обнаруженными в Ленинградской обл. (рис. 1 А). В 2015 г. М.В. Казакова с коллегами [личное сообщение] обнаружила две микропопуляции ирги с такой же (рис. 1 В, С), не характерной для *A. spicata*, формой листа в Касимовском и Старожиловском р-нах Рязанской обл. (гербарные образцы хранятся в RSU и МНА).



Рис. 1. Гербарные сборы *Amelanchier* sp. в Ленинградской (А), Московской (В) и Рязанской (С) областях европейской части России.

Целью настоящей работы было попытаться прояснить происхождение инвазионного вида *A. spicata* и предположительно гибридных с *A. alnifolia* образцов, однозначная идентификация которых затруднена, из европейской части России с использованием молекулярно-генетических маркеров.

Материалы и методы исследования

Для выделения ДНК были использованы 20 образцов *Amelanchier* из собственных сборов А.Г. Куклиной (табл. 1), включая использованные в качестве внешней группы межродовой гибрид *Amelasorbus jackii* Rehd. и *Sorbus aucuparia* L.

ДНК выделяли с помощью коммерческого набора для экстракции растительной ДНК NucleoSpin Plant Kit (Macherey-Nagel, Germany). Для амплификации хлоропластного участка *trnL-F* применена пара праймеров *rgC* и *rgF*, позволяющая получить полные последовательности интрона и 3'-экзона гена *trnL*, а также спейсера между генами *trnL* и *trnF* [Taberlet et al., 1991]. Для амплификации ядерного внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальной ДНК ITS1-2 использованы праймеры C26A и NNC18S10 [Wen, Zimmer, 1996].

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе DNA Engine Diad (BioRad, США) по следующей схеме: 3 мин – 94 °С, 32 цикла (30 с – 94 °С, 30 с – 58 °С, 60 с – 72 °С), 2 мин – 72 °С. Полученные продукты ПЦР анализировали путём электрофореза в 1%-м агарозном геле с добавлением EtBr в 0.5гTBE-буфере в течение 20 мин, затем очищали пересаживанием в 0.125%-м растворе ацетата аммония в 70%-м этаноле. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводили методом циклического секвенирования с использованием набора реагентов (ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1) с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе ДНК ABI PRISM 3100-Avant (Applied Biosystems, США) на базе компании «Синтол» (Москва, Россия). Выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили вручную в программе BioEdit v. 7.0.7.0 [Hall, 1999]. Полученные последовательности ДНК депонированы в GenBank NCBI: 20 образцов ITS1-2 (№№ KY661716-KY661735); 10 образцов *trnL-trnF* (№№ KY799087-KY799096) [www.ncbi.nlm.nih.gov].

В анализ также были включены последовательности *A. alnifolia* var. *alnifolia*, *A. alnifolia* var. *semiintegrifolia* (Hook.) C.L. Hitchc., *A.*

Таблица 1. Характеристика материала исследования (сборы 2003–2015 гг.)

Таксон	№ образца/ популяции	Происхождение образца	GPS координаты	Гаплотип ITS
<i>A. ovalis</i>	1b-2007	Горный Крым, Ялтинский р-н, Никитская яйла, выше пос. Никита	N 44.5195° E 34.2347°	o1
<i>A. ovalis</i>	2b-2010	Ленинградская область, Приозерский р-н, станция БИН РАН «Отрадное»	N 60.8294° E 30.1229°	o2
<i>A. arborea</i>	3b-2003	Орловская область, Орловский р-н, ВНИИСПК	N 52.8194° E 36.5075°	c1
<i>A. canadensis</i>	1.1-2014	Москва, ГБС РАН, питомник	N 55.8385° E 37.5882°	c2
<i>A. alnifolia</i>	3.1-2014	Москва, ГБС РАН, дендрарий	N 55.8442° E 37.5897°	a1
<i>A. alnifolia</i>	3.2-2015	Московская область, Орехово- Зуевский р-н, с. Хотееичи, посадки	N 55.7989° E 38.6993°	a1
<i>A. alnifolia</i>	5b-2008	Санкт-Петербург, БИН РАН, дендрарий	N 59.9698° E 30.3262°	a2
<i>A. alnifolia</i>	6b-2006	Коми-Пермяцкий АО, Пермский край, г. Кудымкар, заброшенный питомник	N 59.0076° E 54.6853°	a3
<i>A. alnifolia</i>	10b-2008	Санкт-Петербург, остров Елагино, парк	N 59.9807° E 30.2521°	a1
<i>A. spicata</i>	2.1-2014	Москва, ГБС РАН, дендрарий	N 55.8442° E 37.5897°	a1
<i>A. spicata</i>	2.3-2015	Московская область, Орехово- Зуевский р-н, с. Хотееичи, сосняк	N 55.7989° E 38.6993°	a1
<i>A. spicata</i>	7b-2015	Московская область, Орехово- Зуевский р-н, с. Хотееичи, сосняк	N 55.7989° E 38.6993°	a1
<i>A. spicata</i>	8b-2010	Московская область, Балашихинский р-н, пос. Горенки, старый парк	N 55.8086° E 37.9164°	a1
<i>A. spicata</i>	9b-2008	Санкт-Петербург, БИН РАН, дендрарий	N 59.9698° E 30.3269°	a1
<i>A. spicata</i> × <i>A. alnifolia</i>	5.1-2015	Московская область, Воскресенский р-н, севернее пос. им. Цюрупы	N 55.5196° E 38.6937°	–
<i>A. spicata</i> × <i>A. alnifolia</i>	5.2-2015	Там же	N 55.5196° E 38.6937°	–
<i>A. spicata</i> × <i>A. alnifolia</i>	5.3-2015	Там же	N 55.5196° E 38.6937°	a4
× <i>Amelasorbus jackii</i>	4.1-2014	Москва, ГБС РАН, дендрарий	N 55.8442° E 37.5897°	–
<i>Sorbus aucuparia</i>	7.1-2014	Москва, ГБС РАН, дендрарий	N 55.8442° E 37.5897°	–
<i>S. aucuparia</i>	6.1-2014	Московская область, Воскресенский р-н, южнее пос. им. Цюрупы	N 55.5196° E 38.6937°	–

ovalis Medik., *A. canadensis*, *A. arborea*, *A. laevis*, *A. stolonifera*, *A. bartramiana* (Tausch) M.Roem., *A. florida* Lind., *A. utahensis* Koehne, *A. humilis*, *A. pallida* Greene, *A. parviflora* Boiss. и *A. asiatica* (Sieb. & Zuc.) Endl., взятые из базы данных GenBank NCBI [Campbell et al., 1997; Lo et al., 2007; Lo, Donoghue, 2012; De Barba et

al., 2014; Zarrei et al., 2014; Burgess et al., 2015]. В качестве внешней группы использованы последовательности *Sorbus aucuparia*, *Crataegus laevigata* (Poir.) DC. и *Peraphyllum ramosissimum* Nutt. Полученные данные проанализированы методами Neighbor Joining и Neighbor Net в программе SplitsTree4 [Huson,

Bryant, 2006] и статистической парсимонии в программе TCS [Clement et al., 2000].

Для морфометрических измерений было взято по 3 гербарных листа для трёх изучаемых таксонов (образцы 3.2-2015, 2.3-2015, 5.3-2015), использованных в секвенировании. У каждого образца измеряли по 10–15 листьев и соцветий, чтобы понять укладываются ли значения измерений в амплитуду варибельности морфологических признаков таксона. Для каждого образца с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX1000 измеряли чашелистики, лепестки, тычинки, пестики (по 15 штук) и пыльцевые зёрна (по 35 штук). Размеры пыльцевых зёрен определяли на свежесобранной пыльце в фазе начала цветения без добавления воды на предметное стекло. Объём

пыльцевых зёрен вычисляли по формуле для сфероида $V=4/3\pi a^2 \times b$, где a – 1/2 экваториального диаметра (D); b – 1/2 полярной оси (L). Фертильность пыльцевых зёрен выявляли окрашиванием их ацетокармином при незначительном нагревании с последующим просмотром предметных стёкол в 5 полях зрения микроскопа. Полученные результаты обработаны с использованием Microsoft Excel. Допустимая ошибка измерений не превышала нормы ($P \leq 5\%$).

Результаты и их обсуждение

1. Морфологические признаки

В таблице 2 приведены результаты измерения морфологических признаков трёх образцов *Amelanchier* из Московской обл., которые

Таблица 2. Морфометрические признаки у образцов *Amelanchier*

Признак		<i>A.alnifolia</i> 3.2-2015	<i>A.spicata</i> 2.3-2015	<i>A. spicata</i> × <i>A. alnifolia</i> 5.3-2015
Куст	Высота, м	5.5	8	7
Зубцы листовой пластинки	Число с одной стороны листа	9–14* (11.3±1.9)**	12–29 (21.3±6.4)	10–24 (21.2±7.1)
	Число на 1 см	2–5 (3.6±1.2)	5–8 (6.4±1.9)	2–4 (3.1±0.7)
Соцветие	Число цветков	8–15 (13.4±2.6)	7–12 (9.2±2.8)	6–9 (7.3±1.6)
	Длина, мм	42–58 (60.1±9.7)	40–50 (42.7±7.6)	38–50 (45.0±8.9)
Чашелистик	Длина, мм	4.0–4.8 (4.4±0.11)	3.2–4.9 (4.0±0.36)	3.1–5.7 (4.5±0.48)
	Ширина, мм	1.0–1.3 (1.2±0.21)	1.1–1.3 (1.2±0.11)	0.6–1.0 (0.9±0.30)
Лепесток	Длина, мм	8.0–12.7 (9.5±0.90)	7.7–10.4 (8.6±0.40)	7.7–8.9 (8.0±0.41)
	Ширина, мм	3.5–6.4 (5.3±0.71)	4.1–5.3 (5.1±0.27)	3.9–4.2 (4.0±0.52)
Тычинка	Длина, мм	1.6–3.3 (2.6±0.40)	1.6–2.9 (2.3±0.61)	2.3–2.6 (2.5±0.20)
Пыльник тычинки	Длина, мм	0.34–0.56 (0.45±0.18)	0.42–0.52 (0.47±0.10)	0.40–0.52 (0.46±0.08)
	Диаметр, мм	0.47–0.67 (0.57±0.01)	0.54–0.63 (0.58±0.06)	0.42–0.59 (0.56±0.07)
Столбик пестика	Длина, мм	3.0–3.24 (3.12±0.12)	2.47–2.80 (2.16±0.22)	2.80–3.10 (3.0±0.38)
	Диаметр, мм	0.65–0.67 (0.66±0.03)	0.53–0.60 (0.50±0.10)	0.38–0.52 (0.44±0.03)

Примечания. * Перед скобками указаны максимальные и минимальные значения; ** в скобках указаны среднее арифметическое и среднее квадратичное отклонение ($M \pm \sigma$).

Таблица 3. Характеристика пыльцевых зерен у образцов *Amelanchier*

Признак	<i>A. alnifolia</i> 3.2-2015	<i>A. spicata</i> 2.3-2015	<i>A. spicata</i> × <i>A. alnifolia</i> 5.3-2015
Длина полярной оси (L), мкм	33.4–45.1* (40.1±0.6)	32.6–46.2 (38.4±0.5)	35.5–48.5 (42.1±0.6)
Экваториальный диаметр (D), мкм	16.9–30.6 (23.0±0.5)	21.2–26.6 (24.2±0.3)	17.9–29.2 (23.1±0.4)
Отношение L/D	1.31–2.26 (1.77±0.04)	1.41–1.89 (1.59±0.01)	1.49–2.18 (1.84±0.03)
Средний объём, мкм ³	11267.0	11872.5	11748.3
Фертильность пыльцы, %	98.0	100.0	80.1

* См. примечания к табл. 2.

показывают, что предположительные гибриды *A. spicata* × *A. alnifolia* сходны с *A. spicata* по высоте кустов, числу зубцов с одной стороны листа и длине лепестков, а с *A. alnifolia* – по числу зубцов на 1 см листа. От обоих родительских видов (соответствующих видовым характеристикам) они отличаются более узкими лепестками и меньшим числом цветков в соцветии. Остальные изученные признаки варьируют и, в целом, промежуточные между *A. spicata* и *A. alnifolia*.

Исследование пыльцевых зёрен у образцов, отнесённых к *A. spicata* × *A. alnifolia*, выявило, что им свойственна более вытянутая форма (средняя L = 42.1 мкм, L/D = 1.84), хотя по объёму и фертильности (80.1%) они практически не отличаются от образцов *A. alnifolia* и *A. spicata* (табл. 3).

2. Молекулярно-генетический анализ

Молекулярно-генетический анализ локуса *trnL-trnF* хлоропластной ДНК не выявил различий между *A. canadensis*, *A. alnifolia*, *A. spicata* и предположительными гибридами *A. spicata* × *A. alnifolia* (7 наших образцов и 3 из GenBank). Поэтому в дальнейшем анализе этот участок не использовался.

Для ядерных участков ДНК (ITS1 – 5.8S – ITS2) общая длина выравнивания составила 578 нуклеотидных позиций. Последовательности, секвенированные нами от образцов *Amelanchier* из европейской части России все оказались полиморфны, то есть в них наблюдалось неоднозначное прочтение нуклеотидов в целом ряде позиций. Это, несомненно, ука-

зывает на присутствие в геноме нескольких различных копий ITS. Такой полиморфизм последовательностей ITS характерен для всех изученных в этом отношении видов *Amelanchier* [Campbell et al., 1997], что свидетельствует о широком распространении межвидовой гибридизации. Так как клонирование нами не проводилось, эти последовательности были введены в общее выравнивание с указанием полиморфных нуклеотидов в соответствующих позициях.

Филогенетическое дерево, построенное методом NJ, приведено на рисунке 2. По своей топологии оно совпадает с деревом, построенным методом Байеса по данным совместного анализа последовательностей ITS и ETS в работе [Burgess et al., 2015], посвящённой филогенетическому анализу диплоидных видов ирги. Хотя величина бутстреп поддержек в нашем случае получилась низкой, для поставленных нами целей это не имеет значения. На дереве выделяются те же клады, что и в упомянутом исследовании.

Все исследованные образцы на филогенетическом дереве сгруппировались в три клады (О, В, А). Клада О включает евроазиатские виды *A. ovalis*, *A. asiatica* и *A. parviflora*, каждый из которых формирует самостоятельную кладу. Наши образцы *A. ovalis* 1b-2007 и 2b-2010 корректно кластеризуются с нуклеотидными последовательностями своего вида. Клада В включает последовательности *A. bartramiana*, *A. arborea*, *A. canadensis* и *A. laevis*, также образующими самостоятельные клады. Наш образец *A. arborea* 3b-2003 клас-



Рис. 2. Положение исследованных образцов *Amelanchier* (выделены полужирным) на филогенетическом дереве, построенном методом NJ.

теризовался глубоко внутри клады *A. canadensis*, хотя и с низкой бутстреп поддержкой (вероятно, это связано с неверным определением образца).

Клада А включает последовательности *A. alnifolia* var. *alnifolia*, *A. alnifolia* var. *semiintegrifolia*, *A. utahensis*, *A. pallida* и *A. humilis*. Наши образцы *A. alnifolia* 5b-2008, 6b-2006, 3.1-2014 и 3.2-2015 кластеризовались вместе с последовательностями *A. alnifolia*, что подтверждает их корректное определение, несмотря на низкую бутстреп поддержку. Остальные образцы, в том числе все образцы *A. spicata*, образовали две грады в основании клада А и В, соответственно. Вероятно, это связано с присутствием в этих последовательностях большого числа переменных неоднозначно прочитанных позиций. Тот факт, что они попадают не в одну, а в две клады, может ука-

зывать на происхождение *A. spicata* в результате гибридизации видов, относящихся к кладам А и В.

Так как Phi тест на рекомбинацию [Bruen et al., 2006], проведённый в программе SplitsTree4, дал отрицательный результат ($p = 0.8442$), мы сочли присутствие рекомбинантных последовательностей в выборке маловероятным. Поэтому авторы попытались прояснить их отношения, объединив последовательности в гаплотипы (риботипы) и построив сеть методом статистической парсимонии. Алгоритм программы TCS при объединении последовательностей в гаплотипы игнорирует неоднозначно прочитанные переменные позиции, что позволяет объединять в один гаплотип последовательности, различающиеся только по таким позициям. В данный анализ включены только последовательности, вошед-

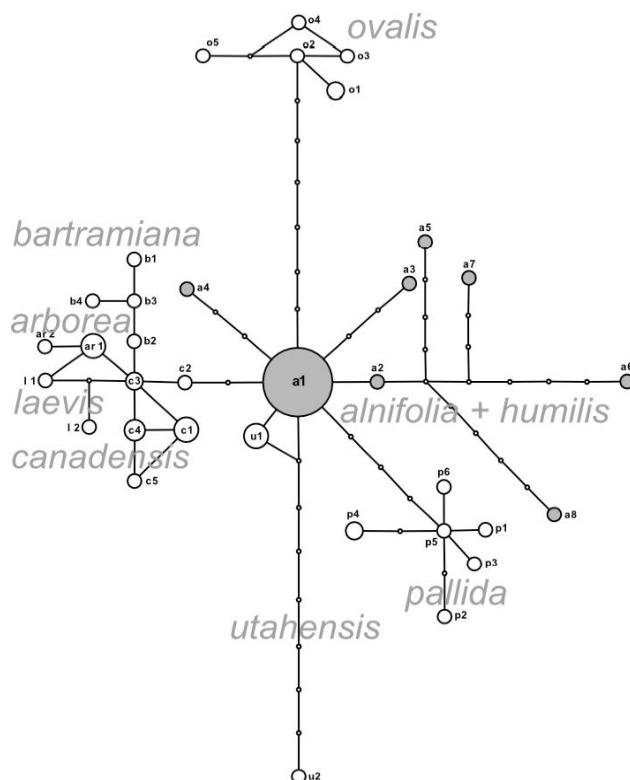


Рис. 3. Сеть гаплотипов ITS *Amelanchier*, построенная методом статистической парсимонии.

шие на дереве NJ в состав клад А и В, с укоренением сети по *A. ovalis*, входящей в сестринскую к ним кладу О. Построенная сеть содержала большое число петель, вызванных гомопластическими заменами в 243 позиции выравнивания (С/Т и Т/С). Исключение из анализа этой позиции позволило построить сеть, на которой отношения гаплотипов выявляются достаточно ясно, несмотря на наличие нескольких петель (рис. 3). Рассчитанный программой предел парсимонии, то есть максимальное число мутационных шагов, позволяющее объединить гаплотипы в одну сеть наиболее экономным образом с вероятностью выше 95%, составил 10 мутационных шагов. Всего было выделено 34 гаплотипа и 39 гипотетических гаплотипов, отсутствующих в выборке. Все включённые в анализ гаплотипы были объединены в одну сеть.

Как и на дереве NJ, последовательности образцов *A. ovalis* 1b-2007 (гаплотип o1) и 2b-2010 (гаплотип o2) корректно сгруппировались с другими гаплотипами этого вида, составившими внешнюю группу. Центральным гап-

лотипом сети, связанным с гаплотипами внешней группы, и, таким образом, корневым, оказался гаплотип a1. К нему программа отнесла все последовательности *A. alnifolia* var. *alnifolia* и *A. humilis*, взятые из GenBank, а также все наши последовательности *A. spicata* и последовательности *A. alnifolia* (10b-2008, 3.1-2014 и 3.2-2015). Этот результат крайне интересен, так как указывает, по крайней мере, на одного из вероятных родителей полиплоидной и, вероятно, гибридогенной по своему происхождению *A. spicata*.

Анализ географического распространения образцов, последовательности которых были взяты из GenBank [Burgess et al., 2015] и отнесены к гаплотипу a1, показал, что почти все они происходят с территории, в XVIII в. принадлежавшей Франции. Так, образцы *A. alnifolia* var. *alnifolia* собраны в пределах современных штатов Южная и Северная Дакота, Миннесота и Монтана, а образцы *A. humilis* – из штатов Миннесота, Мичиган, Вермонт, Нью-Йорк и канадской провинции Квебек. Вполне вероятно, что именно с этой части пер-

вичного ареала и происходил исходный материал, культивированный в Королевском ботаническом саду в Париже, по которому Ж.-Б. Ламарк описал *Crataegus spicata*, так как до 1763 г. все эти территории, кроме Нью-Йорка, были французскими колониями. Мнения по поводу места возникновения этого тетраплоидного гибрида различаются. Так, M.L. Fernald [1946] полагал, что *A. spicata* возникла в Европе после интродукции североамериканских видов во Франции в XVIII в. Однако современные авторы [Campbell et al., 2014] считают этот вид широко распространённым на востоке Северной Америки, хотя и признают, что однозначного понимания происхождения и морфологических границ этого таксона до сих пор нет. Так что без специального исследования и серьёзной таксономической ревизии североамериканских полиплоидных видов этого рода и сравнения их с материалом из вторичного ареала в Европе решить эту проблему пока не представляется возможным.

Включённые в наш анализ образцы *A. alnifolia* 5b-2008 и 6b-2006 представлены самостоятельными гаплотипами a2 и a3, производными от гаплотипа a1 и отличающимися от него 1 и 3 мутациями, соответственно. Образец 5.3-2015, определённый по морфологическим признакам как *A. spicata* × *A. alnifolia*, показан в сети гаплотипом a4, так же производным от гаплотипа a1 и отличающимся от него 3 мутациями. Имеющиеся данные не позволяют подтвердить гибридное происхождение этого образца. Ещё более удалённые от гаплотипа a1 производные гаплотипы a5, a6, a7 и a8 соответствуют последовательностям *A. alnifolia* var. *semiintegrifolia* с запада Северной Америки.

В остальном полученная сеть вполне конгруэнтна дереву NJ. Так, гаплотипы *A. barthramiana*, *A. arborea*, *A. laevis* и *A. canadensis* образуют самостоятельную кладу, соответствующую кладе В дерева. Так же, как и на дереве, последовательность ITS образца *A. arborea* 3b-2003 группируется вместе с последовательностями *A. canadensis*, составляющими гаплотип c1, что, вероятно, связано с ошибочной видовой идентификацией этого

образца по морфологическим признакам. Образец *A. canadensis* 1.1-2014 охарактеризован гаплотипом c2, который располагается в сети между гаплотипами c1 и a1 и отличается от них 1 и 2 мутациями, соответственно. Мы полагаем, что такой результат подтверждает правильность определения образца, но также указывает на значительную близость *A. canadensis* к *A. alnifolia*. Последовательности *A. utahensis* (гаплотип u1), как и на дереве NJ, оказываются очень близкими к таковым *A. alnifolia*, за исключением одной, представленной гаплотипом u2, выделяющейся от остальных 8 мутациями. Все последовательности *A. pallida* образуют самостоятельную кладу, производную от центрального гаплотипа a1.

Заключение

Несомненно, что инвазионный вид *A. spicata*, расселяясь во вторичном ареале, претерпевает множественные микроэволюционные преобразования. В процессе освоения новых территорий он проявляет экологическую пластичность; при ослаблении семенного размножения инвазионная активность особей сохраняется за счёт разрастания системы ксилоризомов.

Проведённый нами молекулярно-генетический анализ позволяет сделать некоторые нетривиальные заключения относительно инвазионных таксонов *Amelanchier*, встречающихся в европейской части России.

Во-первых, удалось установить, что генетически очень близкие *A. alnifolia* и *A. humilis*, вполне вероятно, (один из них или оба) являются родительскими формами европейской *A. spicata*. Во-вторых, приблизительно определена область происхождения *A. spicata*, расположенная в районе североамериканских Великих озёр, а также к югу и западу от них, на территории французских колоний XVII–XVIII вв. Вполне вероятно, что исходный материал, происходивший с этой территории, был завезён в этот же промежуток времени во Францию, длительно там культивировался в ботанических садах и в результате гибридизации и полиплоидизации дал тот вид, который сейчас в Европе и России называется *A. spicata*.

Однако, для того, чтобы сделать окончательные выводы о происхождении *A. spicata* и гибридизации с другими видами *Amelanchier* во вторичном ареале и подтвердить нашу гипотезу, выдвинутую на основании промежуточности морфологических признаков у предположительных гибридов, необходимо клонировать последовательности ITS, полученные из образцов *A. spicata*, *A. alnifolia* и их предположительных гибридов, либо исследовать их с использованием многолокусных систем маркеров, таких, как AFLP.

Благодарности

Выражаем благодарность проф. М.С. Игнатову и д. б. н. Ю.К. Виноградовой за ценные замечания, высказанные при обсуждении полученных результатов, а также проф. М.В. Казаковой за сборы гербария в Рязанской области.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, проект № 15-29-02556, в рамках задания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (№118021490111-5).

Литература

- 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.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Куклина А.Г. Возможные пути происхождения некоторых видов ирги // Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования. Белгород: Политерра, 2006а. Т. 1. С. 38–40.
- Куклина А.Г. Изменчивость вегетативных признаков ирги колосистой (*Amelanchier spicata* (Lam.) K.Koch) в европейских инвазионных популяциях // Бюл. Гл. ботан. сада. 2006б. Вып. 191. С. 6–11.
- Куклина А.Г. Инвазионные популяции ирги ольхолистной (*Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt.) в России // Бюл. Гл. ботан. сада. 2008. Вып. 194. С. 47–56.
- Куклина А.Г. Инвазионные виды ирги (*Amelanchier spicata*, *A. alnifolia*) в лесных сообществах России // Состояние и перспективы использования недревесных ресурсов леса: Сборник статей. Пушкино: ВНИИЛМ, 2014. С. 83–86.
- Куклина А.Г., Асбаганов С.В. Апомиксис у *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch и *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt. // Бюл. Гл. ботан. сада. 2012. Вып. 198. № 1. С. 75–79.
- Цвелёв Н.Н. *Amelanchier* Medik. // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 2001. Т. 10. С. 552–555.
- Цвелёв Н.Н. О роде ирга (*Amelanchier* Medik., Rosaceae) в Европейской России // Новости систематики высших растений. М.; СПб.: КМК, 2011. Т. 42. С. 174–177.
- Bruen T.C., Philippe H., Bryant D.A. Simple and Robust Statistical Test for Detecting the Presence of Recombination // Genetics. 2006. Vol. 172. No. 4. P. 2665–2681. doi:10.1534/genetics.105.048975
- Burgess M.B., Cushman K.R., Doucette E.T., Frye C.T., Campbell C.S. Understanding diploid diversity: A first step in unraveling polyploid, apomictic complexity in *Amelanchier* // Am. J. Bot. 2015. Vol. 102. No. 12. P. 2041–2057. doi:10.3732/ajb.1500330
- Burgess M.B., Cushman K.R., Doucette E.T., Talent N., Frye C.T., Campbell C.S. Effects of apomixes and polyploidy on diversification and geographic distribution in *Amelanchier* (Rosaceae) // Am. J. Bot. 2014. Vol. 101. No. 8. P. 1375–1387. doi:10.3732/ajb.1400113.
- Campbell C.S., Burgess M.B., Cushman K.R., Doucette E.T., Dibble A.C., Frye C.T. *Amelanchier* // Flora of North America North of Mexico. New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 2014. Vol. 9. P. 646–661.
- Campbell C.S., Greene C.W., Bergquist S.E. Apomixis and sexuality in three species of *Amelanchier*, Shadbuch (Rosaceae, Maloideae) // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. No. 3. P. 321–328.
- Campbell C.S., Wojciechowski M.F., Baldwin B.G., Alice L.A., Donoghue M.J. Persistent Nuclear Ribosomal DNA Sequence Polymorphism in the *Amelanchier* Agamic Complex (Rosaceae) // Mol. Biol. Evol. 1997. Vol. 14 (1). P. 81–90. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025705>
- Clement T.S., Feltus J.R., Kaiser D.H., Zentall T.R. «Work ethic» in pigeons: Reward value is directly related to the effort or time required to obtain the reward // Psychonomic Bulletin & Review. 2000. No. 7. P. 100–106.
- Cruise J.E. Studies natural hybrids in *Amelanchier* // Canad. J. Bot. 1964. Vol. 42. No. 6. P. 651–663.
- De Barba M., Miquel C., Boyer F., Mercier C., Rioux D., Coissac E., Taberlet P. DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment: application to omnivorous diet // Mol. Ecol. Resour. 2014. Vol. 14. No. 2. P. 306–323. doi: 10.1111/1755-0998.12188
- Fernald M.L. *Amelanchier spicata* not an American species // Rhodora. 1946. Vol. 48. P. 125–134.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids. Symp. 1999. Ser. 41. P. 95–98.
- Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // Mol. Biol. Evol. 2006. Vol. 23. No. 2. P. 254–267.

- Jones G.N. American Species of *Amelanchier* // Illinois biol. monographs. Illinois: Urbana, 1946. Vol. 20. No. 2. P. 1–126.
- Kabuce N. *Amelanchier spicata* // NOBANIS – European Network on Invasive Alien Species. 2007 // (<http://www.nobanis.org>). Проверено 03.05.2007.
- Kuklina A.G. Naturalization of *Amelanchier* Species from North America in a Secondary Habitat // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2. No. 2–3. P. 103–107. doi:10.1134/S2075111711020056
- Lamarck J.-B. Encyclopédie méthodique. Botanique. Paris, 1783. T. 1. 752 p.
- Lo E.Y., Donoghue M.J. Expanded phylogenetic and dating analyses of the apples and their relatives (Pyreae, Rosaceae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2012. Vol. 63. No. 2. P. 230–243.
- Lo E.Y., Stefanovic S., Dickinson T.A. Molecular Reappraisal of Relationships Between *Crataegus* and *Mespilus* (Rosaceae, Pyreae) – Two Genera or One? // Syst. Bot. 2007. Vol. 32. No. 3. P. 596–616.
- Majeski L., Krahulec F., Vašut R.J. How apomictic taxa are treated in current taxonomy: A review // Taxon. 2017. Vol. 66. No. 5. P. 1017–1040. doi: <https://doi.org/10.12705/665.3>
- National Center for Biotechnology Information (databases). // (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Проверено 22.06.2015.
- Robinson W.A. Experimental taxonomy in the genus *Amelanchier* II // Rhodora. 1982. Vol. 84. No. 837. P. 85–100.
- Schroeder F.-G. Exotic *Amelanchier* species naturalized in Europe and their occurrence in Great Britain // Watsonia. 1970. Vol. 8. No. 2. P. 155–162.
- Schroeder F.-G. *Amelanchier* – Arten als Neophyten in Europa // Abh. Naturwiss. Verein Bremen. 1972. Bd. 37. Heft 3/3. S. 287–419.
- Sheltra M.R. Relationships of a Northern Maine Population of *Amelanchier* (Rosaceae). A Thesis Submitted in Partial Fulfillment of the requirements for a Degree with Honors (Biology). 2015. P. 1–23. // (<http://digitalcommons.library.umaine.edu/honors/230>). Проверено 01.09.2016.
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA // Plant Molecular Biology. 1991. Vol. 17. P. 1105–1109.
- Thögersen C.G. Synopsis of Broadleaved Trees and Shrubs cultivable as Ornamentals in Boreal Sweden // Robäcksdalen Meddelar: Rapport från Norrlands Lantbruks – Försöksanstalt Robäcksdalen. 1988. No. 5. P. 22–26.
- Weir B.J., Pierre R.G.St., Chibbar R.N. Isolation of DNA for RAPD analysis from leaves of the saskatoon (*Amelanchier ainifolia* Nutt.) and other horticultural crops // Canad. J. Plant Sci. 1996. Vol. 76. No. 4. P. 819–824. doi:10.4141/cjps96-139
- Wen J., Zimmer E.A. Phylogeny of *Panax* L. (the ginseng genus, Araliaceae): inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Molecular Phylogenetics and Evolution. 1996. No. 6. P. 167–179.
- Zarrei M., Stefanovic S., Dickinson T.A. Reticulate evolution in North American black-fruited hawthorns (*Crataegus* section *Douglasia*; Rosaceae): evidence from nuclear ITS2 and plastid sequences // Ann. Bot. 2014. Vol. 114. No. 2. P. 253–269.

MOLECULAR AND GENETIC RESEARCH OF INVASIVE SPECIES OF *AMELANCHIER* Medik.

© 2017 Kuklina A.G.*, Kuznetsova O.I.** , Schanzer I.A.***

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the
Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276;
e-mail: * alla_gbsad@mail.ru; ** oikuznets@gmail.com; *** ischanzer@gmail.com

When examining populations of invasive species of *Amelanchier spicata* and *A. alnifolia* in the European part of Russia, we have found difficult-to-define variants of morphotypes, characterized by intermediate characters, in addition to typical morphotypes. Molecular and genetic analysis of the nuclear regions ITS1-2 revealed intragenomic polymorphism, probably indicative of hybridogenic origin of *A. spicata*. The genealogical relations of the haplotypes ITS1-2 of the invasive species *A. spicata* are traced, allowing to link its formation with hybridization involving *A. humilis* and *A. alnifolia* and to establish a hypothetical area of origin of the original forms in North America.

Key words: *Amelanchier*, invasive species, hybridization, haplotypes networks, ITS, trnL-trnF.

УДК:632.92:595.731(478)

ОБНАРУЖЕНИЕ *ECHINOTHRIPS AMERICANUS* MORGAN (THYSANOPTERA: THRIPIDAE) В РЕСПУБЛИКЕ МОЛДОВА

© 2017 Мунтян Е.М.^{а,*}, Батко М.Г.^а, Тодираш Н.А.^{б,2,**},
Язловецкий И.Г.^а

¹ Институт генетики, физиологии и защиты растений АН РМ,
Кишинев 2002, ул. Пэдурий 20/1, Республика Молдова;

² Ботанический сад (Институт) АН РМ;
Кишинев 2002, ул. Пэдурий 18, Республика Молдова;
e-mail: * moontyane@yahoo.com; ** nataliatodiras57@gmail.com

Поступила в редакцию 26.12.2017

В одной из теплиц на территории Республики Молдова в 2013 г. впервые отловлены имаго растительноядного трипса, идентифицированного как *Echinothrips americanus* Morgan. Приведены некоторые систематические морфологические детали строения взрослых особей этого инвазивного вида, происходящего из субтропиков юго-восточной части Американского континента. Обсуждена вероятность адаптации *E. americanus* в открытом грунте на территории Республики Молдова. Сделан вывод об увеличении рисков накопления и распространения эхинотрипса при совместном выращивании декоративных растений и рассады овощных культур в коммерческих оранжереях и теплицах. Предложено внести этого вредителя в перечень карантинных для Республики Молдова видов насекомых. Обоснована необходимость мониторинга видового состава Thysanoptera в коммерческих оранжереях и теплицах.

Ключевые слова: *Echinothrips americanus* Morgan, проникновение, теплица, Ботанический сад, Молдова.

Введение

Представители отряда Thysanoptera являются экономически важной группой тепличных вредителей. Начиная со второй половины XX в., происходит активное проникновение в теплицы Европы трипсов из тропических и субтропических регионов Американского и Азиатского континентов. Главным вектором инвазии при этом являются импортируемые растения.

В 1983 г. из Америки в теплицы Западной Европы (Нидерланды) проник западный цветочный трипс – *Frankliniella occidentalis* Pergande. В настоящее время этот вредитель обнаружен в теплицах во многих регионах Евразийского континента, а также в открытом грунте в странах со средиземноморским климатом. В республике Молдова *F. occidentalis* впервые был отмечен в 1996 г. в теплицах на томатах [Вердеревская и др., 1996]. Дынный

трипс (*Thrips palmi* Karny) происходит из Южной Азии. Впервые в Европе был обнаружен в 1988 г. в Нидерландах, где произошли и были успешно ликвидированы четыре вспышки его массового размножения в защищённом грунте. В настоящее время в странах – членах Европейской и Средиземноморской организации по карантину и защите растений (ЕОЗР) *Thrips palmi* Karny признаётся отсутствующим.

Первое упоминание о появлении эхинотрипса американского – *Echinothrips americanus* Morgan в Европе (Великобритания, Бренфорд) датируется 1989 г. [Collins, 1998]. Родиной этого вида являются субтропики Юго-Восточной части Американского континента. Здесь обитают ещё 7 представителей рода *Echinothrips*. Однако из трёх видов-полифагов этого рода только *E. americanus* вышел за пределы свое-

го естественного ареала и активно расселяется в теплицах и оранжереях Западной и Восточной Европы, России и Юго-Восточной Азии [Сухорученко и др., 2016]. С 1999 по 2001 г. *E. americanus* находился в сигнальном списке вредителей, имеющих карантинное значение в странах – членах ЕОЗР. Согласно литературным данным, он является широким полифагом, способным питаться и размножаться более чем на 100 видах дикорастущих и культурных растений, принадлежащих к 24 семействам [Vierbergen, 1998; Сухорученко и др., 2016]. Среди декоративных и цветочных растений хозяевами для этого вида трипсов являются представители семейств Asteraceae, Boraginaceae, Euphorbiaceae, Bombacaceae, Passifloraceae и других. Особое предпочтение *E. americanus* отдаёт растениям из семейств Balsaminaceae и Araceae [Vierbergen, 1998; Клишина, Другова, 2009, Сухорученко и др., 2016]. В оранжереях наиболее важными растениями-хозяевами для него являются представители семейств *Syngonium*, *Spathiphyllum* и *Dieffenbachia* (семейство Araceae), *Acalypha* (семейство Euphorbiaceae), *Dracaena* (семейство Asparagaceae), *Ficus* (семейство Moraceae), *Hibiscus* (семейство Bombacaceae) [Collins, 1998., Сухорученко и др., 2016]. В теплицах, специализирующихся на выращивании овощей, эхинотрипс американский поражает *Cucumis sativus* L., *Capsicum annum* L., *Phaseolus vulgaris* L. и *Petroselinum crispum* Mill. [Opit et al., 1997; Клишина, Другова, 2009].

Материал и методика

Сбор взрослых особей *Echinothrips americanus* с субтропических растений проводили с помощью прибора эксгаустера в теплице Ботанического сада Академии наук Молдовы. Насекомых обездвигивали парами эфира и помещали для осветления в 40%-й раствор молочной кислоты. Для определения видовой принадлежности трипсов изготавливали постоянные препараты в жидкости Фора-Берлезе [Дядечко, 1964]. Использовали идентификационные ключи для отряда Thysanoptera из интернет-ресурсов [Moritz, Mound, 2000; PaDIL, 2017]. Степень заселённости растений

E. americanus определяли в 2017 г. подсчётом среднего количества имаго на 10–15 листьях каждого вида растений.

Результаты и их обсуждение

Первые экземпляры эхинотрипса *E. americanus* Morgan были выявлены в 2013 г. на субтропических растениях в теплице Ботанического сада Академии наук Республики Молдова. На каллах *Calla aethiopica* L. (семейство Araceae) было отловлено 5 экземпляров имаго. На рисунках 1–3 представлены некоторые систематические морфологические детали строения взрослых особей *E. americanus*. (Фото авторов). Имаго данного вида тёмно-коричневого цвета с красной пигментацией между сегментами. Ноги двуцветные с коричневыми бёдрами и жёлтыми вершинами голени и лапок. Крыло затемнённое со светлым основанием (рис. 1). Усы VIII-члениковые, VI членик усов длиннее, чем VII и VIII вместе взятые (рис. 2). Покровы головы и переднеспинки имеют чёткую сетчатую скульптуру. На голове ячейки поперечно-вытянутые, на передней спинке округло гранёные (рис. 3).

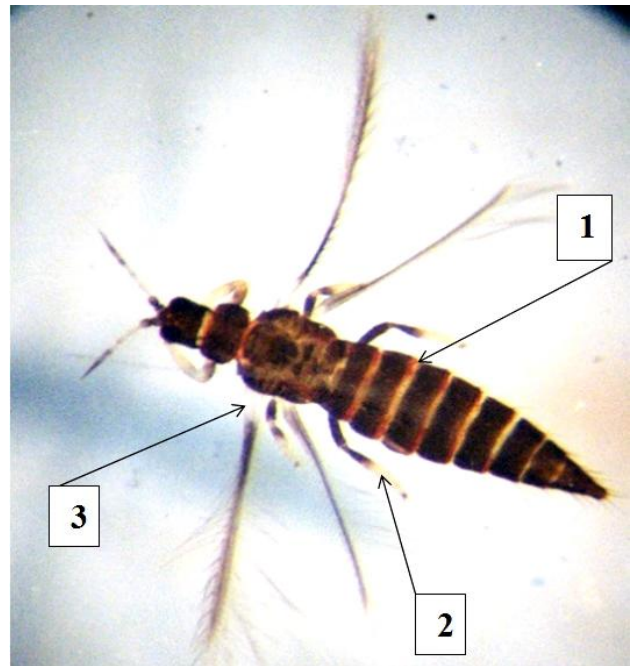


Рис. 1. *E. americanus*, имаго (самка): 1 – красная пигментация между сегментами брюшка; 2 – ноги с жёлтыми вершинами голени и лапок; 3 – передние крылья белые у основания.

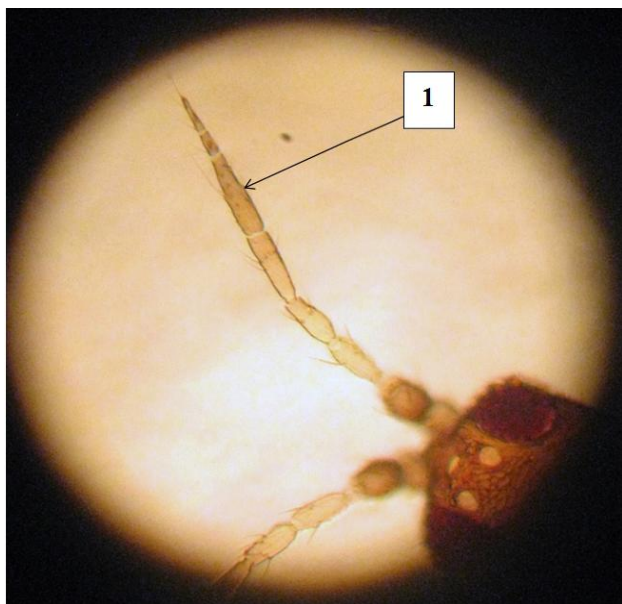


Рис. 2. *E. americanus*, антенна: 1 – VI членик

Вектор первичной инвазии субтропических растений в теплице Ботанического сада не установлен. *E. americanus* по своей биологии и поведению мало отличается от других видов растительноядных трипсов семейства Thripidae, вредящих растениям в закрытом грунте Молдовы: *Frankliniella occidentalis* Pergande, *Frankliniella intonsa* Trybom, *Thrips tabaci* Lindeman, *Heliethrips haemorrhoidalis* Bouche. В теплице Ботанического сада целевые химические обработки против *E. americanus* не проводились. Однако вредитель попадает под регулярные обработки инсектоакарицидами, проводимые против тепличной белокрылки, обыкновенного паутинного и красного тепличного клещей, щитовок, червецов. При этом

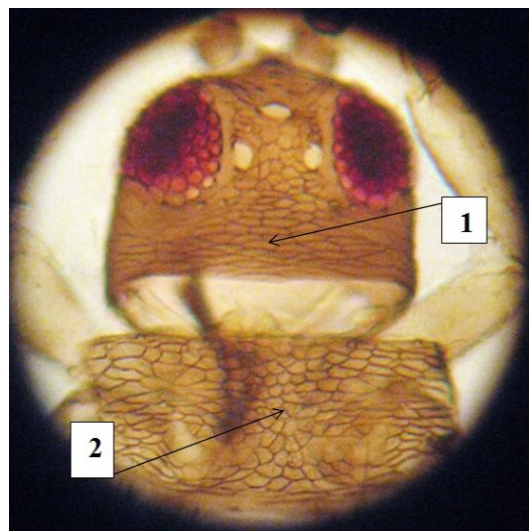


Рис. 3. *E. americanus*, голова и пронотум: 1 – поперечно-вытянутые ячейки головы; 2 – округло гранёные ячейки переднеспинки.

применяли препараты на основе циперметрина, ацетамиприда, спиродиклофена, пирипроксифена.

В таблице приведены результаты проведённых в 2017 г. обследований растений, заселённых *E. americanus* в теплице Ботанического сада.

В мае наибольшая численность вредителя была отмечена на каллах *C. aethiopica* и кислице *Oxalis debilis* (2.5 ± 0.5 экз./лист и 2.1 ± 0.8 экз./лист, соответственно). В летние месяцы, в период интенсивного размножения вредных членистоногих, в теплице начались частые (через каждые две недели) химические обработки растений, удалялись также наиболее заселённые вредителями культивируемые и сор-

Таблица. Численность взрослых особей *E. americanus* на растениях (2017 г.).

Семейство / вид растения	Средняя плотность имаго, экз./лист	
	25.05	12.10
Araceae / <i>Calla aethiopica</i> L. (2)*	2.5 ± 0.5 (10)	1.75 ± 0.5 (12)
Euphorbiaceae / <i>Euphorbia pulcherrima</i> Klotzsch. (средний ярус) (1)	0.6 ± 0.3 (15)	0.3 ± 0.12 (15)
Fabaceae / <i>Clitoria ternatea</i> L. (2)	растения отсутствовали	0.5 ± 0.3 (10)
Oxalidaceae / <i>Oxalis debilis</i> Kunth. (2)	2.1 ± 0.8 (10)	растения удалены

Примечание: * – в скобках указано количество исследованных растений и листьев

ные растения. Эти мероприятия позволяют сдерживать размножение *E. americanus*. Однако мониторинг, проведённый в октябре, показал, что вредитель продолжает развиваться на каллах, и в меньшей степени на клитории и пуансеттии.

Размножается *E. americanus* либо половым путём, либо путём арренотокического партеногенеза. Скорость развития зависит от температуры и вида кормового растения. На растении пуансеттии полный цикл его развития занимает 33.8 дня при температуре +20 °C и всего 11.8 дня при +30 °C. Зимует вредитель в стадии яйца [Oetting, Veshear, 1994]. Являясь широким полифагом и обладая способностью давать до 7 поколений в год, вид обладает качествами, необходимыми для распространения в теплицах Молдовы.

Следует отметить, что в последние годы в Молдове значительно увеличиваются площади теплиц, занятых огурцами и сладким перцем. В благоприятных для размножения условиях эхиотрипс может причинить значительный урон этим культурам. Так, в теплицах Европы, США и Китая отмечалось массовое размножение его на перце и огурцах, потребовавшее применения химических средств защиты растений [Viebergen, 1997; Kobro, 2003; Mirab-balou et al., 2010; Zhu, 2013]. По данным ВИЗР, в течение 40 суток численность разных стадий развития *E. americanus* достигала на огурцах – 287–385 особей/растение и на перце овощном – 207–346 особей/растение. На необработанных же растениях перца наблюдалось полное опадение листьев и увеличение численности вредителя в течение 60 дней от 9.7 до 75.6 особи/лист [Сухорученко и др., 2016]. В этой связи особое внимание необходимо уделять теплицам, в которых одновременно выращивают цветочно-декоративные растения и рассаду овощных культур. Несмотря на то, что химические средства борьбы против этого вида трипсов стали применять относительно недавно, в литературе имеются данные о формировании резистентных популяций *E. americanus* [Сухорученко и др., 2016]. Поскольку эхиотрипс является инвазивным видом, проникшим в Молдову уже

обладая определённым уровнем устойчивости к инсектицидам, для эффективной борьбы с ним необходим постоянный мониторинг чувствительности вредителя к широкому спектру инсектицидов.

До сих пор нет подтверждённых сведений о возможности перезимовки *E. americanus* в природных условиях регионов Европы, в которых он был давно обнаружен. Известно, что вредитель может пережить кратковременное понижение температуры до 0 °C и даже до –10 °C [Oetting et al., 1993]. Климат Молдовы умеренно-континентальный, зима с частыми оттепелями, средняя температура воздуха зимой составляет от –2 °C до –3.3 °C, в отдельные годы температура может снижаться до –20...–30 °C [Бугаева, Миронова, 2017]. Поэтому угроза адаптации *E. americanus* в открытом грунте на территории Республики Молдова невелика. В настоящее время его главным резерватом являются обогреваемые теплицы и оранжереи. Однако в условиях мягкой зимы, когда средняя температура составляет +1...+3 °C, существует определённый риск перезимовки эхиотрипса американского на сорной растительности и в неотапливаемых остеклённых теплицах. В сообщении Вирбергена [Vierbergen, 2001], который выявил этого фитофага на сорной растительности вокруг теплиц в Нидерландах, обращено внимание на возможность адаптации *E. americanus* в открытом грунте в странах с мягким климатом, где он может причинить значительный вред овощным культурам. В таких странах этого представителя отряда Thysanoptera необходимо внести в списки карантинных вредителей.

Заключение

Для оценки распространения эхиотрипса американского в Молдове необходимо проводить мониторинг видового состава бахромчатокрылых в коммерческих оранжереях и теплицах, практикующих одновременное выращивание декоративных растений и рассады овощных культур. Эти предприятия могут являться резервуарами и источниками распространения эхиотрипса в защищённом грунте. Принимая во внимание значительный вред,

который *E. americanus* может нанести овощным культурам закрытого грунта, необходимо внести его в перечень карантинных для Республики Молдовы видов насекомых. Исключение этого вида из сигнального списка карантинных вредителей ЕОЗР в 2000 г., способствовало дальнейшему его распространению по теплицам Евразийского континента [Ижевский, Миронова, 2008]. В настоящее время эхиотрипс американский включён в Единый перечень карантинных объектов Евразийского Экономического Союза [Об утверждении единого..., 2017]. Для оценки возможности адаптации *E. americanus* в открытом грунте Молдовы потребуются подробные исследования выживаемости различных стадий этого вредителя в конкретных климатических условиях.

Литература

- Бугаева Т., Миронова Т. Климатическая и агроклиматическая характеристика зимы на территории Молдовы (Электронный документ). 2017 // (<http://www.meteo.md/rus/zimarus>). Проверено 8.12.2017.
- Вердеревская Т.Д., Тертяк Д.Д., Войняк О.В. О вирусе бронзовости томатов // В сб.: Защита овощебахчевых культур и картофеля от вредителей и болезней. Тезисы доклада научно-практической конференции. Тирасполь. 1996. С. 143–144.
- Дядечко Н.П. Трипсы, или бахромчатокрылые насекомые Европейской части СССР. Киев: Урожай, 1964. 387 с.
- Ижевский С.С., Миронова М.К. Первые находки эхиотрипса американского *Echinothrips americanus* Morgan (Thysanoptera: Thripidae) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 16–19.
- Клишина И.С., Другова Е.В. Американский трипс *Echinothrips americanus* Morgan // Защита и карантин растений. 2009. № 4. С. 35–37.
- Об утверждении единого перечня карантинных объектов Евразийского экономического союза. 2016. № 158 (Электронный документ). // https://docs.eaeunion.org/docs/en-us/01213201/cncd_06032017_158. Проверено 8.12.2017.
- Сухорученко Г.И., Иванова Г.П., Кудряшова Л.Ю. Американский трипс (*Echinothrips americanus* Morgan) – новый адвентивный вредитель культур защищённого грунта в России // В приложении к журналу «Вестник защиты растений», № 19 / Под ред. И.Я. Гричачева. СПб.: ВИЗР, 2016. 96 с.
- Collins D.W. Recent interceptions of *Echinothrips americanus* (Morgan) (Thysanoptera, Thripidae) imported into England // Entomologist's monthly magazine. 1998. Vol. 134. P. 1–4.
- Kobro S. On the Norwegian thrips fauna (Thysanoptera) // Norwegian J. Entomol. 2003. Vol. 50. No. 1. P. 17–32.
- Mirab-balou M., Lu H., Chen X.-X. M. First record of *Echinothrips americanus* Morgan (Thysanoptera, Thripidae) in Mainland China, with notes on distribution and host plants // Acta Zootaxonom. Sinica. 2010. Vol. 35. No. 3. P. 674–679.
- Moritz G.B., Mound L.A. Thrips of the world (Электронный документ) // Identification guide: Thysanoptera. 2000. // (<http://www.thripsnet.zoologie.uni-halle.de>). Проверено 8.12.2017.
- Oetting R.D., Beshear R.J. Biology of the greenhouse pest *Echinothrips americanus* Morgan (Thysanoptera: Thripidae) // Zoology (J. Pure and Applied. Biology). 1994. Vol. 4. P. 307–315.
- Oetting R.D., Beshear R.J., Liu T.X., Braman S.K., Baker J.R. Biology and identification of thrips on greenhouse ornamentals. // Research Bulletin: University of Georgia, Georgia Agricultural Experiment Station. 1993. Vol. 414. P. 10–20.
- Opit G.P., Peterson B., Gillespie D.R., Costello R.A. The life cycles and management of *Echinothrips americanus* (Thysanoptera: Thripidae) // J. Entomol. Soc. Brit. Columbia. 1997. No. 94. P. 3–6.
- PaDIL (Pest and diseases image library). (Электронный документ) // Poinsettia thrips. Morphological methods. 2017 // (<http://www.pbt.padil.gov.au>). Проверено 8.12.2017.
- Vierbergen G. Amerikaanse Thrips – Nieuwe belager in paprika // Groenten en Fruit Glassgroenten. 1997. Vol. 24. P. 12–13.
- Vierbergen G. *Echinothrips americanus* Morgan, a new thrips in Dutch greenhouse (Thysanoptera: Thripidae) // Proc. sect. exper. appl. Entomol. Netherlands Entomol. Soc. (N.E.V.). 1998. Vol. 9. P. 155–160.
- Vierbergen G. Occurrence of glasshouse Thysanoptera in the open in the Netherlands // In Proc.: Thrips and Tospoviruses: 7th Intern. symp. Thysanoptera / Eds. Marullo R., Mound L. Calabria, Italy. 2001. P. 359–362.
- Zhu L. The discovery and biology of the invasive thrips *Echinothrips americanus* in China // In: Biological invasions, ecological safety and food security. 2th Intern. congress on biological invasions. Ongdao, China. 2013. P. 260.

THE FIND OF *ECHINOTHRIPS AMERICANUS* MORGAN (THYSANOPTERA: THIRIPIDAE) IN THE REPUBLIC OF MOLDOVA

© 2017 Muntyan E.M.^{a, *}, Batco M.G.^a, Todiras N.A.^{b, **}, Yazlovetsky I.G.^a

^aInstitute of Genetics, Physiology and Plant Protection, AS RM,
Chisinau 2002, Padurii str. 20/1, Republic of Moldova;

^bBotanical Garden (Institute), AS RM,
Chisinau 2002, Padurii str. 18, Republic of Moldova;
e-mail: * moontyane@yahoo.com; ** nataliatodiras57@gmail.com

For the first time in the Republic of Moldova adults of the phytophagous thrips, identified as *Echinothrips americanus* Morgan, were caught in a greenhouse in 2013. Some systematic morphological particularities of the structure of adults of this invasive species originating from the subtropics of the South-Eastern part of the American continent are given. The probability of adaptation of the *E. americanus* to the open ground in the Republic of Moldova is discussed. The conclusion is made that the risks of accumulation and spreading of the *E. americanus* increase in the process of conjoint cultivation of ornamental plants and seedlings of vegetable crops in the commercial greenhouses and plant houses. It is proposed to include this pest in the list of quarantine alien insects of the Republic of Moldova. The necessity of the monitoring species of Thysanoptera in the commercial plant houses and greenhouses is justified.

Key words: *Echinothrips americanus* Morgan, invasion, greenhouse, Botanical Garden, Moldova.

УДК 574/577:591.95(261.245)

СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ВСЕЛЕНЦА *CERCOPAGIS PENGOTI* (OSTROUMOV, 1891) В ВИСЛИНСКОМ (КАЛИНИНГРАДСКОМ) ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2017 Науменко Е.Н.^{a, b}

^a Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
«Калининградский государственный технический университет»

236022, Калининград, Советский проспект, 1;

^b Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Атлантический научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии»

236000, Калининград, ул. Дм. Донского, 5;

e-mail: elenan.naumenko@gmail.com

Поступила в редакцию 28.11.2017

Представлены результаты многолетних наблюдений в режиме мониторинга за динамикой численности вида-вселенца *Cercopagis pengoti* (Ostroumov, 1891) в планктонном сообществе Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря. Получены данные о размерно-возрастной структуре популяции, индивидуальной плодовитости, распределении по акватории. Установлено, что в динамике численности популяции наблюдались резкие колебания, которые определялись гидрологическими условиями, особи *C. pengoti* имели большие размеры и плодовитость, чем в нативном водоёме и других водоёмах-реципиентах.

Ключевые слова: Вислинский залив, *Cercopagis pengoti*, динамика численности, структура, плодовитость.

Введение

Одной из важных проблем гидробиологии в настоящее время является проблема неконтролируемого вселения в водоёмы чужеродных видов. Несмотря на то, что расширение ареала видов способствует увеличению биологического разнообразия, не всегда виды-вселенцы оказываются безобидными для аборигенных сообществ и экосистемы-реципиента в целом [Алимов и др., 2004; Дгебуадзе и др., 2006]. Выжить в новых условиях и натурализоваться могут, как правило, только виды с широкой экологической валентностью, обладающие высокой конкурентной способностью. Однако эта конкуренция не всегда благоприятна для аборигенов. Под воздействием вселенца часто происходит изменение таксономической структуры со-

обществ [Телеш, 2006; Науменко, 2010]. Чужеродные виды попадают в водоёмы разными путями, из которых наиболее важным является судоходство [Алимов и др., 2004].

Вислинский залив также подвергся инвазиям водных беспозвоночных. Водоём расположен в юго-восточной части Балтийского моря и представляет собой полузамкнутый эвтрофный эстуарий лагунного типа [Науменко, 2010]. Вислинский залив является трансграничным водоёмом и находится в зоне хозяйственной деятельности двух государств – Российской Федерации и Республики Польша. Солёность воды в заливе колеблется от 1 до 8‰. Высокий водообмен с Балтийским морем в значительной степени определяет температурный и солёностный режимы в этом заливе [Сенин и др., 2004].

В Вислинском заливе в настоящее время зарегистрировано 22 чужеродных вида из различных таксономических групп [Науменко, 2010; Рудинская, Гусев, 2012]. В составе сообщества зоопланктона из чужеродных видов залива следует отметить веслоногих ракообразных *Acartia tonsa* Dana и относительно недавнего вселенца – ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) [Науменко, 2010].

Целью работы было изучение размерно-возрастной структуры популяции *C. pengoi* в Вислинском заливе, распределения по акватории, а также зависимости динамики численности популяции от факторов среды.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили пробы зоопланктона, собранные в 1999–2016 гг. Пробы собирали в российской части Вислинского залива в режиме мониторинга один раз в месяц с мая по ноябрь на 9 стандартных станциях, расположенных согласно гидрологическому делению водоёма [Чечко, 2002] (рис. 1).

Орудием лова служил 5-литровый планктонобатометр Дьяченко – Кожевникова [Столбунова, Кожевников, 1977]. На каждой станции

отбиралась интегральная проба с трёх горизонтов (поверхностного: 0.5 м, среднего: 1.0–1.5 м и нижнего: более 2.5 м), которая процеживалась через газ с размером ячеек 150 мкм. Пробы фиксировали 4%-м формалином с добавлением сахарозы [Haneу, Hall, 1973]. Дополнительно для оценки размерно-возрастной структуры популяции *C. pengoi* были отобраны качественные пробы. Орудием лова служила ихтиопланктонная сеть ИКС-80, с размером ячеек 200 мкм. Объём собранного и обработанного материала за 1999–2016 гг. составил 600 количественных проб, 19 качественных проб, проведён биологический анализ более 2000 особей церкопагисов.

Камеральную обработку проб осуществляли по общепринятой методике счётным методом Гензена [Киселёв, 1969; Салазкин и др., 1984]. Ракообразных делили на размерно-возрастные группы, соответствующие стадии развития. У *Sopropoda nauplii* – на ортонауплии и метанауплии, копепоидиты – на I–III и IV–V стадии, половозрелых особей – на самцов, самок без яйцевых мешков и самок с яйцевыми мешками. У *Cladocera* выделяли размерно-возрастные группы, соответствовавшие стадии развития (линькам). *C. pengoi* делили на размерные группы от 0.50 мм до 3.00 мм с шагом 0.25 мм.

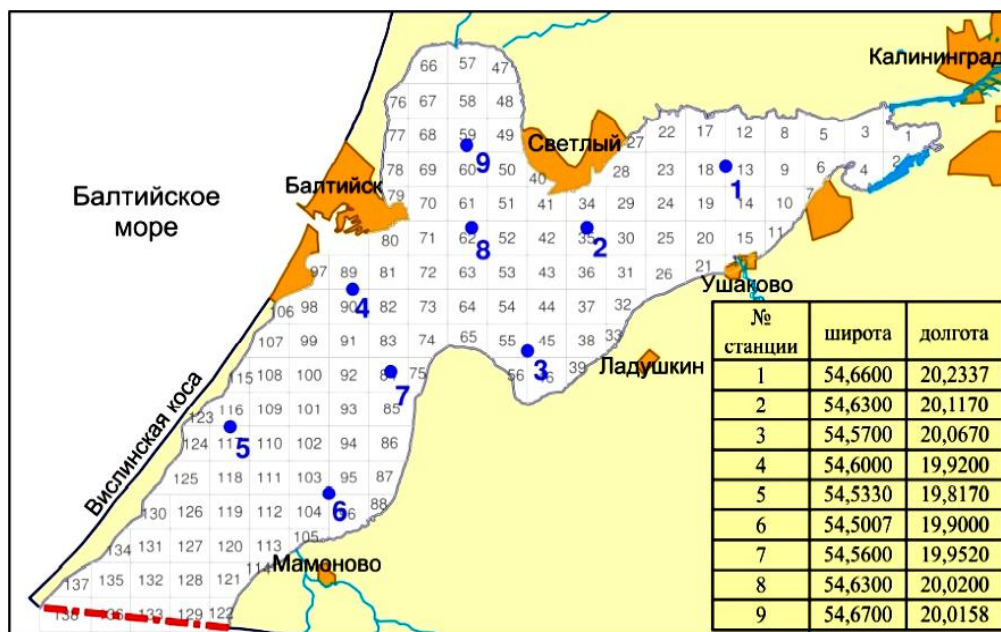


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб в Вислинском заливе.

Биомассу организмов определяли по зависимостям массы тела от длины особи [Балушкина, Винберг, 1979а, 1979б]. Статистическую обработку полученных результатов проводили общепринятыми методами в программе Excel.

Далее в таблицах и по тексту указаны среднемноголетние значения численности, биомассы и т. д. и среднеквадратическое отклонение ($\pm s$), на рисунках – $\pm s$.

Результаты

C. pengoi был впервые обнаружен в Вислинском заливе в пробах зоопланктона, собранных во время экспедиции ФГБНУ «АтлантНИРО» 9 августа 1999 г. Температура воды в заливе в июле-августе составила 20 °С, солёность воды – 4.8‰. Вид был занесён в залив с нагонными течениями из Балтийского моря, сила которых возрастает в конце лета [Chubarenko et al., 1999]. В период вселения численность рачков в заливе была невысокой и изменялась от 30 до 310 экз./м³ и составляла в среднем 2% от численности и 10% от биомассы зоопланктона. Популяция была представлена особями с длиной тела от 1.00 до 2.75 мм (рис. 2).

Основу популяции составляли ювенильные особи, численность которых превышала 50%. Половая зрелость отмечалась у рачков при достижении длины 1.50 мм. Все партеногенетические самки несли в марсупии яйца. Плодовитость изменялась от 6 до 10 яиц. Количе-

ство гамогенетических самок было невелико – около 1%. Они несли по 1 зимнему яйцу. Численность самцов была примерно такой же. Распределение *C. pengoi* по акватории определялось величиной солёности воды. Наибольшая численность рачков отмечалась на станциях, расположенных вблизи морского пролива (станции 3, 4, 8), где солёность воды, по данным лаборатории гидрохимии ФГБНУ «АтлантНИРО», превышала 6‰. Максимальная численность вида (станция № 4) составила около 310 экз./м³. В районах, удалённых от пролива, количество рачков резко снижалось. Причём, как правило, выживали половозрелые особи. В сентябре *C. pengoi* в планктоне не был зафиксирован. В среднем численность вида в августе 1999 г. составила 174.3±114.4 экз./м³.

На следующий после вселения год популяция *C. pengoi* характеризовалась вспышкой численности. Вид появился в планктоне в середине мая при температуре воды 17 °С. Его численность составила в среднем по акватории около 140±70 экз./м³. Пик численности был зафиксирован через декаду в конце мая, составив в среднем по акватории 3362.5±4079.9 экз./м³. Наибольшая численность *C. pengoi* была зафиксирована на станции № 7 – 12340 экз./м³. Минимальное значение – 420 экз./м³ отмечено на станции № 8. В предустьевом районе р. Преголя (станция № 1) вид не был зафиксирован. В первой декаде июня было отмечено 568.6±560.2 экз./м³. Максимум численности отмечался на станции

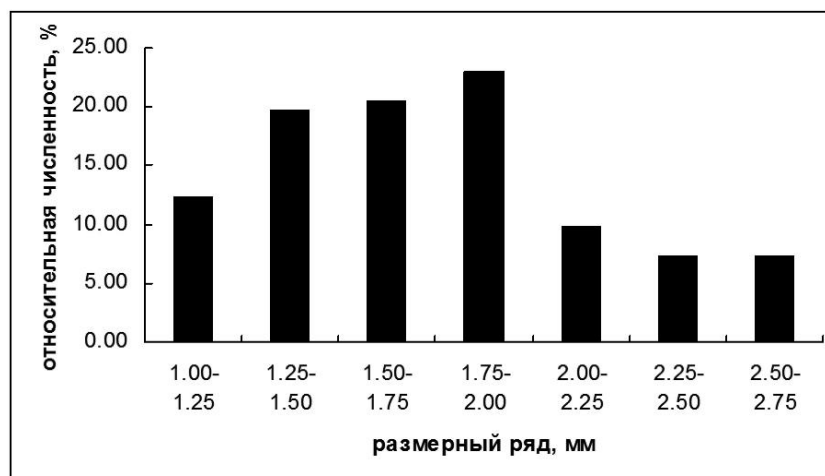


Рис. 2. Размерный состав популяции *Cercopagis pengoi* 9 августа 1999 г.

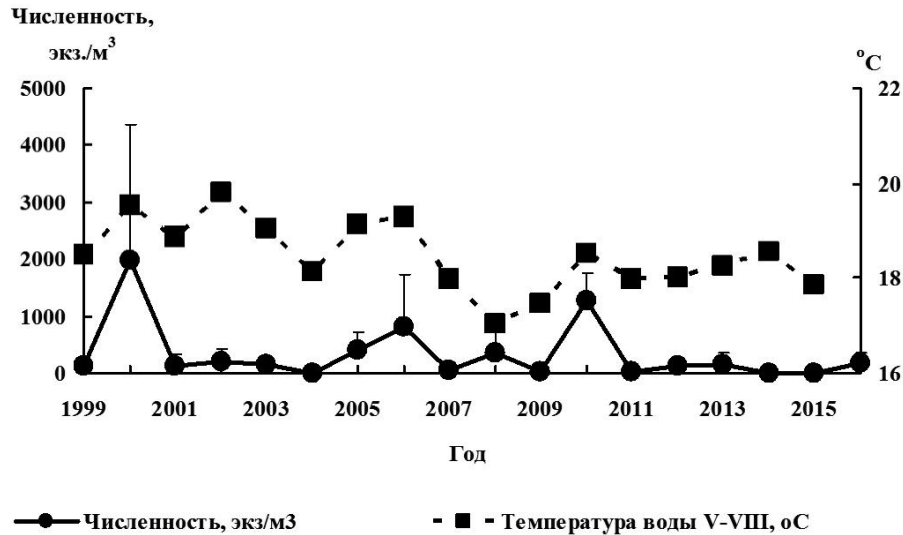


Рис. 3. Многолетняя динамика численности *Cercopagis pengoi* и средней за май – август (V–VIII) температуры воды в Вислинском заливе.

№ 3 – 1280 экз./м³, минимум на станции № 9 – 680 экз./м³. Во второй декаде июня вид был зафиксирован практически на всей акватории кроме опреснённых приустьевых районов р. Преголя. Численность рачков составила в среднем по акватории 568.6±484.8 экз./м³. Максимальная численность вида отмечена на станции № 9 – 1400 экз./м³, минимальная – на станции № 3 – 140 экз./м³. Так же, как и в предыдущие наблюдения, *C. pengoi* отсутствовал в опреснённых районах залива на станциях № 1, 2. В июле, когда температура воды превы-

сила 19 °C, вид отсутствовал в планктоне. В среднем за 2000 г. численность рачков была максимальной за весь период исследований – 4427.5±4105.4 экз./м³. В последующие годы динамика численности *C. pengoi* характеризовалась «пилообразной» кривой (рис. 3).

Для исследования тенденции динамики численности церкопагисов с целью снизить влияние «шумов» весь период наблюдений был разделён на пятилетки. В качестве фактора среды были использованы данные по средней температуре воды за май – август ФГУ «Ка-

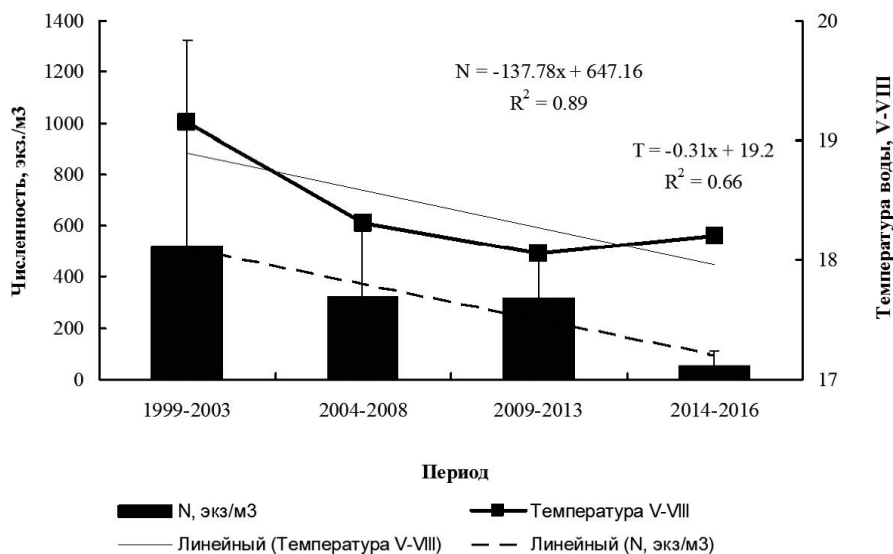


Рис. 4. Динамика численности *Cercopagis pengoi* и средней за май – август (V–VIII) температуры воды в Вислинском заливе по пятилеткам. Объём выборки $n = 624$ экз.

лининградский центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» (Центрогидромет ГиМОС). Отмечена достоверная тенденция уменьшения численности популяции и достоверное снижение средней температуры воды за май – август (рис. 4).

Это дало возможность предположить влияние температуры воды на динамику численности популяции *C. pengoi*. Несмотря на невысокий коэффициент детерминации, можно заключить, что температура воды служит од-

ним из ключевых факторов динамики численности *C. pengoi* в Вислинском заливе (рис. 5).

Размерный состав и плодовитость. Популяция во все годы исследований была представлена особями от 0.5 до 3.0 мм. В мае наибольшая численность фиксировалась у размерной группы 1.00–1.25 мм, остальные размерные группы имели низкую численность. В июне, как правило, численность рачков была максимальной, и доминировали 6 размерных групп (рис. 6).

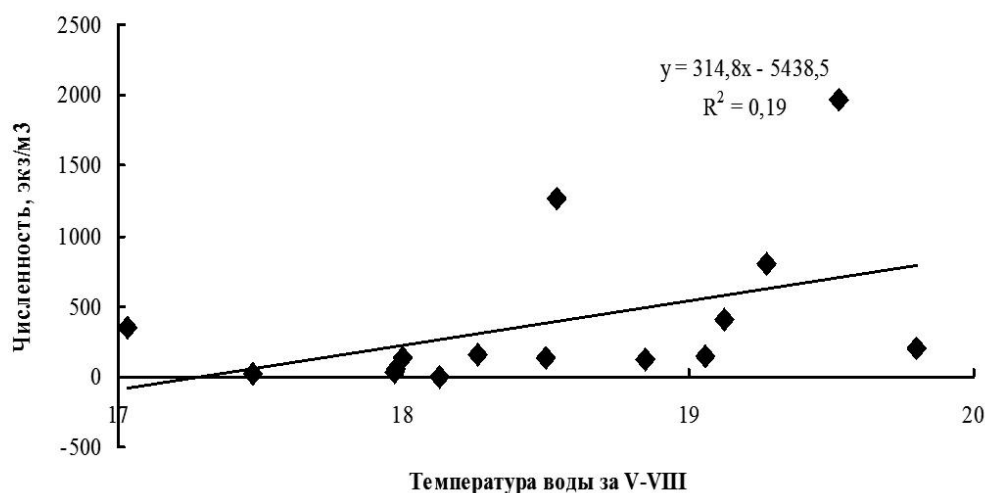


Рис. 5. Зависимость численности *Cercopagis pengoi* от средней за май – август (V–VIII) температуры воды.

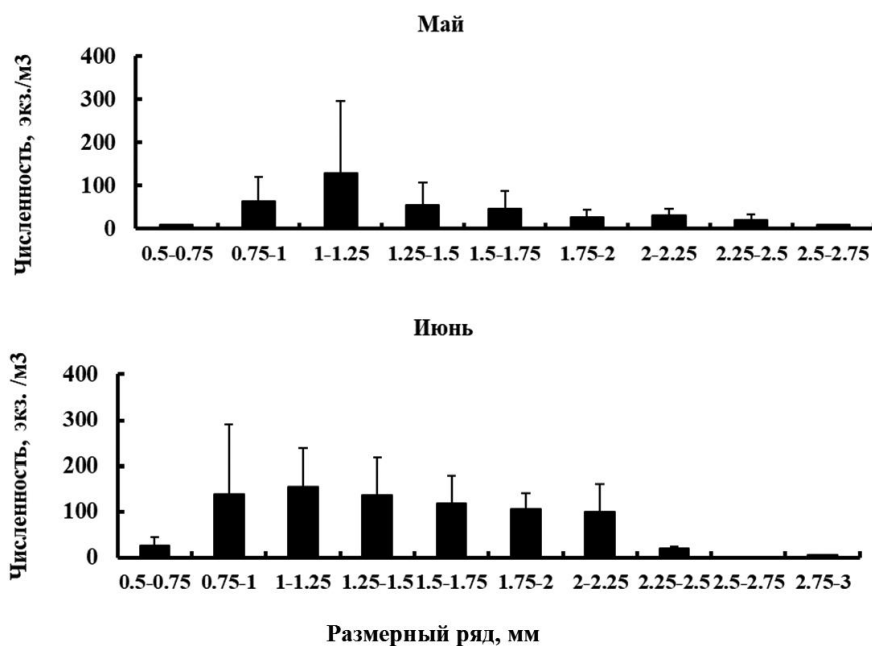


Рис. 6. Размерный состав популяции *Cercopagis pengoi* в мае и июне 2000–2016 гг.

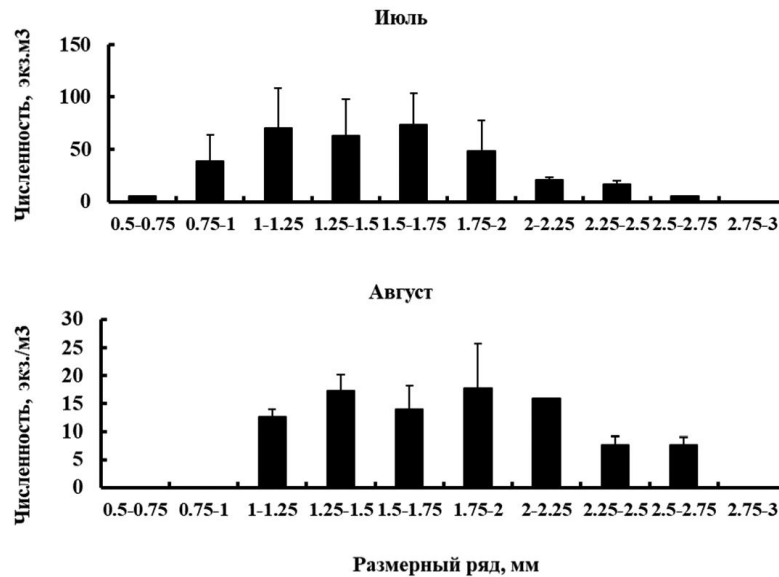


Рис. 7. Размерный состав популяции *Cercopagis pengoi* в июле и августе 2000–2016 гг.

В июле и августе, несмотря на общее снижение численности популяции, преобладали особи 5 размерных групп, причём в августе особи младших размерных групп отсутствовали (рис. 7).

В Вислинском заливе половая зрелость у партеногенетических самок наступала в размерных группах 1.00–1.25 и 1.25–1.50 мм. Индивидуальная плодовитость колебалась от 1 до 25 яиц. В мае-июне половая зрелость наступала у самок в размерных группах 1.00–1.25 мм, в июле – 1.25–1.50 мм, в августе – 2.50–2.75. По мере увеличения размеров самок плодовитость закономерно возрастала, достигая максимальных величин в размерной группе 2.25–2.50 мм. Затем у старших возрастных групп плодовитость снижалась (рис. 8).

Среднегодовая плодовитость партеногенетических самок варьировала от 4.9 ± 4.3 яиц до 12.4 ± 4.7 яиц в среднем за период исследований, составляя 7.9 ± 3.5 яиц. Минимальная средняя плодовитость самок отмечалась в 1999 г., когда вид проник в Вислинский залив, максимальная – в 2002 г. Начиная с 2010 г. происходило снижение средней плодовитости партеногенетических самок (рис. 9).

Обсуждение результатов

Cercopagis pengoi (Ostroumov, 1891) относится к видам аборигенной фауны Понто-Кас-

пийского бассейна. Он обитает, главным образом, в солоноватоводных районах Азовского, Каспийского и Аральского морей [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987]. Вид обладает широкой экологической валентностью, в том числе эвригалинностью. Может обитать в водоёмах с совершенно пресной водой. В Каспийском море этот вид обитает при солёности от 0 до 13‰, причём оптимальной является солёность от 2 до 10‰. По системе каналов и с балластными водами *C. pengoi* достиг бассейна Балтийского моря. Затем он был обнаружен в озёрах Северной Америки [Laxson et al., 2003]. В Балтийском море впервые был зарегистрирован в 1992 г. в Рижском заливе [Ojaveer, Lumberg, 1995]. В 1995 г. *C. pengoi* был обнаружен в восточной части Финского залива [Krylov, Panov, 1998]. Затем он стал расширять свой ареал на север и юг Балтийского моря.

Как и все Cladocera, *C. pengoi* – летний теплолюбивый вид. Как все каспийские Polyphemoidea, он обладает большой эвритермностью. Вид появляется в планктоне весной, достигает массового развития летом, а осенью, при снижении температуры откладывает латентные яйца, которые позволяют ему пережить неблагоприятный зимний период. В Каспийском море *C. pengoi* появляется в планктоне при 17 °С и

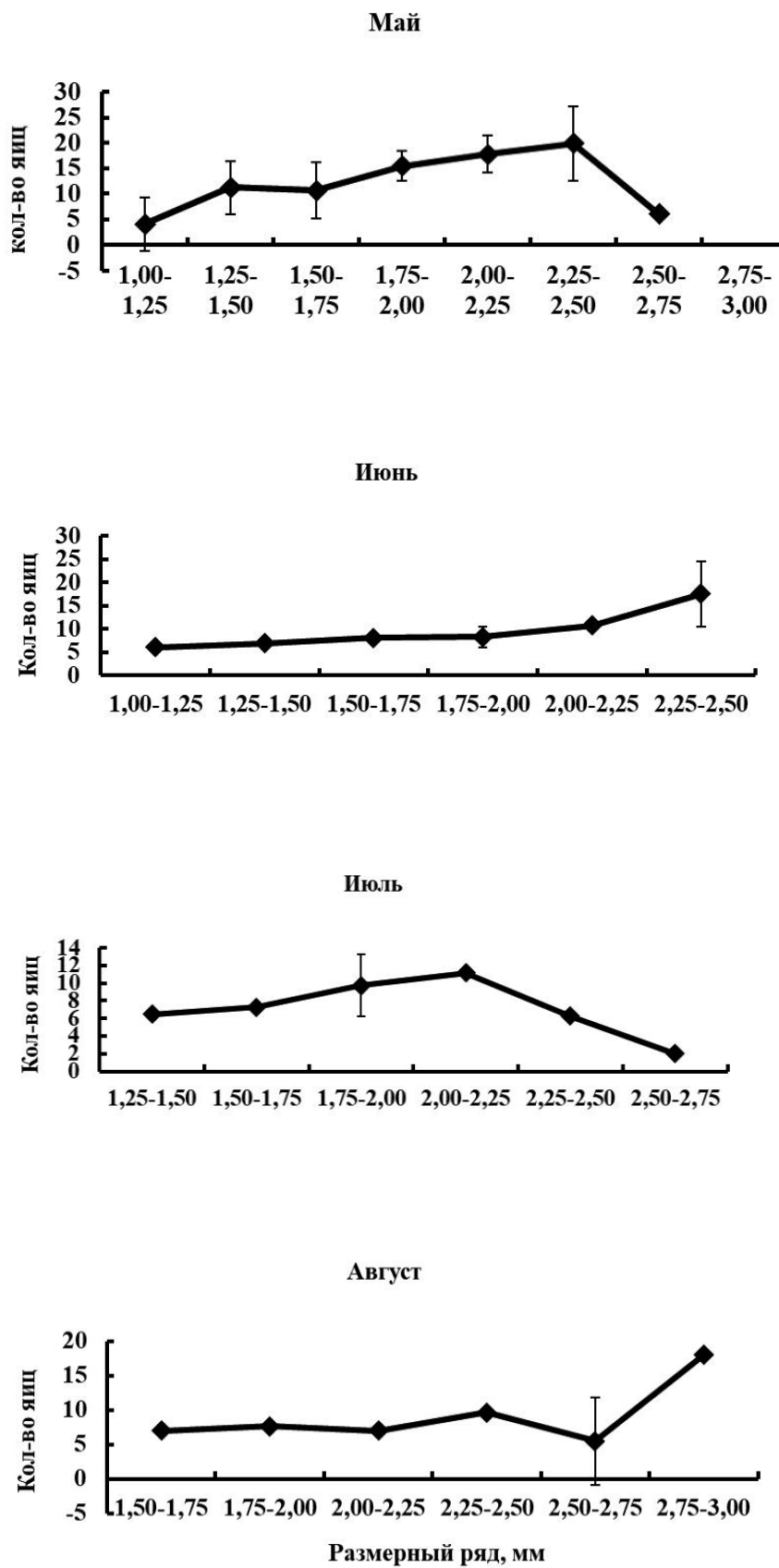


Рис. 8. Средняя плодовитость *Cercopagis pengoi* в 2000–2016 гг.

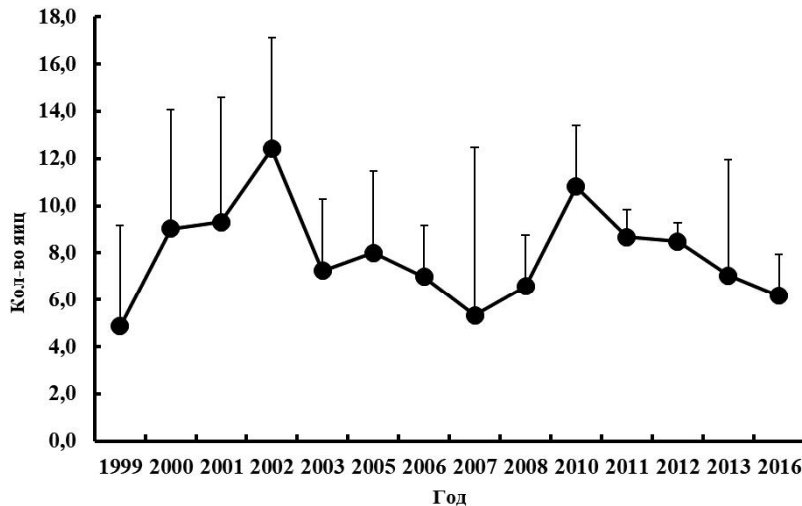


Рис. 9. Среднегодовая плодовитость *Cercopagis pengoi* в 1999–2016 гг.

исчезает при температуре воды ниже 13–16 °С [Ривьер, Мордухай-Болтовской, 1966].

В Вислинском заливе вид также появляется в планктоне в мае-июне при прогревании воды до температуры 15–17 °С. Однако при температуре воды выше 20 °С (август) он исчезает из планктона. Вероятно, кроме температуры воды на процесс онтогенеза оказывает влияние пониженная солёность воды и эвтрофные условия в Вислинском заливе [Сенин и др., 2004].

В Финском заливе *C. pengoi* интенсивно размножается в августе, причём максимальные плотности его популяции отмечались в верхнем 10-метровом прогревом слое воды [Телеш и др., 2000]. Численность рачков в Финском заливе в начале периода натурализации в 1996 г., как и в Вислинском заливе, была низкой и максимально составляла 300 экз./м³. В августе 1997 г., когда вид натурализовался в Финском заливе, отмечалась вспышка численности *C. pengoi*, его максимальная численность достигла 2 тыс. экз./м³. При этом плотность рачков была значительно выше, чем в Каспийском море [Litvinchuk, Telesh, 2006].

Подобная тенденция отмечена и в Вислинском заливе, только максимальная численность рачков превышала 12 тыс. экз./м³. В дальнейшем произошла стабилизация численности вида и её колебания около некоторой средней величины. Так продолжалось в Вислинском заливе до 2010 г., после чего численность рачков резко снизилась. Причиной послужила

новая крупномасштабная инвазия двустворчатых моллюсков *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) из Чесапикского залива, которые являются мощнейшими фильтраторами [Рудинская, Гусев, 2012]. В результате этой инвазии и успешной натурализации рангий, численность и биомасса рачкового зоопланктона в летний период резко снизились. По литературным данным, церкопагисы питаются рачковым зоопланктоном или крупными коловратками [Holliland et al., 2012]. Вероятно, кроме температурного фактора на динамику численности *C. pengoi* оказало влияние ухудшение трофических условий, как это отмечалось и в других водоёмах [Telesh, 2017]. Об ухудшении трофических условий в планктоне Вислинского залива свидетельствует также снижение средней и максимальной плодовитости партеногенетических самок.

Заключение

Расселение *Cercopagis pengoi* по акватории Балтийского моря происходило с балластными водами судов. Однако появление этого вида в Вислинском заливе было связано с заносом из Балтийского моря с нагонными морскими течениями. Вид, обладающий широкой эвригалинностью, успешно натурализовался в Вислинском заливе. В первый год вселения численность вида была невысокой. Однако на следующий год произошла вспышка численности, что свидетельствовало о начале нату-

рализации. После успешной натурализации, популяция рачков характеризовалась стабильностью и колебаниями около некоторой средней численности. После вселения в донное сообщество мощного фильтрата – моллюска *Rangia cuneata*, вид стал достоверно снижать свою численность вследствие ухудшения трофических условий. В ближайшей перспективе это неизбежно приведёт к изменениям в трофической цепи Вислинского залива.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность главному научному сотруднику Зоологического института РАН, доктору биологических наук Ирине Викторовне Телеш за ценные и конструктивные замечания, а также рецензентам за внимательное прочтение рукописи. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 15-29-02706).

Литература

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И., Паевский В.А., Резник С.Я. Антропогенное распространение видов животных и растений: процесс и результат // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 16–43.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // В сб.: Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озёр / Под ред. Г.Г. Винберга. Ленинград, 1979а. С. 58–72.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // В сб.: Общие основы изучения водных экосистем / Под ред. Г.Г. Винберга. Ленинград, 1979б. С. 169–172.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Фенёва И.Ю., Будаев С.В. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Биология внутренних вод. 2006. № 1. С. 67–73.
- Киселёв И.А. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Л.: Наука, 1969. 658 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые *Podonidae*, *Polyphemidae*, *Cercopagidae* и *Leptodoridae* фауны мира. Л.: Наука, 1987. 182 с.
- Науменко Е.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2010. 198 с.
- Ривьер И.К., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по биологии каспийских полифемид // В сб.: Планктон и бентос внутренних водоёмов / Под ред. Б.С. Кузина. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 12 (15). С. 159–169.
- Рудинская Л.В., Гусев А.А. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G.V. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Macrtridae) в Вислинский залив Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. № 2. 2012. С. 115–127.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: Изд-во ГосНИИОРХ, 1984. 33 с.
- Сенин Ю.М., Смыслов В.А., Хлопников М.М. Общая характеристика Вислинского залива // В кн.: Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа / Под ред. А.Ф. Алимова. М.: Научный мир, 2004. С. 17–18.
- Столбунова В.Н., Кожевников А.П. Видоизменённая модель планктонобатометра ДК для работы с лодки // В сб.: Информ. бюлл. Биология внутр. вод / Под ред. Б.А. Флёрова. 1977. № 33. С. 69–73.
- Телеш И.В. Влияние биологических инвазий на разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в эстуарных экосистемах Балтийского моря (обзор) // Изв. Самарского НЦ РАН. 2006. Т. 8. № 3. С. 220–232.
- Телеш И.В., Крылов П.И., Большагин П.В., Литвинчук Л.Ф., Панов В.Е. Особенности биологии Понто-Каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Opecyryoda) в Балтийском море // В сб.: Виды-вселенцы в Европейских морях России / Под ред. Г.Г. Матишова. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2000. С. 130–151.
- Чечко В.А. Анализ пространственно-временной изменчивости взвешенного вещества Калининградского залива Балтийского моря // Водные ресурсы. 2002. Т. 29. № 4. С. 425–432.
- Chubarenko B.V., Chubarenko I.P., Kuleshov A.F. The results of 1994–1997 field investigations of hydrological structure and transparency of water in Russian part of Vistula Lagoon // Freshwater fish and the herring populations in the coastal lagoons: Environment and Fisheries (Proceedings of Symposium). Gdynia, 6–7 May 1998 (Poland). Gdynia: Sea Fishery Institute, 1999. P. 45–59.
- Haney J.F., Hall D.J. Sugar-coated Daphnia: A preservation technique for Cladocera // Limnol. and Oceanogr. 1973. Vol. 18. No. 2. P. 331–333.
- Holliland P.B., Holmborn T., Gorokhova E. Assessing diet of the non-indigenous predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* using stable isotopes // Journal of Plankton Research. 2012. Vol. 34. P. 376–387.
- Krylov P.I., Panov V.E. Resting eggs in the life cycle of *Cercopagis pengoi*, a recent invader of the Baltic Sea // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 1998. Vol. 52. P. 383–392.

- Laxson C.L., McPhedran K.N., Makarewicz J.C., Telesh I.V., MacIsaac H.J. Effects of the non-indigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario // *Freshwater Biol.* 2003. Vol. 48. P. 2094–2106.
- Litvinchuk L.F., Telesh I.V. Distribution, population structure and ecosystem effects of the invader *Cercopagis pengoi* (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea // *Oceanologia.* 2006. Vol. 48 (S). P. 243–257.
- Ojaveer H., Lumberg A. On the role of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) in Parnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem // *Proc. Estonian Acad. Sci. Ecol.* 1995. Vol. 5 (1/2). P. 20–25.
- Telesh I.V. Small details of big importance: Carbon mass determination in the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) by the high temperature combustion method // *NeoBiota.* 2017. Vol. 33. P. 19–32 (27 Jan 2017) // (<https://doi.org/10.3897/neobiota.33.9823>).

SEASONAL AND LONG-TERM DYNAMICS OF POPULATION ABUNDANCE OF THE INVASIVE SPECIES *CERCOPAGIS PENGROI* (OSTROUMOV, 1891) IN THE VISTULA (KALININGRAD) LAGOON OF THE BALTIC SEA

© 2017 Naumenko E.N.^{a, b}

^aFederal State Budgetary Education Institute of Higher Education “Kaliningrad State Technical University”; 236022, Kaliningrad, Sovetskiy Prospect, 1, Russia.

^bFederal state budgetary scientific institution
«Atlantic Research Institute of Fisheries and Oceanography»
5, Dm. Donskogo Str., Kaliningrad, 236022 Russia;
e-mail: elenan.naumenko@gmail.com

Results of long-term observations in the regime of monitoring of abundance dynamics of the invasive species *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in the plankton community of the Vistula (Kaliningrad) Lagoon of the Baltic Sea are presented. Data on size-age structure of the population, individual fecundity, distribution in water area were obtained. It was established the sharp fluctuations in the dynamics of the population abundance, which were caused by hydrological conditions. *C. pengoi* specimens had larger body size and higher fecundity compared to the specimens of the same species inhabiting the native reservoir and the other recipient reservoirs.

Key words: Vistula Lagoon, *Cercopagis pengoi*, abundance dynamics, structure, fecundity.

УДК: 581.522:574.9:910.4

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ВТОРИЧНЫХ АРЕАЛОВ БОРЩЕВИКОВ СОСНОВСКОГО И МАНТЕГАЦЦИ (*HERACLEUM SOSNOWSKYI*, *H. MANTEGAZZIANUM*) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

© 2018 Озерова Н.А.^{a, b, *}, Кривошеина М.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 10.11.2017

Составлена карта современного распространения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории России, отражающая пространственно-временную динамику расширения его вторичного ареала, включая сведения по территориям, неблагоприятным для его инвазии. Показано, что в формировании современного вторичного ареала борщевика Сосновского основное значение имела преднамеренная интродукция, которая привела сначала к локальному распространению растения на территории экспериментальных хозяйств в отдельных районах СССР – центрах возделывания борщевика Сосновского как кормовой культуры, а впоследствии к бегству растений из культуры и распространению сначала вблизи центров, а в дальнейшем к бесконтрольному расширению ареала. Вид пока больше приурочен к синантропным местам обитания, чем к естественным, и всё чаще образует моновидовые заросли на больших площадях. Отмечено, что другой вид гигантских борщевиков – борщевик Мантегацци (*Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier) – также преднамеренно распространялся на территории России, хотя и в значительно меньшей степени.

Ключевые слова: борщевик Сосновского, борщевик Мантегацци, вторичный ареал, особенности распространения, преднамеренная интродукция, инвазия, Россия.

Введение

Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) – растение из семейства Зонтичных – было описано в 1944 г. И.П. Манденовой с территории Грузии (Месхетия) [Манденова, 1944]. В естественном ареале растение встречается в восточном Предкавказье (Дагестан, восток Кабардино-Балкарии), в горных системах Большого и Малого Кавказа (Грузия, Южная Осетия), заходит в пограничные с Грузией районы северной Армении, встречается на северо-востоке Турции.

Исследования по изучению полезных свойств этого вида в связи с возможностью его использования в качестве кормового растения и как источника новых ценных лекарственных веществ, в частности, фурукумаринов, были начаты в условиях тяжёлых послевоенных лет,

когда перед Советским Союзом стояла задача в кратчайшие сроки восстановить и повысить продуктивность сельского хозяйства [Сандина, 1959а, с. 3].

Уже в 1947 г. борщевик Сосновского был введён в культуру в качестве нового силосного растения. Высокая урожайность, большое содержание питательных веществ в зелёной массе, быстрый рост, холодостойкость, способность обеспечить большой запас силоса для скота – все эти качества подтверждались исследованиями, проводившимися в конце 1940-х и в 1950-е гг. [Марченко, 1954; Медведев, 1959; Сандина, 1959а, 1959б]. В 1956 г. вид был включён в список растений, подлежащих полупроизводственным испытаниям в качестве силосного растения [Сандина, 1959а].

С 1960-х гг. борщевик Сосновского стали массово выращивать по всей стране, невзирая на то, что большим тормозом в распространении борщевика в культуре являлось свойство сока взрослых растений вызывать ожоги на коже человека [Медведев, 1959, с. 258]. Предполагалось, что этот «недостаток» будет исправлен в ходе селекционной работы [Сандина, 1959б]. Забегая вперёд, отметим, что если для борщевика Мантегацци (*Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier) к 1970 г. необжигающая форма действительно была найдена [Шумова, 1970а, 1970б], то селекционная работа с борщевиком Сосновского продолжалась до 1980-х гг. и закончилась ничем, так как наличие фотодинамических активных фурукумаринов в растениях является доминантным признаком [Сацыперова, 1984]. Лишь межвидовое скрещивание растения с другими представителями рода *Heracleum* позволило получить гибриды, лишённые фурукумаринов, однако эти гибриды отличались меньшими размерами [Сацыперова, 1984].

В начале 1980-х гг. было доказано, что фурукумарины сока *H. sosnowskyi* сохраняются в силосе и влияют на качество молока, ослабляя кисломолочные процессы [Сацыперова, 1984]. Постепенно выяснилось, что специфический запах борщевика сохраняется в мясе и молоке животных, а при наличии других кормов коровы плохо поедают силос из этого растения. Кроме того, стала очевидной опасность борщевика из-за ожогов. В итоге, в 1980-е гг. его выращивание прекратилось [Виноградова и др., 2011].

Однако за период культивирования борщевик Сосновского, активно продвигаемый как высокоурожайная силосная культура, получил широкое распространение во многих хозяйствах Европейской части СССР, был завезён в Сибирь и на Дальний Восток. За эти годы он приобрёл способность к самораспространению, вторгаясь в природные экосистемы и проявляя себя как агрессивный вид. Первые одичавшие растения были обнаружены ещё в 1948 г. на территории РСФСР (в Московской обл.), а массовый характер дичания стал повсеместно наблюдаться в 1970-е гг. В середи-

не 1980-х гг. растение было включено в список потенциальных эргазиофитов («беглецов из культуры») [Бударин, 2015]. В 1990-е гг. в связи с разрушением агропромышленного комплекса РФ расселение *H. sosnowskyi* вышло из-под контроля и приобрело характер экологического бедствия [Виноградова, Кукулина, 2012]. Если в настоящее время в Белоруссии благодаря принятым мерам распространение данного вида остановлено, и его присутствие сведено к локальным популяциям [Гусев, Шпилевская, 2016], то в Российской Федерации это опасное растение по-прежнему предоставлено самому себе.

Проблема изучения истории распространения борщевика Сосновского на территории Российской Федерации затрудняется тем, что в опубликованных статистических сборниках по сельскому хозяйству в областях и республиках Советского Союза отсутствуют отдельные сведения об этом растении. В них приводятся 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.]. По всей видимости, посеvy *H. sosnowskyi* в областях и республиках СССР учитывались вместе с другими силосными культурами.

Цель настоящего исследования – составить карту распространения инвазионных видов борщевиков на территории России, отражающую пространственно-временную динамику расширения вторичного ареала самого распространённого вида – борщевика Сосновского, включая сведения по территориям, неблагоприятным для его инвазии.

Материал и методы

Материалы по распространению борщевика Сосновского на территории России были получены путём анализа публикаций, посвящённых распространению растения, разным аспектам его хозяйственного использования.

Основным источником информации стали публикации по кормовым и силосным растениям, включая борщевик Сосновского [Мар-

ченко, 1954; Интродукция растений..., 1959; Сандина, 1959б; Новые перспективные растения..., 1963; Новые кормо-силосные..., 1965; Новые силосные..., 1966; Новые и малораспространённые..., 1969; Пятый симпозиум..., 1970; Борова, 1972; Иванова, Кулибаба, 1975; Гусева, 1976; Черняева, Крапивина, 1976; Чубарова, 1976; Тезисы..., 1978; Ковалёв, 1979; Капцов, 1984, Степанов, 1996; и др.]. Хотя эти данные не могут претендовать на полноту, по ним удалось установить основные центры возделывания борщевика Сосновского на территории РСФСР.

Для изучения современного ареала *H. sosnowskyi* были рассмотрены публикации последних десятилетий [Силантьева и др., 2005; Смирнова, Корнева, 2010; Богданов и др., 2011; Виноградова, Куклина, 2012; Панасенко и др., 2013; Черняк, 2013; Шауло, Зыкова, 2013; Абрамова и др., 2014; Лунева, 2014; Фадеева, Хохряков, 2016; Девятова и др., 2016; Чёрная книга флоры Сибири, 2016; Васюков, Новикова, 2017; и др.]. Кроме того, была принята к сведению интерактивная карта распространения борщевика Сосновского, разработанная в Институте биологии Коми НЦ РАН [Распространение инвазивных..., 2017] и отражающая современное распространение вида в России.

Наконец, для изучения истории формирования современного ареала борщевика Сосновского в Российской Федерации были проанализированы данные о нативном ареале этого растения [Манденова, 1950, 1951], а также изучены материалы, опубликованные в информационной системе NOBANIS [Kabuce, Priede, 2010].

Результаты и их обсуждение

В результате анализа данных была составлена карта. Она отражает историю формирования вторичного ареала борщевика Сосновского в РФ. Для сравнения на карте отмечены регионы культивирования борщевика Мантегаци – ещё одного кавказского вида гигантских борщевиков, естественный ареал которого охватывает территории Карачаево-Черкес-

сии и Краснодарского края РФ, а также Грузии [Kabuce, Priede, 2010]. Однако этот вид, в отличие от борщевика Сосновского, не получил широкого распространения на территории России (рисунок).

Первым центром возделывания борщевика Сосновского стал Полярно-Альпийский ботанический сад. Именно подсобное хозяйство сада, созданное во время войны, впервые в сельскохозяйственной практике СССР освоило силосование многолетних трав – борщевиков и горца Вейриха [Полярно-Альпийский..., 1984]. В 1947–1952 гг. А.А. Марченко, Л.М. Кобозева и И.Д. Шматок под руководством Н.А. Аврорина на опытном поле Биологического отдела уже в производственных условиях изучали биологию и поедаемость борщевиков животными [Бухарин, 1965].

Благодаря исследованиям, проводившимся в Полярно-Альпийском ботаническом саду, борщевик Сосновского оказался в числе лучше всего изученных видов [Бухарин, 1965], и на него обратили внимание в качестве новой перспективной высокоурожайной силосной культуры. В 1951 г. его семена были высланы из Полярно-Альпийского ботанического сада в г. Сыктывкар в Институт биологии Коми филиала АН СССР. В 1952–1954 гг. это учреждение получило «семена борщевика... из многих других ботанических садов», причём «наряду с этим проводился их сбор и в пределах естественного ареала (г. Нальчик)» [Вавилов, 1964, с. 55]. В 1950–1960-е гг. новая культура получила распространение от Инты до южных границ Коми, а Сыктывкар, где исследованиями руководил известный учёный в области селекции и семеноводства кормовых культур П.П. Вавилов, превратился в крупный центр по изучению и интродукции *H. sosnowskyi*.

Ещё один крупный центр внедрения борщевика Сосновского стал формироваться в 1950-х гг. в окрестностях Ленинграда. Так, под руководством В.С. Соколова это растение, семена которого были получены из окрестностей Нальчика, высевалось на полях станции «Отрадное» Ботанического института им. В.Л. Комарова [Сандина, 1959б]. Кроме того, его

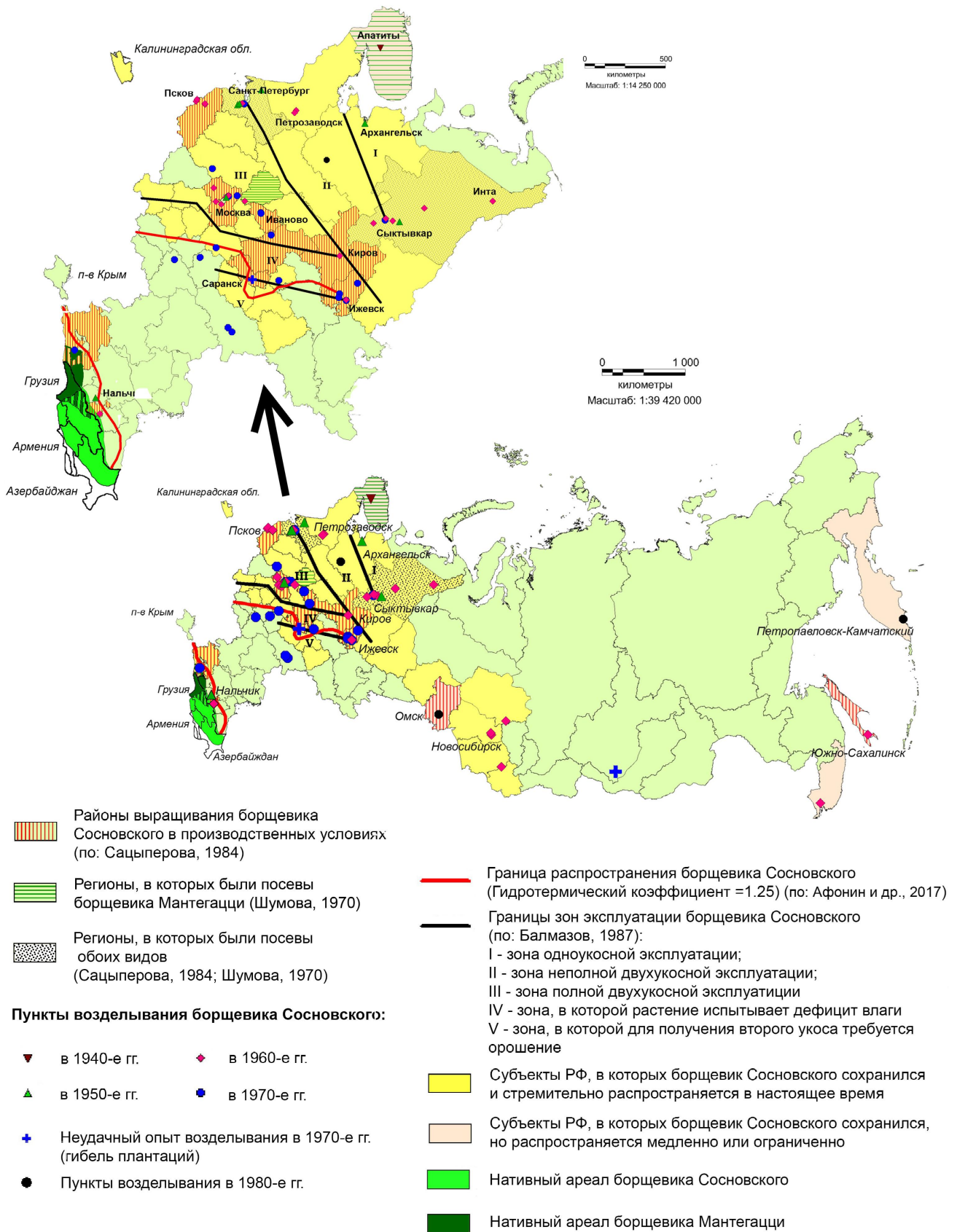


Рис. Формирование вторичных ареалов инвазионных видов борщевиков (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории Российской Федерации.

выращивали на двух Ленинградских сельскохозяйственных опытных станциях.

В Краеведческом ботаническом саду Кабардино-Балкарского отделения Всероссийского общества содействия охране природы (г. Нальчик) под руководством Ю.И. Коса на протяжении 1950-х гг. проводилась работа по выведению сортов *H. sosnowskyi*, не вызывающих ожоги [Кос, 1959].

Наконец, в 1959 г. во ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса были заложены посевы борщевика Сосновского, и возник ещё один крупный центр по изучению и распространению этой культуры в г. Лобня Московской обл.

В 1960-е – 1970-е гг. путём рассылки больших объёмов семян продолжалось преднамеренное распространение борщевика Сосновского по всему Советскому Союзу. Наряду с крупными научно-производственными организациями большую роль играли региональные сельскохозяйственные опытные станции. Например, в 1973–1976 гг. Удмуртской сельскохозяйственной опытной станцией было реализовано колхозам и совхозам республики 1694 кг семян. При этом урожаи борщевика в одном совхозе «Правда» достигали 4 ц с га, и этого было достаточно, чтобы засеять 25 га [Фурлаев, 1978]. Как центры интродукции новой силосной культуры огромное значение приобрели учебные учреждения, колхозы и совхозы. В 1965–1969 гг. в совхозе «Лидино» Рузского р-на Московской обл. было получено свыше 10 т семян, которые были распространены в 55 хозяйствах Московской и в 67 хозяйствах других областей РСФСР [Ляпунов и др., 1970]. За пределами РСФСР борщевик Сосновского начали возделывать на территории Прибалтийских республик, Украины, Белоруссии, Молдавии, Киргизии (Чуйская долина) [Сацыперова, 1984; Обојевича, 2001; Меžака et al., 2016]. В РСФСР основные центры сосредоточились в лесной зоне Европейской части России, в южной Сибири и на Дальнем Востоке.

В 1960–1970-е гг. многие колхозы, совхозы, опытные поля учебных учреждений и экспериментальных хозяйств становились полигонами по дальнейшему испытанию новой куль-

туры. Например, в некоторых хозяйствах борщевик Сосновского, который рекомендовалось высаживать «на запольных участках вне севооборота» [Вавилов, 1964, с. 58], иногда высевали на поймах малых рек. В результате опытным путём было установлено, что высокое стояние грунтовых вод на пойме (85 см и более) способствует изреживанию посевов борщевика [Борейша, 1978], а в отдельных случаях весеннее половодье приводит к гибели всей плантации [Учайкина, 1978]. Попытки выращивания этого растения в степной зоне показали, что оно требует орошения [Базылев, 1978], а опыт возделывания этого вида в Иркутской области закончился неудачей из-за суровых климатических условий [Терских, 1978].

Все эти факты вкупе с широкой географией рассылки семян свидетельствуют о том, что растение не было как следует изучено перед внедрением в сельскохозяйственное производство. По сути распространение этого растения по территории СССР напоминало большой эксперимент. На это обращали внимание и некоторые современники. Так, по мнению Н.В. Смольского, «род *Heracleum* достаточно полиморфный... Среди семейства Зонтичных этот род ботанически наименее изучен, и у нас нет достаточных оснований полагать, что внедряемый сейчас в практику борщевик Сосновского – наилучший» [Смольский, 1965, с. 22].

Эти возражения не были слышны на фоне отчётов о высоких урожаях и пользе силоса из борщевика Сосновского, хотя, вероятно, послужили стимулом для более детального исследования представителей рода *Heracleum*. В этом отношении выделяются ботанические работы Э.М. Шумовой, посвящённые сравнительному изучению двух видов борщевиков: Сосновского и Мантегацци. В этих исследованиях, проводившихся в 1965–1969 гг. в учхозе «Дружба» ТСХА (Ярославская обл.), было доказано, что борщевик Мантегацци – более архаичный вид, сохранивший цикл поликарпических предков, а борщевик Сосновского – монокарпик. Для борщевика Сосновского, который является более эволюционно продвинутым видом, характерно «усиление

развития секреторной системы как в плодах, так и в вегетативных органах у видов, слагающих секцию *Pubescentia Manden.*» [Шумова, 1970б, с. 93]. При этом Э.М. Шумовой удалось получить необжигающую форму борщевика Мантегацци. Однако эти работы почему-то остались без внимания. В то же время, из её исследования следует, что борщевик Мантегацци, кроме Ярославской, изучали ещё, по крайней мере, в Мурманской и Ленинградской областях, а также в республике Коми, в Белоруссии, Эстонии и на Украине [Шумова, 1970а]. Отсюда можно ожидать присутствие ещё одного саморасселяющегося инвазионного вида в указанных областях России и образование на этих территориях гибридных форм двух видов борщевиков.

В 1970-е гг. центр по исследованию и интродукции борщевика Сосновского постепенно переместился в Москву в ТСХА, в учхоз «Михайловское» [Андреев и др., 1978; Лавров, 1978; Ковалёв, 1979; Капцов, 1984]. Одним из результатов этих исследований стало распространение *H. sosnowskyi* в Тверской, Тамбовской, Рязанской, Ивановской областях, что было обусловлено требованиями к защите диссертационного исследования. Например, в Ржевском р-не Тверской обл. при содействии Б.В. Лаврова было засажено борщевиком Сосновского 140 га и разослано 76 ц семян этого растения по 60 адресам [Лавров, 1978]. Таким образом, в этих регионах было заложено несколько новых мест интродукции растения.

Другим важным центром изучения *H. sosnowskyi* оставался Ботанический институт им. В.Л. Комарова, сотруднице которого И.Ф. Сацыперовой удалось собрать коллекцию из 30 видов борщевиков и провести их сравнительное изучение по показателям урожайности, жизненной форме и содержанию фотодинамических фурукумаринов [Сацыперова, 1978].

Вторая половина 1980-х гг. характеризовалась сворачиванием исследований борщевика Сосновского как сельскохозяйственной культуры. Новых центров по интродукции растения практически не появлялось.

Начиная с 1990-х гг. из-за экономического кризиса и упадка сельскохозяйственного про-

изводства *H. sosnowskyi*, ещё в годы культивирования проявивший способность к самосеву, начал распространяться по территории регионов, в которых находились местные центры его возделывания в советские годы. В настоящее время он освоил территории Поволжья, Южного Урала, республик Карелия, Коми, Мордовия, а также целого ряда областей Центрального и Северо-Западного регионов России. Растение встречается в Тюменской и Новосибирской областях [Бочкарёв и др., 2011]. На Алтае растёт по обочинам дорог и окраинам лесополос вдоль Чуйского тракта [Чёрная книга флоры Сибири, 2016]. Растение отмечено в Приморском крае (г. Уссурийск). На Камчатке встречается в долине р. Паратунка и приурочено к долинам термальных источников, а с 2010 г. растение стало бесконтрольно распространяться в г. Петропавловск-Камчатский [Абрамова и др., 2014; Девятова и др., 2016]. Есть данные, что борщевик Сосновского встречается и на природоохранных территориях [Фадеева, Хохряков, 2016]. Что касается борщевика Мантегацци, существует вероятность того, что в последние десятилетия он мог проникнуть в Калининградскую обл. с территории соседней Польши, где этот вид получил широкое распространение [Klingenstein, 2007].

Для прогноза окончательных границ вторичного ареала *H. sosnowskyi*, видимо, можно использовать результаты исследования М.В. Балмазова по районированию борщевика Сосновского как силосной культуры, выполненному для Европейской территории СССР [Балмазов, 1987]. На основе анализа комплекса почвенно-климатических условий районов возделывания этого растения М.В. Балмазов выделил несколько зон для возделывания данной культуры. Их можно рассматривать как районы, которые этот ставший инвазионным вид будет осваивать с большим или меньшим успехом. Так, одноукосную зону эксплуатации посевов (севернее линии Онега – Сыктывкар, зона I на рис.), соответствующую зоне северной тайги [Мильков, 1977], можно рассматривать как область, в которой распространение борщевика Сосновского будет в значительной степени ограничено почвенно-климатическими факто-

рами (низкой температурой, переувлажнённости, зональными типами почв). Более благоприятна зона II двухукосной неполной эксплуатации (средняя тайга), в которой инвазионный потенциал растения значительно возрастает. Наилучшей для выращивания оказалась зона III, где ресурсами тепла и влаги обеспечена полная двухукосная эксплуатация борщевика Сосновского, – зона смешанных лесов. Соответственно, в этом районе следует ожидать наиболее агрессивную инвазию данного растения. Наконец, южнее линии Чернигов – Брянск – Калуга – Киров для выращивания *H. sosnowskyi* требуется орошение. Следовательно, можно ожидать, что инвайдер, испытывая недостаток влаги, в зоне лесостепи будет в большей степени приурочен к долинам рек и ручьёв, к окраинам лесных массивов, где почвы отличаются большей влажностью.

В настоящее время южная граница распространения борщевика Сосновского, проведённая М.В. Балмазовым для сельскохозяйственной культуры с учётом возможностей орошения, в значительной степени уточнена современными исследованиями. Она отражает фактическое распространение его на Европейской территории России и основана на расчёте гидротермического коэффициента (ГТК), который для южной границы распространения *H. sosnowskyi* равен 1.25 [Афонин и др., 2017].

Заключение

Борщевики Сосновского и Мантегацци – растения, вторичный ареал которых в настоящее время в значительной степени обусловлен историей их интродукции. Широкое распространение борщевика Сосновского связано с широкомасштабным проектом по его внедрению как кормовой культуры на территории бывшего СССР.

В формировании современного вторичного ареала *H. sosnowskyi* важное значение имела деятельность по накоплению семян и культивированию этого растения в 1940–1950 гг. в 5 главных центрах: Мурманской, Московской и Ленинградской областях, Республике Коми и Кабардино-Балкарии. Это привело сначала к локальному распространению растения в Ев-

ропейской части СССР, а затем с конца 1950-х гг. до середины 1970-х гг. и в Азиатской части РСФСР. Одновременно с борщевиком Сосновского в 1960–1970-е гг. в Ленинградской, Ярославской, Мурманской областях и республике Коми проводились испытания другого вида – борщевика Монтегацци, который, однако, получил ограниченное распространение на этих территориях.

С середины 1970-х и до конца 1980-х гг. завершился этап инвазии борщевиков Сосновского и Мантегацци, связанный с преднамеренной интродукцией.

В 1990-е гг. начался новый этап в распространении и превращении борщевиков в агрессивный инвазионный вид. На территории России в первую очередь это коснулось борщевика Сосновского. Из-за падения сельскохозяйственного производства этот вид стал быстро саморасселяться сначала вблизи центров возделывания, а затем и на значительном удалении от них. Растение пока в большей степени приурочено к синантропным местам обитания, образует моновидовые заросли на больших площадях, уничтожая привычный облик ландшафтов и трансформируя природные экосистемы.

Наступило время принятия и осуществления жёстких мер по контролю и истреблению инвазионных видов борщевиков на территории России. В некоторых регионах Европейской части России в настоящее время существует вероятность встречи сразу двух инвазионных видов борщевиков, жизненные циклы которых имеют отличия, что важно учитывать при разработке мер борьбы с этими растениями.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10323).

Литература

- Абрамова Л.М., Девятова Е.А., Штекер Л., Чернягина О.А. К характеристике ценопопуляций борщевика Сосновского (*Heraclium sosnowskyi* Manden.) в городе Петропавловске-Камчатском (Российский Дальний Восток) // Научные ведомости. Серия Естественные науки. 2014. № 3 (174). Вып. 26. С. 5–8.

- Андреев Н.Г., Синюков М.И., Тюльдюков В.А., Сатонкина З.В. Пётр Петрович Вавилов. М., 1978. 42 с.
- Афонин А.Н., Лунева Н.Н., Ли Ю.С., Коцарева Н.В. Эколого-географический анализ распространения и встречаемости борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) в связи со степенью аридности территорий и его картирование для Европейской территории России // Экология. 2017. № 1. С. 66–69.
- Базылев Э.Я. Интродукция новых кормовых растений на типичных чернозёмах Саратовской области // Тезисы Всесоюзного совещания по технологии возделывания новых кормовых культур. Ч. 1. Саратов; Энгельс, 1978. С. 17–19.
- Балмазов М.В. Агрометеорологические показатели формирования урожайности и агроклиматическое районирование борщевика Сосновского в нечернозёмной зоне: Автореф. дис. ... канд. сельскохозяйственных наук. М., 1987. 15 с.
- Богданов В.Л., Николаев Р.В., Шмелёва И.В. Инвазия экологически опасного растения борщевика Сосновского (*Heracleum Sosnowskyi* Manden) на территории Европейской части России // Региональная экология. 2011. № 1–2 (31). С. 43–52.
- Борейша М.С. Борщевик Сосновского на пойменных почвах Минской области // Тезисы Всесоюзного совещания по технологии возделывания новых кормовых культур. Ч. 1. Саратов; Энгельс, 1978. С. 171–173.
- Борова А.Р. Особенности формирования урожая борщевика Сосновского различных лет жизни в условиях Московской области: Автореф. дис. ... канд. сельскохозяйственных наук. М., 1972. 17 с.
- Бочкарёв Д.В., Никольский А.Н., Смолин Н.В. Трансформация пойменно-лугового фитоценоза при внедрении в него адвентивного сорного вида – борщевика Сосновского // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2011. № 7. С. 36–40.
- Бударин С.Н. Морфофизиологические взаимоотношения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) с культурными и сорными растениями: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2015. 24 с.
- Бухарин П.Д. Биологические свойства и химический состав многолетних силосных растений в условиях Мурманской области // Новые кормо-силосные растения. Материалы 2-го Всесоюзного совещания-семинара по новым силосным растениям. Минск, 8–11 июня 1964 г. Минск, 1965. С. 113–118.
- Вавилов П.П. Проблема растениеводства в Коми АССР (вопросы биологии, интродукции, агротехники): Доклад о содержании совокупности опубликованных работ, представленных на соискание учёной степени доктора сельскохозяйственных наук. Сыктывкар, 1964. 80 с.
- Васюков В.М., Новикова Л.А. Натурализовавшиеся чужеродные растения Пензенской области // Самарский научный вестник. 2017. Т. 6. № 1 (18). С. 19–22.
- 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., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области. Чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М: Тов. КМК, 2011. 292 с.
- Гусев А.П., Шпилевская Н.С. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов в антропогенных ландшафтах // Природа и общество: в рамках гармонии. 2016. № 2. С. 47–50.
- Гусева В.Н. Новые силосные растения для Западной Сибири / Отв. ред. К.А. Соболевская. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1976. 94 с.
- Девятова Е.А., Черныгина О.А., Абрамова Л.М. Конспект адвентивной флоры г. Петропавловска-Камчатского // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2016. № 4 (54). С. 5–16.
- Иванова Н.И., Кулибаба Н.Н. Борщевик Сосновского. Псков: Лениздат. Псковское отделение, 1975. 11 с.
- Интродукция растений и зелёное строительство / Под ред. С.Я. Соколова. Вып. 7. Введение в культуру новых полезных растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 509 с.
- Капцов П.В. Продуктивность борщевика Сосновского в условиях центрального района нечернозёмной зоны РСФСР: Автореф. дис. ... канд. сельскохозяйственных наук. М., 1984. 19 с.
- Ковалёв В.Я. Разработка некоторых приёмов выращивания высоких урожаев борщевика Сосновского и горца Вейриха в условиях южной части нечернозёмья: Автореф. дис. ... канд. сельскохозяйственных наук. М., 1979. 19 с.
- Кормопроизводство в хозяйствах Ленинградской области. Л., 1988. 97 с.
- Кос Ю.И. Интродукция полезных растений из флоры Кабардино-Балкарской АССР // Интродукция растений и зелёное строительство / Под ред. С.Я. Соколова. Вып. 7. Введение в культуру новых полезных растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 449–454.
- Лавров Б.В. Формирование урожая борщевика Сосновского в зависимости от некоторых приёмов агротехники в условиях Калининской области: Автореф. дис. ... канд. сельскохозяйственных наук. М., 1978. 16 с.
- Лунева Н.Н. Борщевик Сосновского в Российской Федерации // Защита и карантин растений. 2014. № 3. С. 12–18.
- Ляпунов С., Мызнов И., Волков М. Экономическая эффективность возделывания и использования борщевика Сосновского // Пятый симпозиум по новым силосным растениям. Материалы научных сообщений. Л., 1970. Ч. 2. С. 80–81.
- Манденова И.П. Фрагменты монографии кавказских борщевиков // Заметки по систематике и географии растений. 1944. Вып. 12. С. 15–19.

- Манденова И.П. Кавказские виды рода *Heracleum*. Тбилиси: Изд-во АН Грузинской ССР, 1950. 104 с.
- Манденова И.П. Род 1069. Борщевик – *Heracleum L.* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 17. С. 223–259.
- Марченко А.А. Биологические особенности и кормовые достоинства борщевика Сосновского (*Heracleum Sosnowskyi* Manden.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 17 с.
- Медведев П.Ф. Новые силосные растения для северо-западной зоны СССР // Интродукция растений и зелёное строительство / Под ред. С.Я. Соколова. Вып. 7. Введение в культуру новых полезных растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 254–258.
- Мильков Ф.Н. Природные зоны СССР. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Мысль, 1977. 293 с.
- Новые и малораспространённые кормо-силосные растения: Материалы Четвёртого Всесоюзного симпозиума по новым силосным растениям. Киев: Наукова думка, 1969. 284 с.
- Новые кормо-силосные растения: Материалы 2-го Всесоюзного совещания-семинара по новым силосным растениям / Под ред. Н.В. Смольского. Минск, 8–11 июня 1964 г. Минск, 1965. 184 с.
- Новые перспективные растения в Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1963. 239 с.
- Новые силосные растения: Материалы Третьего симпозиума по новым силосным растениям (Сыктывкар, 9–13 августа 1965 г.). Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1966. 392 с.
- 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.
- Полярно-Альпийский ботанический сад: Справочник / Отв. ред. Т.А. Козунеева. Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1984. 91 с.
- Посевные площади сельскохозяйственных культур по районам в Белорусской ССР. Минск, 1973. Вып. 1. 304 с.; Вып. 2, 315 с.
- Пятый симпозиум по новым силосным растениям: Материалы научных сообщений. Л., 1970. Ч. 1. 122 с.; Ч. 2. 111 с.
- Распространение инвазивных видов растений (на примере борщевика Сосновского) (Электронный ресурс) // (<https://ib.komisc.ru/add/rivr>). Проверено 03.11.2017.
- Сандина И.Б. Борщевик, его биология и культура в Ленинградской области // Интродукция растений и зелёное строительство / Под ред. С.Я. Соколова. Вып. 7. Введение в культуру новых полезных растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959а. С. 259–261.
- Сандина И.Б. Борщевик Сосновского (*Heracleum Sosnowskyi* Manden.), его биология и опыт выращивания в Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1959б. 18 с.
- Сацыперова И.Ф. Перспективы использования видов борщевика флоры СССР в качестве кормовых растений // Тезисы Всесоюзного совещания по технологии возделывания новых кормовых культур. Саратов; Энгельс, 1978. Ч. 1. С. 192–194.
- Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Перспективы использования в народном хозяйстве. Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1984. 223 с.
- Силантьева М.М., Шмаков А.И., Смирнов С.В. Дополнение к флорам Республики Алтай и Алтайского края // *Turczaninowia*. 2005. Т. 8. № 4. С. 36–40.
- Смирнова А.А., Корнева И.Г. Последствия интродукции *Heracleum Sosnowskyi* (Apiaceae) на Сахалине // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46. Вып. 2. С. 18–23.
- Смольский Н.В. К проблеме интродукции новых силосных растений для сельского хозяйства Белоруссии // Новые кормо-силосные растения: Материалы 2-го Всесоюзного совещания-семинара по новым силосным растениям / Под ред. Н.В. Смольского. Минск, 8–11 июня 1964 г. Минск, 1965. С. 17–32.
- Степанов А.Ф. Создание и интенсивное использование многолетних травостоев Западной Сибири: Автореф. дис. ... д-ра сельскохозяйственных наук. Омск, 1996. 32 с.
- Тезисы Всесоюзного совещания по технологии возделывания новых кормовых культур. Саратов; Энгельс, 1978. Ч. 1. 212 с.
- Терских Р.С. Изучение многолетних кормовых культур в Иркутской области. // Тезисы Всесоюзного совещания по технологии возделывания новых кормовых культур. Саратов; Энгельс, 1978. Ч. 1. С. 58.
- Учайкина Г.П. Продуктивность и некоторые вопросы агротехники борщевика Сосновского и сильфии пронзённолистной в условиях Мордовии // Тезисы Всесоюзного совещания по технологии возделывания новых кормовых культур. Саратов; Энгельс, 1978. Ч. 1. С. 196–198.
- Фадеева И.А., Хохряков В.Р. О влиянии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на фитоценозы национального парка «Смоленское поозерье» и об опыте борьбы с ним // Природа и общество: в поисках гармонии. 2016. № 2. С. 163–170.
- Фурлаев П.Г. Семеноводство борщевика Сосновского в Удмуртской АССР // Тезисы Всесоюзного совещания по технологии возделывания новых кормовых культур. Саратов; Энгельс, 1978. Ч. 1. С. 198–200.
- Черняева А.М., Крапивина А.М. Опыт выращивания борщевика Сосновского на Сахалине // Растительные ресурсы. 1976. Т. 12. Вып. 3. С. 433–438.
- Черняк Д.М. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) и борщевик Меллендорфа (*Heracleum moellendorffii* Hance) на юге Приморского края (биологические особенности, перспективы использования и биологическая активность): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2013.

- Чёрная книга флоры Сибири / Науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.
- Чубарова Г. Борщевик Сосновского в нечернозёмной зоне // Земледелие. 1976. № 10. С. 38–39.
- Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю. Находки адвентивных видов в Новосибирской области // Растительный мир Азиатской России. 2013. № 1 (11). С. 37–43.
- Шумова Э.М. Изучение онтогенетического морфогенеза борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) и борщевика Мантегацци (*Heracleum Mantegazzianum* Somm. Et Lev.) в связи и введением их в культуру: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970а. 15 с.
- Шумова Э.М. Морфогенетические особенности борщевика Сосновского и борщевика Мантегацци в культуре // Пятый симпозиум по новым силосным растениям: Материалы научных сообщений. Л., 1970б. Ч. 2. С. 91–93.
- 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>). Проверено 03.11.2017.
- Klingenstein F. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Heracleum mantegazzianum*. From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org, Date of access x/x/2007. (https://www.nobanis.org/globalassets/speciesinfo/h/heracleum-mantegazzianum/heracleum_mantegazzianum.pdf). Проверено 03.11.2017.
- 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.

PATTERNS OF SECONDARY RANGE FORMATION FOR *HERACLEUM SOSNOWSKYI* AND *H. MANTEGAZZIANUM* ON THE TERRITORY OF RUSSIA

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

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

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

^c Severtsov Institute of Ecology and Evolution, 119071, Moscow

e-mail: * ozerovalnad@yandex.ru

A map of the current distribution of *Heracleum sosnowskyi* Manden on the territory of Russia is composed. It reflects the space and time dynamics of the weed secondary range widening including the data on the territories not favorable for its invasion. It is shown that intentional introduction was of the main importance in the modern secondary range formation of the weed. It led firstly to local distribution of the plant on agricultural areas in few areas of the USSR, which were the centers of cultivation of this plant as a fodder crop, and further - to “escapement from culture” and distribution of the plant initially near the centers of its cultivation and then - to uncontrolled widening of the invasive range of *Heracleum sosnowskyi*. The species is still mainly connected with synanthropic habitats than natural ones, and forms monospecific thickets on great areas. It is noted that another species of the giant hogweeds – *Heracleum mantegazzianum* – was also intentionally introduced in the territory of Russia although at a significantly lesser degree.

Key words: *Heracleum sosnowskyi*, *Heracleum mantegazzianum*, secondary range, patterns of distribution, intentional introduction, invasion, Russia.

УДК: 581.527.7 (282.247.412.4)

ОСОБЕННОСТИ НАТУРАЛИЗАЦИИ ЧУЖЕРОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

© Письмаркина Е. В.^а *, Силаева Т.Б.^б **

^а Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, 620144;

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

e-mail: * elena_pismar79@mail.ru; ** tbsilaeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.12.2017

Приводятся данные о таксономическом составе и особенностях натурализации чужеродных растений северо-запада Приволжской возвышенности. Основной источник инвазий чужеродных растений на этой территории – более южные регионы Евразии. Выделены группы чужеродных видов согласно их инвазионным статусам по результатам интегральной оценки натурализации с учётом трёх параметров: широты распространения, эколого-фитоценотической приуроченности и степени устойчивости в местных фитоценозах. Выявлена биотопическая структура чужеродной флоры. Приводится список растений, Чёрной книги флоры Средней России, не отмеченных на изученной территории, и рекомендации по составлению *black-list* административных регионов северо-запада Приволжской возвышенности.

Ключевые слова: Приволжская возвышенность, Среднее Поволжье, чужеродные и инвазионные растения, инвазионный статус, натурализация, Чёрная книга флоры, биотоп.

Введение

В современных условиях в России, как и в других странах мира, всё более актуальной становится проблема расселения растений и животных по новым территориям, обусловленная хозяйственной деятельностью человека [Виноградова и др., 2010; van Kleunen et al., 2015; Foxcroft et al., 2017]. Процессы проникновения организмов на новые территории давно приобрели глобальный характер и нередко провоцируют тяжёлые последствия для природных экосистем, в первую очередь, угрожая сохранению биоразнообразия на всех его уровнях (популяций, видов, сообществ, экосистем) [Dumalisile, Somers, 2017; Fateryga, Vagrikova, 2017]. Для людей, деятельность которых стала причиной инвазий чужеродных организмов, последствия не менее опасны: чужеземные виды наносят ущерб сельскому и лесному хозяйству, трансформируют в большинстве случаев не в лучшую сторону функционирование городских экосистем и негативно влияют на

здоровье людей, становясь источником аллергий и других заболеваний [Алимов, Богуцкая, 2004; Павлов и др., 2009; Виноградова и др., 2010; Борисова, 2016].

Задача данного исследования – инвентаризация видового состава чужеродных растений на северо-западе Приволжской возвышенности, изучение особенностей их натурализации и устойчивости местных природных сообществ к внедрению новых видов.

Материал и методы

Приволжская возвышенность расположена в восточной части Русской платформы и представляет собой возвышенное плато, вытянувшееся в меридиональном направлении вдоль правого берега Волги на протяжении около 1000 км. С севера и востока ограничена долиной Волги, на западе постепенно переходит в Окско-Донскую низменность, на юге, отходя от Волги и силь-

но сужаясь, так же постепенно переходит в возвышенность Ергени [Благовещенский, 2005].

Территория исследований – северо-западная часть Приволжской возвышенности – находится в юго-восточной части Русской равнины, в среднем течении р. Волги, между 55.6° и 53° с. ш. и 43° и 47.4° в. д. В административном отношении включает южные районы Нижегородской обл., большую часть Республики Мордовия, юго-запад Чувашской Республики, северо-запад Ульяновской обл., север Пензенской обл. и небольшую часть Республики Татарстан.

В геоморфологическом отношении территория исследований ограничена водоразделами рек: на севере – Волги и Пьяны, на востоке – Суры и Волги, на западе – Мокши и Оки, на юге – Мокши и Хопра, часть южной границы проходит по правому берегу р. Сура в её верхнем течении, северо-западная граница соответствует границе Окско-Донской низменности. Исследуемая территория вытянута с севера на юг и с запада на восток более чем на 450 км. Площадь составляет около 181 тыс. км².

Северо-запад Приволжской возвышенности располагается в переходной полосе между подтаёжными и широколиственными лесами и лесостепью. Физико-географическая пестрота условий (колебания погодных условий, разнообразие рельефа, ландшафтов и почв) обуславливает существование различных флористических комплексов: хвойных, широколиственных и смешанных лесов, луговой степи, лугов, разнообразных болот, а также сообществ гидрофитов водоёмов и водотоков.

На состоянии природных ландшафтов в целом и растительного покрова в частности значительное воздействие оказывает антропогенный фактор [Коломыц, 2008; Розенберг, 2009]. Приволжская возвышенность в целом и её северо-запад в частности относятся к густонаселённым и экономически освоенным территориям, растительный покров здесь подвергся значительной трансформации: большей частью вырублены леса, степи и луга распаханы, застроены или преобразованы перевыпасом. Сформировалась густая сеть населённых

пунктов и транспортных путей, многочисленны промышленные предприятия. В результате всего этого на территории сформировались специфические антропогенные биотопы – местообитания с частично или полностью преобразованным почвенным покровом. На таких участках условия для проникновения и расселения чужеземных растений наиболее благоприятны.

С 1998 по 2016 г. в рамках исследования флоры северо-запада Приволжской возвышенности была изучена чужеземная фракция данной флоры. Для этого было обследовано более 200 пунктов (рис. 1). Сбор первичного полевого материала проведён путём экспедиционных исследований территории северо-запада Приволжской возвышенности. Применён традиционный маршрутный метод [Программы..., 1987; Щербаков, Майоров, 2006].

Кроме того, учтены гербарные сборы с территории северо-запада Приволжской возвышенности в принятых границах, хранящиеся в гербариях Москвы (MW), Санкт-Петербурга (LE), Пензы (PKM), Саранска (GMU), а также доступные литературные материалы. Гербарные сборы, сделанные в экспедициях, переданы в GMU, MOSP, MW, LE и PVB.

Важнейшей характеристикой чужеродного вида следует считать степень его натурализации в растительном покрове нового региона. Для общей оценки степени натурализации А.А. Нотов и В.А. Нотов [2009] предложили такие взаимодополняющие параметры, как *степень устойчивости вида* на анализируемой территории; *частота встречаемости* вида в изучаемом регионе и *эколого-фитоценологические особенности* вида. Если каждому уровню каждого параметра присвоить определённое значение в баллах, то по сумме баллов можно получить так называемый «инвазионный статус» каждого инородного вида и выявить группу наиболее «активных и устойчивых» таксонов чужеродной фракции.

Для классификации чужеродных видов по степени устойчивости взята следующая шкала [Нотов, Нотов, 2009]: I – вид неустойчив в местах вселения и быстро исчезает или же удерживается благодаря значительной продол-

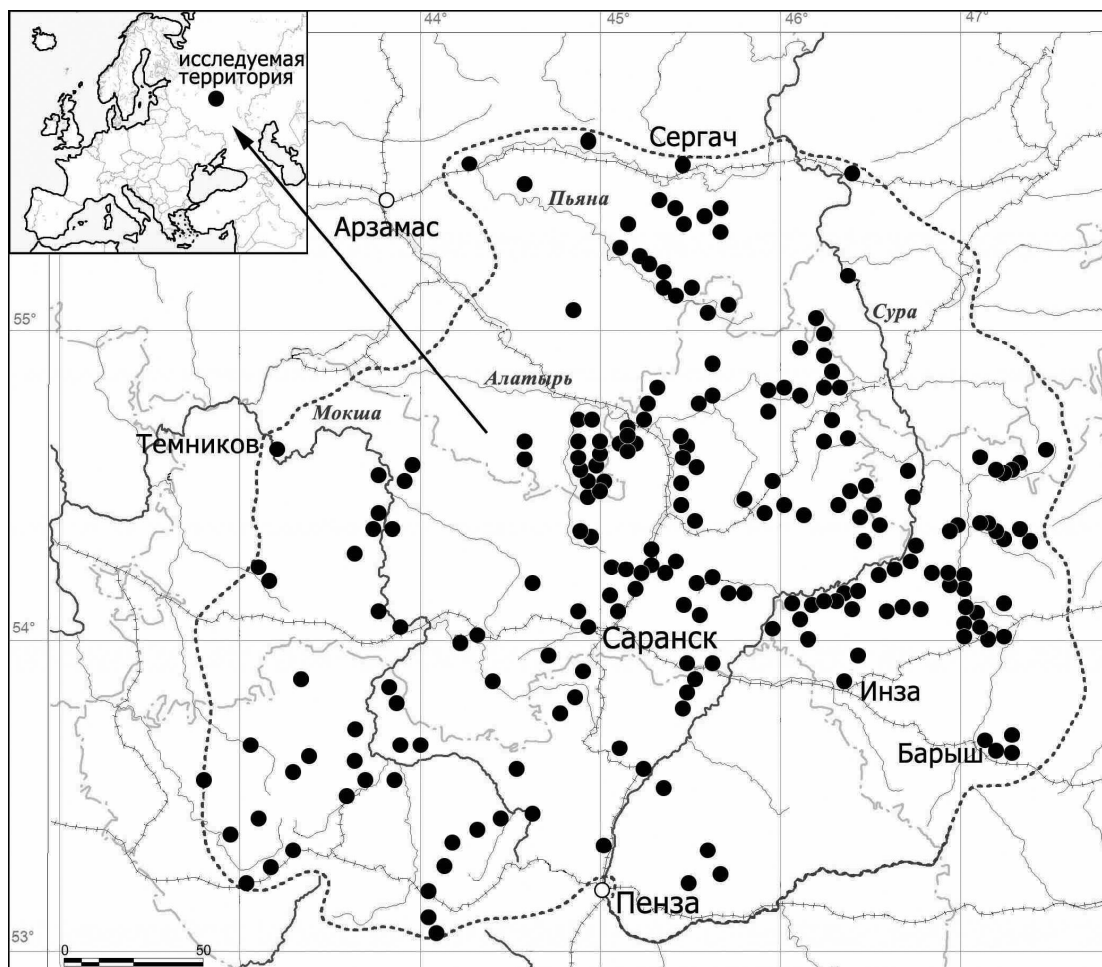


Рис. 1. Основные пункты полевых исследований на северо-западе Приволжской возвышенности.

жительности онтогенеза, но тогда способность к семенному и вегетативному размножению отсутствует (1 балл); II – вид неустойчив в местах вселения, удерживается некоторое время благодаря значительной продолжительности онтогенеза и/или вегетативному разрастанию; способность к семенному возобновлению отсутствует (2 балла); III – вид прочно удерживается в местах вселения благодаря семенному или вегетативному возобновлению, но не распространяется за пределы отмеченного местообитания (3 балла); IV – вид высокоустойчив, происходит его активное расселение, высокоэффективное семенное и/или вегетативное размножение (4 балла).

Частота встречаемости описана по следующей схеме [Буланый, 2010]:

единично – вид, отмеченный на территории северо-запада Приволжской возвышенности

один раз (учитываются сборы от 45–50-летней давности до современных), без учёта численности и плотности популяции (1 балл);

очень редко – вид, у которого известно 2–5 местонахождений. Представлен единичными экземплярами или одной – несколькими популяциями до 100 особей (2 балла);

редко – вид, для которого известно от 6 до 10 местонахождений (3 балла);

изредка – вид, для которого известно 10 и более местонахождений (4 балла);

часто – вид, характерный для многих сообществ и местообитаний, представлен большим числом популяций, но не доминирующий в сообществах (5 баллов).

обыкновенно – вид с широкой экологической амплитудой, входит в большинство растительных группировок одной формации часто в роли кодоминанта, вид практически повсе-

местно встречающийся, с большой численностью популяций (6 баллов).

Для оценки эколого-фитоценологических особенностей виды чужеродной флоры северо-запада Приволжской возвышенности разделены на три группы: Э₁ – растут только в урбанизированных (в широком смысле, а не только в черте городов) биотопах (геотоп трансформирован или уничтожен); или на постоянно нарушаемых субстратах в составе природных местообитаний (1 балл); Э₂ – распространены шире в урбанизированных биотопах (включая луга и степи, нарушаемые постоянным выпасом), чем в природных (2 балла); Э₃ – растут в равной мере и в природных, и в урбанизированных биотопах (3 балла). Отнесение вида к той или иной группе осуществлялось на основе собственных наблюдений и информации из литературы [Аверкиев, Аверкиев, 1985; Благовещенский, Раков, 1994; Бакин и др., 2000; Бармин, 2000; Солянов, 2001; Васюков, 2004; Силаева и др., 2010; Агеева, 2011; Раков и др., 2014; Гафурова, 2014].

Однако, при построении на основе приведённых трёх шкал ранжированного списка чужеродных видов растений, высокие статусы заведомо получают и те виды, которые давно и прочно вошли в состав флоры, успешно адаптировались к местным условиям, но не распространяются дальше антропогенно трансформированных биотопов. Это «эпекофиты» в традиционной, вслед за Ф. Шредером [Schroeder, 1969], для российских авторов, классификации чужеродной фракции [Камышев, 1959; Вьюкова, 1985; Чичёв, 1985; Александрова и др., 1996]. В зарубежной литературе понятию «эпекофит» аналогично «invasive plants» [Půšek et al., 2004; Виноградова и др., 2010]. Такие растения не проникают в природные местообитания, а так как для более адекватной оценки инвазионных характеристик чужеродной флоры первостепенным должен стать учёт способности чужеродных видов изменять растительные сообщества, следовательно, виды, получившие по сумме параметров высокий инвазионный статус фактически «авансом» (те самые эпекофиты), не учитываются.

Результаты

Во флоре северо-запада Приволжской возвышенности из зарегистрированных 1505 видов на чужеродную фракцию приходится 408 видов, или 27.1% всей флоры. Чужеродные растения распределились по 255 родам и 64 семействам.

В чужеродной флоре отсутствуют высшие споровые растения, голосеменные представлены одним видом (*Larix sibirica* Ledeb.), остальные 407 видов – цветковые растения. Среди них большинство – двудольные (241 вид; 83.6%). Наиболее богаты видами такие семейства, как Asteraceae (63 вида), Poaceae (52 вида), Brassicaceae (39 вида), Rosaceae (33 вида), Chenopodiaceae (23 вида), Fabaceae (17 вида). Спектр ведущих семейств соответствует таковому, полученным для чужеродных флор бассейнов Суры [Silaeva, 2011] и Мокши [Silaeva, Ageeva, 2016]. Первая тройка спектра семейств чужеродной фракции исследуемой флоры совпадает с аналогичной, выявленной для Средней России. Специфичными для этой фракции (не содержащими аборигенных видов) являются семейства Berberidaceae, Amaranthaceae, Portulacaceae, Nyctaginaceae, Vitaceae, Zygophyllaceae, Elaeagnaceae, Cucurbitaceae, Nymphaeaceae, Cornaceae, Sambucaceae, Acoraceae, Hemerocallidaceae, Amarillidaceae, Commelinaceae. По всем основным показателям систематической структуры чужеродная флора северо-запада Приволжской возвышенности сходна с флорами аридных континентальных территорий: более южный характер флоры связан с повышенной ролью ксерофильных семейств (Brassicaceae, Chenopodiaceae, Lamiaceae) и родов (*Rosa*, *Bromus*, *Amaranthus*, *Artemisia*, *Atriplex*, *Chenopodium*). В спектре биоморф ведущую роль играют одно- и двулетние монокарпические травы (242 вида; 59.3%). Доля древесных биоморф составляет 14.3%.

Формирование чужеродной флоры на северо-западе Приволжской возвышенности зависит приблизительно в равной мере и от непреднамеренного, и от преднамеренного типов вселения, так как участие этих групп видов отли-

чается ненамного (57.6% и 41.2%, соответственно). На долю видов, проникших во флору в результате одновременно двух процессов, приходится 1.2%. Большинство чужеродных видов (86.1%) появилось в относительно недавнее время: после включения Среднего Поволжья в состав Русского государства (XV–XVI вв.).

На исследуемой территории зарегистрировано 235 видов (59.4% чужеродной фракции) из других, в подавляющем большинстве случаев более южных, регионов Евразии, из обеих Америк – 78 видов (19.4%), из Африки – 2 вида (0.5%). Средиземноморских растений насчитывается 63 вида (15.9%). Видов с исходными восточноазиатско-североамериканским и евроазиатско-африканским ареалами оказалось 1 (0.3%) и 5 (1.3%), соответственно.

В результате оценки каждого вида по выше приведённым шкалам чужеродная флора северо-запада Приволжской возвышенности оказалась разделённой на 11 групп видов в соответствии с полученными баллами: от самых слабо натурализующихся (инвазионный статус 11; 3 балла) до видов, успешно внедрившихся в природные фитоценозы (инвазионный статус 1; 13 баллов). Списки видов по каждому статусу приведены ниже. Номенклатура таксонов приведена по сетевому источнику [The Plant List..., 2017].

Инвазионный статус I (13 баллов, 11 видов). Растения, успешно внедрившиеся в природные фитоценозы в равной мере на всей обследованной территории; популяции стабильны или активно расширяются. Наибольшую опасность представляют 8 видов: *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Oenothera biennis* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray, *Acer negundo* L., *Heracleum pubescens* (Hoffm.) M. Bieb. (*H. sosnowskyi* Manden.), *Bidens frondosa* L., *Sambucus racemosa* L., *Elodea canadensis* Michx. При этом *Cynoglossum officinale* L., *Salix euxina* I.V.Belyaeva, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. являются археофитами, давно и стабильно вошедшими в природную флору, образовав устойчивые популяции в природных фитоценозах [Schroeder, 1969]. Однако их присутствие в растительных

сообществах ограничивается более или менее нарушенными участками, и не ведёт к коренной перестройке состава и структуры природных сообществ.

Инвазионный статус II (12 баллов, 20 видов). Растения, успешно внедрившиеся в природные фитоценозы в отдельных районах флоры, образовав там плотные стабильные, расширяющие своё присутствие популяции (помечены *), или, если встречаются по всей территории, то чаще на биотопах с трансформированным субстратом, в этом случае – популяции стабильны или отмечен их рост; распространяются семенами и/или вегетативно. Наиболее опасны: *Amaranthus retroflexus* L., *Atriplex tatarica* L., *Geranium sibiricum* L., *Epilobium ciliatum* Raf. (*E. adenocaulon* Hausskn.), **Amelanchier spicata* (Lam.) K.Koch, **Caragana arborescens* Lam., *Ulmus pumila* L., **Inula helenium* L., *Festuca arundinacea* Schreb., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. Являются натурализовавшимися по антропогенным местообитаниям археофитами: *Polygonum aviculare* L., *Atriplex patula* L., *A. prostrata* Boucher ex DC., *A. sagittata* Borkh., *Chenopodium hybridum* L., *Medicago sativa* L., *Urtica urens* L., *Lepidium ruderales* L., *Sisymbrium loeselii* L., *Stachys annua* (L.) L.

Инвазионный статус III (11 баллов, 30 видов). Растения, популяции которых расширяют своё присутствие за счёт биотопов с нарушенным субстратом, или внедрившиеся в природные сообщества в отдельных частях флоры, массовый характер такого внедрения на всей территории пока не наблюдается (помечены #). Наиболее опасны: #*Galega orientalis* Lam., #*Malus domestica* Borkh., #*Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Bunias orientalis* L., #*Impatiens glandulifera* Royle, *Iva xanthiifolia* Nutt. (*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.), #*Erigeron annuus* (L.) Pers., *E. canadensis* L., *Helianthus tuberosus* L., *Solidago gigantea* Aiton, *Xanthium albinum* (Widd.) Scholz & Sukopp, *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, #*Oenothera villosa* Thunb., *Hordeum jubatum* L. Археофиты, ограниченные антропогенными местообитаниями: #*Chenopodium foliosum* Asch. (*Blitum virgatum* L.), *Consolida regalis* Gray, *Atriplex*

oblongifolia Waldst. & Kit., *Spergula arvensis* L., *Viola arvensis* Murray, *Camelina microcarpa* Andr. ex DC., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Malva pusilla* Sm., *Sonchus arvensis* L., *Hyoscyamus niger* L., *Galeopsis bifida* Boenn., *G. ladanum* L., *G. speciosa* Mill., *Echinochloa crus-galli* (L.) P.Beauv., *Setaria pumila* (Poir.) Roem. & Schult., *Setaria viridis* (L.) P.Beauv.

Инвазионный статус IV (10 баллов, 29 видов). Растения, формирующие стабильные популяции и расселяющиеся только по антропогенно трансформированным биотопам; размножаются семенами и/или вегетативно; изредка наблюдаются случаи их появления в природных ценозах, популяции тогда нестабильны или наблюдаются единичные экземпляры. Наиболее опасны: *Amaranthus albus* L., *Ribes uva-crispa* L. (*Grossularia reclinata* (L.) Mill.), *Epilobium pseudorubescens* A.K.Skvortsov, *Bryonia alba* L., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Sisymbrium altissimum* L., *Galinsoga parviflora* Cav., *Senecio viscosus* L., *Solidago canadensis* L. Практически не проникают в природные местообитания: *Chenopodium rubrum* L. (*Blitum rubrum* C.A.Mey.), *Prunus cerasus* L. (*Cerasus vulgaris* Mill.), *Armoracia rusticana* P.Gaertn., B.Mey. & Scherb., *Brassica rapa* L. (*B. campestris* L.), *Raphanus raphanistrum* L., *Sinapis arvensis* L., *Artemisia sieversiana* Ehrh., *Lactuca serriola* L., *L. tatarica* (L.) C.A.Mey., *Sonchus asper* (L.) Hill, *S. oleraceus* (L.) L., *Anchusa arvensis* (L.) M.Bieb., *Asperugo procumbens* L., *Cuscuta campestris* Yunck., *Solanum americanum* Mill. (*S. nigrum* L.), *Galeopsis tetrahit* L., *Lamium amplexicaule* L., **Heremacallis fulva* (L.) L., *Bromus tectorum* L. (*Anisantha tectorum* (L.) Nevski), *B. hordeaceus* L. (*B. mollis* L.).

Инвазионный статус V (9 баллов, 31 вид). Растения, заселяющие преимущественно трансформированные биотопы, где формируют устойчивые вегетативно или семенным путём размножающиеся популяции, которые, тем не менее, почти не распространяются за пределы мест первичного вселения; на нарушенных природных местообитаниях такие растения отмечаются редко (помечены ?). *?Bassia scoparia* (L.) A.J.Scott (*Kochia scoparia*

(L.) Schrad.), *?Salsola kali* L. (*S. kali* subsp. *tragus* (L.) Čelak.), *?Silene chalcedonica* (L.) E.H.L.Krause. (*Lychnis chalcedonica* L.), *Populus alba* L., *Lepidium latifolium* L., *?Amelanchier ovalis* Medik., *?Lonicera tatarica* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Matricaria chamomilla* L., *Onopordum acanthium* L., *Symphotrichum lanceolatum* (Willd.) G.L.Nesom, *?Fumaria schleicheri* Soy.-Will., *Larix sibirica* Ledeb., *Amaranthus blitoides* S.Watson, *Chenopodium urbicum* L., *Corispermum hyssopifolium* L., *Silene noctiflora* L., *Portulaca oleracea* L., *Fragaria × ananassa* (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier, *Brassica juncea* (L.) Czern., *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Alcea rosea* L., *Xanthium strumarium* L., *?Chaenorhinum minus* (L.) Lange, *Borago officinalis* L., *?Nepeta cataria* L., *?Thladiantha dubia* Bunge, *Apera spica-venti* (L.) P.Beauv., *?Bromus japonicus* Thunb., *B. squarrosus* L., *Lolium perenne* L.

Инвазионный статус VI (8 баллов, 26 видов). Растения, занимающие в большинстве своём трансформированные биотопы, где прочно удерживаются благодаря семенному и/или вегетативному размножению, большой продолжительности онтогенеза или стабильному поступлению диаспор; крайне редко отмечены в природных местообитаниях (в этом случае формируют устойчивые, но не распространяющиеся из мест первичного вселения популяции; отмечены ??): ??*Lepidium draba* L. (*Cardaria draba* (L.) Desv.), *Sisymbrium volgense* M.Bieb. ex E.Fourn., *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav., *Symphotrichum × salignum* (Willd.) G.L.Nesom, *Papaver somniferum* L., ??*Aquilegia vulgaris* L., *Reynoutria japonica* Houtt., ??*Dianthus barbatus* L., *Vicia hirsuta* (L.) Gray, *Cannabis sativa* L., *Cucurbita pepo* L., *Brassica nigra* (L.) K.Koch, *Hesperis matronalis* L., *H. ruscotricha* Borbás & Degen, *Centaurea cyanus* L., *Symphotrichum novi-belgii* (L.) G.L.Nesom, *Brunnera sibirica* Steven, *Physalis alkekengi* L., *Syringa vulgaris* L., *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl., ??*Acorus calamus* L., ??*Iris × hybrida* hort., *Typha laxmannii* Lepech., *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Arrhenatherum elatius* (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl., *Avena fatua* L.

Инвазионный статус VII (7 баллов, 34 вида). Растения, занимающие трансформированные биотопы (если встречены в природных местообитаниях, то это результат или случайного вселения, и тогда наблюдались единичные экземпляры, или колонии сохраняются там в результате длительного онтогенеза, все помечены ?); устойчивость популяций зависит от продолжительности онтогенеза, характера местообитания и способности к семенному размножению: ?*Elaeagnus angustifolia* L., ?*Hippophae rhamnoides* L., ?*Berberis vulgaris* L., ?*Juncus tenuis* Willd., *Polygonum bellardii* All., *Polycnemum arvense* L., *Ribes rubrum* L., *Geranium pusillum* L., *Oenothera rubricaulis* Kleb. (*O. biennis* ssp. *rubricaulis* (Kleb.) Stomps), ?*Sambucus sibirica* Nakai, *Prunus domestica* L., ?*Rosa rugosa* Thunb., *Rosa spinosissima* L., *Brassica napus* L., *Lonicera caprifolium* L., *Symphoricarpos albus* (L.) S.F.Blake, *Anthemis arvensis* L., *Artemisia scoparia* Waldst. & Kitam., *Calendula officinalis* L., ?*Callistephus chinensis* (L.) Nees, *Centaurea diffusa* Lam., *Helianthus annuus* L., ?*Rudbeckia laciniata* L., ?*Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz., ?*Cerintho minor* L., ?*Ballota nigra* L., *Vinca minor* L., ?*Lemna minuta* Kunth, *Juncus gerardii* Loisel., *Avena sativa* L., *Elymus trachycaulus* (Link) Gould ex Shinners, ?*Festuca trachyphylla* (Hack.) Hack., ?*Zizania aquatica* L., ?*Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf.

Инвазионный статус VIII (6 баллов, 55 видов). Характеристики аналогичны группе со статусом 7, но растения встречаются реже, или считаются исчезнувшими из региональной сегетальной флоры (помечены знаком !), но тогда не исключено их дичание из культуры (виды, зарегистрированные в природных местообитаниях, отмечены **): *Rumex stenophyllus* Ledeb., *Beta vulgaris* L., !*Agrostemma githago* L., *Gypsophila perfoliata* L., *Silene dichotoma* Ehrh., *Ribes aureum* Pursh, *Amorpha fruticosa* L., *Vicia faba* L. (*Faba bona* Medik.), *Phaseolus coccineus* L., ***Ph. vulgaris* L., *Vicia sativa* L., ***Sorbaronia mitschurinii* (A.K. Skvortsov & Maitul.) Sennikov (*Aronia mitschurinii* A.K. Skvortsov & Maitul.), ***Cotoneaster lucidus* Schltdl., ***Crataegus chlorocarpa* Lenn. & K.Koch, ***Rosa × dumalis*

Bechst., ***R. glauca* Pourr., ***R. spinosissima* L., *Sibbaldianthe bifurca* (L.) Kurtto & T.Erikss., ***Sorbaria sorbifolia* (L.) A.Braun, *Urtica cannabina* L., *Populus balsamifera* L., *P. simonii* Carrière, *Euphorbia helioscopia* L., *Brassica oleracea* L., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., ***Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E.Schulz (*Kibera gallica* (Willd.) V.I. Dorof.), *Raphanus sativus* L. (*R. raphanistrum* subsp. *sativus* (L.) Domin), *Malva verticillata* L., *Aesculus hippocastanum* L., *Collomia linearis* Nutt., ***Cornus alba* L., *Anethum graveolens* L., *Apium graveolens* L., *Coriandrum sativum* L., *Petroselinum crispum* (Mill.) Fuss, *Artemisia dubia* L. ex B.D.Jacks., *Bellis perennis* L., *Cosmos bipinnatus* Cav., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Rudbeckia hirta* L., *Senecio vernalis* Waldst. & Kit. (*S. leucanthemifolius* subsp. *vernalis* (Waldst. & Kit.) Greuter), *Solanum lycopersicum* L., *S. tuberosum* L., *Lamium purpureum* L., *Allium cepa* L., *A. sativum* L., ***Narcissus poeticus* L., *Hordeum distichon* L., *H. vulgare* L., *Panicum miliaceum* L., *Secale cereale* L., *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf (*S. × drummondii* (Nees ex Steud.) Millsp. & Chase), *Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf., *Zea mays* L.

Инвазионный статус IX (5 баллов, 32 вида). Подавляющее большинство видов найдено в трансформированных биотопах, где формируются стабильные, но не распространяющиеся от мест вселения популяции; хорошо выражено семенное и/или вегетативное размножение; находки в малонарушенных природных местообитаниях случайны (помечены ***): *Berberis aquifolium* Pursh (*Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt.), *Persicaria weyrichii* (F.Schmidt) H.Gross (*Aconogonon weyrichii* (F.Schmidt) H.Hara), *Fagopyrum esculentum* Moench, *Axyris amaranthoides* L., *Chenopodium bonus-henricus* L. (*Blitum bonus-henricus* (L.) C.A.Mey.), *Salsola collina* Pall., *Scleranthus perennis* L., *Spergularia marina* (L.) Besser (*S. salina* J.Presl & C.Presl), *Sempervivum globiferum* L. (*Jovibarba globifera* (L.) J.Parn.), *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., *Pisum sativum* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall. ex T.T. Yu & C.L. Li, *Malus baccata* (L.) Borkh., *M. × prunifolia* (Willd.) Borkh., *Prunus cerasifera*

Ehrh., *Rosa caesia* Sm., *Spiraea media* Schmidt, *Viola kitaibeliana* Schult., *Isatis tinctoria* L., *Lepidium perfoliatum* L., *Abutilon theophrasti* Medik., *Phlox paniculata* L., *Cornus sanguinea* L., *Ambrosia trifida* L., *Artemisia selengensis* Turcz. ex Besser, *Saussurea amara* (L.) DC., *Symphytium* × *versicolor* (Willd.) G.L.Nesom, *Tragopogon podolicus* (DC.) S.A.Nikitin, *Phacelia tanacetifolia* Benth., ****Symphytium* × *uplandicum* Nyman, *Calystegia spectabilis* (Brummitt) N.N.Tzvelev.

Инвазионный статус X (4 балла, 69 видов).

Растения наблюдались только в трансформированных биотопах, их популяции неустойчивы, семенное размножение слабо выражено или отсутствует (тогда формирование колонии невозможно без постоянного её снабжения новыми диаспорами), отдельные виды удерживаются в местах вселения благодаря длительности онтогенеза (помечены ??): *Papaver dubium* L., *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., *Limonium scorarium* (Pall. ex Willd.) Stank., *Amaranthus blitum* L., *A. powellii* S.Watson, *Ceratocarpus arenarius* L., *Corispermum declinatum* Steph. ex Iljin, *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert, *Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet, *Tribulus terrestris* L., *Glycyrrhiza glabra* L., *Trigonella caerulea* (L.) Ser., *Vicia villosa* Roth, *Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt. ex M.Roem., *A. floribunda* Lindl., ??*Prunus armeniaca* L. (*Armeniaca vulgaris* Lam.), ??*Prunus pumila* L. (*Cerasus pumila* (L.) Michx.), ??*Crataegus monogyna* Jacq., *Potentilla reptans* L., ??*Rosa caryophyllacea* Besser, ??*Spiraea salicifolia* L., *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai, *Oxalis stricta* L., *Viola odorata* L., *Euphorbia peplus* L., *Linum usitatissimum* L., *Camelina sativa* (L.) Crantz, *Conringia orientalis* (L.) Dumort., *Euclidium siriaticum* (L.) R.Br., *Sinapis alba* L., *Malva sylvestris* L. (*M. mauritiana* L.), *Impatiens parviflora* DC., *Astrodaucus littoralis* (M.Bieb.) Drude, *Caucalis platycarpus* L., *Levisticum officinale* W.D.J.Koch, ??*Viburnum lantana* L., *Rhaponticum repens* (L.) Hidalgo (*Acroptilon repens* (L.) DC.), *Anthemis cotula* L., *Artemisia annua* L., *Dahlia pinnata* Cav., *Gaillardia pulchella* Foug., ??*Tanacetum parthenium* (L.) Sch. Bip. (*Pyrethrum parthenium*

(L.) Smith), *Silphium perfoliatum* L., *Tagetes erecta* L., *Tragopogon ruthenicus* Besser ex Krasch. & S.A.Nikitin, *Xanthium spinosum* L., *Anchusa orientalis* (L.) Reichenb., *Tournefortia sibirica* L. (*Argusia sibirica* (L.) Dandy), *Ipomoea purpurea* (L.) Roth, *Datura stramonium* L., *Nicotiana rustica* L., *Melampyrum arvense* L., *Orobanche cernua* Loefl. (*O. cumana* Wallr.), *Scrophularia scopolii* Hoppe ex Pers., *Veronica persica* Poir., *V. polita* Fr., *Plantago indica* L. (*P. arenaria* Waldst. & Kit.), *Galium humifusum* M.Bieb., *G. tricornutum* Dandy, ??*Typha* × *glaucula* Godr. (*T. × elata* Boreau), *Alopecurus myosuroides* Huds., *Bromus arvensis* L., *B. secalinus* L., *Elytrigia pontica* (Podp.) Holub, *Eragrostis minor* Host, *E. pilosa* (L.) P.Beauv., *Leymus karelinii* (Turcz.) N.N. Tzvelev, *Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh., *Setaria faberi* R.A.W.Her.

Инвазионный статус XI (3 балла, 71 вид).

Популяции таких видов в местах вселения неустойчивы, наблюдались только в трансформированных биотопах, в местах первого появления сохраняются крайне непродолжительное время, способность к размножению не отмечена: *Papaver orientale* L., *Adonis aestivalis* L., *Ranunculus sardous* Crantz, *Amaranthus cruentus* L., *Atriplex hortensis* L., *A. laevis* Ledeb. (*A. patens* (Litv.) Iljin), *Dysphania aristata* (L.) Mosyakin & Clemants, *D. ambrosioides* (L.) Mosyakin & Clemants, *Cerastium nemorale* M.Bieb., *Vitis vinifera* L., *Glycine max* (L.) Merr., *Ornithopus sativus* Brot., *Potentilla* Ч *collina* Wibel, *P. multifida* L., *Sanguisorba minor* Scop., *Cucumis melo* L., *C. sativus* L., *Mercurialis annua* L., *Camelina alyssum* (Mill.) Thell., *Crambe tatarica* Sebeyk, *Diploaxis tenuifolia* (L.) DC., *Erysimum canescens* Roth, *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss., *Lepidium sativum* L., *Rapistrum perenne* (L.) All., *R. rugosum* (L.) All., *Althaea officinalis* L., *Gossypium hirsutum* L., *Lavatera trimestris* L., *Malva neglecta* Wallr., *Aethusa cynapium* L., *Chaerophyllum aureum* L., *Sphallerocarpus gracilis* (Besser ex Trevir.) Koso-Pol., *Dipsacus sativus* (L.) Honck., *Valerianella dentata* (L.) Pollich, *Ambrosia psilostachya* DC., *Artemisia macrocephala* Jacquem. ex Besser, *Coreopsis grandiflora* Hogg ex Sweet, *C.*

tinctoria Nutt., *Helianthus petiolaris* Nutt., *Helminthotheca echioides* (L.) Holub, *Zinnia elegans* L., *Anchusa officinalis* L., *Symphytum caucasicum* M.Bieb., *Solanum physalifolium* Rusby, *S. rostratum* Dunal, *Orobanche ramosa* L., *Veronica filiformis* Sm., *V. opaca* Fr., *Plantago depressa* Willd., *Marrubium vulgare* L., *Mentha* × *piperita* L., *Cruciata laevipes* Opiz, *Rubia tatarica* (Trevir.) F.Schmidt, *Juncus trifidus* L., *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *Bromus commutatus* Schrad., *Cynosurus cristatus* L., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Elymus sibiricus* L., *Eragrostis suaveolens* A.K.Becker ex Claus, *Hordeum bogdanii* Wilensky, *Lolium multiflorum* Lam., *L. persicum* Boiss. & Hohen., *L. remotum* Schrank, *Puccinellia hauptiana* (Krecz.) Kitag., *P. tenuissima* (Krecz.) Pavlov, *Setaria italica* (L.) P.Beauv., *S. verticillata* (L.) P.Beauv., *Sorghum halepense* (L.) Pers., *Commelina communis* L.

Из 53 видов растений, включённых в «Чёрную книгу Средней России» [Виноградова и др., 2010], на северо-западе Приволжской возвышенности зарегистрировано большинство (50 видов). Не отмечены всего три вида: *Acorus calamus* L., *Poa supina* Schrad., *Reynoutria* × *bohemica* Chrték & Chrtková.

На основе разработанной шкалы инвазионных статусов чужеродных видов и полученного ранжированного списка чужеродной флоры в зависимости от степени инвазионности отдельных видов, составлен список наиболее опасных чужеродных растений флоры северо-запада Приволжской возвышенности, которые могут быть рекомендованы для внесения в региональные Чёрные книги и blak-list (табл. 1).

Вместо рассмотрения эколого-фитоценотической приуроченности, которая предсказуемо покажет доминирование сорных и культу-

Таблица 1. Наиболее опасные чужеродные виды растений в регионах северо-запада Приволжской возвышенности

Название вида	Наличие в региональных флорах*					
	РМ	Нижег.	Ульян.	Пенз.	ЧР	РТ
1. <i>Acer negundo</i>	+	+	+	+	+	+
2. <i>Amaranthus albus</i>	+	+	+	+	+	(+)
3. <i>Amaranthus retroflexus</i>	+	+	+	+	+	+
4. <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	+	+	+	+	+	(+)
5. <i>Amelanchier ovalis</i>	+	(+)	-	(+)	+	(+)
6. <i>Amelanchier spicata</i>	+	+	+	+	+	(+)
7. <i>Atriplex tatarica</i>	+	+	+	+	+	+
8. <i>Bidens frondosa</i>	+	+	+	+	+	+
9. <i>Bryonia alba</i>	+	+	+	+	(+)	(+)
10. <i>Bunias orientalis</i>	+	+	+	+	+	+
11. <i>Lepidium draba</i>	+	(+)	+	+	-	(+)
12. <i>Caragana arborescens</i>	+	+	+	+	+	+
13. <i>Iva xanthiifolia</i>	+	+	+	+	+	(+)
14. <i>Echinocystis lobata</i>	+	+	+	+	+	+
15. <i>Elaeagnus angustifolia</i>	+	(+)	+	(+)	-	(+)
16. <i>Elodea canadensis</i>	+	+	+	+	+	+
17. <i>Epilobium ciliatum</i>	+	+	+	+	+	(+)
18. <i>Epilobium pseudorubescens</i>	+	+	+	+	+	(+)
19. <i>Erigeron annuus</i>	+	+	+	+	+	(+)
20. <i>Erigeron canadensis</i>	+	+	+	+	+	+
21. <i>Festuca arundinacea</i>	+	+	+	+	-	-
22. <i>Fraxinus pennsylvanica</i>	+	(+)	+	+	(+)	(+)
23. <i>Galega orientalis</i>	+	+	+	+	+	-
24. <i>Galinsoga quadriradiata</i>	+	+	+	+	+	-
25. <i>Galinsoga parviflora</i>	+	+	+	+	+	(+)

Название вида	Наличие в региональных флорах*					
	РМ	Нижег.	Ульян.	Пенз.	ЧР	РТ
1. <i>Geranium sibiricum</i>	+	+	+	+	+	+
2. <i>Grossularia reclinata</i>	+	+	+	+	+	(+)
3. <i>Helianthus tuberosus</i>	+	+	+	+	+	(+)
4. <i>Heracleum pubescens</i>	+	+	+	+	+	+
5. <i>Hippophaë rhamnoides</i>	+	+	+	(+)	+	(+)
6. <i>Hordeum jubatum</i>	+	+	+	+	+	(+)
7. <i>Impatiens glandulifera</i>	+	+	+	+	+	(+)
8. <i>Inula helenium</i>	+	+	+	+	+	(+)
9. <i>Juncus tenuis</i>	+	+	+	+	+	(+)
10. <i>Kochia scoparia</i>	+	+	+	+	+	(+)
11. <i>Lepidium densiflorum</i>	+	+	+	+	+	(+)
12. <i>Lepidium latifolium</i>	+	(+)	(+)	(+)	+	(+)
13. <i>Lupinus polyphyllus</i>	+	+	+	+	+	(+)
14. <i>Lychnis chalconica</i>	+	+	+	+	+	(+)
15. <i>Malus domestica</i>	+	+	+	+	+	+
16. <i>Matricaria chamomilla</i>	+	+	+	+	+	+
17. <i>Oenothera biennis</i>	+	+	(+)	+	+	(+)
18. <i>Oenothera villosa</i>	–	–	(+)	(+)	–	–
19. <i>Onopordum acanthium</i>	+	+	+	+	+	(+)
20. <i>Physocarpus opulifolius</i>	+	+	+	+	+	(+)
21. <i>Populus alba</i>	+	(+)	(+)	(+)	+	(+)
22. <i>Puccinellia distans</i>	+	+	+	+	+	(+)
23. <i>Salsola tragus</i>	+	+	+	+	+	+
24. <i>Sambucus racemosa</i>	+	+	+	+	+	(+)
25. <i>Senecio viscosus</i>	+	+	+	+	+	(+)
26. <i>Sisymbrium volgense</i>	+	(+)	+	+	+	(+)
27. <i>Solidago canadensis</i>	+	+	+	+	+	(+)
28. <i>Solidago gigantea</i>	+	+	+	+	+	–
29. <i>Symphotrichum lanceolatum</i>	+	(+)	(+)	(+)	–	–
30. <i>Symphotrichum salignum</i>	+	+	+	+	+	(+)
31. <i>Ulmus pumila</i>	+	+	+	+	+	+
32. <i>Xanthium albinum</i>	+	+	+	+	+	+

Примечания: * Наличие в региональных флорах означает факт регистрации вида во флоре всей территории субъекта РФ, а не только в его части, расположенной на северо-западе Приволжской возвышенности, устанавливался на основе региональных флористических сводок; если вид зарегистрирован в регионе, он обозначен знаком +, если при этом не наблюдался на территории северо-запада Приволжской возвышенности, то обозначен (+), виды, отсутствующие в региональных сводках, обозначены знаком –.

Сокращённые названия регионов: РМ – Республика Мордовия, Нижег. – Нижегородская обл., Ульян. – Ульяновская обл., Пенз. – Пензенская обл., ЧР – Чувашская Республика, РТ – Республика Татарстан.

вируемых растений (что следует уже из самих понятий «чужеродный вид» и «иноземный вид»), для чужеродной флоры лучше выявлять соотношение видового богатства разных типов антропогенно трансформированных биотопов [Майоров и др., 2012]. На основе такого анализа можно будет давать оценку биотопам с точки зрения их «пригодности» для вселения чужеродных видов, и, как результат – показать наиболее инвазибельные типы местообитаний, в первую очередь, среди естествен-

ных. Группа естественных местообитаний понимается с той оговоркой, что ненарушенных природных биотопов в сельскохозяйственно освоенных регионах северо-запада Приволжской возвышенности почти не осталось, поэтому к естественным местообитаниям причисляются и ненарушенные, и слабонарушенные (когда сохранились структура сообщества и частично – виды-доминанты). Например, сбитые луга и степные участки, пригородные леса порослевого происхождения отнесены к

Таблица 2. Представленность чужеродных растений северо-западной части Приволжской возвышенности по типам местообитаний

Местообитания	Количество видов	
	абсолютное	%
Искусственные	382	94.1
<i>Рудеральные</i>	328	80.8
транспортные пути	273	67.3
в том числе железные дороги	250	61.4
прочие (в том числе пустыри, дворы, свалки)	220	54.3
<i>Сегетальные</i>	221	54.1
сады, огороды, компостные кучи	150	36.9
пашни, посевы, залежи, цветники, газоны	143	34.9
<i>Парки, озеленение, лесополосы</i>	98	24.1
Естественные	155	37.6
Леса	56	13.5
Степные участки: на чернозёмах	18	4.4
каменистые	24	5.9
песчаные	4	0.9
Луга: сухие и мезофитные	62	15.2
сырые	30	7.4
Низинные болота	7	1.7
Берега рек и отмели	29	6.9
Водные объекты	5	1.2

естественным биотопам, а высаженные парки и выгоны (где луговая растительность сменилась рудеральными группировками) – к искусственным.

Распределение чужеродных растений по биотопам показано в таблице 2.

Почти каждый вид чужеродной флоры отмечен более чем в одном типе биотопов, поэтому общая сумма видов по биотопам больше, чем число видов чужеродной фракции – 408, которое принято за 100%.

Больше всего чужеродных видов зарегистрировано на транспортных путях – 328, или 80.8% всей одноимённой фракции. Из транспортных путей наиболее значимыми в расселении инородных растений остаются железные дороги, на которых зарегистрировано 250 чужеродных видов (61.4%). На железнодорожных путях происходит относительно постоянное попадание диаспор и наблюдается биотопическая мозаичность. К специфическим рудеральным местообитаниям на полотне, на насыпи, в полосах между путями (грунт сухой и каменистый, часто обработан гербицидами) добавляются полосы отчуждения, контактирующие с соседними природными био-

топами. В полосах отчуждения формируются заросли кустарников, луговины (в том числе засоленные), разбиваются огороды или ведётся распашка, нередко мусорные места; по участкам с нарушенным дренажем образуются низинные болота. Неподальку от железных дорог наблюдаются все типы антропогенных биотопов региона: лесополосы, сады, огороды, пастбища, газоны, автомобильные дороги и т. п. Поэтому, кроме непреднамеренных инвазий, флора железных дорог обогащается за счёт «бегства» растений из культуры.

Своеобразную, хотя и относительно малочисленную группу составили чужеродные растения, зарегистрированные на степных местообитаниях – сохранившихся или восстанавливающихся фрагментах северной луговой степи. Такие участки на северо-западе Приволжской возвышенности являются наиболее уязвимым перед антропогенным воздействием типом естественных биотопов. Возможно, это обусловлено нестабильным субстратом по склонам речных долин, оврагов и балок (где, собственно, и сохранились фрагменты луговой степи), пастбищным использованием и близким соседством с сельхозугодиями, дач-

ными посёлками и грунтовыми дорогами. Чужеродных видов, когда-либо наблюдавшихся в степных урочищах, в общей сложности насчитывается 39. Видов, найденных на участках каменистой степи, оказалось больше, чем видов, зарегистрированных в лугово-степных сообществах. Возможно, каменистая степь более предпочтительна для вселения чужеродных растений в связи с подвижностью субстрата и невысоким видовым разнообразием местных видов, заселяющих открытые участки карбонатных пород, разреженностью популяций таких видов, фрагментированностью урочищ и расположением их на территориях с высокой сельскохозяйственной освоенностью. На наиболее редких для северо-запада Приволжской возвышенности участках песчаной степи зарегистрировано всего 4 вида чужеродных растений.

Часть чужеродных видов, обнаруженных в составе степных сообществ – это растения, наблюдавшиеся и на других типах биотопов, в первую очередь, искусственных. К таким видам относятся *Polygonum bellardii*, *Bassia scoparia*, *Polycnemon arvense*, *Silene chalconica*, *Silene noctiflora*, *Rosa spinosissima*, *Elaeagnus angustifolia*, *Hippophaë rhamnoides*, *Camelina microcarpa*, *Acer negundo*, *Sambucus racemosa*, *Lonicera tatarica*, *Senecio viscosus*, *Sonchus arvensis*, *S. asper*, *Cynoglossum officinale*, *Nepeta cataria*, *Festuca arundinacea*. 4 вида пока являются специфичными для каменистых степей: *Fumaria schleicheri*, *Chenopodium foliosum*, *Erucastrum gallicum*, *Cynosurus cristatus*. В Средней России эти растения считаются чужеродными [Маевский, 2014]. Однако для северо-запада Приволжской возвышенности отнесение этих видов к чужеродной фракции носит всё-таки условный характер, так как южнее и юго-восточнее изучаемой территории они находятся в пределах своих ареалов. Поэтому упомянутые 4 вида фактически занимают промежуточное положение между аборигенной и чужеродной фракциями местной флоры

Примечательно поведение на степных местообитаниях чужеродных древесно-кустарниковых растений, таких как *Rosa × dumalis*, *R.*

spinosissima, *Elaeagnus angustifolia*, *Acer negundo*, *Sambucus racemosa* и *Lonicera tatarica*. Массового их вселения в степные фитоценозы пока не наблюдается.

Оценка уязвимости типов местообитаний, прежде всего естественных, проведена путём выяснения, как распределяются по ним виды с разными инвазионными статусами (рис. 2).

Подтвердилось ведущее значение транспортных путей, прежде всего железных дорог, в расселении чужеродных растений, причём не только чужеродной фракции в целом, но и наиболее опасного её компонента – видов, максимально успешно адаптировавшихся в новых условиях. Если сравнивать число таких видов по разным типам открытых местообитаний со средней или недостаточной увлажнённостью (степные участки и сухие луга), то здесь ситуация более или менее выровненная по числу видов, но не по их качественному составу. Из видов, внедрившихся в сухие и мезофитные луга (*Oenothera biennis*, *Lupinus polyphyllus*, *Galega orientalis*, *Arabidopsis thaliana*, *Acer negundo*, *Sambucus racemosa*), на участках луговой степи наблюдаются все, кроме *Oenothera biennis*, а на участках каменистой степи по мергелисто-меловым выходам – *Acer negundo*, *Sambucus racemosa* и *Cynoglossum officinale*.

Интересно соотношение искусственных и естественных местообитаний в группах видов со статусами от 7 до 11. Понятно и без расчётов, что роль таких видов в составе естественных биотопов незначительна – до 25% видового богатства на все типы естественных биотопов. Здесь показательно распределение видов по искусственным местообитаниям, которыми эти растения пока и ограничиваются. Ведущая роль здесь – у транспортных путей (при этом видовое богатство увеличивается с уменьшением инвазионного статуса). Далее по значимости для первичного вселения (и уязвимости перед ним) следуют прочие рудеральные биотопы, сады, огороды и компостные кучи; уязвимость их всех увеличивается с увеличением статуса видов, а уязвимость транспортных путей – уменьшается. Уязвимость перед первичным вселением посевов, пашен и залежей можно назвать средней, возможно,

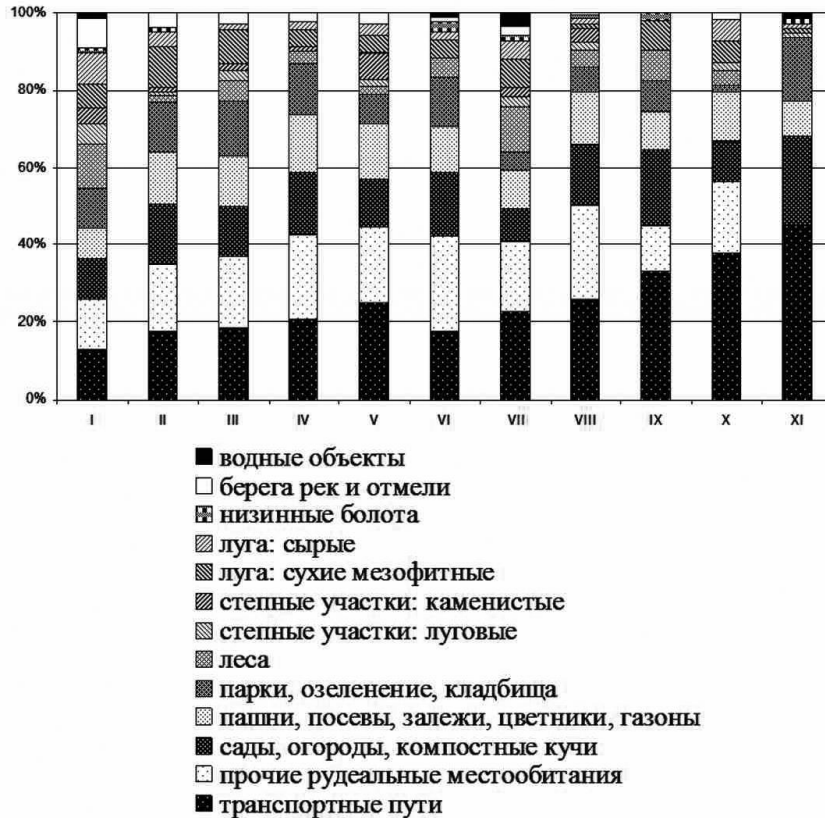


Рис. 2. Распределение чужеродной флоры северо-западной части Приволжской возвышенности по типам местообитаний и инвазионным статусам.

по причине ограниченности ассортимента иноземных видов (только возделываемые культуры и сопутствующие сорняки) и совершенствования методов борьбы с сеgetальными сорняками. Этого нельзя сказать про сады, цветники и огороды, особенно частные, где видовое богатство выращиваемых растений гораздо выше и в настоящее время мало, чем ограничено.

Наименьшее число чужеродных видов всех статусов отмечено на низинных болотах и водных объектах. Однако немаловажно учесть, что видов, внедрившихся в сообщество, может быть немного, но они могут полностью изменить фитоценоз. Например, практически все водоёмы со стоячей водой в настоящее время освоены *Elodea canadensis*, образующей нередко одновидовые заросли. Верховые и переходные болота среди биотопов, освоенных чужеродными видами, в регионе не представлены.

Заключение

На долю чужеземной фракции флоры северо-запада Приволжской возвышенности приходится около трети всего видового состава. По основным показателям систематической структуры изученная чужеродная флора сходна с флорами аридных континентальных территорий. В спектре биоморф среди чужеродных видов преобладают малолетние травы. Основной источник инвазий растений – более южные территории Евразии. Чужеродная флора в большинстве своём – результат случайного вселения, но не исключено увеличение числа видов – «беглецов» из культуры вместе с развитием системы озеленения, садоводства и цветоводства. Для оценки инвазионных характеристик следует применять комплексный подход, одновременно учитывающий такие параметры экологии каждого вида, как степень устойчивости на анализируемой территории, частота встречаемости в изучаемом регионе и его эколого-фитоценологические особенности.

Наиболее богаты чужеродными видами транспортные пути, прежде всего железнодорожные. Они же играют ведущую роль в проникновении и расселении самых опасных с точки зрения инвазионных свойств видов растений.

Благодарности

Авторы выражают благодарность всем коллегам – сотрудникам МГПИ им. М.Е. Евсевьева и МГУ им. Н.П. Огарёва, участвовавшим в проведении исследований; за помощь в определении гербария сотрудникам МГУ им. М.В. Ломоносова: В.С. Новикову, Ю.Е. Алексееву, С.Р. Майорову, О.В. Юрцевой; сотрудникам БИН РАН: Н.Н. Цвелёву, Р.В. Камелину, Д.В. Гельтману, И.О. Бузуновой, В.И. Дорофееву, А.К. Сытину, А.Н. Сенникову (университет г. Хельсинки, Финляндия); а также А.А. Хапугину (МГУ им. Н.П. Огарёва) – за ценные советы при оформлении статьи.

Работа частично выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану Ботанического сада УрО РАН по теме “Исследование и охрана фенотипического и генетического разнообразия флоры и растительности России” (регистрационный № АААА-А17-117072810011-1).

Литература

- Аверкиев Д.С., Аверкиев В.Д. Определитель растений Горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1985. 320 с.
- Агеева А.М. Флора бассейна реки Мокши в пределах Приволжской возвышенности: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2011. 549 с.
- Александрова К.И. Казакова М.В., Новиков В.Н., Ржевуская Н.А., Тихомиров В.Н. Флора Липецкой области. М.: Аргус, 1996. 376 с.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., 2004. 436 с.
- Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 496 с.
- Бармин Н.А. Адвентивная флора Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 302 с.
- Благовещенский В.В. Растительность Приволжской возвышенности в связи с её историей и рациональным использованием. Ульяновск: УлГУ, 2005. 715 с.
- Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск: Филиал МГУ, 1994. 116 с.
- Борисова Е.А. Инвазии древесных растений в природные сообщества Верхневолжского региона // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 24–30
- Буланый Ю.И. Флора Саратовской области: Дис. ... докт. биол. наук. М., 2010. 500 с.
- Васюков В.М. Растения Пензенской области. Пенза: Изд-во Пенз. гос. ун-та, 2004. 184 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Вьюкова Н.А. Адвентивная флора Липецкой и сопредельных областей: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1985. 16 с.
- Гафурова М.М. Сосудистые растения Чувашской Республики. Тольятти: Кассандра, 2014. 333 с.
- Камышев Н.С. К классификации антропохоров // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 11. С. 1613–1616.
- Коломыц Э.Г. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России / П.Ф. Маевский. 11-е изд. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2014. 635 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербачков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2012. 412+120 (цв.) с.
- Нотов А.А., Нотов В.А. Основные направления изучения генезиса адвентивного компонента флор // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия «Биология и экология». 2009. Вып. 14. С. 127–141.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварёва Е.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. М.: ООО «Типография левко»: Ин-т устойчивого развития: Центр экологической политики России, 2009. 84 с.
- Программы маршрутных региональных исследований // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983 / Отв. ред. Б.А. Юрцев. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. С. 225–226.
- Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Т. II. Тольятти: Кассандра, 2014. 295 с.
- Розенберг Г.С. Волжский бассейн: На пути к устойчивому развитию. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2009. 477 с.
- Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Чугунов Г.Г., Левин В.К., Майоров С.Р., Письмаркина Е.В., Агеева А.М., Варгот Е.В. и др. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): Монография / Под общ. ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Солянов А.А. Флора Пензенской области. Пенза: ПГУ им. В.Г. Белинского, 2001. 310 с.

- Чичёв А.В. Адвентивная флора железных дорог Московской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
- Щербаков А.В., Майоров С.Р. Инвентаризация флоры и основы гербарного дела: Методические рекомендации. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 50 с.
- Dumalisile L., Somers M.J. The effects of an invasive alien plant (*Chromolaena odorata*) on large African mammals. *Nature Conservation Research*. 2017. 2(4). P. 102–108. DOI: 10.24189/ncr.2017.048
- Fateryga V.V., Bagrikova N.A. Invasion of *Opuntia humifusa* and *O. phaeacantha* (Cactaceae) into plant communities of the Karadag Nature Reserve // *Nature Conservation Research*. 2017. 2(4). P. 26–39. DOI: 10.24189/ncr.2017.011
- Foxcroft L.C., Рульк P., Richardson D.M., Genovesi P. and MacFadyen S. Plant invasion science in protected areas: progress and priorities // *Biological Invasions*. 2017. 19 (5). P. 1353–1378. DOI: 10.1007/s10530-016-1367-z.
- van Kleunen M., Dawson W., Essl F., Pergl J., Winter M., Weber E., Kreft H., Weigelt P., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaño N., Chacón E., Chatelain C., Ebel A.L., Figueiredo E., Fuentes N., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit Kupriyanov A., Masciadri S., Meerman J., Morozova O., Moser D., Nickrent D.L., Patzelt A., Pelsler P.B., Baptiste M.P., Poopath M., Schulze M., Seebens H., Shu W., Thomas J., Velazco M., Wieringa J.J. and Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants // *Nature*. 2015. No. 525: 100–103. Doi: 10.1038/nature14910.
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G.L., Williamson M., Kirscher J. Alien plant in checklist and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists // *Taxon*. 2004. Vol. 53. No. 1. P.131 – 143.
- Schroeder F.-G. Zur Klassifizierung der Antropochoren // *Vegetatio*. 1969. Bd. 16, fasc. 5–6. S. 225–238.
- Silaeva T.B. Alien species of the flora in the Sura river basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. T. 2. No. 4. P. 15–23.
- Silaeva T.B., Ageeva A.M. Alien species in flora of the Moksha river basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. T. 7. No. 2. P. 182–188.
- The Plant List (Электронный документ// (<http://www.theplantlist.org/>)). Проверено 26.12.2017.

FEATURES OF NATURALIZATION OF ALIEN PLANTS IN THE NORTH-WEST OF PRIVOLZHSKAYA VOZVYSHENNOST'

Pismarkina E. V.^{a, *}, Silaeva T.B.^{b, **}

^aRussian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden, Ekaterinburg, 620144

^bN.P. Ogarev Mordovia State University, the city of Saransk, 430005

e-mail: *elena_pismar79@mail.ru; **tbsilaeva@yandex.ru

The paper presents data on taxonomic composition and features of naturalization of alien flora in the northwest of the Privolzhskaya Vozvyshennost' (Volga Upland). We have found that more southern regions of Eurasia are the main source of alien plants penetration into the northwestern part of the Privolzhskaya Vozvyshennost'. Groups of alien species are distinguished according to their invasive status on the basis of integral assessment of their naturalization, taking into account the following three parameters: distribution area, ecologic and phytocenotic confinement, and alien plant fastness in local plant communities. The biotopic structure of the alien flora has been revealed. We presents the list of plants included into the Black Data Book of the flora of the Central Part of European Russia, which are not registered on the studied territory, and recommendations for the black-lists compilation for the administrative regions in the northwest of the Privolzhskaya Vozvyshennost'.

Key words: Privolzhskaya Vozvyshennost' (Volga Upland), Middle Volga Region, alien and invasive plants, invasive status, naturalization, Black Data Book, biotope.

УДК: 595.324(574.583)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ *MOINA MICRURA* KURZ, 1875 (CRUSTACEA: MOINIDAE) В РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2017 Семёнова А.С.^{a,*}, Чугунов Вл.К.^{b,**}

^a Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
(ФГБНУ «АтлантНИРО»), г. Калининград, 236022;

^b Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН), п. Борок, 152742;
e-mail: * a.s.semenowa@gmail.com; ** vlad.tchougounov@gmail.com.

Поступила в редакцию 29.12.2017

В Вислинском заливе Балтийского моря был обнаружен новый для этого водоёма вид *Moina micrura* Kurz, 1875 (Crustacea: Cladocera). За прошедшие годы этот вид сформировал устойчивую оппортунистическую популяцию, которая может становиться доминантной при оптимальных абиотических и трофических условиях. К основным причинам успешной натурализации этого вида в Вислинском заливе, по-видимому, относится продолжающееся эвтрофирование залива, а также локальное потепление климата, отмеченное в последние десятилетия.

Ключевые слова: *Moina micrura*, зоопланктон, виды-вселенцы, Вислинский залив, Балтийское море.

Введение

Вислинский залив – крупнейшая эвтрофная солоноватоводная лагуна Балтийского моря. Первые исследования видового состава зоопланктона Вислинского залива и его количественного развития были обобщены немецкими учёными в конце XIX – начале XX в. [Schödler, 1866; Vanhöffen, 1917; Riech, 1927]. Затем зоопланктон залива изучался как польскими, так и российскими учёными [Rozanska, 1963; Жудова, 1978; Adamkiewicz-Chojnacka, 1983; Крылова, 1985; Науменко, 2008, 2010; Науменко, Судник, 2016]. В Вислинском заливе, согласно литературным данным [Vanhöffen, 1917; Rozanska, 1963; Крылова, 1985; Науменко, 2008, 2010; Науменко, Судник, 2016], зарегистрировано 32 вида ветвистоусых ракообразных, часть из которых, в основном фитофильных, в настоящее время не встречаются в его пелагиали [Дмитриева, Семёнова, 2012; Науменко, Судник, 2016]. В 2008–2016 гг. при исследовании зоопланктона данного залива нами был отмечен ряд видов, не указывавшихся предыдущими исследователями: *Camptocercus rectirostris* Schödler, 1862,

Daphnia galeata Sars, 1864, *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938, *Evadne anonyx* Sars, 1897, *Ilyocryptus agilis* Kurz, 1878, *Leydigia leydigi* (Schödler, 1863), *Podon leuckarti* (Sars, 1862) и представитель *Moina* gr. *micrura*, филогенетической ветви видов, выделяемой как по морфологическим, так и по молекулярно-генетическим данным [Bekker et al., 2016]. До настоящего времени для Вислинского залива указывалась лишь *Moina* sp. [Науменко, 2008, 2010; Науменко, Судник, 2016], что, возможно, соответствует единичным находкам. С учётом этих видов в заливе на протяжении всего периода его исследований было зарегистрировано 40 видов кладоцер.

Целью нашей работы было установить видовую принадлежность нового для Вислинского залива представителя рода *Moina*, выявить возможные причины его успешного вселения, а также проследить за его натурализацией в этом водоёме.

Материал и методика

Исследования зоопланктона российской части Вислинского залива были выполнены в

2008–2017 гг. Пробы отбирали ежемесячно с марта – апреля по октябрь – декабрь на пяти – девяти стандартных мониторинговых станциях АтлантНИРО (рис. 1): № 1 (54°40'50"N, 20°20'00"E), № 2 (54°39'20"N, 20°13'30"E), № 3 (54°37'60"N, 20°07'20"E), № 4 (54°40'80"N, 20°01'75"E), № 5 (54°34'80"N, 20°04'30"E), № 6 (54°34'40"N, 19°54'80"E), № 7 (54°31'50"N, 19°51'70"E), № 9 (54°36'88"N, 19°55'52"E) и № 10 (54°37'50"N, 20°01'50"E) пяти или шести литровым батометром (в поверхностном, среднем и придонном слое), концентрировали через мельничный газ № 70 (размер ячеек 68 мкм) и фиксировали 4%-м раствором формалина с сахарозой [Haney, Hall, 1973]. Обработку проб и расчёт основных характеристик зоопланктона проводили по стандартной методике [Киселёв,

1969; Методические..., 1984]. Данные по солёности воды были получены на тех же станциях, во время отбора проб зоопланктона. Данные по температуре воды с 1976 по 2016 г. были получены в результате ежедневных измерений на станции Гидрометцентра России в Вислинском заливе и переданы для использования в ФГБНУ «АтлантНИРО».

Было проведено сравнение моин из Вислинского залива (сборы 2014 г.) и особей родственных видов, выращенных клонально в лаборатории из коллекции живых культур Cladocera ИБВВ РАН (страна происхождения и номер каждой культуры приведены в скобках): *M. affinis* Birge, 1893 (США, 11DD_Ma01), *M. weismanni* Ishikawa, 1896 (Узбекистан, 08UG2_Mw01), *M. dubia* Guerne & Richard, 1892 (Эфиопия, 15/2NE1_Md01), *M.*

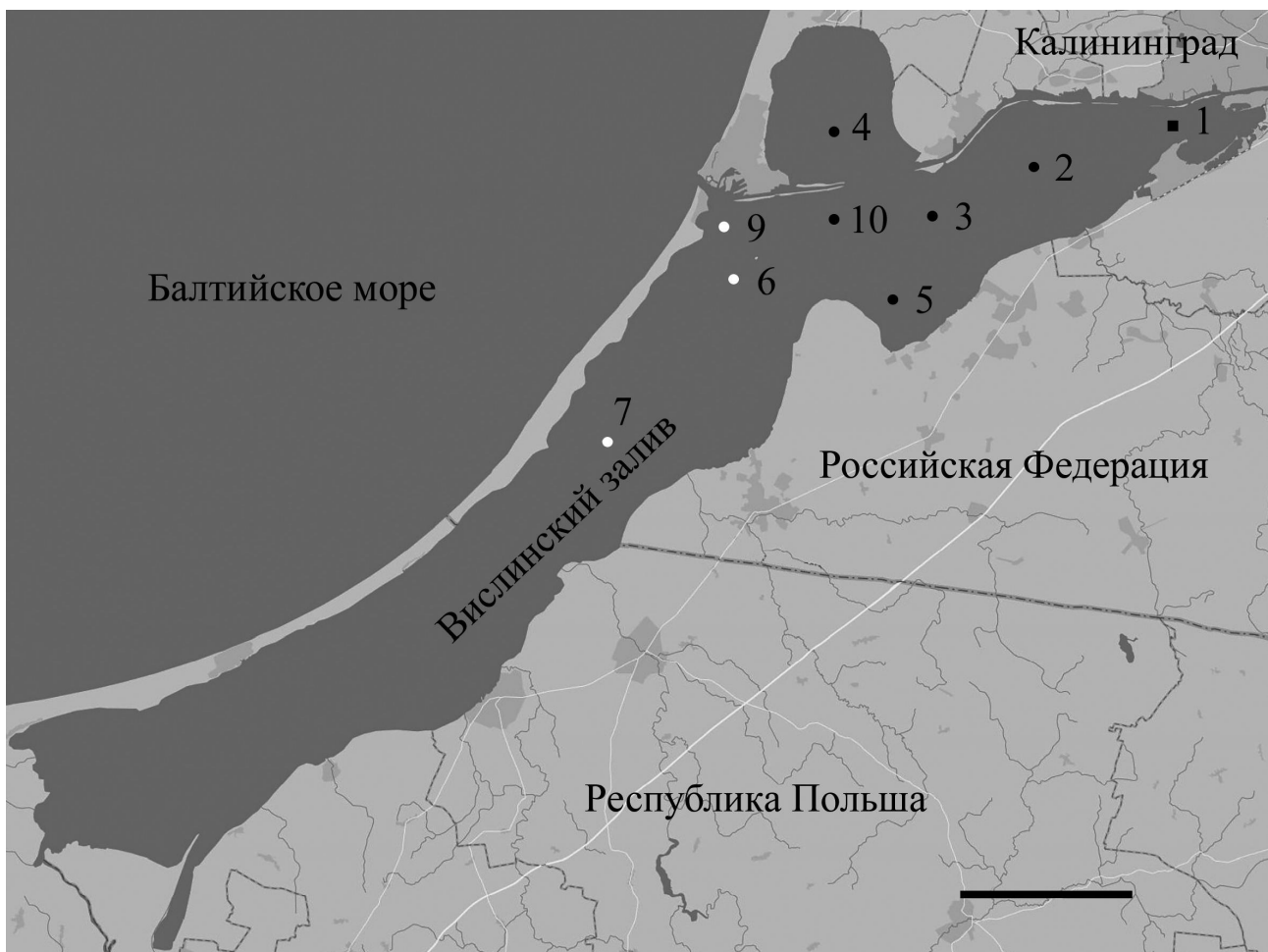


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб в российской части Вислинского залива Балтийского моря. Цифрами обозначены станции отбора проб. Чёрный квадрат – станция первого обнаружения *Moina micrura*, чёрные точки – станции дальнейшего распространения вида, белые точки – станции, на которых вид до сих пор отмечен не был. Масштаб – 10 км.

cf. *dubia* Guerne & Richard, 1892 (Рыбинское вдхр., 10Rrl_Md01, Черепетское вдхр., 12ZC_Md01) и *M. cf. micrura* Kurz, 1875 (Эфиопия, 15/2NE3_Mmi01).

Для установления видовой принадлежности фиксированные особи *Moina* были препарированы в молочной кислоте (80%) и окрашены кислым фуксином (0.03%-й спиртовой раствор с добавлением уксусной кислоты) для световой микроскопии (Carl Zeiss и Keyence VHX-1000) или подготовлены для сканирующей электронной микроскопии (JEOL JSM-6510VL) методом лиофилизации с последующим наклеиванием на алюминиевые столики и напылением золотом.

Полученные результаты и обсуждение

Морфология *Moina* из Вислинского залива полностью соответствует описанию *M. micrura*

Вильгельма Курца [Kurz, 1875] и таковым в последующих полных ревизиях рода [Goulden, 1968; Смирнов, 1976]. Голова и раковина без щетинок. Голова самки типичной для подрода формы, с супракулярным понижением (рис. 2). На нижнем крае створок раковины от 12 до 18 крупных щетинок, щетинки нижнезаднего края сгруппированы по 6–8. На постабдомене 6–7 перистых зубцов. Дорсальные сетулы латерального (внешнего) края постабдоминального коготка разделены на 2 группы, в базальной группе 15–20 сетул, которые практически не отличаются размером от сетул проксимальной группы; вентральных сетул коготка 7–9. Предпоследний эндит первой торакальной конечности с небольшой перистой щетинкой. В отсутствии голотипа и до проведения молекулярно-филогенетического исследования возможно предположить, что данная популяция

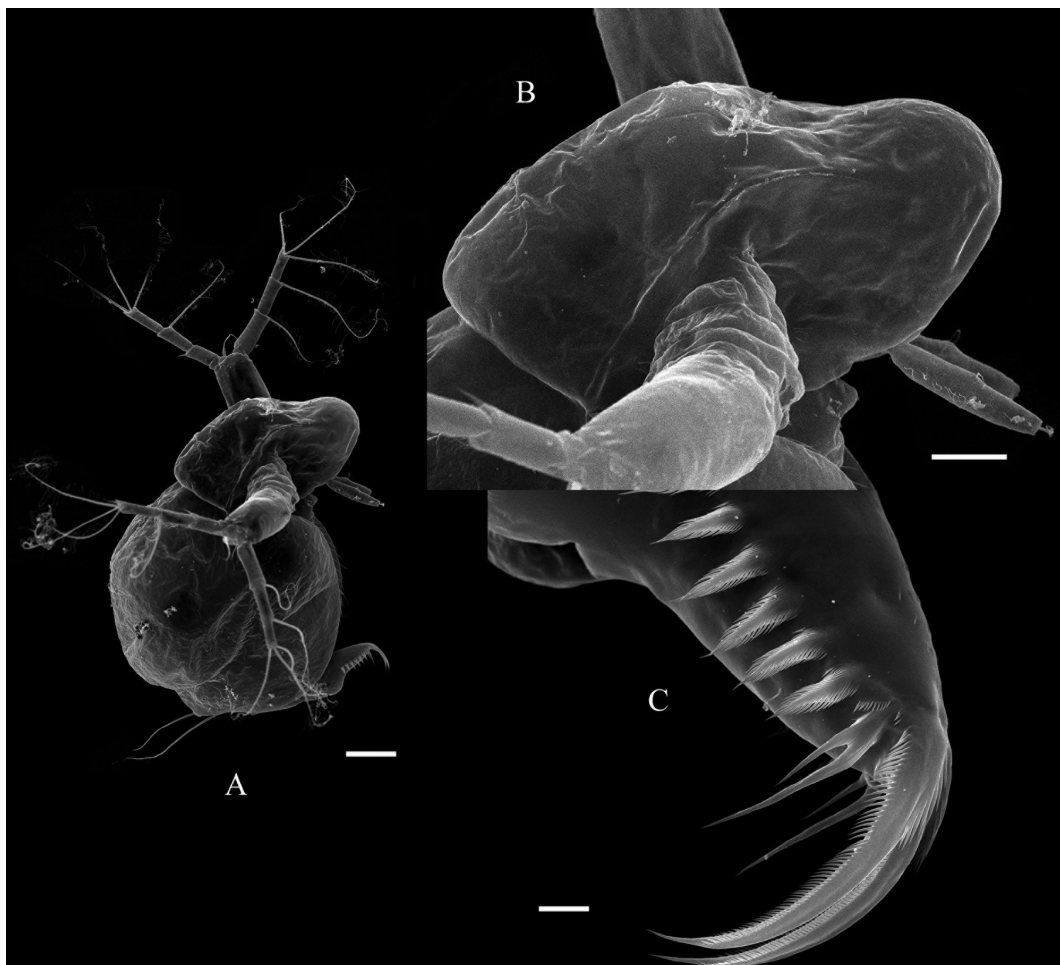


Рис. 2. *Moina micrura* из пелагиали Вислинского залива Балтийского моря. **А** – общий вид самки; **В** – голова и первые антенны; **С** – постабдомен с постабдоминальными коготками. Масштаб: **А** – 100 μm , **В** – 50 μm , **С** – 10 μm .

относится к *Moina micrura* Kurz, 1875 *sensu stricto*, которая по данным Адама Петрусека (Карлов университет, Прага, Чешская Республика) распространена в западной Палеарктике, с генетическим подтверждением – Центральная Европа и Государство Израиль [Petrusek, персональное сообщение].

Сравнение морфологии постабдоминальных коготков (рис. 3), как важных диагностических структур, показывает, что для предстоящей ревизии рода *Moina* необходимо деталь-

ное переописание практически всех видов, описанных в XIX–XX вв. В дополнение к уже используемым морфологическим признакам необходимо учитывать количество и размер вентральных сетул постабдоминальных коготков и разделение дорсальных сетул на 2 или 3 группы, а также расположение латеральных щетинок антенны I (линейное или сгруппированное по три). Необходимо учитывать пластичность морфогенеза, свойственную многим кладоцерам, и в некоторых случаях различия

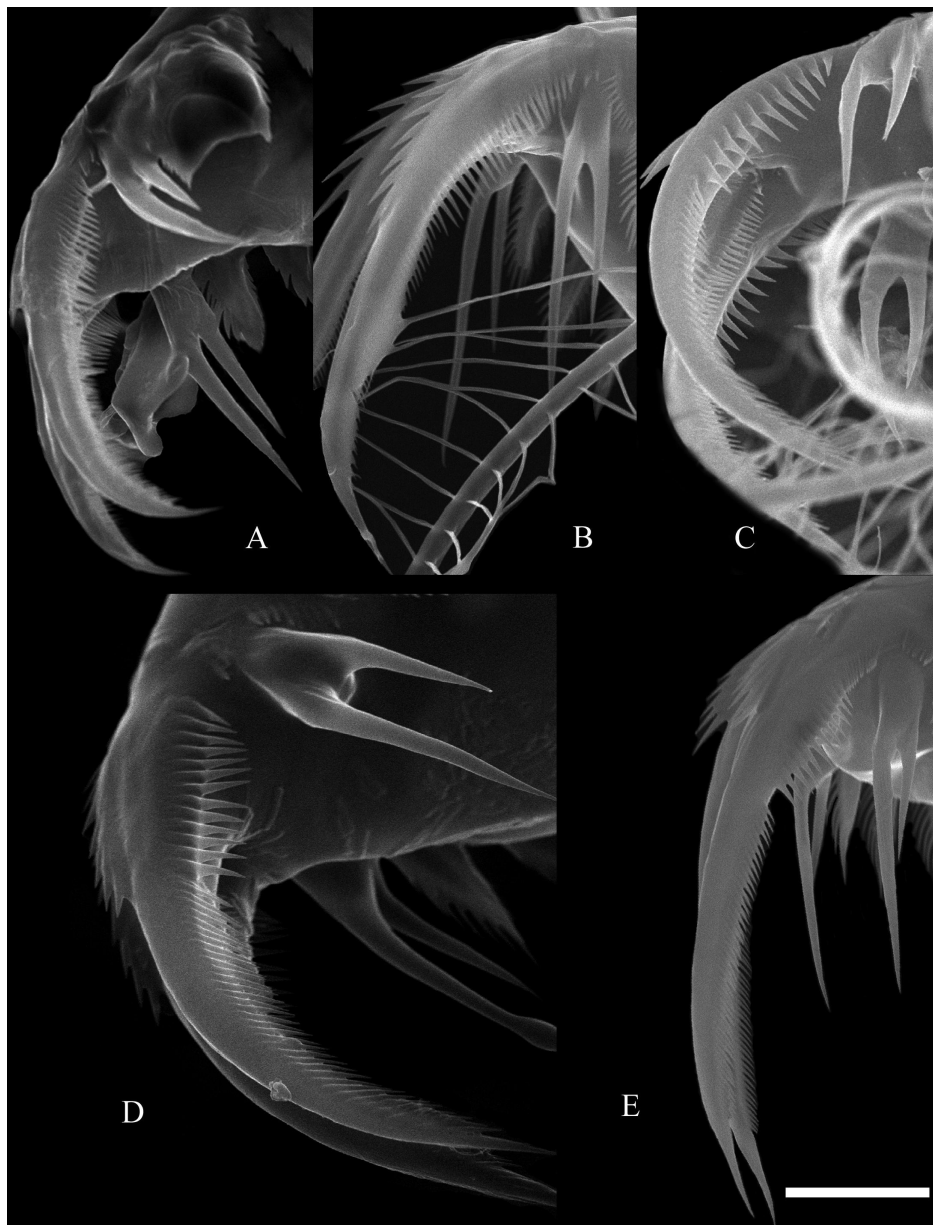


Рис. 3. Постабдоминальные коготки исследованных близкородственных видов *Moina*. **А.** *M. weismanni*, Узбекистан. **В.** *M. cf. micrura*, Эфиопия. **С.** *M. cf. dubia*, Россия. **Д.** *M. dubia*, Эфиопия. **Е.** *M. affinis*, США. Масштаб – 10 μm .

самок, развивавшихся из латентных и субитанных яиц, что возможно только на контролируемых лабораторных культурах.

Впервые *M. micrura* была нами обнаружена в августе 2014 г. в пелагиали российской части акватории Вислинского залива на станции 1, расположенной недалеко от места впадения в залив р. Преголя (рис. 1). В пробе вид был представлен единственной самкой длиной 0.5 мм несущей 4 партеногенетических яйца (таблица). В сентябре 2014 г. этот вид был обнаружен вновь на той же станции, но был представлен уже 4 особями, длиной 0.5–0.6 мм, это также были самки, часть из них несла партеногенетические яйца. Роль вида в зоопланктоне также была невелика – 0.2% от суммарной численности. В августе 2015 г. *M. micrura* была отмечена уже на пяти станциях Вислинского залива: на станции 1, где вид был обнаружен впервые, а также на станциях 2, 3, 4 и 10, расположенных рядом с ней (рис. 1, таблица). Численность *M. micrura* на станции 1 в августе 2015 г. выросла в 8 раз, по сравнению с численностью, отмеченной в августе 2014 г.

На других станциях численность *M. micrura* была в 3–23 раза выше, чем на станции 1. Вид также, как и в 2014 г., был представлен самками длиной от 0.4 до 1 мм, часть из которых несла партеногенетические яйца.

В августе 2015 г. *M. micrura* впервые вошла в состав комплекса доминирующих видов, её обилие на станциях обнаружения составляло от 1.5 до 11.6% суммарной численности зоопланктона, вклад по биомассе был ещё выше – 3.4–14.7% от суммарной биомассы зоопланктона.

В августе 2016 г. *M. micrura* была отмечена на четырёх станциях и в сентябре – на одной станции, но уже не входила в состав комплекса доминирующих видов. Данный вид в августе 2016 г. вносил от 0.1 до 1.9% суммарной численности зоопланктона и 0.1–7.4% от суммарной биомассы зоопланктона. В сентябре на станции 1 вклад *M. micrura* составлял 1.5% по численности и 1.3% по биомассе.

В начале сентября 2017 г. *M. micrura* была отмечена на четырёх станциях. Как и в 2015 г., входила в состав комплекса доминирующих

Таблица. Динамика распространения *Moina micrura* и параметры среды на различных станциях Вислинского залива в 2014–2017 гг.

Дата отбора проб	№ станции	Численность, экз./м ³	Средняя длина, мм	Плодовитость, яиц/экз.	Температура, °С	Солёность, ‰
08.08.2014	1	72	0.50	4.00	23.43	4.9
10.09.2014	1	222	0.55	0.50	17.04	4.5
20.08.2015	1	603	0.75	0.30	19.37	5.5
	2	14000	1.00	0	20.65	5.3
	3	8000	0.59	0.29	19.51	5.6
	4	2067	0.63	0.50	19.69	5.8
	10	4469	0.51	0.18	20.00	6.5
15.08.2016	3	134	0.50	0	19.29	4.4
	4	67	0.35	0	19.97	5.1
	5	2000	0.30	0	20.01	5.2
	10	2000	0.75	3.00	19.87	4.7
13.09.2016	1	2201	0.53	0.67	20.66	2.8
06.09.2017	1	18603	0.55	1.78	17.63	2.5
	2	2670	0.36	0	17.60	2.9
	3	268	0.45	0	17.86	4.3
	4	67	0.45	0	17.94	4.9

видов. Её обилие на станциях обнаружения составляло от 0.1 до 24.5% суммарной численности зоопланктона, вклад по биомассе составлял от 0.1 до 30.2% от суммарной биомассы зоопланктона. Численность популяции *M. micrura*, а также доля вида по численности и по биомассе зоопланктона на станции 1 в сентябре 2017 г. были максимальными за весь период исследований. Таким образом, в межгодовой динамике *M. micrura* на протяжении периода исследований наблюдаются летние всплески численности различной интенсивности и высокая пространственная неоднородность.

Moina cf. micrura нередко появляется в зоопланктоне водохранилищ Европейской части России. *M. micrura* была обнаружена в 1973 г. в подогретых водах Конаковской ГРЭС (Иваньковское вдхр., верхнее течение Волги) при пониженном уровне и, как следствие, прогреве воды выше среднего [Столбунова и др., 1975, Slynko et al., 2002]. В 1974 г. в литорали Рыбинского вдхр. около г. Череповец была зафиксирована единичная вспышка численности *M. micrura* [Мордухай-Болтовской и др., 1975]. По нашим данным, в современной фау-

не около Конаковской, Костромской и Черепетской ГРЭС, а также в водоёме-охладителе Нововоронежской АЭС обитает *M. cf. dubia*. Локальное повышение температуры аномально жарким летом 2010 г. привело к тому, что летом и в начале осени 2010–2011 гг. *M. cf. dubia* в массе встречалась в литорали Рыбинского вдхр. около п. Борок (наши данные), также этот же вид, обозначенный, как *M. micrura*, был встречен и в пелагиали [Соколова, 2012].

В августе в Вислинском заливе среди ветвистоусых ракообразных доминируют, как правило, *Diaphanosoma mongolianum* и *D. brachyurum*, а в более тёплые годы к ним добавляются *Chydorus sphaericus* и *Cercopagis pengoi*, в 2015 г. значительную долю от численности ветвистоусых ракообразных составляла *M. micrura* (рис. 4). Схожие процессы были отмечены и в других водоёмах. Так, при эвтрофировании озера Донгху в Китае [Yufeng et al., 1999] произошла смена доминирующих видов с представителей р. *Daphnia* на *D. brachyurum* и *M. micrura (sensu lato)*. В целом, представители *Moina gr. micrura* предпочитают постоянные, непересыхающие высокопродуктивные [Petrušek, 2002], тропические водо-

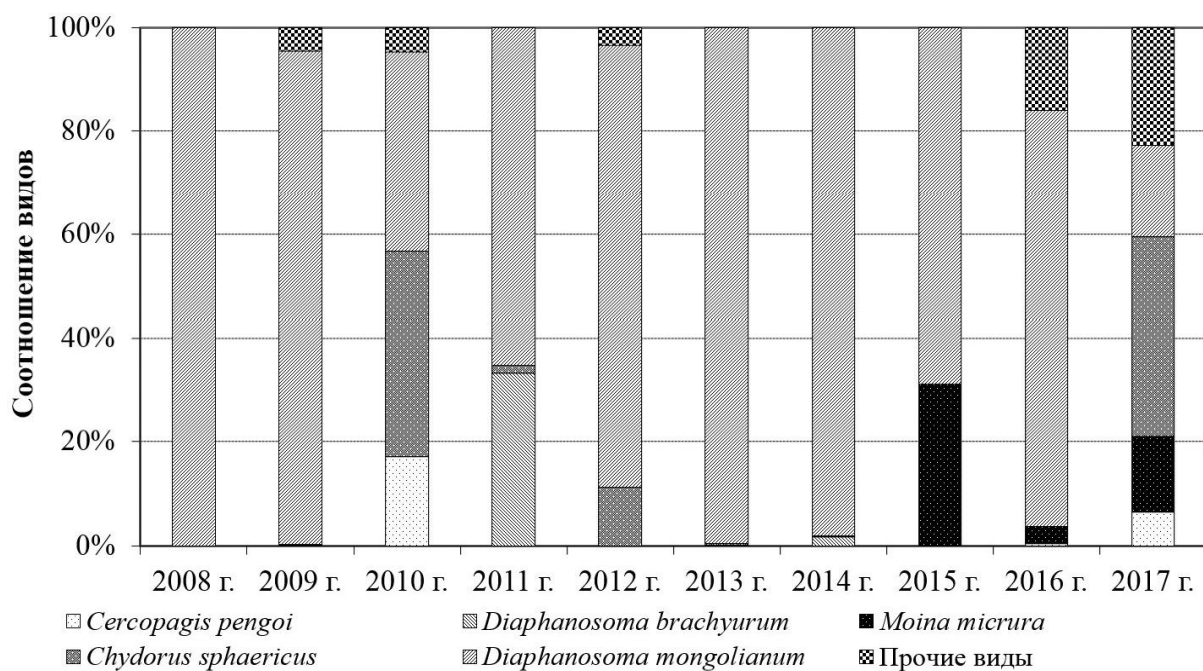


Рис. 4. Динамика доминирующих видов ветвистоусых ракообразных Вислинского залива по численности в августе 2008–2016 гг., начале сентября 2017 г.

ёмы, а в умеренном климате – тёплые периоды года и подогретые воды. По нашим данным (не опубликовано), у некоторых видов *M. gr. micrura*, включая популяцию из Вислинского залива, реакция избегания выражена сильнее [по методике Pietrzak et al., 2017 с изменениями], чем у видов *M. gr. macroscopa* и *M. gr. brachiata* [по Bekker et al., 2016], которые предпочитают временные водоёмы, тем самым избегая выедания рыбами.

Пути проникновения *M. micrura* в Вислинский залив ясны не до конца. Высока вероятность выхода мойны в залив из высокотрофных водохранилищ на реках, впадающих в залив, например, из Вислы, где *M. micrura* была отмечена во Влоцлавском вдхр. [Wisniewski, Bledzki, 1989]. В таком случае промежуточный этап вселения должен был бы проходить в литорали залива, но подробные гидробиологические исследования литорали Вислинского залива в эти годы не проводились. В октябре 2015 г. *M. micrura* также была найдена нами в нижнем течении р. Преголи, куда она, возможно, проникла из Вислинского залива в результате нагонных ветров, которые часто отмечаются в осенний период, так как мойна не указывается ни для водоёмов Калининградской обл., согласно последней сводке [Шибяева и др., 2013], ни для р. Преголи, по данным многолетних исследований [Полунина, 2014]. Ещё один путь проникновения видов-вселенцев в Вислинский залив – это балластные воды. Все суда, заходящие в порт Калининграда, проходят по Калининградскому морскому каналу, который является частью Вислинского залива. Латентные яйца *M. micrura* были обнаружены в балластных водах и могут переноситься этим путём на большие расстояния [Bailey et al., 2003; Alekseev et al., 2010]. Классический способ расселения кладоцер водоплавающими птицами [Proctor, 1964] тоже исключить нельзя.

Вислинский залив относится к высокотрофным водоёмам. В последние годы темпы его загрязнения и эвтрофирования продолжают быть высокими, так 1974–1976 гг. средняя для российской акватории залива годовая первичная продукция составляла $276 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$

[Крылова, 1984], а в 2001–2009 гг. она была $316\text{--}487 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ [Александров, 2010]. Такой тренд отмечен и по показателям фито- и зоопланктона [Дмитриева, Семёнова, 2012]. К одним из факторов, несколько замедляющих процесс эвтрофирования, относится водообмен с Балтийским морем через пролив [Александров, 2010], поэтому как уровень первичной продукции, так и степень эвтрофирования района залива, примыкающего к проливу, существенно ниже по сравнению с районом впадения р. Преголи, где нами и была обнаружена *M. micrura*.

Вислинский залив по показателям солёности можно классифицировать как опреснённый морской водоём, среднемноголетняя солёность в нём составляет 3.7‰ [Александров, 2010] и подвержена значительным сезонным, межгодовым и пространственным колебаниям. Этот залив, как эстуарий, занимает промежуточное положение между пресноводными и морскими экосистемами, поэтому процесс вселения в него новых видов ветвистоусых ракообразных двунаправленный: в него вселились и понто-каспийские онихоподы *C. pengoi* и *E. anonychus*, и пресноводный вид *M. micrura*.

Основным параметром среды, сдерживающим распространение пресноводной мойны в Вислинский залив (таблица), является солёность [Santangelo et al., 2008]. Процесс переключения осмотической и ионной регуляции гидробионтов весьма сложен [Мартемьянов, 2017], требует больших энергетических затрат и, очевидно, крупных генетических изменений. Виды *M. gr. micrura* сильно различаются по реакции на солёность: встречаются до солёности 7.8‰ [Flössner, 1972], имеют высокую смертность при повышении солёности до 6‰ [Alam et al., 1993], обитают при 3–4‰ и успешно культивируется при 15‰ [Светличный, Губарева, 2002] и даже дают вспышки численности при солёности 19–20‰ [Jones et al., 2016]. Корректность определения видов *M. gr. micrura* в этих гидробиологических исследованиях нуждается в подтверждении, но такой разброс экологических данных согласуется с высоким генетическим разнообразием [Petrušek et al., 2004; Nédli et al., 2014; Bekker et al., 2016] морфологически хорошо раз-

личающихся видов (рис. 2, рис. 3), которые условно называются криптоическими.

Однако, солёность помимо прямого физиологического действия на организм (в первую очередь, влияния катионов натрия) имеет не прямые экологические эффекты на особей [Santangelo et al., 2008]. Так, при вселении пресноводного вида в солоноватые воды может снижаться трофическая конкуренция или повышаться качественная обеспеченность необходимыми питательными веществами. В лабораторных экспериментах с различными стандартными культурами *Chlorella* spp. и *Scenedesmus* spp. нами было показано, что все исследованные виды *M. gr. micrura* либо не приступали к образованию латентных яиц, либо отложенные яйца были не жизнеспособны. Это наблюдение частично подтверждается [Azuraidi et al., 2013] массовой продукцией латентных яиц *M. micrura (sensu lato)* при кормлении морской водорослью *Nannochloropsis oculata*, продуцирующей эйкозопентаеновую жирную кислоту, содержание которой в пище лимитирует гаметогенез у *Daphnia* [Abrusán et al., 2007]. Следовательно, видовой состав фитопланктона солоноватоводной пелагиали Вислинского залива может облегчать и стимулировать натурализацию *M. micrura*. Так как

продолжающееся эвтрофирование внутренних вод увеличивает риск цветения цианобактерий дополнительно необходимо упомянуть плохую изученность селективного действия спектра цианобактериальных токсинов на различные виды зоопланктона [Nandini et al., 2017] и на величину конкурентных и других биотических взаимодействий в планктоне в целом [Tang et al., 2017]. Можно предположить, что популяция мойн Вислинского залива была преадаптирована к негативным эффектам цианобактерий в высокотрофных, цветущих реках и водохранилищах Центральной Европы.

Наряду с эвтрофированием в последние десятилетия на акватории Вислинского залива по данным ежедневных наблюдений Гидрометцентра России отмечается локальное повышение среднегодовой температуры воды (рис. 5). Всё это свидетельствует о том, что в последние два десятилетия в заливе были созданы благоприятные условия как для вселения, так и для успешной натурализации *M. micrura*, которая в благоприятных условиях даёт регулярные вспышки численности. Обладая относительно низкой плодовитостью (в первой кладке до 4–6 яиц, у других мойн – до 20), эта мойна имеет очень короткий период развития яиц (меньше суток), что позволяет популяции

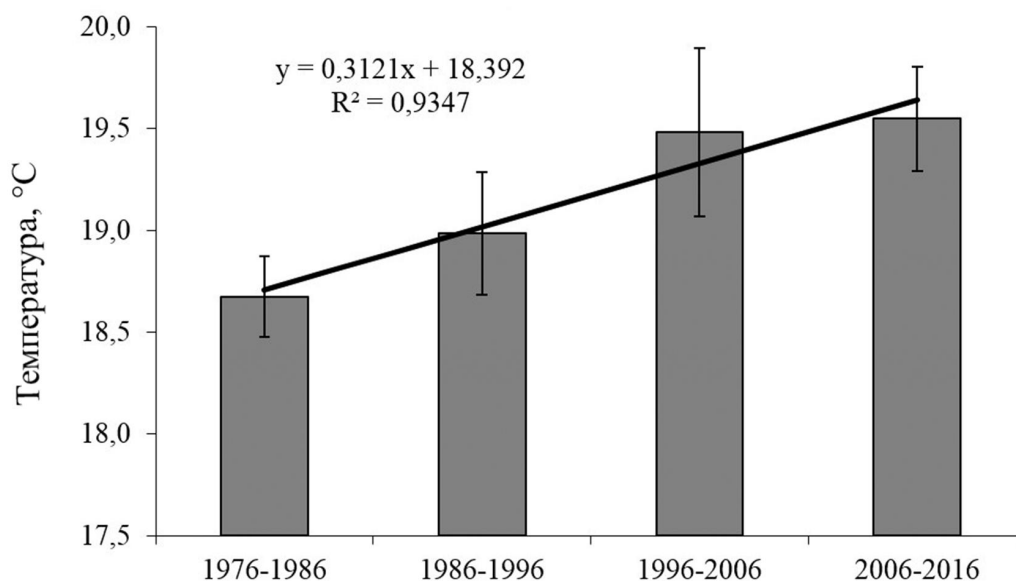


Рис. 5. Изменение среднегодовой температуры воды в Вислинском заливе в 1976–2016 гг.

в оптимальных условиях увеличивать свою плотность чрезвычайно быстро. Большие временные интервалы между пробами не позволяют судить о реальной, краткосрочной динамике этого вида в Вислинском заливе, что объясняет значительные межгодовые колебания максимальной численности. Тем не менее, именно отсутствие в редких пробах самцов и самок с латентными яйцами свидетельствует, что *M. micrura* сформировала в этом заливе устойчивую популяцию и банк латентных яиц, который регулярно позволяет быстро формировать вспышки численности при оптимальных условиях и с некоторым запаздыванием по отношению к максимальному прогреву воды.

В заключение необходимо отметить сложность репрезентативного определения видов *Moina* до полной ревизии рода фауны мира на основе молекулярно-филогенетических данных и морфологического переописания большинства видов. На данный момент нет ни одного определителя, который бы удовлетворительно работал на фауне мойн даже таких хорошо исследованных территорий, как Западная Европа или Европейская часть России. Для проверки диагноза можно рекомендовать список валидных видов кладоцер [Kotov et al., 2013, с изменениями по Bekker et al., 2016].

Эволюция предков Moinidae и Daphniidae проходила в направлении адаптации к астатичным условиям внутренних вод, которые характеризуются высокой скоростью и широким диапазоном колебаний абиотических параметров среды и биологических процессов. Имея физиологические адаптации к резким перепадам минерализации из-за испарения воды, обитающие во временных водоёмах виды *Moina* gr. macradora, последние десятилетия распространяются в Южной Америке [Paggi, 1997, Elmoor-Loureiro et al., 2010, Vignatti et al., 2013] даже в солёных озёрах. Недавно в солоноватом заливе в Бразилии была обнаружена *Moina dumonti*, обитающая во временных водоёмах Центральной Америки [da Silva Farias et al., 2017]. С распространением аквакультуры, антропогенным эвтрофированием и климатическими изменениями виды *Moina* gr. *micrura* бу-

дут всё чаще заселять новые водоёмы, а развитие филогении и систематики семейства Moinidae позволит своевременно и репрезентативно фиксировать такие изменения в нашей динамично изменяющейся биосфере.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690101-2).

Литература

- Александров С.В. Первичная продукция планктона в лагунах Балтийского моря (Вислинский и Куршский заливы). Калининград: АтлантНИРО, 2010. 227 с.
- Дмитриева О.А., Семёнова А.С. Сезонная динамика и трофические взаимоотношения фито- и зоопланктона в Вислинском заливе Балтийского моря // Океанология. 2012. Вып. 52. № 6. С. 851–856.
- Жудова А.М. Зоопланктон Вислинского залива и его динамика // Гидробиологический журнал. 1978. Т. 14. № 1. С. 65–70.
- Киселёв И.А. Планктон морей и континентальных водоёмов. М.: Наука, 1969. Т. 1. 657 с.
- Крылова О.И. Функционирование планктона и бентоса Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря в связи с их экологическими различиями: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т эвол. морфологии и экологии животных, 1984. 23 с.
- Крылова О.И. Функционирование планктона и бентоса Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря в связи с их экологическими различиями / АтлантНИРО. Калининград, 1985. 225 с. Деп. в ЦНИИТЭИРХ. 21.10.85; № 714-рх.
- Мартемьянов В.И. Современные представления о механизмах транспорта ионов натрия пресноводными гидробионтами из внешней среды // Биологические мембраны. 2017. Т. 34. № 2. С. 79–90.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Столбунова В.Н., Ривьер И.К. О нахождении *Moina brachiata* (Jurine 1820) *M. micrura* (Kurz 1874) в Рыбинском водохранилище // Информ. бюл. Биол. внутр. вод. 1975. № 28. С. 21–26.
- Науменко Е.Н. Видовой состав зоопланктона Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Труды зоологического института РАН. 2008. Т. 312. № 1/2. С. 155–164.
- Науменко Е.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря: Монография. Калининград: АтлантНИРО, 2010. 198 с.

- Науменко Е.Н., Судник С.А. Видовое разнообразие ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera Latreille, 1829) эстуариев Калининградской области (обзор) // Известия КГТУ. 2016. № 40. С. 23–33.
- Полунина Ю.Ю. Сезонный цикл развития зоопланктона нижнего течения реки Преголи // Известия КГТУ. 2014. № 32. С. 39–46.
- Светличный Л.С., Губарева Е.С. Особенности метаболической реакции на изменение концентрации кислорода у *Moina micrura* (Cladocera), выращенных при гипо- и нормоксии // Гидробиологический журнал. 2002. Т. 38. № 4. С. 35–44.
- Смирнов Н.Н. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 16. Вып. 3. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Л.: Наука, 1976. 237 с.
- Соколова Е.А. Влияние аномально высокой температуры на зоопланктон Рыбинского водохранилища // Материалы всероссийской конференции «Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ», Борок, 22–26 октября 2012 г. С. 274?276.
- Столбунова В.Н., Ривьер И.К., Пидгайко М.Л. Новые для Ивановского водохранилища виды планктонных Cladocera // Информ. бюл. Биол. внутр. вод. 1975. № 28. С. 33–36.
- Шибалева М.Н., Масюткина Е.А., Матвеева Е.П., Охупкина А.А. Видовое разнообразие зоопланктона как показатель экологического состояния водоёмов Калининградской области // Известия КГТУ. 2013. № 28. С. 153–163.
- Abrusán G., Fink P., Lampert W. Biochemical limitation of resting egg production in *Daphnia* // Limnology and oceanography. 2007. Vol. 52. No. 4. P. 1724–1728.
- Adamkiewicz-Chojnacka B. Dynamics of the Vistula Lagoon zooplankton numbers // Oceanologia. 1983. No. 16. P. 99–132.
- Alam M.J., Ang K.J., Cheah S.H. Use of *Moina micrura* (Kurz) as an *Artemia* substitute in the production of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) post-larvae // Aquaculture. 1993. Vol. 109. No. 3–4. P. 337–349.
- Alekseev V., Makrushin A., Hwang J.-S. Does the survivorship of activated resting stages in toxic environments provide cues for ballast water treatment? // Marine pollution bulletin. 2010. Vol. 61. No. 4. P. 254–258.
- Azuraidi O.M., Yusoff F.M., Shamsudin M.N., Raha R.A., Alekseev V.R., Matias-Peralta H.M. Effect of food density on male appearance and ephippia production in a tropical cladoceran, *Moina micrura* Kurz, 1874 // Aquaculture. 2013. Vol. 412–413. P. 131–135.
- Bailey S.A., Duggan I.C., van Overdijk C.D.A., Jenkins P.T., MacIsaac H.J. Viability of invertebrate diapausing eggs collected from residual ballast sediment // Limnology and oceanography. 2003. Vol. 48. No. 4. P. 1701–1710.
- Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Y.R., Kotov A.A. DNA barcoding reveals high cryptic diversity in the North Eurasian *Moina* species (Crustacea: Cladocera) // PLoS one. 2016. Vol. 11. No. 8. P. e0161737.
- da Silva Farias D., Elmoor-Loureiro L.M.A., Branco C.W.C. First record of *Moina dumonti* Kotov, Elías-Gutiérrez & Granado-Ramírez, 2005 (Branchiopoda: Anomopoda) in Brazil // Check List. 2017. V. 13. № 3. P. 2144.
- Elmoor-Loureiro L.M.A., Santangelo J.M., Lopes P.M., Bozelli R.L. A new report of *Moina macrocopa* (Straus, 1820) (Cladocera, Anomopoda) in South America // Brazilian Journal of Biology. 2010. V. 70. № 1. P. 225–226.
- Flössner D. Krebstiere, Crustacea, Kiemen-und Blattfüßer, Branchiopoda, Fischläuse, Branchiura. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1972. 501 p.
- Goulden C.E. The systematics and evolution of the Moinidae // Transactions of the American Philosophical Society. 1968. Vol. 58. No. 6. P. 1–101.
- Haney J.F., Hall D.J. Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera // Limnology and oceanography. 1973. Vol. 18. No. 2. P. 331–333.
- Jones S., Perissinotto R., Carrasco N.K., Vosloo A. Impact of a flood event on the zooplankton of an estuarine lake // Marine Biology Research. 2016. Vol. 12. No. 2. P. 158–167.
- Kotov A., Forry L., Korovchinsky N.M., Petrussek A. World checklist of freshwater Cladocera species. World Wide Web electronic publication. 25.01.2013. // (<http://fada.biodiversity.be/group/show/17>). Проверено 1.03.2017.
- Kurz W. Dodekas neuer Cladoceren nebst einer kurzen Uebersicht der Cladocerenfauna Böhmens // Sitzungsber. mathem.-naturwiss. Cl. kais. Akad. Wissensch. Wien. 1875. Vol. 70. P. 7–88.
- Nandini S., Miracle M.R., Vicente E., Sarma S.S.S., Gulati R.D. *Microcystis* extracts and single cells have differential impacts on the demography of cladocerans: a case study on *Moina* cf. *micrura* isolated from the Mediterranean coastal shallow lake (L'Albufera, Spain) // Hydrobiologia. 2017. Vol. 798. No. 1. P. 127–139.
- Nédli J., De Meester L., Major Á., Schwenk K., Szivák I., Forró L. Salinity and depth as structuring factors of cryptic divergence in *Moina brachiata* (Crustacea: Cladocera) // Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie. 2014. Vol. 184. No. 1. P. 69–85.
- Paggi J.C. *Moina macrocopa* (Straus, 1820) (Branchiopoda, Anomopoda) in South America: Another case of species introduction? // Crustaceana. 1997. V. 70. № 8. P. 886–893.
- Petrusek A. *Moina* (Crustacea: Anomopoda, Moinidae) in the Czech Republic: a review // Acta Soc Zool Bohem. 2002. Vol. 66. No. 3. P. 213–220.
- Petrusek A., Černý M., Audenaert E. Large intercontinental differentiation of *Moina micrura* (Crustacea:

- Anomopoda): one less cosmopolitan cladoceran? // *Hydrobiologia*. 2004. Vol. 526. No. 1. P. 73–81.
- Pietrzak B., Pijanowska J., Dawidowicz P. The effect of temperature and kairomone on *Daphnia* escape ability: a simple bioassay // *Hydrobiologia*. 2017. Vol. 798. No. 1. P. 15–23.
- Proctor V.W. Viability of crustacean eggs recovered from ducks // *Ecology*. 1964. Vol. 45. No. 3. P. 656–658.
- Riech F. Faunistische und experimentell-biologische Untersuchungen über die Tierwelt, insbesondere die Parasiten des Frischen Haffes (Eine Preisarbeit) // *Schriften der Königsbergen Gelehrten Gesellschaft. Naturwissenschaftliche Klasse*, 1927. 4 (8). P. 126–171.
- Ryñacska Z. Zooplankton Zalewu Wislanego // *Zeszyty Naukowe Wysey Szkoły Rolniczej w Olsztynie*. 1963. Vol. 16. No. 278. P. 41–57.
- Santangelo J.M., Bozelli R.L., Rocha A.D.M., Esteves F.D.A. Effects of slight salinity increases on *Moina micrura* (Cladocera) populations: field and laboratory observations // *Marine and Freshwater Research*. 2008. Vol. 59. No. 9. P. 808–816.
- Schödler J.E. Die Cladoceren des frischen Haffs nebst Bemerkungen über anderweitig vorkommende verwandte Arten // *Archiv für Naturgeschichte*. 1866. Jard. 32. Bd. 1. P. 1–56.
- Slynko Y.V., Korneva L.G., Rivier I.K., Papchenkov V.G., Scherbina G.H., Orlova M.I., Therriault T.W. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Dordrecht: Springer, 2002. P. 399–411.
- Tang H., Hou X., Xue X., Chen R., Zhu X., Huang Y., Chen Y. *Microcystis aeruginosa* strengthens the advantage of *Daphnia similoides* in competition with *Moina micrura* // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. No. 1. P. 10245.
- Vanhöffen E. Die niedere Tierwelt des Frischen Haffs // *Sitzungsbericht der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*. 1917. No. 2. P. 113–147.
- Wisniewski R., Bledzki L.A. Factors influencing the microspatial zooplankton and oxygen heterogeneity in Wloclawek Dam Reservoir // *Advances in Limnology*. 1989. Vol. 33. P. 3–8.
- Yufeng Y., Xiangfei H., Jiankang L. Long-term changes in crustacean zooplankton and water quality in a shallow, eutrophic Chinese lake densely stocked with fish // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 391. No. 1. P. 195–203.

THE EXPANSION OF *MOINA MICRURA* KURZ, 1875 (CRUSTACEA: MOINIDAE) IN THE RUSSIAN PART OF THE VISTULA LAGOON (BALTIC SEA)

© 2017 Semenova A.S.^{a,*}, Tchougounov V.I.^{b,**}

^a Atlantic Research Institute of Fisheries and Oceanography, 5, Dmitry Donskoy Str., Kaliningrad, 236022;

^b Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS, Borok, 152742; e-mail: * a.s.semenowa@gmail.com; ** vlad.tchougounov@gmail.com.

Moina micrura Kurz, 1875 (Crustacea: Cladocera), a new species for the Vistula Lagoon of the Baltic Sea species, was found there for the first time. Within recent years *M. micrura* has formed a stable opportunistic population, which can become dominant in zooplankton at optimal abiotic and trophic conditions. The continuing eutrophication of the Vistula Lagoon as well as a local climate warming noted in recent decades are obviously the main reasons for the successful naturalization of this species in this water body.

Key words: *Moina micrura*, zooplankton, alien species, Vistula Lagoon, Baltic Sea.

УДК 577.475:582.26(582.252)574.625

ФОРМИРОВАНИЕ ИСКУССТВЕННЫХ СООБЩЕСТВ ДЛЯ ТЕСТИРОВАНИЯ СИСТЕМ УПРАВЛЕНИЯ БАЛЛАСТНЫМИ ВОДАМИ В СООТВЕТСТВИИ С ТРЕБОВАНИЯМИ МЕЖДУНАРОДНОЙ МОРСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

© 2017 Силкин В.А.^{a,*}, Паутова Л.А.^{b,**}, Фёдоров А.В.^{a,***},
Шитиков Е.И.^{c,****}, Дроздов В.В.^{d,*****}, Лукашева Т.А.^a, Засько Д.А.^b

^a Южное отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Геленджик Краснодарского края, 353457;

^b Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Нахимовский пр., 36, 177998;

^c ООО «НПО Экология, Наука, Техника», Санкт-Петербург, 199106;

^d ФГУП «Крыловский государственный научный центр», Санкт-Петербург, 196158;

e-mail: *vsilkin@mail.ru; **larisapautova@ocean.ru, ***для корреспонденции aleksey.fedorov.199001@mail.ru;
****shitikov47@gmail.com; ***** vladidrozдов@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.11.2017

Международная морская организация (ИМО) в принятой в 2004 г. конвенции предъявляет жёсткие требования к качеству морской воды, используемой при испытании систем управления балластными водами (СУБВ). Они касаются как численности планктонных организмов двух размерных групп: 10–50 мкм и свыше 50 мкм, так и таксономического состава (не менее 5 видов трёх таксономических типов). Морской фитопланктон обладает широким разнообразием размеров и морфологических форм клеток, что затрудняет задачу применения императива размера, принятого ИМО. Предлагается формализовать размерный критерий через вычисление эквивалентного сферического диаметра. Реальное испытание СУБВ в 2017 г. поставило задачу оценки соответствия природной воды этим стандартам качества. По результатам годового мониторинга в северо-восточной части Чёрного моря показано, что видовое разнообразие фитопланктона в размерной группе 10–50 мкм всегда соответствует необходимым требованиям, однако численность его на два порядка ниже требуемой. При этом одновременное присутствие в исходной воде представителей трёх различных систематических групп наблюдается не всегда. Это ставит задачу модификации гидробиологических параметров балластной воды за счёт добавления культивируемых видов и формирования нового сообщества с заданными свойствами. В работе использовалась интенсивная культура зелёных водорослей, что позволило повысить численность клеток до уровня, соответствующего требованиям ИМО, а также добавить представителя ещё одной таксономической группы. Таксономическое разнообразие в размерной группе выше 50 мкм является достаточным и обеспечивается видовым разнообразием зоопланктона, однако вклад этих организмов в общую численность не велик (не более 3%). Необходимая численность представителей этой размерной группы была обеспечена за счёт культивирования крупных динофлагеллят.

Ключевые слова: инвазии, фитопланктон, зоопланктон, СУБВ, размер организма, Чёрное море.

Введение

Одной из важных экологических проблем морей являются биоинвазии, и считается, что их скорость возрастает вследствие деятельности человека [Thomaz et al., 2015]. Наиболее чувствительны в этом плане внутренние моря с обеднённой флорой и фауной, обладающие

меньшей устойчивостью. Вселение желетельных организмов в Чёрное море в 1980–1990-х гг. привело к значительным негативным экологическим последствиям [Виноградов и др., 1992].

Одним из возможных механизмов интродукции чужеродных видов в новые экосистемы

является их перенос в балластных танках судов [Ruiz et al., 1997; Drake et al., 2007; Шиганова, 2009; Дроздов, 2014].

Даже в отсутствие освещения в танках с балластными водами клетки различных таксономических групп фитопланктона достаточно хорошо сохраняются, в том числе виды, способные вызывать токсические цветения [Morozova et al., 2011]. Для борьбы с биологическими инвазиями в 2004 г. была принята Международная конвенция о контроле судовых балластных вод и осадков и управлении ими [ИМО, 2015], которая вступила в силу 8 сентября 2017 г. Для выполнения положений конвенции Российский морской регистр выпустил соответствующее руководство [Руководство..., 2017]. Согласно этим документам, для предотвращения переноса чужеродных организмов на судах должны устанавливаться системы управления балластными водами (СУБВ). Основной задачей данных систем является управление качеством балластных вод. Перед установкой на судно спроектированные и построенные СУБВ должны быть протестированы на предмет соответствия необходимым критериям на специальных стендах компаний (фирм), имеющих освидетельствование морского регистра. Качество морской воды, поступающей в СУБВ при испытании, также строго регламентировано выше упомянутыми документами.

Предметом регуляции в СУБВ являются планктонные организмы, которые делятся на две группы, по значению их минимального размера: равного или более 50 мкм и меньшего 50 мкм и равного или более 10 мкм. Конвенция ИМО предусматривает императивный стандарт D-2 качества балластной воды, согласно которому концентрация жизнеспособных организмов первой размерной группы должна быть менее 10 организмов/м³, а второй размерной группы менее 10 клеток/мл. Эти границы носят условный характер, и не могут считаться ни экологически, ни физиологически обоснованными. Действительно, размер клетки существенно влияет на продукционные свойства, реакцию вида на изменение условий среды [Peter, Sommer, 2012] и, как следствие, способность вида к интродукции в новую эко-

систему. Недавно установлено, что максимальная удельная скорость роста фитопланктона наблюдается у клеток диаметром 6 мкм [Marañón, 2015]. Кроме того, принимая за основу линейный размер клеток, конвенция не рассматривает форму клеток. К примеру, диаметр клетки *Pseudo-nitzschia delicatissima* составляет 2.5–3.5 мкм, длина 60–80 мкм. Первый размер указывает на то, что вид не входит ни в одну размерную группу: второй – то, что клетка входит в размерную группу > 50 мкм. Также не рассматривается объём клеток, определяемый формой и размером, и который существенно изменяется в зависимости от условий среды. Давно известно, что при лимитировании азотом размер клеток может уменьшаться, ограничение роста другими элементами минерального питания (фосфор, железо), а также светом также приводит к уменьшению размера клеток, а при лимитировании роста диатомей кремнием их объём увеличивается [Harrison et al., 2015]. Поэтому один и тот же вид в зависимости от физиологического состояния может либо входить, либо не входить в размерную фракцию, регистрируемую в балластных водах. Кроме того, в конвенции не учитывается экологическая значимость вида – клетки с линейными размерами до 10 мкм могут быть токсичны при массовом развитии. Например, виды рода *Pseudo-nitzschia* с диаметром клетки около 3 мкм вызывают токсичные цветения [Hasle, 2002].

Методы концентрирования проб также формализованы [Руководство..., 2017, Приложение 1, пункты 2.7.9 и 2.7.10]. Концентрирование проб первой размерной группы должно проводиться с помощью сетчатого фильтра с размером ячеек не более 50 мкм по диагонали, второй – не более 10 мкм по диагонали. Однако, такие клетки диатомовых водорослей как *Pseudo-solenia calcar-avis* с цилиндрической формой организации и с размерами, к примеру, 8 мкм в диаметре и 600 мкм высотой могут одновременно присутствовать в трёх фракциях: свыше 50 мкм, от 10 до 50 мкм и менее 10 мкм. Отсюда следует, что для таких клеток существует проблема размерности в соответствии с требованиями конвенции.

Оценка степени инвазивности балластных вод проводится с помощью различных инструментариев – от простого микроскопического анализа проб воды до применения методов генетического анализа [Drake et al., 2007, 2014; Cullen, MacIntyre, 2015; Zaiko et al., 2015]. Однако не существует адекватных методов прогноза поведения чужеродных видов в новой экосистеме [Silkin et al., 2011]. Поэтому для данной конкретной экосистемы в большинстве случаев трудно оценить степень реальной опасности содержащихся в балластных водах организмов.

При испытании СУБВ предъявляются достаточно жёсткие требования к качеству воды [Руководство..., 2017, Приложение 1, пункт 2.6.4]. В воде должно быть определённое содержание растворённых, взвешенных веществ, а также живых организмов различных размерных групп. В частности, концентрация растворённого органического углерода (DOC) должна превышать 5 мг/л, а численность живых организмов, минимальный размер которых равен или превышает 50 мкм, должна быть не менее 10^5 особей в 1 м³ и включать 5 видов, принадлежащих к 3 различным типам. Организмы с размерами 10–50 мкм должны быть в концентрации 10^4 – 10^3 особей на 1 мл и представлять как минимум 5 видов, принадлежащих к 3 различным типам/отделам. Нижний предел концентрации гетеротрофных микроорганизмов должен составлять не менее 10^4 живых бактерий на 1 мл.

Подобные концентрации веществ и численности организмов данных размерных спектров существенно превышают их значения в открытых водах морей России, поскольку характерны, прежде всего, для сильно эвтрофируемых эстуариев и бухт. В частности, численность фитопланктона с размерами 10–50 мкм, равная 10^3 клеток на 1 мл соответствует уровню цветения. В северо-восточной части Чёрного моря уровня цветения достигают мелкоклеточные формы, такие как кокколитофориды *Emiliania huxleyi*, которая по размерам (диаметр от 6 до 9 мкм) не может быть отнесена к числу тестовых организмов. Реальная численность видов с диаметром клеток более 10 мкм

в данном регионе на два порядка ниже по сравнению со стандартом.

Все это указывает на необходимость модификации естественных вод в соответствии с требованиями Международной морской организации (ИМО – International Maritime Organization) с помощью повышения концентрации растворённых веществ и добавления новых видов в искусственно создаваемую экосистему, имитирующую балластные воды при испытаниях СУБВ. Осуществить это возможно, используя биотехнологические методы культивирования организмов различных размерных спектров. Эти организмы могут быть как фотосинтезирующими, так и гетеротрофными. Учитывая достаточно жёсткие экологические стандарты, в данном случае речь идёт о создании нового направления в экологической биотехнологии, ориентированного, прежде всего, на испытания СУБВ, что, очевидно, потребует дополнительных исследований и весьма существенных финансовых затрат.

Учитывая, что экологические стандарты касаются численности организмов и их таксономического состава, основной целью работы была оценка соответствия природной воды северо-восточной части Чёрного моря этим стандартам *при береговых испытаниях СУБВ* и выбор методов её модификации для соответствия заданным параметрам. Решались следующие задачи:

1. Оценка размеров клеток в соответствии с требованиями ИМО.
2. Анализ природной морской воды на соответствие необходимым критериям.
3. Возможности и пути модификации гидробиологических параметров природной воды культивируемыми организмами для соответствия требованиям ИМО.

Материал и методика

Отбор и анализ проб

В июне – августе 2017 г. в Южном отделении Института океанологии РАН (г. Геленджик) на берегу Голубой бухты был построен стенд для испытания разработанного ФГУП «Крыловский государственный научный

Центр» опытного образца СУБВ. Данная система состояла из блока фильтрации на основе щелевых фильтров с размерами щелей 50 мкм и блока ультрафиолетового обеззараживания воды. Вода для испытаний закачивалась из бухты в контрольный бассейн ёмкостью 200 м³, и считалась исходной. Для соответствия необходимым требованиям ИМО в исходную воду добавлялись культивируемые зелёные водоросли и гетеротрофные бактерии, и эта вода считалась модифицированной. На каждом этапе исследований одновременно отбирались пробы на содержание зоопланктона, фитопланктона и бактериопланктона в исходной воде и модифицированной с помощью биотехнологий. Для оценки содержания зоопланктона вода из бассейнов с исходной или модифицированной морской водой с помощью насоса переливалась в стандартную ёмкость объёмом 1 м³, и затем весь объём воды пропусклся через мельничный газ с размером ячеек 50×50 мкм. Концентрированный таким способом объём воды (1 л) переносился в лабораторию для оценки видового и количественного состава организмов. Подсчёт организмов зоопланктона и идентификация видов проводились в камере Богорова под световым микроскопом с максимальным увеличением до 200. Микроскопический анализ включал в себя идентификацию видов, подсчёт количества различных видов, оценку их линейных размеров. Таксономическая идентификация до уровня вида или рода проводилась с применением справочной литературы и интернет-портала [World Register..., 2017].

Методы отбора и фиксации проб на фитопланктон были стандартными. Необходимый объём пробы переносился в лабораторию, где с помощью камеры обратной фильтрации концентрировался до объёма 100 мл. В качестве фиксатора использовался 40%-й формалин, нейтрализованный боратом натрия до конечной концентрации в пробе, равной 1%. Для дальнейшего концентрирования клеток фитопланктона применялся метод отстаивания в течение суток, затем верхний слой воды декантировался, конечный объём пробы составлял 10–16 мл.

Микроскопирование водного препарата проводилось на световом микроскопе «Эргвал» (Карл Цейс, Йена). При подсчёте числа клеток использовался метод прямого счёта в счётных камерах Ножотта объёмом 0.05 мл (для нанопланктона) и Наумана объёмом 1.0 мл (для микропланктона). В размерную группу нанопланктона включали клетки с линейными размерами 2–20 мкм. Фракция микропланктона состояла из клеток с линейными размерами, превышающими 20 мкм. Водоросли с линейными размерами менее 2 мкм не учитывались.

Таксономическую идентификацию проводили с применением известных справочников [Tomas, 1997; Thronsen et al., 2003] и интернет-порталов WoRMS и AlgaeBase [World Register..., 2017; AlgaeBase..., 2017].

Учёт общей численности бактерий осуществляли методом эпифлуоресцентной микроскопии. Для этого образцы воды отбирались в стерильные пластиковые флаконы объёмом 15 см³. Сразу же после отбора пробы фиксировались глутаровым альдегидом в конечной концентрации 2%, и в таком виде транспортировали к месту исследования в стационарную лабораторию. До транспортировки пробы хранились в холодильнике. В стационарной лаборатории аликвоту пробы объёмом от 0.5 до 1 мл (для каждого участка отбирались 1–2 дополнительных флакона для подбора оптимального объёма пробы на счёт) осаждали методом фильтрации слабым вакуумом на чёрные поликарбонатные фильтры (Osmonix, 25 мм, 0.22 мкм) и высушивали [Поглазова, Мицкевич, 1984]. Затем фильтры окрашивали акридиновым оранжевым (0.1%), высушивали на воздухе и монтировали на предметные стёкла, осветляли нефлуоресцирующим маслом Olympus и просматривали на микроскопе с иммерсионным объективом 90x и 100x. Просчитывали не менее 10 полей зрения на каждом фильтре. Наблюдения и подсчёт микроорганизмов проводили с помощью эпифлуоресцентного микроскопа Olympus BX-41, оснащённого системой визуализации на базе компьютерной программы Image ScopeM.

Методика интенсивного культивирования *Dunaliella salina*

Объект культивирования – зелёная эвригаллиновая микроводоросль *Dunaliella salina* Teod. Была получена из коллекции культур Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН. Водоросли выращивались на модифицированной питательной среде, приготовленной на основе морской воды с добавлением морской соли до концентрации 120 г/л. В воду добавлялись следующие элементы: NaNO_3 – 1.8 г/л; $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$ – 0.3 г/л; Na_2EDTA – 0.037 г/л; $\text{FeC}_6\text{H}_5\text{O}_7 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 0.042 г/л; $\text{MnCl}_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ – 0.008 г/л; $\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$ – 0.00625 г/л; $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \times 4\text{H}_2\text{O}$ – 0.00183 г/л; $\text{K}_2\text{Cr}_2(\text{SO}_4)_2 \times 24\text{H}_2\text{O}$ – 0.00238 г/л. Источником углерода являлась углекислота, которая подавалась в виде газовой смеси в концентрации 3% по объёму. Скорость подачи воздуха составляла 1 л на литр культуры в минуту. Температура среды находилась в интервале 23–26 °С, pH культуральной среды поддерживалась на уровне 6.5–8 единиц. Водоросли выращивали в фотобиореакторах плоско-параллельного типа объёмом 3 л с толщиной слоя суспензии 3 см. В качестве источника света использовали вертикальную световую решётку, состоящую из 10 ламп дневного света General Electric F18W/54-765. Интенсивность света на поверхности фотореактора составляла 30 Вт/м². Рост биомассы водорослей регистрировали по изменению оптической плотности суспензии водорослей в процессе культивирования на спектрофотометре ПА-5300 при длине волны 750 нм. Для перехода от единиц оптической плотности к численности клеток использовали калибровочную кривую. Из фотореакторов для интенсивного выращивания культуру водорослей переносили в отдельные ёмкости к СУБВ и затем добавляли в бассейны с исходной средой.

Методика культивирования природной популяции морского фитопланктона в экстенсивном режиме

Объектом культивирования служила природная популяция фитопланктона, содержащаяся

в морской воде в месте отбора (Голубая бухта). Водоросли фитопланктона выращивались на естественной морской воде с добавлением 14 мкмоль азота (NaNO_3) и 1 мкмоль фосфора ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$) на 1 литр. Температура среды не регулировалась и находилась в интервале 23–26 °С, pH культуральной среды была на уровне 6.5–7 единиц. В качестве источника света использовалось естественное освещение. Рост биомассы водорослей регистрировался с помощью микроскопического анализа в соответствии с разделом 2.1.

Результаты

Проблема соответствия размера клеток требованиям ИМО

Согласно требованиям ИМО, основным предметом регулирования является размер организма. Однако возникает вопрос, что понимать под размером клеток в данном случае. Если клетки шаровидной формы или близкие к ней, то под линейным размером естественно понимается диаметр. В размерном спектре от 10 до 50 мкм из доминант только некоторые динофлагелляты близки к такой форме. К таким видам, которые могут интенсивно развиваться в северо-восточной части Чёрного моря относятся *Scrippsiella trochoidea* и *Prorocentrum cordatum*. Однако у массовых видов диатомей форма клеток далека от формы шара и представляет собой, чаще всего, цилиндр. Мелкоклеточная диатомея *Chaetoceros curvisetus* имеет диаметр такого цилиндра от 12 до 20 мкм и аналогичную вариабельность высоты; из клеток образует цепочки, которые по длине могут превосходить 50 мкм. Цилиндрическая диатомовая водоросль *Dactyliosolen fragilissimus* имеет диаметр от 15 до 30 мкм, длину от 30 до 60 мкм. Этот вид образует цепочки, в которых насчитывается до 110 клеток. Цилиндрическая диатомея *Cerataulina pelagica* имеет диаметр клеток 10–20 и длину 50–70 мкм, и образует цепочки клеток, которые по длине могут на порядок превышать 50 мкм. Кроме того, в море регистрируется массовое (вплоть до цветения) развитие мелкоклеточных диатомовых водорослей с диаметром менее 10 мкм, образующих цепочки, в состав

ве которых насчитывается до 50 клеток. Длина такой цепочки может значительно превосходить 50 мкм. К таким видам относятся *Pseudo-nitzschia delicatissima* и *Skeletonema costatum*. В состав фитопланктона в качестве видов, дающих высокую численность, могут входить виды с пограничными размерами клеток. Так, мелкоклеточная диатомовая водоросль *Chaetoceros affinis* имеет диаметр клеток как менее, так и более 10 мкм. Этот вид образует цепочки клеток, которые по длине могут существенно превышать 50 мкм.

Высокое разнообразие формы клеток приводит к необходимости унификации оценки размера клеток. Это возможно сделать через такой параметр как объём V , процедура измерения которого достаточно формализована [Киселёв, 1969; Hillebrand et al., 1999; Olenina et al., 2006]. Зная объём, можно вычислить такой параметр, как эквивалентный сферический диаметр ESD [Harrison et al., 2015]:

$$ESD = 2 \left(\frac{3V}{4\pi} \right)^{\frac{1}{3}} = 1.24V^{1/3}$$

Этот параметр может служить критерием линейного размера клеток и быть, соответственно, предметом регулирования.

Фитопланктон

Чтобы оценить видовое разнообразие и максимальную численность обнаруженных видов фитопланктона, использовались данные годовой съёмки 2015 г. на шельфе северо-восточной части Чёрного моря. В таблице 1 приведены наиболее типичные виды с указанием их максимальной численности, объёма и эквивалентного сферического диаметра, из которой следует, что можно говорить о большом разнообразии видов в размерном спектре 10–50 мкм. Число видов с размерами клеток выше 50 мкм невелико и это, в основном, динофлагелляты.

Таблица 1. Основные виды фитопланктона на шельфе северо-восточной части Чёрного моря, максимальная численность, объём и эквивалентный сферический диаметр ESD по данным годовой съёмки 2015 г.

Вид	Тип	Кл/л	Объём, мкм ³	ESD, мкм
10 мкм < ESD < 50 мкм				
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	Bacillariophyta	1037168	377	9
<i>Thalassionema nitzschioides</i>		2746	600	10
<i>Acanthoica quattropina</i>	Haptophyta	23680	630	11
<i>Thalassiosira sp.</i>	Bacillariophyta	68	890	12
<i>Proboscia alata</i>		1500	1000	12
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>		370	1350	13
<i>Gymnodinium sp.</i>	Dinophyta	180	1400	14
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	Bacillariophyta	25	1400	14
<i>Euglena sp.</i>	Euglenophyta	504	1410	14
<i>Cyclotella sp.</i>	Bacillariophyta	28	1600	15
<i>Gyrodinium fusiforme</i>	Dinophyta	7620	1600	15
<i>Gyrodinium spirale</i>		260	1600	15
<i>Amphidinium crassum</i>		29	1800	15
<i>Diploneis sp.</i>	Bacillariophyta	79	2000	16
<i>Eutreptia monilifera</i>	<u>Euglenophyta</u>	158	2100	16
<i>Navicula sp.</i>	Bacillariophyta	53	2300	16
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>		454	2400	17

<i>Gyrodinium fusiforme</i>	Dinophyta	7620	1600	15	
<i>Gyrodinium spirale</i>		260	1600	15	
<i>Amphidinium crassum</i>		29	1800	15	
<i>Diploneis sp.</i>	Bacillariophyta	79	2000	16	
<i>Eutreptia monilifera</i>	<u>Euglenophyta</u>	158	2100	16	
<i>Navicula sp.</i>	Bacillariophyta	53	2300	16	
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>		454	2400	17	
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	Dinophyta	6240	2400	17	
<i>Prorocentrum cordatum</i>		6566	2700	17	
<i>Katodinium glaucum</i>		29	3500	19	
<i>Protoberidinium sp.</i>		30	4100	20	
<i>Gymnodinium sp.</i>		4088	4100	20	
<i>Protoberidinium roseum</i>		79	4100	20	
<i>Diplopsalis lenticula</i>		29	4135	20	
<i>Alexandrium sp.</i>		31	4200	20	
<i>Protoberidinium bipes</i>		28	4200	20	
<i>Prorocentrum balticum</i>		115	4200	20	
<i>Gyrodinium fusiforme</i>		170	4700	21	
<i>Cochlodinium brandthii</i>		34	6200	23	
<i>Pleurosigma sp.</i>		Bacillariophyta	77	6800	23
<i>Heterocapsa triquetra</i>		Dinophyta	110	8200	25
<i>Prorocentrum micans</i>			2165	13091	29
<i>Dinophysis sacculus</i>	28		14000	30	
<i>Cerataulina pelagica</i>	Bacillariophyta	106	14100	30	
<i>Coccolithus pelagicus</i>	Haptophyta	72960	14100	30	
<i>Dictyocha speculum</i>	Ochromphyta	276	14100	30	
<i>Dictyocha octonarius</i>		166	14100	30	
<i>Gonyaulax polygramma</i>	Dinophyta	341	14100	30	
<i>Gymnodinium sp.</i>		634	14100	30	
<i>Alexandrium sp.</i>		29	14200	30	
<i>Prorocentrum compressum</i>		2153	15300	31	
<i>Gyrodinium spirale</i>		584	16000	31	
<i>Gonyaulax spinifera</i>		50	16500	32	
<i>Prorocentrum lima</i>		30	18900	33	
<i>Protoberidinium steinii</i>		280	20800	34	
<i>Protoberidinium brevipes</i>		240	22450	35	
<i>Protoberidinium granii</i>		158	22450	35	

<i>Lingulodinium polyedrum</i>	Dinophyta	449	28000	38
<i>Dinophysis hastata</i>		26	30000	39
<i>Gyrodinium pinque</i>		189	31600	39
<i>Alexandrium sp.</i>		115	33500	40
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	Bacillariophyta	79	34000	40
<i>Phalacroma rotundatum</i>	Dinophyta	1056	33500	40
<i>Protoperidinium divergens</i>		204	33500	40
<i>Protoceratium reticulatum</i>		475	35500	41
<i>Protoperidinium pellucidum</i>		24	37000	41
<i>Dinophysis acuta</i>		115	40000	42
<i>Ceratium furca</i>		422	41436	43
<i>Gonyaulax digitalis</i>		122	42000	43
<i>Protoperidinium conicum</i>		53	57100	48
ESD > 50 мкм				
<i>Dinophysis caudata</i>	Dinophyta	286	65000	50
<i>Protoperidinium brochii</i>		68	65500	50
<i>Protoperidinium sp.</i>		30	65500	50
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	Bacillariophyta	34	88500	55
<i>Gyrodinium lachryma</i>	Dinophyta	86	91600	56
<i>Ceratium fusus</i>		528	101690	58
<i>Protoperidinium breve</i>		26	113100	60
<i>Ceratium tripos</i>		88	130000	63
<i>Protoperidinium crassipes</i>		52	180000	70
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	Bacillariophyta	454	240000	77
<i>Protoperidinium depressum</i>		30	524000	100

Размерная группа 10–50 мкм представлена, в основном, диатомовыми водорослями и динофлагеллятами с небольшим включением крупных кокколитофорид (Haptophyta), золотистых (Ochromytha) и евгленовых (Euglenophyta). Однако в сезонном цикле численность трёх последних таксономических групп распределена неравномерно: Ochromytha и Haptophyta встречаются 4 и 3 месяца в году, соответственно (таблица 2). Также неравномерно распределена максимальная численность клеток размерной группы 10–50 мкм по сезонам. Практически во все месяцы численность клеток представителей этой размерной группы не соответствует необходимым требованиям, за исключением конца февраля, когда

наблюдалось цветение диатомовой водоросли *Pseudo-nitzschia delicatissima*, в остальные сезоны года она либо отсутствовала совсем, либо присутствовала в незначительном количестве. Кроме того, по шельфу распределение численности выделенных размерных групп неравномерно. Например, в июне численность клеток размерной группы 10–50 мкм на шельфе не превышала 50 кл/мл и только на одной станции зарегистрировано 243 кл/мл за счёт интенсивного развития мелких динофлагеллят.

Наибольшей вариабельностью размеров обладают цилиндрические диатомовые водоросли *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata*. В летний и осенний периоды обычно формируется фитопланктонное сообщество с

Таблица 2. Максимальная численность фитопланктона и число видов разных таксономических групп размерной группы 10–50 мкм в слое 0–50 м на шельфе в районе г. Геленджик в 2015 г.

Месяц	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Численность, кл/мл	13	10	24	14	6	24	10	11	9	8	6	2
Число видов												
Vacillariophyta	10	5	5	7	5	8	6	4	8	7	6	4
Dinophyta	26	27	15	30	30	47	28	23	35	21	26	18
Ochrophyta	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Euglenophyta	0	0	0	1	1	2	0	2	2	1	0	0
Haptophyta	0	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0	0

одним доминирующим видом – либо крупноклеточной *Pseudosolenia calcar-avis*, либо *Proboscia alata*. Однако в 2015 г. зарегистрирована более сложная (двухфазная) динамика формирования летне-осеннего сезонного комплекса. Типичный доминант *Pseudosolenia calcar-avis* в августе резко снижал свою численность и уже к середине месяца его вытеснял другой представитель крупноклеточных диатомовых – *Proboscia alata* (рис. 1). При этом данный вид был представлен двумя чётко различающимися морфологическими формами: клетки с диаметром 12 мкм и длиной 500 мкм и клетки диаметром 4 мкм и длиной 500 мкм.

В размерной группе свыше 50 мкм основной вклад вносили динофлагелляты, при этом распределение максимального числа видов по месяцам было неравномерным (таблица 3).

Во время испытаний СУБВ в июне – августе 2017 г. в бассейне с исходной водой численность клеток размерной группы 10–50 мкм изменялась незначительно. Так, 22.06.2017 г. численность клеток фитопланктона составляла: для размерной группы 10–50 мкм – около 3 кл/мл в двух таксономических группах (диатомовых водорослей и динофлагеллят) (таблица 4). В размерной категории свыше 50 мкм численность составляла свыше 120 000 кл/м³,

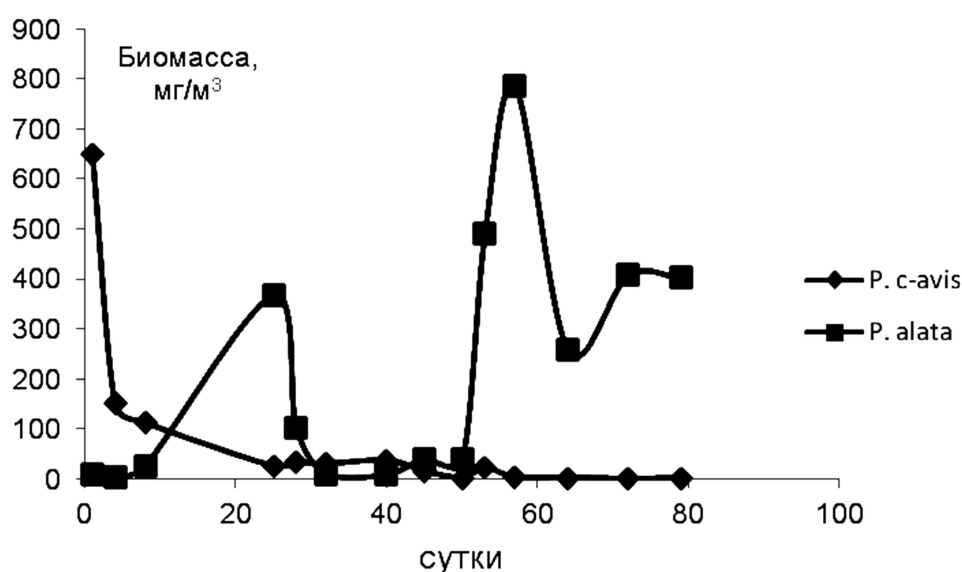


Рис. 1. Динамика биомассы диатомовых водорослей *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata* в Голубой бухте в августе – октябре 2015 г. (точка 0 = 31.07.2015 г.).

Таблица 3. Максимальная численность фитопланктона и число видов разных таксономических групп размерной группы > 50 мкм в слое 0–50 м на шельфе в районе г. Геленджик в 2015 г.

Месяц	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Численность, $\times 10^3$ кл/м ³	102	136	0	540	215	334	779	451	361	437	294	30
Число видов												
Bacillariophyta	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Dinophyta		4	0	7	4	7	5	3	2	4	6	1

были представлены 2 таксономические группы. Таким образом, исходная вода должна быть модифицирована.

В исходной воде 13.07.2017 г. присутствовал только фитопланктон размерной группы 10–50 мкм, который был представлен двумя

Таблица 4. Видовая структура фитопланктона в исходной воде 22.06.2017 г.

10–50 мкм		Кл/л
Bacillariophyta		
1	<i>Cerataulina pelagica</i>	130
2	<i>Chaetoceros affinis</i>	56
3	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	687
4	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	19
5	<i>Lyctophora sp.</i>	19
6	<i>Navicula sp.</i>	74
7	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	279
8	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	260
9	<i>Thalassiosira sp.</i>	9
Dinophyta		
10	<i>Alexandrium sp.</i>	19
11	<i>Dinophysis caudata</i>	9
12	<i>Diplopsalis lenticula</i>	19
13	<i>Gyrodinium fusiforme</i>	241
14	<i>Gyrodinium spirale</i>	19
15	<i>Prorocentrum cordatum</i>	19
16	<i>Prorocentrum micans</i>	334
17	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	37
18	Общая численность	2916
> 50 мкм		Кл/м ³
1	<i>Pinularia sp.</i>	42
2	<i>Ceratium fusus</i>	14
3	<i>Ceratium tripos</i>	70
	Общая численность	126

Примечание: Динофлагеллята *Dinophysis caudata* в июне и июле 2017 г. была представлена относительно мелкими клетками, что не позволило отнести её к размерной группе > 50 мкм.

Таблица 5. Видовая структура фитопланктона в исходной воде 13.07.2017 г.

	Bacillariophyta	Кл/л
1	<i>Cerataulina pelagica</i>	320
2	<i>Amphora sp.</i>	60
3	<i>Chaetoceros compressus</i>	80
4	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	6400
5	<i>Leptocylindrus danicus</i>	120
6	<i>Lycmophora sp.</i>	200
7	<i>Pleurosigma sp.</i>	20
8	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	3000
9	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	40
10	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	320
	Dinophyta	
11	<i>Alexandrium sp.</i>	20
12	<i>Torodinium teredo</i>	20
13	<i>Dinophysis caudata</i>	40
14	<i>Gonyaulax polygramma</i>	20
15	<i>Gyrodinium fusiforme</i>	1280
16	<i>Prorocentrum balticum</i>	20
17	<i>Prorocentrum micans</i>	140
18	<i>Protoperidinium granii</i>	40
	Общая численность	12140

таксономическими группами (таблица 5). Численность клеток фитопланктона этой размерной группы несколько превышала 10 кл/мл.

Зоопланктон

В северо-восточной части Чёрного моря зоопланктон имеет значительно более низкую численность по сравнению с крупным фитопланктоном, суммарный вклад в размерную группу свыше 50 мкм был невысок, и не мог обеспечить необходимый уровень численности (таблица 6). Однако, таксономическое разнообразие было достаточно высоко и соответствовало необходимым требованиям. При этом основной вклад в численность вносили науплии.

Содержание гетеротрофных бактерий

По содержанию гетеротрофных бактерий в море природная морская вода во время испы-

таний СУБВ всегда соответствовала необходимым требованиям ИМО (свыше 10^4 кл/мл) (таблица 7). Необходимость её модифицирования была связана с повышением концентрации растворённого органического углерода.

Обсуждение

Морской фитопланктон отличается высоким разнообразием форм, объём его клеток изменяется в пределах 9 порядков [Harrison et al., 2015]. Для того, чтобы вычислить объём клеток, их форму приравнивают к какой-либо геометрической фигуре. Это достаточно просто сделать для диатомовых водорослей. Но у крупных динофлагеллят клетка представляет собой сложную архитектурную конструкцию, для выражения которой, требуется совокупность различных геометрических фигур. К примеру, клетка динофлагелляты *Ceratium tripos* представляет собой сочетание различ-

Таблица 6. Численность различных видов зоопланктона в исходной воде 22.06.2017 г.

Зоопланктон	Экз./м ³
Голопланктон	
<i>Pleopis polyphemoides</i>	355
<i>Oithona davisae</i>	42
<i>Acartia</i> sp.	12
<i>Paracalanus parvus</i>	12
Науплиальные стадии Copepoda	950
Копеподитные стадии Copepoda	39
Меропланктон	
Cirripedia	640
Bivalvia	205
Gastropoda	12
Polychaeta	2
Общая численность зоопланктона	2624

Таблица 7. Содержание гетеротрофных бактерий в исходной воде (контрольный бассейн) и модифицированной во время испытаний СУБВ в летний период 2017 г.

№	Дата	Варианты	10 ³ кл/мл
1	21.06.2017	контроль	1400
	23.06.2017	модифицированная	4418
2	01.07.2017	контроль	2627
	01.07.2017	модифицированная	3000
3	13.07.2017	исходная вода	3042
	13.07.2017	модифицированная	4036

ных геометрических фигур различных размеров и, соответственно, объёмов. Вычисление линейного размера через объём клетки является единственно возможным решением. Поэтому эквивалентный сферический диаметр, в принципе, может быть критерием регулирования размера микроорганизмов.

Проведённые на шельфе северо-восточной части Чёрного моря исследования показали, что все виды фитопланктона в основном относились к размерной группе до 50 мкм (таблица 1). Существует только несколько видов планктонных водорослей размером более 50 мкм, это представители диатомей (род *Coscinodiscus*), динофлагеллят (рода *Ceratium*, *Protoperdinium*, *Noctiluca*). Такая крупноклеточная диатомовая водоросль как *Pseudosolenia*

calcar-avis в зависимости от размера клетки может быть как в размерной группе 10–50 мкм, так и в группе > 50 мкм. Однако медиана её клеточного размера ниже 50 мкм, это указывает на то, что клетки с размерами выше 50 мкм встречаются редко.

Использование природной воды как тестовой для испытаний СУБВ ставит задачу исследования сезонной динамики фитопланктона в размерных фракциях 10–50 мкм и представителей фито- и зоопланктона с размерами свыше 50 мкм. Численность как фито-, так и зоопланктона определяют доминанты, которые имеют максимальные количественные показатели во время их массового развития. Смена доминант характеризует сукцессию и для каждого водоёма и даже какой-то его части она

имеет собственные черты. Для северо-восточной части Чёрного моря на основе полевых круглогодичных наблюдений выявлена основная схема сукцессии в фитопланктонном сообществе [Silkin et al., 2013]: мелкоклеточные диатомовые водоросли (весна) → кокколитофорида *Emiliania huxleyi* (конец весны, начало лета) → крупноклеточные диатомовые водоросли (лето, осень).

Весной периодически регистрируется массовое развитие мелкоклеточных диатомовых водорослей, главным образом *Pseudo-nitzschia delicatissima*. Так в конце февраля и начале марта 2015 г. наблюдали цветение этого вида. Однако этот вид является пограничным для размерного стандарта, и в зависимости от диаметра клетки он может либо соответствовать этому стандарту, либо нет. Другой весенний вид – *Chaetoceros curvisetus* иногда вносит существенный вклад в общую численность [Паутова и др., 2007]. Практически ежегодно наблюдается цветение кокколитофориды *Emiliania huxleyi*, однако диаметр клетки (6–9 мкм) не позволяет отнести её к необходимому стандарту. И только во время летнего цветения диатомовых водорослей (*Proboscia alata*, *Pseudosolenia calcar-avis*) с размерами клеток, соответствующими стандарту 10–50 мкм, эти виды вносят существенный вклад в данную размерную группу. Динофлагелляты практически никогда не демонстрируют интенсивное развитие, за исключением *Scrippsiella trochoidea*, которая в весенний период иногда достигает уровня цветения [Паутова и др., 2007]. Однако, высокая численность фитопланктона в размерной группе 10–50 мкм скорее исключение, чем правило. Кроме того, природная популяция фитопланктона в этом диапазоне размеров представлена, в основном, двумя таксономическими группами. Это указывает на необходимость модификации гидробиологических параметров природной воды путём добавления культивируемых видов. Следует подчеркнуть, что такая модификация при береговых испытаниях СУБВ на основе искусственного культивирования ряда видов допускается в соответствии с Резолюцией Комитета по защите морской среды ИМО № 279

(70) принятой в октябре 2016 г. [Руководство..., 2017]. Другими словами ставится задача формирования искусственного сообщества с заданными структурными показателями. Естественно, что это должны быть легко культивируемые виды, и они не должны принадлежать ни к диатомовым водорослям, ни к кокколитофоридам. Этим требованиям отвечают зелёные водоросли с размером клеток свыше 10 мкм, технологии выращивания которых хорошо разработаны [Силкин, Хайлов, 1988]. В наших исследованиях исходную воду модифицировали добавлением культуры одноклеточной зелёной водоросли *Dunaliella salina*. Размеры её клеток превышают 10 мкм, что позволяет отнести их к размерной группе 10–50 мкм. Кроме того, эта водоросль относится к не представленному ранее семейству Chlorophyceae, что, несомненно, делает её полностью соответствующей необходимым требованиям. Этим требованиям также отвечает другой вид зелёных водорослей – *Tetraselmis viridis*. Данные водоросли обладают высокими продукционными свойствами и не подвержены контаминации. В наших исследованиях эвригалинная водоросль *Dunaliella salina* в накопительной культуре достигала плотности 1.8×10^6 кл/мл за 4 суток выращивания в плоскопараллельном фотореакторе толщиной 30 мм. Чтобы повысить численность клеток размерной фракции 10–50 мкм необходимо было добавить в бассейн ёмкостью 200 м³ менее 100 л суспензии этой водоросли. Получить это в интенсивной культуре не является сложной задачей.

Для численности зоопланктона характерна межгодовая вариабельность. Кроме того, она существенно изменяется по сезонам, и максимальные показатели численности зоопланктона всегда регистрируются в летний период [Виноградов и др., 1992; Lebedeva et al., 2015]. Исключение составляет гетеротрофная динофлагеллята *Noctiluca scintillans*, которая периодически играет существенную роль в экосистеме в более ранний период [Mikaelyan et al., 2014]. Так, с апреля до начала лета 2015 г. *N. scintillans* активно развивалась в Голубой бухте, её максимальная численность составила

4472 экз/м³, превысив таковую в 2014 г. в 15.7 раза. К концу июня происходила элиминация ноктилюки. В летний период 2015 г. по численности доминировала *Penilia avirostris* (Cladocera) – 1083 экз/м³, что было в 5 раз больше, чем в 2014 г. В 2017 г. во время проведения испытаний СУБВ в летний период общая численность зоопланктона никогда не превышала 3000 экз/м³. В проводимом нами исследовании основной функцией зоопланктона было повышение таксономического и морфологического разнообразия.

В связи с низкими продукционными свойствами зоопланктона его культивирование представляется весьма проблематичным и недешёвым способом повышать численность размерной группы свыше 50 мкм. В данном случае единственно перспективным остаётся экстенсивное культивирование природной популяции с целью повышения численности крупных динофлагеллят. Поэтому учитывая, что крупные динофлагелляты являются миксо- или гетеротрофами в природное сообщество добавляли гетеротрофные бактерии и культуру мелкой зелёной водоросли *Dunaliella salina*. Гетеротрофные бактерии рода *Sacharotomycetes* культивировали в интенсивном режиме, а затем добавляли с целью повышения концентрации растворённого органического углерода до необходимого стандарта (таблица б). Через 6 суток экстенсивного культивирования природной популяции фитопланктона в воде были зарегистрированы представители рода *Ceratium* (*C. fusus* и *C. tripos*) с общей численностью 115×10^3 кл/м³.

Таким образом, по результатам исследований по испытанию СУБВ на черноморской воде можно сделать следующее заключение:

- природные популяции фитопланктона обладают широким разнообразием размеров и морфологических форм, что затрудняет задачу применения императива размера, принятого ИМО. Унификация размерного критерия возможна через вычисление эквивалентного сферического диаметра.

- видовое разнообразие фитопланктона в размерной группе 10–50 мкм всегда соответствует необходимым требованиям, однако чис-

ленность его на два порядка ниже требуемой. Кроме того, одновременное присутствие в исходной воде представителей трёх различных систематических групп наблюдается не всегда. Это приводит к необходимости модификации гидробиологических параметров балластной воды за счёт добавления культивируемых видов и формирования новых сообществ с заданными свойствами, где основными критериями выступают численные показатели размерных групп и таксономическое разнообразие. Эксперименты показали, что использование интенсивной культуры зелёных водорослей является перспективным для получения воды, соответствующей требованиям ИМО.

- таксономическое разнообразие в размерной группе выше 50 мкм является достаточным и обеспечивается видовым разнообразием зоопланктона, однако вклад этих организмов в общую численность не велик (не более 3%). Необходимая численность представителей этой размерной группы может быть обеспечена за счёт крупных динофлагеллят, полученных при экстенсивном культивировании природных популяций.

Данная работа частично осуществлена в рамках выполнения госзаданий по теме № 0149-2018-0013 и частично темы № 0149-2018-0027 президиума РАН.

Литература

- Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Э.А. Экосистема Чёрного моря. М., Наука. 1992. 112 с.
- Дроздов В.В. Трансграничное загрязнение морских экосистем балластными водами крупнотоннажных судов и технологии его предотвращения // Экология и промышленность России. 2014. № 9. С. 38–43.
- Киселёв И.А. Планктон морей и континентальных водоёмов. Л.: Наука, 1969. Том 1. 657 с.
- Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Силкин В.А. Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Чёрного моря в период массового развития *Emiliania huxleyi* в 2002–2005 гг. // Океанология. 2007. Т. 47. № 3. С. 408–417.
- Поглазова М.Н., Мицкевич И.Н. Применение флуорескамина для определения количества микроорганизмов в морской воде эпифлуоресцентным методом // Микробиология. 1984. №5. С. 850–858.
- Руководство по применению требований Международной конвенции о контроле судовых балластных вод

- и осадков и управлению ими 2004 года. Российский морской регистр судоходства. СПб., 2017. 61 с.
- Силкин В.А., Хайлов К.М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. Л.: Наука, 1988. 230 с.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: Автореф. дис. ... д-ра наук. 2009. 65 с.
- AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. // (<http://www.algaebase.org>). Проверено 14.12.2017.
- Cullen J.J., MacIntyre H.L.. On the use of the serial dilution culture method to enumerate viable phytoplankton in natural communities of plankton subjected to ballast water treatment // *J. Appl Phycol.* 2015. Vol. 28. I. 1. P. 279–298. DOI 10.1007/s10811-015-0601-
- Drake L.A., Doblin M.A., Dobbs F.C. Potential microbial bioinvasions via ships' ballast water, sediment, and biofilm // *Mar Poll Bull.* 2007. Vol. 55. P. 333–341. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.11.007>
- Drake L.A., Tamburri M.N., First M.R., Smith G.J., Johengen T.H. How many organisms are in ballast water discharge? A framework for validating and selecting compliance monitoring tools // *Mar Poll Bull.* 2014. Vol. 86. P. 122–128
- Harrison P.J., Zingone A., Mickelson M.J., Lehtinen S., Ramaiah N., Kraberg A., Sun J., McQuatters-Gollop A., Jakobsen H.H. Cell volumes of marine phytoplankton from globally distributed coastal data sets // *Est Coast Shelf Sc.* 2015. Vol. 162. P. 130–142. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.026>
- Hasle G.R. Are most of the domoic acid-producing species of the diatom genus *Pseudonitzschia* cosmopolites? // *Harmful Algae.* 2002. Vol. 1. P. 137–146.
- Hillebrand H., Durselen C., Kirschtel D., Pollinger U. and Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycol.* 1999. Vol. 35. P. 403–424.
- IMO. 2015 // (<http://www.imo.org/en/OurWorkEnvironment/BallastWaterManagement/Pages/Default.aspx>). Documents/ Table of BA FATA updated in Oct 2014.pdf. Accessed 14 Jan 2015 International Maritime Organization Marine Environment Protection Committee (2008) Annex 4 Resolution MEPC. 174 (58). Guidelines for Approval of Ballast Water Management Systems (G8). London, UK. Проверено 14.12.2017.
- Lebedeva L.P., Lukashova T.A., Anokhina L.L., Chasovnikov V.K. Interannual Variability in the Zooplankton Community in Golubaya Bay (Northeastern Part of the Black Sea) in 2002–2012 // *Oceanology.* 2015. Vol. 55. No. 3. P. 355–363.
- Maracyn E. Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure // *Annu Rev Mar Sci.* 2015. Vol. 7. P. 241–264.
- Mikaelyan A.S., Malej A., Shiganova T.A., Turk V., Sivkovitch A.E., Musaeva E.I., Kogon'lyek T., Lukashova T.A. Populations of the red tide forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Macartney): A comparison between the Black Sea and the northern Adriatic Sea // *Harmful Algae.* 2014. Vol. 33. P. 29–40
- Morozova T.V., Selina M.S., Stonik I.V., Shevchenko O.G., Zvyagintsev A.Yu. Phytoplankton in Ships' Ballast Waters in the Port of Vladivostok // *Russian Journal of Biological Invasions.* 2011. Vol. 2. No. 1. P. 29–34.
- Olenina I., Hajdu S., Edle L., Andersson A., Wasmund N., Busch S., Gubel J., Gromisz S., Huseby S., Huttunen M., Jaanus A., Kokkonen P., Ledaine I., Niemkiewicz E. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea // *HELCOM Balt. Sea Environ. Proc.* 2006. No. 106. 144 pp.
- Peter K.H., Sommer U. Phytoplankton Cell Size: Intra- and Interspecific Effects of Warming and Grazing // *PLoS ONE.* 2012. Vol. 7(11): e49632. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0049632>
- Ruiz G.M., Carlton J.T., Grosholz E.D., Hines A.H. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences // *Am Zool.* 1997. Vol. 37. P. 621–632. <http://dx.doi.org/10.1093/icb/37.6.621>
- Silkin V.A., Abakumov A.I., Pautova L.A., Mikaelyan A.S., Chasovnikov V.K., Lukashova T.A. Co-existence of non-native and the Black sea phytoplankton species. Invasion hypotheses discussion // *Russian Journal of Biological Invasions.* 2011. Vol. 2. No. 4. P. 256–264.
- Silkin V.A., Pautova L.A., Lifanchuk A.V. Physiological Regulatory Mechanisms of the Marine Phytoplankton Community Structure // *Russian Journal of Plant Physiology.* 2013. Vol. 60. No. 4. P. 541–548.
- Thomaz S.M., Kovalenko K.E., Havel J.E., Kats L.B. Aquatic invasive species: general trends in the literature and introduction to the special issue // *Hydrobiologia.* 2015. Vol. 746. P. 1–12. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-014-2150-8>
- Thronsdalen J., Hasle G.R., Tangen K. Norsk kystplanktonflora. Almatier forlag as. 2003. 341 p.
- Tomas C.R. (ed.) Identifying Marine Phytoplankton. San Diego, US: Academic Press, 1997. ISBN 0-12-693018-X. XV. 858 p.
- World Register of Marine Species // (<http://www.marinespecies.org>). Проверено 14.12.2017.
- Zaiko A., Zaiko A., Martinez J.L., Ardura A., Clusa L., Borrell Y.J., Samuiloviene A., Roca A., Garcia-Vazquez E. Detecting nuisance species using NGST: Methodology short comings and possible application in ballast water monitoring // *Mar. Environ. Res.* 2015. Vol. 112. Part B. P. 64–72. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.07.002>

FORMATION OF ARTIFICIAL COMMUNITIES FOR BALLAST WATER MANAGEMENT SYSTEMS TESTING IN ACCORDANCE WITH REQUIREMENTS OF INTERNATIONAL MARITIME ORGANIZATION

© 2017 Silkin V.A.^{a,*}, Pautova L.A.^{b,**}, Fedorov A.V.^{a,***},
Shitikov EA^{c,****}, Drozdov V.V.^{d,*****}, Lukasheva T.A.^a, Zasko D.A.^b

^a Shirshov Institute of Oceanology of the RAS, Southern branch;

^b Shirshov Institute of Oceanology of the RAS, Moscow, 177998;

^c Ltd «NPO Ecology, Science, Technology», St. Petersburg, 199106;

^d Krylov State Research Center, St. Petersburg, 196158;

e-mail: * vsilkin@mail.ru; ** larisapautova@ocean.ru;

*** for correspondence aleksey_fedorov_199001@mail.ru; **** shitikov47@gmail.com;

***** vladidrozdov@yandex.ru

The International Maritime Organization (IMO), in its 2004 convention, imposes stringent requirements on the quality of seawater used in the testing of Ballast Water Management System (BWMS). They concern the number of plankton organisms of two size groups: 10–50 mm and more than 50 mm, and also taxonomic composition (at least 5 species of three taxonomic types). Marine phytoplankton has a wide variety of sizes and morphological forms of cells, which makes it difficult to apply the size imperative adopted by IMO. It is proposed to formalize the dimensional criterion by calculating the equivalent spherical diameter. The real test of the BWMS in 2017 set the task of assessing the compliance of natural water with these quality standards. According to the results of annual monitoring in the northeastern part of the Black Sea, it is shown that the species diversity of phytoplankton in the size group of 10–50 mm always meets the necessary requirements, but its number is two orders of magnitude lower than required. In this case, simultaneous presence of representatives of three different systematic groups in the initial water is not always observed. This poses the task of modifying the water by adding cultivated species. The work used an intensive culture of green algae, which allowed to increase the number of cells to the level corresponding to IMO requirements, and also to add a representative of another taxonomic group. Taxonomic diversity in the size group above 50 microns is sufficient and is provided by species diversity of zooplankton, however the contribution of these organisms to the total population is not large (no more than 3%). The necessary number of representatives of this size group was ensured by the cultivation of large dinoflagellates.

Key words: invasions, phytoplankton, zooplankton, BWMS, size, Black Sea.

УДК 632.51:581.9:581.55

МОНИТОРИНГ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)

© 2017 Чадаева В.А.^{а,*}, Шхагапсоева К.А.^б, Цепкова Н.Л.^а,
Шхагапсоев С.Х.^{с,**}

^а Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик 360051;

^б Кабардино-Балкарский госуниверситет им. Х.М. Бербекова, Нальчик 360000;

^с Парламент Кабардино-Балкарской Республики, Нальчик 360000;

e-mail: * balkarochka0787@mail.ru; ** safarbis@mail.ru

Поступила в редакцию 04.10.2017

Ambrosia artemisiifolia L. (амброзия полыннолистная) – агрессивный чужеродный карантинный вид, широко распространённый в южных регионах РФ. На территории Кабардино-Балкарской Республики оптимальными условиями для распространения вида являются свежераспаханные луговые участки и свежие залежи предгорной зоны, сорные места. В последнее время амброзия часто встречается и в горных районах республики. На основе изучения эколого-ценотических и эколого-биологических особенностей *A. artemisiifolia* разработан ряд рекомендаций по ограничению её распространения на территории Кабардино-Балкарии.

Ключевые слова: *Ambrosia artemisiifolia*, Кабардино-Балкария, луговые фитоценозы, инвазия, ценопопуляция.

Введение

Синантропная растительность является очагом распространения вредных и карантинных инвазионных видов [Миркин, 1998]. Виды синантропных растений могут оказать огромное влияние на местные естественные фитоценозы и агроценозы. Поэтому изучение заносных растений является важной задачей, требующей не только фиксации нового вида на определённой территории, но и всестороннего изучения его эколого-ценотических и эколого-биологических особенностей. На фоне изменения климата и усиления антропогенной нагрузки на горные экосистемы особенно актуально изучение распространения инвазионных видов в горах, в том числе Центрального Кавказа.

Распространение на территории Кабардино-Балкарской Республики (КБР) агрессивного карантинного вида *Ambrosia artemisiifolia* L. может оказать существенное влияние на экономическое развитие республики, учитывая

затраты, связанные с восстановлением биологического разнообразия коренных луговых экосистем, с ликвидацией заражения сельскохозяйственных угодий, затраты в сфере здравоохранения. Поэтому изучение эколого-ценотических и эколого-биологических особенностей *A. artemisiifolia* с целью выявления инвазионного потенциала (в том числе в горных луговых экосистемах), определения лимитирующих факторов и разработки рекомендаций по ограничению и ликвидации очагов распространения вида является актуальным для поддержания устойчивого развития региона.

A. artemisiifolia – однолетнее растение семейства Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke) с североамериканским типом ареала, внесённое в список карантинных сорных растений РФ. Имеет высокий, до 2.5 м, метельчато-разветвлённый стебель толщиной 1–2.5 см и стержневую корневую систему, проникающую в почву на глубину до 4 м и более. Расте-

ние однодомное, однако установлено [Жалдак, 2011], что в соцветиях могут образоваться корзинки с обоеполыми цветками. Массовое распространение вида с захватом новых территорий в значительной степени обусловлено рядом его эколого-биологических особенностей. Амброзия полыннолистная достаточно засухоустойчива [Almadi, 1976]. Высокая регенерационная способность позволяет образовывать придаточные корни и успешно укореняться при засыпании побегов почвой, образовывать новые побеги от прикорневых частей при скашивании [Конякин, Чемерис, 2013]. Одно растение способно продуцировать от 25 до 100 тыс. семян, которые при обсеменении даже на стадии молочной и восковой спелости могут дозревать и давать полноценные всходы после перезимовки [Конякин, Чемерис, 2013; Есипенко, 2015]. Продолжительный период созревания семян (4–6 месяцев) определяет невозможность их прорастания сразу после обсеменения, что защищает проростки от гибели при заморозках [Лучинский, Маковеев, 2011]. За счёт большой семенной продуктивности и длительного, от 5–14 до 40 лет и более, периода биологического покоя [Васильев, 1958] *A. artemisiifolia* создаёт банк семян в почве. Вид способен к феноэкспрессии [Лучинский, Маковеев, 2011]. Мелкие лёгкие плавающие семена с воздушными мешочками в обёртке легко переносятся водными потоками, ветром, на колёсах автомобилей, шерсти животных. Кроме того, для амброзии полыннолистной отмечена высокая генетическая изменчивость [Chun et al., 2005], аллопатический эффект и устойчивость ко многим гербицидам [Kazinczi et al., 2008], за пределами родины у неё практически нет эффективных естественных врагов.

С другой стороны, эколого-биологические особенности *A. artemisiifolia* во многом ограничивают распространение вида. Растение – однолетник. Длительная вегетация с циклом развития около 150–180 дней, позднее появление всходов и плодоношение (растение короткого дня) лимитируют продвижение вида на север дальше 50° с. ш. [Справочник по карантинным..., 1970]. По данным С.Я. Резника

[2009], границы массового распространения вида определяются средней температурой сентября не ниже 15 °С; всходы появляются при среднесуточной температуре не ниже 6–8 (8–10) °С, выход пыльцы максимален при 22–28 °С [Лучинский, Маковеев, 2011; Есипенко, 2015]. В более холодных районах побеги побиваются заморозками и не успевают окончить плодоношение или семена теряют всхожесть, полностью погибают, особенно при слабом заглублении в почву [Лучинский, Маковеев, 2011]. Наличие плотной ненарушенной дернины также препятствует появлению всходов и развитию растений *A. artemisiifolia*, а внедрение вида в лесные, луговые и степные сообщества служит индикатором их нарушения [Лебедева, 2011]. В то же время, потепление климата способствует раннему развитию особей и повышению эффективности позднего плодоношения вида, за счёт чего вид распространяется на север и вверх по высотному профилю северного макросклона Большого Кавказа. По данным А.Л. Комжа [2011], на территории Северной Осетии-Алании это распространение особенно выражено в годы с устойчивой тёплой погодой в летне-осеннее время.

Главная опасность амброзии заключается в высокой аллергенности её пыльцы. Кроме того, имея крупный габитус и расходуя большое количество воды, минеральных элементов, выделяя ингибиторы прорастания и роста растений (хлорогеновая и изохлорогеновая кислоты, эфир глюкозы и кофейной кислоты) [Есипенко, 2015], *A. artemisiifolia* сильно угнетает сельскохозяйственные культуры, иссушает почву, снижает её плодородие. Это растение ухудшает кормовые качества сена, ограничивает возможность выпаса (плохо поедается скотом из-за содержания в листьях горьких эфирных масел [Глубшева, Карпушина, 2009]).

Основная площадь, занятая *A. artemisiifolia* на территории Российской Федерации, расположена на Северном Кавказе, в Ростовской и Волгоградской областях, Калмыкии и Приморском крае. На Кубани вид впервые был обнаружен в 1914 г., к 2012 г. занимал площадь свыше 4.6 млн га, произрастая во всех городах и

районах Краснодарского края [Есипенко, 2015]. В 1918 г. амброзия полыннолистная зафиксирована вблизи г. Ставрополь, в 1929 г. – в окрестностях г. Орджоникидзе [Димитриев и др., 1994]. Сейчас это самый распространённый в Северной Осетии карантинный сорняк американского происхождения [Комжа, 2011]. В Дагестане вид впервые был найден в Хасавюртовском районе близ с. Покровское в 1969 г., а в 2014 г. под карантинной зоной по *A. artemisiifolia* в республике уже числилось 664.31 га земель [Мисриева, Шаронова, 2014]. В Кабардино-Балкарии очаги вида обнаружены в послевоенное время, о чём свидетельствуют архивные материалы: Постановление Совета Министров КАО 1952 г., в котором отмечено распространение амброзии на полях отдельных хозяйств; Распоряжение Правительства КАО о принятии мер по уничтожению всех очагов карантинных сорняков (в том числе и амброзии) [Постановление..., 1952; Распоряжение..., 1953] и др. Однако уже в 1957 г. *A. artemisiifolia* были засорены 8589 га в республике [Постановление Правительства..., 1957].

Цель исследований – изучить эколого-ценотические и эколого-биологические особенности *A. artemisiifolia*, распространение вида на территории Кабардино-Балкарии, в том числе, впервые, в горных районах республики (1300–1700 м над ур. м.).

Материал и методика

Исследования проводили в 2017 г. на территории Кабардино-Балкарии (между 42°54′ – 44°01′ с. ш. и 42°24′ – 44°28′ в. д.) в пределах эльбрусского и терского вариантов поясности северного макросклона Центрального Кавказа [Соколов, Темботов, 1989]. Особенности эльбрусского варианта поясности выражаются в отсутствии пояса широколиственных лесов и выраженной ксерофитизации ландшафтов. Его поясной спектр в пределах КБР состоит из луговых степей (лесостепья), остепнённых лугов, субальпийского, альпийского, субнивального и нивального поясов. Для терского варианта поясности характерна мезофитизация ландшафтов. В его составе представ-

лены пояс широколиственных лесов, субальпийский, альпийский, субнивальный, нивальный пояса. Исследованы горные и предгорные луговые фитоценозы, степные залежи, пашни, окраины сельскохозяйственных полей, городские газоны, рудеральные сообщества с участием *A. artemisiifolia* (ущелья рек Малка, Баксан, Черек; Зольский, Баксанский, Чегемский административные районы, городской округ (г.о.) Нальчик).

Всего проведено 13 геоботанических описаний на учётных площадках (УП) (рис. 1): УП1 – 420-й километр федеральной трассы Е50, степная залежь (2–3 года) после зерновых; УП2 – транспортная развязка в окрестностях г.о. Баксан, свежая пашня под яблоневый сад; УП3 – окрестности г.о. Баксан, степная залежь (4–5 лет); УП4 – окрестности сельского поселения (с.п.) Чегем, участок травостоя между дорогой и сельскохозяйственным полем; УП5 – г.о. Нальчик, неухоженный газон вдоль тротуара по ул. Лермонтова; УП6 – окрестности с.п. Малка, остепнённый луг; УП7 – с.п. Сармаково, сорные места; УП8 – окрестности Верхнего Голубого озера, луговая растительность вблизи загона для скота; УП9 – с.п. Каменноостское, граница кукурузного поля; УП10 – Черекская теснина, смотровые площадки; УП11 – окрестности с.п. Кичмалка, остепнённый луг в пойме реки, подверженный выпасу скота и рекреационной нагрузке; УП12 – городское поселение (г.п.) Тырнауз, неухоженный газон вдоль тротуара по Эльбрусскому проспекту; УП13 – с.п. Эльбрус, луговая растительность в окрестностях загона для скота.

В ходе выполнения геоботанических описаний на каждой УП определены общее проективное покрытие травостоя (ОПП, %) и его средняя высота (H_{cp} , см). Проективное покрытие и обилие отдельных видов оценивали по комбинированной шкале Браун-Бланке с дополнениями Б.М. Миркина с соавторами [1989]: r – вид очень редок (1–4 особи) и с незначительным покрытием, + – встречается разреженно и покрывает менее 1% УП; 1 – проективное покрытие 1–5%, 2 – покрытие 6–15%, 3 – 16–25%, 4 – 26–50%, 5 – более 51%. Кроме

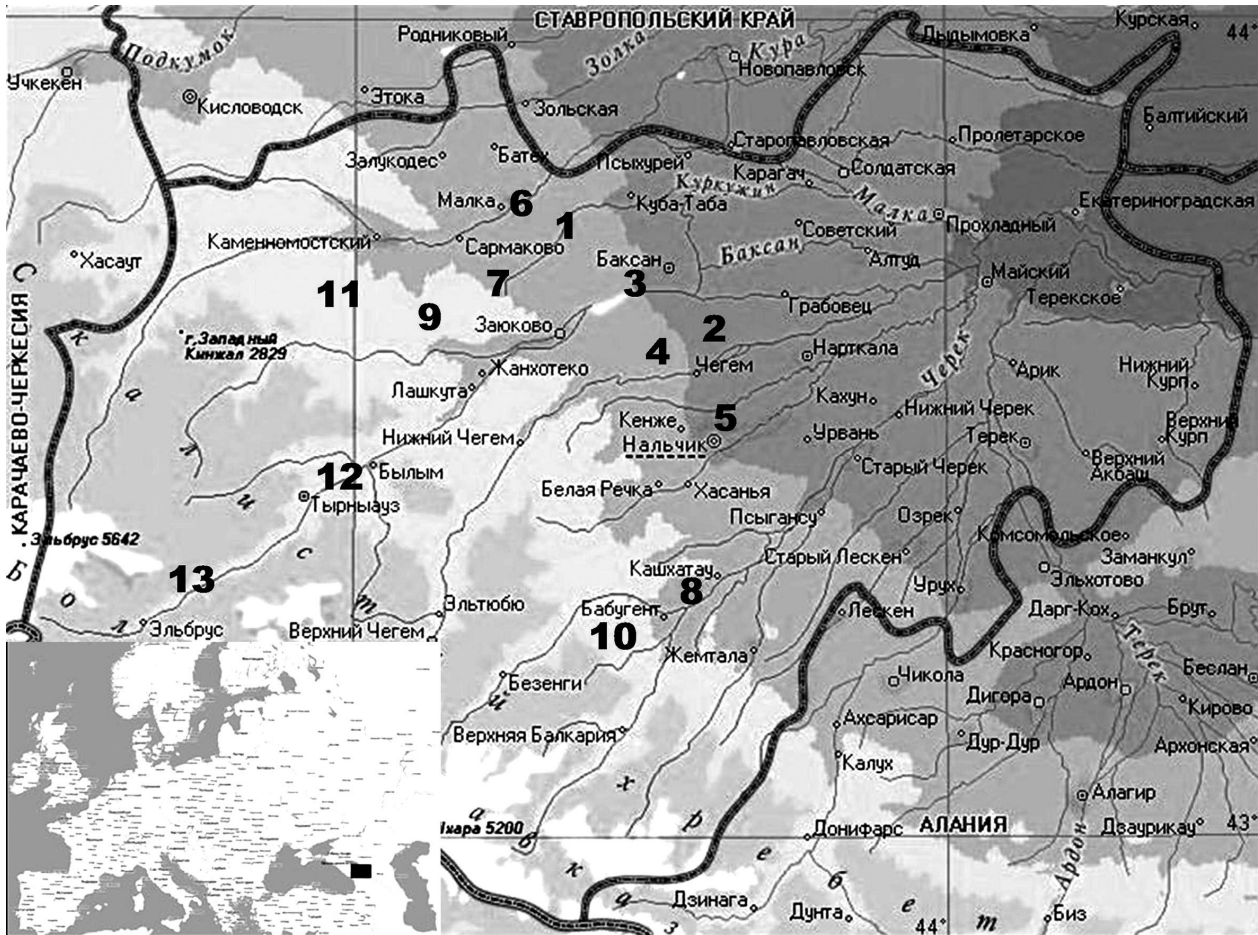


Рис. 1. Расположение и карта-схема района исследований, локалитеты учётных площадок. 1–13 – номера учётных площадок.

того, проведён анализ современного состояния ценопопуляций (ЦП) *A. artemisiifolia* в пределах указанных УП (согласно их нумерации) по показателям: численность и плотность особей, средняя высота растений и число соцветий на особь, изменчивость этих параметров (Сv %). Демографические параметры ЦП определяли по общепринятым методикам [Дыренков, 1984]. Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву [1973].

Полученные результаты и их обсуждение

Геоботанические исследования показали, что на распаханном, но не засеянном земельном участке предгорной зоны КБР (УП2) в первый же год инвазии проективное покрытие *A. artemisiifolia* составляет более 50%. Всего в сообществе как наполнители временного фитоценоза произрастают 12 видов, наиболее обильные из которых – рудеральные однолет-

ники *Chenopodium album* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Thlaspi arvense* L. (табл. 1).

На участке УП1 – степная залежь (2–3 года) в аналогичных почвенно-климатических условиях обилие амброзии полыннолистной и высота побегов несколько ниже. На фоне повышения общего проективного покрытия травостоя значительно возрастает число видов в фитоценозе, среди которых всё ещё широко представлены сорные однолетники *Ch. album*, *S. media*, *Th. arvense*, *Poa annua* L., *Setaria pumila* (Poir.) Schult, *Amaranthus retroflexus* L., однако обильны также многолетние травянистые виды *Artemisia vulgaris* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., характерные для остепнённых лугов КБР.

Довольно старая степная залежь (4–5 лет) на УП3 характеризуется дальнейшим увеличением числа видов в растительном сообществе, но сохранением *A. artemisiifolia* проек-

Таблица 1. Геоботаническая характеристика учётных площадок с произрастанием *Ambrosia artemisiifolia* в Кабардино-Балкарской Республике

№ УП	УП1	УП2	УП3	УП4	УП5	УП6	УП7	УП8	УП9	УП10	УП11	УП12	УП13
Высота над ур. м., м	440	450	450	480	500	645	686	800	820	900	1045	1300	1700
Площадь описания, м ²	8000	4200	15000	900	60	700	600	200	400	15	3000	600	20
ОПП, %	90	60	100	100	70	100	90	60	100	20	90	60	30
Н _{ср} травостоя, см	60	65	70	70	50	65	120	90	80	10	40	25	40
Число видов на УП, шт.	31	12	42	44	20	43	19	20	4	8	19	13	17
Обилие и проективное покрытие видов на учётных площадках													
<i>Achillea millefolium</i>	–	–	+	1	–	+	–	–	–	–	1	–	–
<i>Amaranthus retroflexus</i>	1	+	2	1	3	+	+	1	–	–	–	1	+
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	4	5	4	2	3	+	5	2	5	2	3	4	1
<i>Arctium lappa</i>	+	–	1	1	–	+	+	+	–	–	–	–	+
<i>Artemisia vulgaris</i>	2	–	2	2	2	1	r	+	–	r	–	1	–
<i>Bromus arvensis</i>	–	–	+	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	+	+	–	+	+	+	+	+	–	–	–	+	+
<i>Cirsium incanum</i>	r	–	1	1	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cichorium intybus</i>	+	–	+	+	–	+	r	+	–	–	+	+	–
<i>Chenopodium album</i>	2	1	2	1	3	1	+	2	+	+	–	2	1
<i>Centaurea diffusa</i>	–	–	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Convolvulus arvensis</i>	+	–	+	+	+	+	+	+	–	r	+	+	r
<i>Conyza canadensis</i>	+	–	1	2	–	3	r	+	–	–	–	–	–
<i>Dactylis glomerata</i>	–	–	+	+	+	r	–	–	–	–	1	–	–
<i>Elytrigia repens</i>	2	–	2	1	+	1	+	+	1	–	–	+	1
<i>Erigeron annuus</i>	+	+	1	2	–	2	–	–	–	–	–	–	–
<i>Galinsoga parviflora</i>	+	–	+	+	+	+	+	+	–	–	–	–	+
<i>Galium verum</i>	–	–	1	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Heracleum asperum</i>	–	–	1	+	–	+	r	–	–	–	–	–	–
<i>Hordeum leporinum</i>	–	–	+	+	–	2	–	–	–	–	–	–	–
<i>Hypericum perforatum</i>	–	–	r	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lamium album</i>	+	–	r	–	+	r	r	+	–	–	–	–	2
<i>Lathyrus tuberosus</i>	+	–	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	–	+	+	–	+	–	–	–	–	2	–	–
<i>Linum marschallianum</i>	–	–	r	+	–	+	–	–	–	–	+	–	–
<i>Medicago falcata</i>	–	–	+	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Phleum pratense</i>	–	–	+	+	–	+	–	–	–	–	1	–	–
<i>Plantago lanceolata</i>	–	–	+	+	+	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Plantago major</i>	+	r	+	1	+	+	+	+	–	+	+	1	+
<i>Poa angustifolia</i>	–	–	–	1	–	2	–	–	–	–	–	–	–
<i>Poa annua</i>	1	+	2	1	1	+	–	1	–	–	3	1	–
<i>Polygonum aviculare</i>	+	–	1	+	2	+	2	1	+	1	–	2	1
<i>Prunella vulgaris</i>	–	–	–	–	–	r	–	–	–	–	+	–	–
<i>Rumex confertus</i>	–	–	–	–	–	–	+	1	–	–	–	–	+
<i>Setaria pumila</i>	1	–	1	2	+	2	+	–	–	–	–	–	–
<i>Setaria viridis</i>	–	–	–	–	–	–	–	+	+	1	–	2	+
<i>Sisymbrium loeselii</i>	+	+	–	+	–	1	–	+	–	–	–	–	+
<i>Stellaria media</i>	1	1	+	+	–	+	+	+	–	–	–	–	+
<i>Taraxacum officinale</i>	1	–	+	1	+	2	–	–	–	–	–	+	–
<i>Thlaspi arvense</i>	1	1	2	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Trifolium arvense</i>	–	–	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Trifolium pratense</i>	+	–	1	1	+	1	–	–	–	+	+	–	–
<i>Trifolium repens</i>	+	–	+	+	–	1	–	+	–	–	1	+	+
<i>Urtica dioica</i>	+	–	r	r	–	–	3	3	–	–	–	–	1
<i>Verbascum laxum</i>	–	–	–	r	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Veronica polita</i>	+	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Vicia angustifolia</i>	–	–	+	1	–	2	–	–	–	–	–	–	–

Примечание к таблице 1. Редко встречаются: *Armoracia rusticana* – 5 (+), *Artemisia marschalliana* – 11 (1), *Allium rotundum* – 3 и 4 (+), *Echium vulgare* – 4 и 6 (+), *Fallopia convolvulus* – 1 (+), *Geum urbanum* – 5 (+), *Glechoma hederacea* – 13 (+), *Leonurus quinquelobatus* – 11 (+), *Lolium perenne* – 5 (1), *Melilotus officinalis* – 3 и 4 (г), *Plantago media* – 11 (1), *Salvia verticillata* – 6 и 1 (г и +), *Scabiosa caucasica* – 11 (+), *Seseli alpinum* – 11 (+), *Sonchus arvensis* – 1 (+), *Thymus pastoralis* – 11 (+), где цифрой обозначен номер УП, в скобках – проективное покрытие вида на УП.

тивного покрытия около 50%. В фитоценозе отмечено появление и распространение дву- и многолетних мезофитов *Arctium lappa* L., *Cirsium incanum* (S.G. Gmel.) Fisch., *Galium verum* L., *Heracleum asperum* (Hoffm.) M. Bieb., *Trifolium pratense* L., *A. vulgaris*, *E. repens*. В то же время по-прежнему высоко обилие однолетних *A. retroflexus*, *Ch. album*, *P. annua*. Следует отметить вселение на участок агрессивного заносного вида *Conyza canadensis* (L.) Cronquist, потенциально составляющего конкуренцию *A. artemisiifolia*.

Нескошенный участок травостоя между дорогой и сельскохозяйственным полем (УП4) можно рассматривать в качестве характерного для предгорной зоны республики естественного лугового фитоценоза, подверженного вселению амброзии полыннолистной со стороны агроценоза. При 100%-м общем проективном покрытии травостоя и высоком видовом разнообразии покрытие *A. artemisiifolia* составляет около 15%, что, вероятно, является следствием периодического снижения межвидовой конкуренции при нерегулярных покосах и заселения вида со стороны сельскохозяйственного поля, а также возобновления популяции из почвенного банка семян.

Минимальное покрытие и обилие *A. artemisiifolia* в луговых фитоценозах предгорной зоны КБР отмечено на УП6 – естественный остепнённый луг в окрестностях с.п. Малка с низким уровнем антропогенной нагрузки. В подобных условиях проективное покрытие и обилие в 1–2 балла дают в основном злаки и разнотравье – *A. vulgaris*, *Bromus arvensis* L., *E. repens*, *G. verum*, *Hordeum leporinum* Link, *Poa angustifolia*, *S. pumila*, *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., *Vicia angustifolia* Reichard и др., среди которых много многолетников. Высока представленность в фитоценозе *C. canadensis*, создающего аспект при цветении.

Примером распространения *A. artemisiifolia* в среднегорье при нарушении луговых фитоценозов является изреженный остепнённый луг в пойме р. Малка, подверженный выпасу скота и рекреационной нагрузке (УП11). Наряду с типично луговыми видами *P. annua* и *Lathyrus pratensis* L. амброзия полыннолистная является здесь наиболее массовым видом с проективным покрытием около 25%. Видовое разнообразие фитоценоза в подобных условиях снижено, распространение получают устойчивые к вытаптыванию и поеданию *Achillea millefolium* L., *Artemisia marschalliana* Spreng. Встречаются виды, характерные для антропогенных местообитаний: *Cichorium intybus* L., *Convolvulus arvensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Plantago media* L. и др.

В среднегорье КБР *A. artemisiifolia* произрастает также по границе сельскохозяйственных полей (УП9), в условиях сильно нарушенных фитоценозов на смотровых площадках Черекской теснины (УП10). В первом случае амброзия с проективным покрытием около 90% образует монодоминантное сообщество с незначительным участием сорных видов *Ch. album*, *E. repens*, *Polygonum aviculare* L., *S. viridis*. Во втором – при крайне низком общем проективном покрытии она является одним из немногочисленных рудеральных видов, способных в угнетённом состоянии существовать при регулярном вытаптывании, механических повреждениях автотранспортом, засыпании щебёнкой. Значительного проективного покрытия и обилия при высоте более 130 см вид достигает в сообществе с *Urtica dioica* L. и *P. aviculare* при произрастании по сорным местам в окрестностях с.п. Сармаково (УП7), где многочисленны несанкционированные свалки бытовых отходов.

Экспансия *A. artemisiifolia* в горы Кабардино-Балкарии связана не только с потеплением климата, но и во многом с переходом местного населения от занятости в сельском хозяй-

стве, в частности животноводстве, к деятельности в сфере рекреации и туризма. В результате значительно снизились объёмы заготовки сена в горных районах, а потребности малых животноводческих хозяйств обеспечиваются за счёт покупки привозного сена из равнинных и предгорных районов. Такое растительное сырьё, вероятно, заражено семенами амброзии полыннолистной. Так, в окрестностях с.п. Безенги на высоте 1600 м над ур. м. она единично обнаружена Н.Л. Цепковой [Цепкова и др., 2014] ещё в 2009 г. Редкие находки вида в окрестностях с.п. Эльбрус на высоте 1800 м над ур. м. достоверно известны с 2007 г.

Влияние высотного фактора на фитоценотические характеристики *A. artemisiifolia* рассмотрим на УП5 и УП12, приуроченных к урбозкосистемам г.о. Нальчик (500 м над ур. м.) и г. Тырнауз (1300 м над ур. м.), а также на УП8 и УП13 в составе луговой растительности в окрестности загонов для скота в районе Верхнего Голубого озера (800 м над ур. м.) и с.п. Эльбрус. УП5 и УП12 характеризуются доминированием амброзии, проективное покрытие которой на придорожном газоне г.п. Тырнауз (40–50%) даже выше вследствие пониженной межвидовой конкуренции в фитоценозе. Видовой состав площадок включает в основном синантропные рудеральные виды и в г.о. Нальчик соответствует описанным ранее сообществам [Цепкова и др., 2008]. На УП12 видовое разнообразие ниже, характерные для городских фитоценозов виды *A. retroflexus*, *A. vulgaris*, *Ch. album* имеют меньшее, чем в предгорной зоне республики проективное покрытие и обилие.

В 2017 г. значительно увеличилось число находок *A. artemisiifolia* вдоль дорог, по сорным местам, огородам, загонам для скота в окрестностях с.п. Эльбрус. Если, по свидетельству местных жителей и сотрудников национального парка «Приэльбрусье» (устные сообщения), ранее вид здесь практически не формировал генеративных побегов и/или растения не успевали до заморозков образовать семена, то устойчивые аномально высокие среднесуточные температуры в июле – сентябре 2017 г.,

вероятно, способствовали проявлению свойственной для амброзии феноэкспрессии. В фазу массового цветения растения вступили 26–29 августа, всего на неделю позже, чем в среднем по предгорной зоне КБР. Проективное покрытие *A. artemisiifolia* на УП13, в то же время, ниже, чем в схожих условиях (богатые нитратами увлажнённые почвы, низкий уровень межвидовой конкуренции) и при схожем видовом составе на УП8 (3% и 10%, соответственно).

Анализ демографических параметров ЦП *A. artemisiifolia* показал, что максимальных значений показатели физической плотности (22–28 особ./м²) и численности особей достигают в условиях зарастающих залежей (ЦП1, ЦП3), а также по сорным местам (ЦП7) и границам сельскохозяйственных полей (ЦП9) в предгорьях и в среднегорном поясе КБР (табл. 2).

При заселении естественных фитоценозов с нарушенной сомкнутостью растительного покрова (ЦП2 – распашка остепнённого луга, ЦП11 – выпас скота, рекреация) отмечены средние значения демографических параметров. Увеличение высоты над уровнем моря не оказывает значительного влияния на показатели плотности особей *A. artemisiifolia* (3.47 и 6.78 особ./м² в ЦП5 и ЦП12; 5.34 и 3.24 особ./м² в ЦП8 и ЦП13).

В соответствии с данными о появлении всходов *A. artemisiifolia* в течение всего вегетационного периода [Жалдак, 2011; и др.], в большинстве исследованных ЦП нами выделены две группы растений раннего и позднего прорастания, достоверно ($p \leq 0.05$) отличающихся по показателям средней высоты побегов: габитуально более крупные особи раннего прорастания (группа 1) и относительно низкорослые растения более позднего прорастания (группа 2). Соответственно сравнительный анализ ЦП проводили не по всей выборке, а по отдельным группам особей.

На ростовые параметры растений оказывают влияние ряд факторов, среди которых высота над уровнем моря, межвидовая конкуренция, уровень и характер антропогенного давления. По высоте побегов достоверно не отличаются (по t-критерию Стьюдента) ЦП1 и

Таблица 2. Демографические показатели ценопопуляций и биометрические параметры особей *A. artemisiifolia* в условиях Кабардино-Балкарской Республики

№ ЦП	N, тыс. особей	M, особ./м ²	Средняя высота растений, см		Среднее число женских соцветий на одну особь, шт.	
			группа 1	группа 2	группа 1	группа 2
Нарушенные рудеральные сообщества						
10	0.09	6.13	10.2±4.1/30.48	–	30.2±6.8/11.09	–
Естественные луговые фитоценозы						
6	0.05	0.07	45.3±7.1/17.39	12.2±3.1/17.48	12.5±0.9/4.11	6.1±0.3/4.58
11	55.38	18.46	48.4±12.3/14.31	15.3±3.4/24.07	60.5±7.3/8.02	28.4±7.2/13.47
«Полуестественные» фитоценозы						
1	227.20	28.34	62.2±5.1/4.21	23.1±2.5/7.63	47.2±2.5/3.02	15.2±1.0/5.35
2	65.90	15.69	65.4±3.5/3.09	20.6±1.9/5.46	42.2±2.2/3.48	10.9±0.7/5.72
3	361.80	24.12	73.1±6.2/4.48	37.3±3.2/3.08	58.0±5.8/6.44	20.5±1.9/2.45
4	9.84	10.93	75.8±10.8/8.13	30.2±5.5/9.86	75.7±12.3/13.25	48.3±6.3/15.52
9	10.25	25.62	82.4±6.4/2.12	32.6±2.0/2.98	73.4±5.5/3.87	23.1±2.0/2.58
Сорные места						
7	12.52	20.86	138.6±12.9/5.21	56.2±5.2/7.13	112.4±9.3/5.12	76.8±5.6/4.31
Фермерские хозяйства						
8	1.07	5.34	62.4±9.3/11.37	20.2±3.1/12.34	65.3±11.2/10.35	32.1±6.6/11.41
13	0.07	3.24	25.4±10.8/27.35	–	48.1±8.4/11.21	–
Урбоэкосистемы						
12	4.07	6.78	27.4±8.7/24.73	–	24.3±2.1/5.35	–
5	0.21	3.47	52.5±9.5/15.36	18.3±4.3/15.41	32.3±2.4/4.08	12.2±1.8/5.64

Примечание: N – численность особей в ЦП, M – плотность особей в ЦП; в таблице указаны среднее значение морфологического признака, его отклонение и коэффициент изменчивости ($\bar{x} \pm Sx / C_v, \%$) группа 1 и группа 2 (соответственно, габитуально более крупные особи раннего прорастания и относительно низкорослые растения более позднего прорастания) достоверно ($p < 0.05$) отличаются по показателям средней высоты побегов.

ЦП8, ЦП3 и ЦП13, ЦП5 и ЦП11, ЦП6 и ЦП11, ЦП12 и ЦП13, между остальными ЦП по этому признаку выявлены достоверные различия. Так, минимальные показатели высоты побегов характерны для рудерального сообщества с интенсивным вытаптыванием почвы (ЦП10) (рис. 2). Невысокими ростовыми параметрами растений отличается группа естественных луговых фитоценозов (ЦП6 и ЦП11): выраженная межвидовая конкуренция приводит к снижению степени реализации ростовых потенциалов вида. Для ЦП11, вероятно, значение имеет также антропогенное давление в форме выпаса скота. Средняя высота особей (62–76 см для группы 1 и 21–30 см для более поздно дающих всходы растений группы 2) отмечена в «полуестественных» фитоценозах предгорной зоны КБР (ЦП1, ЦП2, ЦП3, ЦП4: залежи после зерновых, заброшенные пашни, луговая растительность обочин дорог). В данную группу ЦП по значениям ростовых пара-

метров особей входит также среднегорная ЦП9, развивающаяся в сходных фитоценологических условиях в пределах полосы луговой растительности на границе с сельскохозяйственным полем. Сорные места (ЦП7) отличаются значительным увеличением высоты побегов *A. artemisiifolia*. В то же время в сгруппированных по типу фитоценоза ЦП5 и ЦП12 (урбоэкосистемы), ЦП8 и ЦП13 (фермерские хозяйства) разница в высоте побегов растений велика (62 и 25 см, 52 и 27 см, соответственно). Большое значение для реализации ростовых потенциалов вида здесь имеет высота над уровнем моря.

По среднему числу женских соцветий на побег не выявлено достоверных различий между ЦП4 и ЦП9, ЦП5 и ЦП10, ЦП3 и ЦП11, ЦП1 и ЦП13. Среднее число соцветий пестичных цветков на одну особь определяется высотой растений, максимальных значений достигая у крупных особей ЦП7. Однако скашивание (на

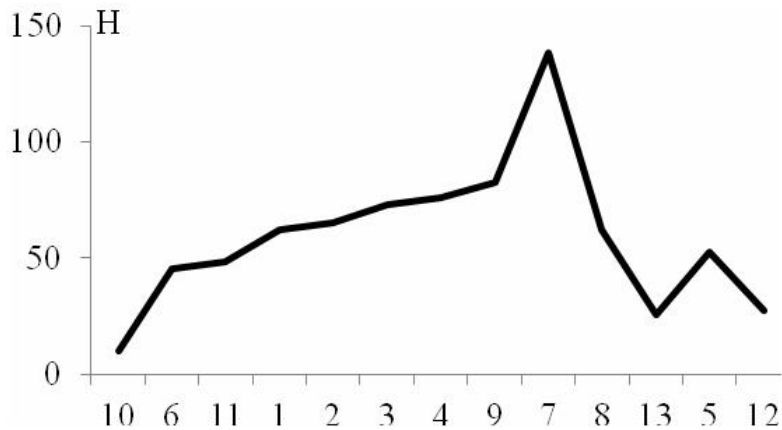


Рис. 2. Изменение средней высоты побегов *A. artemisiifolia* (группа 1) в ценопопуляциях в зависимости от типа фитоценоза. Н – высота побега, см; 10–12 – номера ЦП: 10 – нарушенное рудеральное сообщество, 6 и 11 – естественные луговые фитоценозы, 1–4, 9 – «полустественные» фитоценозы (залежи после зерновых, заброшенные пашни, луговая растительность обочин дорог, границ сельскохозяйственных полей), 7 – сорные места, 8 и 13 – фермерские хозяйства, 5 и 12 – урбоэкосистемы.

высоте более 3 см), поедание и повреждение побегов приводят к гиперветвистости и увеличению числа соцветий: около 30 соцветий на одну особь при высоте побега в среднем 10 см в ЦП10, около 60 соцветий при высоте 48 см в ЦП11, около 48 соцветий при высоте 25 см в ЦП13. Наименьшее развитие генеративных органов отмечено при произрастании растений в составе ненарушенного лугового фитоценоза в ЦП6: в среднем 12 и 6 соцветий соответственно для особей 1 и 2 групп.

В отсутствие выраженного негативного антропогенного воздействия (ЦП1, ЦП2, ЦП3, ЦП7, ЦП9) отмечены низкие значения коэффициента изменчивости ($Cv_{cp} < 10\%$) средней высоты побегов и числа соцветий на особь. При произрастании в городе (ЦП5, ЦП12), вблизи фермерских хозяйств (ЦП8, ЦП13), в рекреационной зоне (ЦП10, ЦП11) возрастание коэффициента изменчивости высоты побегов до средних ($Cv_{cp} = 11–20\%$) и высоких ($Cv_{cp} > 20\%$) значений является адаптивной реакцией на неблагоприятное воздействие (вытаптывание, повреждение побегов). Подобную реакцию вызывает также увеличение уровня межвидовой конкуренции в фитоценозе (ЦП6). Изменчивость числа соцветий на побег возрастает в основном с увеличением числа генеративных побегов на особь (ЦП4, ЦП8, ЦП10, ЦП13).

Заключение

Таким образом, на территории Кабардино-Балкарской Республики наиболее оптимальными условиями для распространения *A. artemisiifolia* (высокие показатели проективного покрытия и обилия, плотности и численности вида) являются свежераспаханные луговые участки и свежие залежи, а также сорные места в окрестностях населённых пунктов и окраины сельскохозяйственных полей, что соответствует ранее установленным для других регионов закономерностям [Жалдак, 2011; Лебедева, 2011; Есипенко, 2015; и др.]. По мере зарастания залежей многолетними видами амброзия полыннолистная не сдает свои позиции в фитоценозе ещё 4–5 лет.

При увеличении высоты над уровнем моря от предгорий к средне- и высокогорьям ростовые параметры побегов амброзии полыннолистной снижаются, что особенно очевидно при сравнении ЦП урбоэкосистем и фермерских хозяйств с разных высот. Исключение составляют сорные места в окрестностях населённых пунктов в среднегорье, где нередко развиваются растения более 140 см высотой с большим репродуктивным потенциалом. Поэтому одной из мер борьбы с *A. artemisiifolia* является ликвидация несанкционированных свалок.

Вид свободно заселяет антропогенно нарушенные луговые фитоценозы на высоте как около 500, так и 1000 м над ур. м. Под воздействием сильного антропогенного давления *A. artemisiifolia* выживает за счёт экономии ресурсов на реализацию ростовых потенциалов и повышения морфологической изменчивости вегетативных органов растений. Кроме того, удаление и повреждение побегов при скашивании, выпасе скота, вытаптывании туристами вызывают ветвление растений от стебля и увеличение числа соцветий на одну особь. Соответственно, необходимо проводить правильное скашивание растений у основания побегов.

Ненарушенные луговые фитоценозы устойчивы к внедрению амброзии, о чём свидетельствуют низкие показатели проективного покрытия и обилия вида, плотности и численности ЦП. Высокая межвидовая конкуренция, наряду с увеличением высоты над уровнем моря, приводит к снижению средней высоты побегов и, соответственно, числа соцветий на одну особь. Подсев многолетних растений местной флоры, устойчивых к техногенному загрязнению, может стать одним из способов ухода за придорожными газонами в населённых пунктах.

Потепление климата, массовый завоз сена, возрастающий транспортный поток способствуют успешной инвазии *A. artemisiifolia* в высокогорные районы КБР, в том числе в окрестностях с.п. Эльбрус, где расположен реабилитационный пансионат Центра аллергологии Минздрава КБР «Эльбрус-АСТ» для больных с астмой и другими аллергическими заболеваниями. Ранее являясь быстро исчезающим в местах заноса растением, в данное время вид устойчиво входит в состав антропогенно трансформированных луговых фитоценозов исследуемой территории. Необходимо проведение тщательного мониторинга и составление актуальных карт распространения *A. artemisiifolia* на территории республики, в том числе в горных районах, популяризация знаний в области данной проблемы и формирование социального заказа среди населения. Так, например, в высокогорье Кабардино-Бал-

карии, где численность амброзии полыннолистной пока позволяет эффективно бороться с ней путём механического удаления растений, многим местным жителям не известны характерные морфологические признаки этого ранее редкого вида.

Литература

- Васильев Д.С. Амброзия полыннолистная и меры борьбы. Краснодар: Кн. изд-во, 1958. 84 с.
- Глубшева Т.Н., Карпушина Е.Н. Аллелопатия амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2009. № 9 (2). Т. 11. С. 5–9.
- Димитриев А.В., Абрамов Н.В., Минизон И.Л., Папченков В.Г., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Силаева Т.Б. О распространении *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) в Волжско-Камском регионе // Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 1. С. 79–83.
- Дыренков С.А. Описание биогеоценоза. Л.: ЛГПИ, 1984. 28 с.
- Есипенко Л.П. Формирование консортных связей в системе фитофаг – хозяин на примере адвентивных организмов *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tarachidia candefacta* Hbner. (Lepidoptera, Noctuidae) и *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ambrosieae, Asteraceae) в условиях Юга России и Российского Дальнего Востока: Дис. ... д-ра биол. наук. Краснодар, 2015. 335 с.
- Жалдак С.Н. Эколого-ценотические особенности *Ambrosia artemisiifolia* в условиях предгорного Крыма // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2011. С. 66–70.
- Зайцев Н. Г. Методика биометрических расчётов. М.: Наука, 1973. 256 с.
- Комжа А.Л. Некоторые итоги изучения адвентивного компонента флоры Северной Осетии // В сб.: Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Мат. I международ. науч. конф. СПб.: ВИР, 2011. С. 122–125.
- Конякин С.М., Чемерис І.А. Аналіз стану амброзії полинолістої в м. Черкаси // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: біологія. 2013. №1. С. 21–29.
- Лебедева В.Х. Ценотические взаимоотношения амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L., Asteraceae) // В сб.: Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Мат. I международ. науч. конф. СПб.: ВИР, 2011. С. 171–177.
- Лучинский С.И., Маковеев А.В. Сорняк амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia*) в посевах

- подсолнечника // Научный журнал КубГАУ. № 69 (05). 2011. С. 179–187.
- Миркин Б.М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 221 с.
- Мисриева Б.У., Шаронова А.И. Эффективность *Zygogramma suturalis* F. в ограничении численности опасного аллергена амброзии полыннолистной // Вестник Социально-педагогического института. 2014. № 2 (10). С. 41–44.
- Постановление Правительства КБАССР № 246 от 22 мая 1957 г. // УЦГА АС КБР. Р-5, оп. 1, д. 368, л. 10.
- Постановление Совета Министров КАО, 1952 г. // УЦГА АС КБР. Р-660, оп. 1, д. 66, л. 137.
- Распоряжение Правительства КАО о принятии мер по уничтожению всех очагов карантинных сорняков, 1953 // УЦГА АС КБР. Р-683, оп. 1, д. 45, л. 84.
- Резник С.Я. Факторы, определяющие границы ареалов и плотность популяций *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteracea) и амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник защиты растений. 2009. № 2. С. 20–28.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.
- Справочник по карантинным и другим опасным вредителям, болезням и сорным растениям / А.Д. Соколов, В.Н. Оболенский, Шутова Н.Н. и др.. М.: Колос, 1970. 240 с.
- Цепкова Н.Л., Кучмезова И.Т., Абрамова Л.М. Некоторые ассоциации рудеральной растительности г. Нальчика // Растительность России. 2008. № 12. С. 97–103.
- Цепкова Н.Л., Абрамова Л.М., Таумурзаева И.Т. О новых рудеральных синтаксонах Центрального Кавказа // Научные ведомости. 2014. № 23 (194). Вып. 29. С. 18–24.
- Almadi, L. Data to the water relations of *Ambrosia artemisiifolia* (Adatok az *Ambrosia elatior* vizhazartasahoz) // Bot. Közlem, 1976. Vol. 63. P.199-204.
- Chun, Y.J., Fumanal B., Laitung B., Bretagnolle F. Gene flow and population admixture as the primary post-invasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France // New Phytol. 2005. №185. P.1100-1107.
- Kazinczi G., Novak R., Pathy Z., Beres I. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.): a review with special regards to the results in Hungary. III Resistant biotypes, control methods and authority arrangements. // Herbologia. 2008. Vol. 9. №1. P. 119-144.

MONITORING OF *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. DISTRIBUTION IN THE MEADOW PHYTOCENOSIS OF KABARDINO-BALKARIA REPUBLIC (THE CENTRAL CAUCASUS)

© 2017 Chadaeva V.A.^{a,*}, Shhagapsoeva K.A.^{b,}, Tsepkova N.L.^a,
Shhagapsoev S.H.^{c,**}

^a A.K. Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences Nalchik 360051;

^b H.M. Berbekov Kabardino-Balkarian State University, Nalchik 360000;

^c Parliament of Kabardino-Balkaria Republic, Nalchik 360000;

e-mail: *balkarochka0787@mail.ru; **safarbis@mail.ru

Ambrosia artemisiifolia L. is an aggressive adventive quarantine species, widespread in the southern regions of Russia. Within the territory of Kabardino-Balkaria Republic, freshly-plowed meadows and fresh deposits after cereals of the lowland zone, weedy places are the optimal conditions for species spreading. Common ragweed actively penetrates into disturbed by anthropogenic activity meadow phytocenoses, and spreads recently in the mountain regions of republic. Based on the study of ecological-cenotical and ecological-biological features of *A. artemisiifolia*, the recommendations on restriction of the species distribution within Kabardino-Balkaria have been developed.

Key words. *Ambrosia artemisiifolia*, Kabardino-Balkaria, meadow phytocenosis, invasion, cenopopulation.